



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

BIBLIOTECA  
CENTRO DE ECOLOGIA

**DINAMICA DE CLAROS Y PROCESOS  
DE REGENERACION EN UN BOSQUE  
MESOFILO DE MONTAÑA**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE

**DOCTORA EN CIENCIAS (BIOLOGIA)**

P R E S E N T A

**LAURA BLANCA ARRIAGA CABRERA**

Directora de Tesis: Dra. Patricia Moreno-Casasola Barcelo

000206336



Universidad Nacional  
Autónoma de México



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

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

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

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

para tí Paloma,

..... por la fuerza que tu amor le da a mi vida

# DINAMICA DE CLAROS Y PROCESOS DE REGENERACION EN UN BOSQUE MESOFILO DE MONTAÑA

## Indice General

Agradecimientos.....	1
Resumen.....	5
Abstract.....	7
I. Introducción General.....	9
II. Antecedentes.....	14
III. Descripción del Area de Estudio	
A. Descripción General.....	22
B. Fisiografía y Geología.....	22
C. Edafología.....	25
D. Hidrología.....	26
E. Clima.....	26
F. Vegetación.....	27
G. Vegetación Secundaria.....	30
H. Actividades Humanas.....	31
I. Sitios de Estudio.....	32
IV. Tipos y Causas de Mortalidad de Arboles del Dosel	
A. Introducción.....	35
B. Metodología.....	37
C. Resultados.....	39
1. Factores que Afectan la Mortalidad.....	39
2. Orientación de la Caída de los Arboles.....	46
3. Composición Florística del Material Muerto.....	50
D. Discusión.....	56
V. Dinámica de Claros	
A. Introducción.....	63
B. Materiales y Métodos.....	65
C. Resultados.....	69

1. Componentes del Régimen de Perturbaciones.....	69
2. Dinámica de Claros.....	71
D. Discusión.....	73

## VI. Composición Florística y Estructura de la Vegetación de Sitios en Fase de Construcción

A. Introducción.....	81
B. Materiales y Métodos.....	85
C. Resultados .....	89
1. Composición Florística y Formas de Crecimiento...89	
2. Estructura Vertical.....	96
3. Importancia Estructural de las Especies.....	98
4. Relaciones Dominancia-Diversidad.....	105
5. Efecto del Area y del Número de Árboles Caídos en los Atributos de la Comunidad.....	110
6. Estructuras Poblacionales.....	124
D. Discusión.....	126
1. Composición Florística y Estructura.....	126
2. Diversidad y Relaciones Dominancia-Diversidad...132	
3. Efecto del Area y del Número de Árboles Caídos en los atributos de la Comunidad.....	135

## VII. Gremios de Plantas Asociadas a los Procesos de Regeneración en el Bosque y en Sitios Perturbados

A. Introducción.....	142
B. Materiales y Métodos.....	145
C. Resultados.....	147
D. Discusión.....	156
1. Gremios de Plantas.....	156
2. Tipos de Fruto.....	161

## VIII. Discusión General y Conclusiones

A. Perturbaciones y Dinámica de los Sistemas Biológicos.....	164
B. Componentes del Régimen de Perturbación en el Bosque Mesófilo de Montaña.....	168
C. Estructura de la Comunidad y Regeneración.....	171
D. Gremios o Grupos Ecológicos de Especies.....	175
E. Perspectivas a Futuro.....	177

IX. Literatura Citada.....	180
----------------------------	-----

## Apéndices

- I. Lista Florística de las Especies Registradas en Sitios en Fase de Construcción.....205
- II. Algunas Características Estructurales por Especie de los Sitios en Fase de Construcción Estudiados....211
- III. Estructuras Poblacionales, por Especie y por Sitio de Estudio, de las Especies Más Abundantes.....236
- IV. Lista Florística de las Especies Registradas en el Bosque Maduro (Puig et al. 1987) y en los Acahuales (Reyes y Breceda 1985).....268
- V. Especies Vegetales Agrupadas en Función de su Tipo de Fruto.....277

## AGRADECIMIENTOS

Durante el desarrollo de este trabajo muchas han sido las personas e instituciones que han colaborado conmigo y que me han apoyado. A todas ellas, les quisiera expresar mi más sincero y profundo agradecimiento.

En primera instancia agradezco el apoyo económico y administrativo que me brindó el Instituto de Ecología, A.C. (IE), durante mi estancia en el mismo, para realizar este proyecto. Al Programa El Hombre y la Biosfera (MAB) de la UNESCO y en particular al Dr. Gonzalo Halffter, representante del Consejo Internacional de dicho programa en México, les agradezco el haberme otorgado la beca "MAB Young Scientists Research Grant Award 1991" a través de la cual pude concluir con la tesis doctoral. Al Prof. Henri Puig de la Université Pierre et Marie Curie (Paris VI), le agradezco su asesoría y las facilidades recibidas durante mis estancias de investigación en el Laboratoire de Botanique Tropicale de dicha Universidad.

Estas investigaciones se realizaron gracias al subsidio económico otorgado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, a través de la Dirección Adjunta de Desarrollo Científico y de la Dirección de Asuntos Internacionales. Al igual que gracias al subsidio económico del Centre National de la Recherche Scientifique (Francia), a través de su programa de intercambio académico.

Al Dr. Daniel Lluch, director general del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. (CIBNOR), quisiera agradecerle las facilidades otorgadas por esta Institución para poder concluir con este proyecto. Un agradecimiento especial al Dr. Alfredo Ortega, quien durante su gestión como director de la División de Biología Terrestre del CIBNOR, me brindó su apoyo logístico para terminar con la fase de análisis de este proyecto; y personalmente, como el ser querido que es, le agradezco profundamente su constante exhortación y confianza para que yo culminase con este proceso de formación académica.

A la Dra. Patricia Moreno-Casasola, directora de esta tesis, Dr. Daniel Piñero y Dra. Guadalupe Williams-Linera, mi agradecimiento por participar como miembros del Comité Tutorial del programa de doctorado y como miembros del jurado, al igual que al Prof. Henri Puig, Dr. Carlos Vázquez-Yanes, Dr. Miguel Martínez-Ramos, Dra. Elena Alvarez-Buylla y al Dr. Jorge Meave, todos ellos miembros de mi comisión dictaminadora, por la cuidadosa revisión que hicieron de este documento; así como por sus valiosos comentarios. A la Dra. Margarita Collazo, le agradezco su gran interés, gentileza y eficiencia para agilizar los trámites administrativos en la UNAM primero, como Coordinadora del Posgrado en Biología, y actualmente como Jefe de la División de Estudios de Posgrado de la Facultad de Ciencias de la UNAM.

Asimismo quisiera expresar mi reconocimiento para el Prof. Henri Puig y la Biól. Rosa Bracho, del Instituto de Ecología, al igual que al Biól. Oswaldo Tellez y a los Drs. José Luis



Villaseñor, David Lawrence y T. Ramamoorthy, del Instituto de Biología de la UNAM, por su generosa ayuda en la determinación de los ejemplares botánicos. Al Dr. Bernard Riera mi agradecimiento por sus valiosos comentarios sobre algunos de los capítulos que conforman esta tesis, así como por la bibliografía que me proporcionó. A Gustavo de la Cruz le agradezco su gentileza por haberme proporcionado su programa ANACOM, Sistema para el Análisis de Comunidades, que utilicé para realizar los ajustes a los modelos de diversidad ecológica. A Jorge Cancino y Carmen Mercado les agradezco su ayuda en la edición de algunos cuadros y a Federico Salinas la elaboración de parte del material gráfico de esta tesis.

A mi entrañable amiga Ana Mendoza un agradecimiento especial por su incondicional y valiosísima ayuda para realizar los trámites administrativos en la Coordinación del Posgrado de la Facultad de Ciencias de la UNAM, así como por su ilimitado apoyo moral. A mis queridas amigas Beatriz Samartín, María Eugenia Pérez-Soriano y Aida Vega por su generosidad y solidaridad para compartir su tiempo y sus cuidados junto a mi hija Paloma, permitiéndome así terminar con este proyecto.

A mis excompañeros de proyecto y amigos del Instituto de Ecología: Rosa Bracho y Vinicio Sosa, por su apoyo y gestión administrativa, así como por la valiosa ayuda que me brindaron durante la realización del trabajo de campo; al igual que a Aurora Breceda, Georgina Reyes, Leticia Ponce de León, Bert Kohlmann, Javier Villalobos y Pablo Rangel por su ayuda y afable convivencia durante el trabajo de campo.

Finalmente quisiera agradecer a los habitantes del Ejido Lázaro Cárdenas, en especial a José Camacho, Humberto Corona, Don Aurelio Torres, Guadalupe Corona y Juan Castro, por haberme brindado su tiempo, su calidez, su valiosa experiencia de campo sobre la flora regional; así como por abrirme una puerta en sus casas para compartir con ellos un pedacito de su difícil cotidianidad.

## RESUMEN

En este trabajo se describe el régimen de perturbaciones naturales producidas por la caída natural de árboles, la dinámica de apertura de claros y los procesos de regeneración natural asociados a sitios en fase de construcción para el bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas, en México. Estos aspectos se estudiaron mediante la realización de 4 subproyectos: 1. La determinación de los tipos y causas de muerte y/o caída de árboles del dosel, 2. El estudio de la dinámica de claros, 3. El análisis de la composición florística y estructura de la vegetación de sitios en fase de construcción, y 4. La determinación de gremios de plantas asociados a los procesos de regeneración en el bosque y en sitios perturbados, por la caída natural de árboles y por desmontes agrícolas.

El trabajo de campo se realizó durante un período de tres años en el bosque mesófilo de la Reserva de la Biosfera "El Cielo", ubicada en la Sierra de Cucharas, en la vertiente oriental de la Sierra Madre Oriental del estado de Tamaulipas. Aquí se seleccionaron 3 parcelas de estudio de acuerdo con su exposición al viento. Las parcelas se designaron como Zona Protegida (2 has), Zona Intermedia (2 has) y Zona Expuesta (2 has).

De acuerdo con los resultados, el bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas presenta un régimen de caída de árboles derivado de la gran actividad ciclónica a la que está sometida diferencialmente la Sierra de Cucharas. Este efecto se aprecia en el gran número de árboles en el suelo (545 árboles en 6 ha) así como en las formas de morir de los mismos (48.3% son árboles desarraigados, 37.6% son árboles rotos en la base, 11.4% son árboles muertos en pie, 1.8% son tocones cortados y 0.9% son árboles quemados). Adicionalmente a los efectos del viento y la alta incidencia de ciclones tropicales, los suelos rocosos y someros sobre los que crece esta comunidad, así como el debilitamiento de los árboles dominantes (*Quercus sartorii* y *Q. germana*) producto del ataque de insectos parásitos, determinan la caída de árboles en la comunidad. Se obtuvo una escala de perturbación distinta entre las zonas, siendo ésta significativamente mayor en la Zona Expuesta, en donde no existe un dosel continuo de árboles emergentes. El tiempo de reposición para las Zonas Protegida e Intermedia se estimó en 158 años, lo cual sugiere que éstas presentan un régimen de caída de árboles intermedio a aquéllos reportados para sistemas tropicales y templados.

En los sitios en fase de construcción (12) se obtuvieron 121 especies agrupadas en 96 géneros pertenecientes a 60 familias, que participan en el proceso de regeneración de estos sitios (1,124 m<sup>2</sup>). Se obtuvo que el régimen de perturbación del bosque es

favorable para la regeneración de las especies arbóreas del dosel medio como son: *Eugenia capuli*, *Ternstroemia sylvatica*, *Turpinia occidentalis*, *Meliosma oaxacana*, *Rapanea myricoides* y *Podocarpus reichei*, así como para la emergente *Clethra pringlei*. Estas especies son las de mayor importancia estructural por la cobertura y altura máximas que alcanzan en estos sitios, y todas pertenecen a géneros de afinidad tropical. Los resultados sugieren que es la regeneración de avance, el banco de plántulas de estas especies y/o los individuos suprimidos, los que se favorecen con la apertura de claros en el dosel, siendo estas especies las que cicatrizan el dosel del bosque. En estos sitios se registró una respuesta diferencial de la vegetación, en función de la severidad del disturbio (i.e. número de árboles que al caer formaron el claro) y de su tamaño. Esta indica que en los sitios en fase de construcción pequeños y generados por la caída de 2 árboles hay una mayor diversidad y una densidad significativamente mayor de individuos; en comparación con los sitios en fase de construcción grandes y generados por la caída de 4 árboles, en donde la diversidad es menor y la densidad de árboles juveniles y de trepadoras es significativamente menor.

Se encontró una diferencia entre la composición de especies de los sitios analizados correspondientes a parcelas del bosque (9 sitios), a sitios en fase de construcción (12 sitios) y a desmontes agrícolas abandonados (8 sitios). De un total de 118 especies analizadas, se obtuvieron 7 grupos ecológicos de plantas resultado de su tolerancia ecológica para crecer bajo esas tres condiciones, así como de los diversos atributos de su ciclo de vida.

Finalmente, los resultados obtenidos se discuten a la luz de lo que se ha obtenido tanto para comunidades tropicales como para comunidades templadas, y se plantea la hipótesis de que la distribución del bosque mesófilo de montaña se confina a cañadas y a sitios protegidos porque en las laderas de mayor exposición, al viento y a eventos ciclónicos, la severidad de los disturbios es mayor. La alta tasa de caída de árboles probablemente afecta el desarrollo del dosel medio del bosque, cuya dominancia estructural está dada por elementos tropicales, produciendo una mayor insolación hacia el sotobosque y creando un ambiente más seco. La disminución en la humedad, consecuentemente, afecta el desarrollo de los elementos tropicales del bosque favoreciendo con ello a las especies de afinidad holártica, que presentan un hábito deciduo. A una escala geográfica más general, la corroboración de esta hipótesis podría explicar la heterogeneidad que se observa a nivel florístico y estructural entre laderas, así como su confinamiento a cañadas, para otros bosques mesófilos de montaña.

## ABSTRACT

The disturbance regime resulting from natural treefalls, gap dynamics, and natural regeneration processes associated to gap-building phase dynamics are described for the tropical cloud forest of Tamaulipas, Mexico. Four projects were developed to approach these factors: 1. Characterization of the types and causes of death of canopy trees, 2. The study of gap dynamics, 3. Species composition and vegetation analysis of sites in a gap-building phase, and 4. Plant guilds determination associated to the regeneration process of mature forest plots and disturbed plots, by natural treefalls and agriculture activities.

The field work was carried out, during a three year period, at the tropical cloud forest of the Biosphere Reserve "El Cielo", which is located in the Sierra de Cucharas, at the eastern slope of the Sierra Madre Oriental in the state of Tamaulipas. Three study plots were selected within the forest considering their degree of exposure to wind. The study plots were named as: Protected Zone (2 has), Intermediate Zone (2 has), and Exposed Zone (2 has).

Results indicate that the tropical cloud forest presents a differential treefall regime derived of the great hurricane activity to which the Sierra de Cucharas is exposed. This effect is appreciated in the great number of fallen logs (545 trees in 6 has), as well as in the types of tree death (48.3% were uprooted trees, 37.6% were snapped off trees, 11.4% were dead standing trees, 1.8% were stumps, and 0.9% were burned trees). Additionally to wind effect and the high incidence of tropical hurricanes, the rocky and shallow soils where this forest community grows, as well as the weakness of the dominant trees (*Quercus sartorii* and *Q. germana*) produced by insect attack, determine the natural treefalls in the community. A differential disturbance scale was obtained between zones. The disturbance scale was higher for the Exposed Zone, where the crown cover of emergent trees do not present a closed canopy. The turnover time for the Protected and Intermediate Zones was estimated in 158 years, which suggests that the treefall regime is intermediate to those estimated for tropical and temperate systems.

The species composition for the gap-building phase sites (12) is constituted by 121 species grouped in 96 genera and 60 families. The forest disturbance regime favors the regeneration of shrub and tree species of the medium canopy such as: *Eugenia capuli*, *Ternstroemia sylvatica*, *Turpinia occidentalis*, *Meliosma oaxacana*, *Rapanea myricoides* and *Podocarpus reichei*, as well as the emergent tree *Clethra pringlei*. These species are the ones with the highest importance value, since they present the highest crown cover and

height recorded for these sites (1,124 m<sup>2</sup>). All of these species belong to tropical genera. Results suggest that the advanced regeneration of these species, seedlings bank and/or suppressed individuals, is favored by the creation of gaps in the forest canopy, and that these species are the ones which close the forest canopy. A differential response of the vegetation was obtained in these sites as a function of the severity of disturbance (*i.e.* number of fallen trees which produced the gap) and patch size. This indicates that small sites created by 2 treefalls present a higher diversity and density compared to big gap-building phase sites produced by 4 treefalls, which present a lower species diversity as well as significantly lower tree and vine densities.

A difference in species composition was recorded for the overall community when mature forest plots (9 sites), gap-building phase plots (12 sites), and secondary growth plots derived from agriculture activities (8 sites) were analyzed. Seven guilds of plants, including 118 species, were grouped based in their ecological tolerance and in several life cycle characteristics.

Finally, results are discussed and compared with those obtained for other tropical and temperate communities, and the following hypothesis is proposed: The tropical cloud forest distribution might be confined to bedstreams and protected zones because of the higher severity of disturbance which affects the exposed slopes. A high treefall rate might alter the development of the medium canopy of the forest, which is structurally dominated by tropical elements, producing a greater insolation of the understory, and thus, generating a drier environment. Subsequently, a decrease in humidity may affect the development of tropical species whereas the temperated ones would be favored because of their deciduous habit. For a greater geographical scale, the validation of this hypothesis could also explain the great floristic and structural heterogeneity which has been described between slopes, for other tropical cloud forest communities.

## I. INTRODUCCION

El Instituto de Ecología propuso en 1982 la creación de una Reserva de la Biosfera en la Región de Gómez Farías, Tamaulipas (Reyes-Castillo *et al.* 1982) para la conservación de varios ecosistemas, entre los que se incluyen el bosque de pino-encino, el bosque mesófilo de montaña, el bosque tropical subcaducifolio y el matorral xerófilo. Esta propuesta de reserva se consolidó a través de un decreto del Gobierno del Estado de Tamaulipas en julio de 1985, con el cual se formalizó el establecimiento de la Reserva de la Biosfera "El Cielo". Actualmente, la coordinación académica de los trabajos de investigación científica que se realizan en la reserva está a cargo del Instituto de Ecología y Alimentos de la Universidad Autónoma de Tamaulipas.

La Reserva de la Biosfera "El Cielo" abarca una extensión de 144,530 hectáreas y comprende total o parcialmente a los municipios de Gómez Farías, Jaumave, Llera y Ocampo. Dicha reserva incluye un gradiente altitudinal que va de los 150 a los 2,800 m s.n.m. en dirección E-SE a W-NW en una longitud de tan solo 22 km. La orografía, el clima, la latitud y la historia geológica de la región, la ubican actualmente entre dos grandes reinos biogeográficos -el Holártico y el Neotropical-, entre tres regiones biogeográficas -la Xerofítica Mexicana, la Mesoamericana de Montaña y la Caribeana-, así como entre tres provincias biogeográficas -la

Planicie Costera del Noreste, la Sierra Madre Oriental y la Costa del Golfo de México- (*sensu* Rzedowski 1978); por lo que es una zona de conjunción de flora y fauna, tanto de afinidades tropicales como templadas, que la hacen objeto de gran interés científico (Sharp *et al.* 1950; Hernández X. *et al.* 1951; Hernández X. 1953; Martin 1958).

Los tipos de vegetación que alberga la Reserva de la Biosfera "El Cielo" son muy diversos e incluyen desde vegetación árida como: los matorrales xerófilos, submontano y rosetófilo que se desarrollan en la porción occidental y noroccidental de la reserva, alrededor de los 1,600 m s.n.m, hasta tipos de vegetación más méxicos, entre los cuales se encuentran: el bosque tropical subcaducifolio (o selva mediana subcaducifolia) que se desarrolla entre los 200 y 800 m de altitud, el bosque mesófilo de montaña que se establece de los 800 a los 1,400 m s.n.m., el bosque mixto de pino-encino ubicado en las porciones más altas, entre los 1,400 y los 1,800 m, y por último el bosque de pinos que se desarrolla por arriba de los 1,800 m s.n.m (Sosa 1987).

A pesar de la multitud de tipos de vegetación que se localizan en esta reserva, desde 1981 el Instituto de Ecología enfocó gran parte de sus estudios biológicos casi exclusivamente sobre la vegetación del bosque mesófilo de montaña. Estos estudios han incluido aspectos tales como: el análisis edafológico y climatológico de la región (Bracho y Sosa 1987, Puig y Bracho 1987b), inventarios de los tipos de vegetación de la zona y estudios sobre la estructura y composición florística del bosque



mesófilo de montaña (Puig et al. 1983; 1987), estudios sobre algunos procesos ecológicos como la fenología, productividad y descomposición de algunas especies dominantes del bosque (Bracho y Puig 1987), estudios sobre algunas características demográficas como las estrategias de regeneración de especies dominantes del bosque (Sosa y Puig 1987), así como estudios un tanto más particulares como son la caracterización del banco de semillas (Williams-Linera 1993), la ecofisiología de semillas y el estudio del crecimiento en etapas tempranas del desarrollo de algunas especies dominantes del bosque (Ponce de León 1987; 1989). Asimismo, el Instituto de Ecología realizó estudios sobre la vegetación secundaria del bosque derivada de actividades agrícolas (Reyes y Breceda 1985; Breceda y Reyes 1990); así como otro tipo de estudios sobre diversas líneas de investigación como son los inventarios sobre los hongos de la región (Heredia 1989) y los estudios sistemáticos y biológicos sobre algunos grupos de invertebrados del suelo (Fragoso 1989; Villalobos 1989).

Gran parte de los trabajos que se han realizado sobre el bosque mesófilo de montaña, no sólo el de Tamaulipas sino el de diversas localidades a nivel nacional, se han enfocado hacia la descripción botánica y el análisis fitogeográfico de estas comunidades (Carlson 1954; Vargas 1982; Lorenzo et al. 1983; Luna 1984; Puig y Bracho 1987a; Puig 1989; Luna-Vega et al. 1989; Johnston et al. 1989; Greller 1990). Muy pocos son los trabajos sinicológicos que se han desarrollado sobre este tipo de vegetación (Puig et al. 1983, 1987; Williams-Linera 1991; Meave et al. 1992);

y menos aún los enfocados a caracterizar la regeneración del bosque (Sosa y Puig 1987; Williams-Linera 1993; Sánchez-Velásquez y García Moya 1993). A la fecha aún no hay información disponible acerca de los procesos dinámicos que ocurren en este tipo de comunidades, ni en particular sobre la dinámica de los procesos de regeneración que se llevan a cabo en zonas perturbadas por eventos naturales, como la caída de árboles (Arriaga 1987; 1988a).

La importancia de los estudios sobre regeneración es considerable porque el bosque mesófilo de montaña, al igual que otros ecosistemas naturales en México, está siendo alterado rápidamente, a una escala masiva, por la presión que ejercen las actividades humanas, como la tala inmoderada; de tal manera que actualmente la distribución geográfica de este tipo de vegetación se ha restringido a unas cuantas localidades sobre el territorio nacional, cubriendo no más del 0.87% (Rzedoswki 1983). Para instrumentar medidas tendientes a la recuperación de este recurso, primero es necesario entender los procesos naturales que determinan la permanencia del bosque en sus distintas áreas de distribución.

Los estudios sobre la dinámica de claros y los procesos de regeneración del bosque mesófilo seguramente proporcionarán un entendimiento más profundo sobre la estructura y el funcionamiento de un tipo de vegetación tan complejo. Este tipo de estudios quizás nos permitan determinar cuales son los factores que determinan la riqueza y el mantenimiento de los componentes biológicos de origen geográfico tan variado en áreas tan fragmentadas como en las que se distribuye el bosque mesófilo. En

este sentido, la evaluación de los disturbios naturales, así como el análisis de la vegetación que se desarrolla en claros y en sitios en fase de construcción, serán una aportación para conocimiento de los procesos de regeneración de este tipo de bosques.

## II. ANTECEDENTES

Uno de los aspectos importantes para el estudio sobre la dinámica de comunidades boscosas es determinar cómo se llevan a cabo los ciclos de renovación de la comunidad. La silvigénesis o el ciclo forestal, como le denominan a todo el proceso de renovación de una comunidad, se inicia con una perturbación (Aubréville 1938; Watt 1947; Whitmore 1975, 1989; Hallé et al. 1978; Bormann y Likens 1979). Existen muchas definiciones de perturbación a nivel de las comunidades (Pickett et al. 1989); sin embargo, en este trabajo me referiré a éstas como los cambios en el ambiente y en la estructura que se generan por los eventos destructivos que produce la caída total o parcial de uno o más árboles.

En este sentido, algunos de los factores que perturban a las comunidades boscosas son el viento, el fuego, los ciclones, las sequías, el ataque de insectos, así como las talas y la entresaca selectiva de maderas; ya que traen como consecuencia directa un aumento en la mortalidad de los árboles del dosel (Wood 1970; Henry y Swan 1974; Falinski 1978; Brewer y Merritt 1978; Lorimer 1980; Runkle 1982; Brokaw 1982; Putz y Milton 1982; Harcombe y Marks 1983; Jane 1986; Stewart 1986; Arriaga 1988a y b, entre otros).

Cuando se produce la caída de un árbol, se abre un claro en el dosel del bosque, el cual trae consigo una serie de cambios

identificables a varios niveles. En primera instancia, se producen cambios estructurales que generan un mosaico microambiental al interior de la comunidad. Estos cambios estructurales a su vez, están determinados por las características de las perturbaciones que involucran los siguientes factores (Whitmore 1975, 1978; Hallé *et al.* 1978; White 1979; Hartshorn 1980; Runkle 1981, 1982; Sousa 1984; Brokaw 1985; Martínez-Ramos 1985; Brown y Southwood 1987; Mortimer 1987):

- a. Intensidad y severidad de la perturbación
- b. Forma y tamaño de la perturbación
- c. Heterogeneidad del ambiente interno del claro
- d. Edad de la perturbación, y
- e. Recurrencia de las perturbaciones

Otro de los cambios principales que se producen con la apertura de claros es la sucesión subsecuente de especies que caracterizan fases de reemplazamiento de conjuntos florísticos. Cada una de estas fases presenta un estado dinámico, formado por una colonización y un crecimiento activo de especies vegetales, y un estado homeostático, formado por especies que ya han alcanzado su máximo crecimiento y que presentan una estratificación vertical (*sensu* Oldeman 1978). La secuencia en los procesos de regeneración varía en función de las características de las perturbaciones que se mencionaron anteriormente, así como de: 1) las características morfológicas y reproductivas de las especies que se encontraban presentes al ocurrir la perturbación, y 2) la biología reproductiva de las especies vegetales presentes en zonas de

dispersión aledañas al sitio perturbado (Denslow 1980; Sousa 1984; Brokaw 1985b; Mortimer 1987).

La dinámica de apertura de claros, por ende, resulta una fuente importante de heterogeneidad ambiental (espacial y temporal) para comunidades boscosas favoreciendo con ello incrementos en la diversidad vegetal (Strong 1977; Connell 1978, 1979; Huston 1979). Dicha heterogeneidad ambiental no sólo se aprecia a nivel global en el bosque, sino también hacia el interior de los claros en donde se presentan notables variaciones microclimáticas como son: 1) un cambio en la cantidad y en la calidad de luz (Chazdon y Fetcher 1984; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1985); 2) un aumento de temperatura y un déficit de saturación (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1985); 3) un incremento de nutrientes y un decremento temporal en la competencia radicular (Bormann y Likens 1979; Vitousek 1985); y 4) un cambio en el microrrelieve y el perfil del suelo (Armson y Fessenden 1973; Falinski 1978; Putz *et al.* 1983; Riera 1985; Schaetzl 1986). Estas condiciones microambientales, a un nivel más fino, generan ambientes contrastantes entre las zonas que ocupan la copa, el tronco y las raíces de los árboles caídos produciéndose así, distintas situaciones en donde las probabilidades de reclutamiento y establecimiento de las especies pueden variar (Denslow 1980; Orians 1982; Riera 1985; Brandani *et al.* 1988; Núñez-Farfán y Dirzo 1988; Popma *et al.* 1988).

Las tres fases que se reconocen dentro del ciclo de regeneración forestal, es decir, fase de claro, fase de construcción y fase madura (Watt 1947; Whitmore 1975, 1978), tienen

una serie de atributos asociados a ellas. Se han descrito una serie de etapas serales para las comunidades dependiendo del grado de avance en la colonización de una zona perturbada. Se habla de estadios pioneros, secundarios tempranos, secundarios tardíos y clímax (Budowski 1965; Vázquez-Yanes y Guevara 1985). De manera similar, se habla de este tipo de cualidades para las especies que conforman cada etapa seral. Denslow (1980) define varios conjuntos de especies en función de sus estrategias reproductivas y del tamaño de los claros como sigue: 1) especialistas de claros grandes, cuyas semillas germinan únicamente bajo condiciones de alta temperatura y luz, y cuyas plántulas son altamente intolerantes a la sombra; 2) especialistas de claros pequeños, cuyas semillas son capaces de germinar en la sombra pero que requieren de la presencia de un claro para alcanzar su crecimiento hasta el dosel; y 3) especialistas del sotobosque, las cuales aparentemente no requieren de claros para la germinación o para el crecimiento de tallos reproductivos.

Martínez-Ramos (1985) propone una clasificación similar, pero basándose en varios atributos del ciclo de vida de las especies, distinguiendo los siguientes grupos: especies pioneras, especies nómadas y especies tolerantes. Las especies pioneras dependen de la formación de los claros para llevar a cabo su ciclo de vida (longevidad máxima de 50 años). Las especies nómadas requieren de los claros para completar su ciclo de vida o para tener éxito reproductivo (longevidad promedio de 100 años). Por último, las especies tolerantes son independientes de los claros para completar

su ciclo de vida (longevidad promedio de más de 100 años).

La caracterización de estos grupos ecológicos de plantas ha sido ampliamente discutida y reconsiderada, de manera que Swaine y Whitmore (1988) y Whitmore (1989) han establecido un paradigma que dicotomiza a las especies arbóreas en dos grupos: las especies pioneras y las especies clímax, mismas que estos autores definen en función de sus requerimientos de luz para la germinación y el establecimiento. Las especies pioneras son especies demandantes de luz cuyas semillas germinan, se establecen y alcanzan la madurez solamente en zonas abiertas; mientras que las especies clímax (no-pioneras) son especies tolerantes a la sombra cuyas semillas germinan y se establecen preponderantemente bajo la sombra, y cuyos individuos juveniles pueden mantenerse suprimidos bajo el dosel y alcanzar la madurez al liberarse de la supresión. Estos grupos ecológicos, descritos básicamente para comunidades tropicales, representan en realidad un continuo de respuestas a los cambios provocados por la formación de claros y no necesariamente corresponden a categorías estáticas.

El estudio sobre la dinámica de claros, desde otro punto de vista, también ha sido importante para probar algunos de los modelos teóricos que tratan de explicar el mantenimiento de la diversidad de especies en los bosques. La validez de algunos de estos modelos teóricos, particularmente la hipótesis del disturbio intermedio (Connell 1979), la de las perturbaciones (Huston 1979), la hipótesis del cambio climático gradual (Connell 1978), la de la deriva de las comunidades o "random walk" (Hubbell 1979; Hubbell



y Foster 1986b) y la del efecto de almacenamiento (Chesson y Warner 1981; Chesson 1986) han sido analizadas a la luz de los estudios sobre la dinámica de claros y los procesos de regeneración que ocurren en ellos.

Dentro de este marco conceptual, en el presente trabajo se analiza la dinámica de claros, así como los procesos de regeneración natural asociados a estas zonas perturbadas, para un bosque mesófilo de montaña del noreste de México. Es importante recalcar que en México pocos han sido los trabajos que se han realizado con este enfoque, y que todos ellos se han concentrado sobre un solo tipo de vegetación en una sola región: la selva alta perennifolia en el estado de Veracruz (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes 1985; Martínez-Ramos 1985; Vázquez-Yanes y Guevara 1985; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1985; Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla 1986; Bongers et al. 1988; Martínez-Ramos et al. 1988; Núñez-Farfán y Dirzo 1988; Popma y Bongers 1988; Popma et al. 1988; Martínez-Ramos et al. 1989; Dirzo et al. 1992; Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos 1992). A la fecha, ningún trabajo se ha realizado dentro de este contexto para el bosque mesófilo de montaña de México, por lo que muchas de las interrogantes planteadas inicialmente para comunidades tropicales aún no se han abordado para los bosques mesófilos de montaña.

Algunas de las interrogantes planteadas en este trabajo son las siguientes: 1. ¿Qué tan importantes son las perturbaciones en el bosque mesófilo de Tamaulipas, en términos de su distribución espacial y temporal, frecuencia, tasa de reposición, dimensión,

magnitud y sinergismo, *sensu* White y Pickett (1985)? 2. ¿Cuáles son las causas de mortalidad de los árboles del dosel superior en el bosque y cómo mueren? 3. ¿Cómo afecta la caída de árboles del dosel a la estructura de la comunidad? 4. ¿Cuál es la respuesta de las especies vegetales a estas modificaciones durante la fase de construcción del bosque? 5. ¿Existe una respuesta diferencial de la comunidad vegetal en función de la severidad y de la dimensión de la perturbación que las originó, entendiendo por severidad el número de árboles que al caer o morir abren un claro en el dosel del bosque, y por dimensión de la perturbación, el tamaño del claro? 6. ¿Son aplicables algunas de las teorías que explican la diversidad en los trópicos al bosque mesófilo de montaña? y 7. ¿Se pueden caracterizar a las especies de acuerdo con sus requerimientos ecológicos en un bosque en donde convergen tanto especies de afinidad tropical como de afinidad templada?

La respuesta a estas interrogantes se abordan en los diferentes capítulos que conforman este trabajo. Los aspectos a observar en el estudio sobre la dinámica de la comunidad boscosa de Tamaulipas, particularmente los encaminados a caracterizar su régimen de perturbaciones y sus procesos de renovación, quedarían incluidos bajo dos grandes rubros: 1) el análisis del régimen de perturbaciones y de la formación de claros, y 2) la respuesta de las especies vegetales a las oportunidades de regeneración en sitios en fase de construcción bajo diferentes características de perturbación. Para cubrir estos dos aspectos se planteó el desarrollo de cinco subproyectos. El primero de ellos contempló

el estudio sobre los tipos y causas de mortalidad de los árboles del dosel. El segundo subproyecto aborda el estudio sobre la dinámica de claros. El tercero consistió en un estudio florístico y estructural de la vegetación de sitios en fase de construcción, así como el análisis de la influencia que ejerce el tamaño de los claros y la severidad de la perturbación sobre algunos atributos de la comunidad, tales como abundancia, diversidad, densidad y cobertura. Por último, a través del cuarto subproyecto, se propone una clasificación de las especies vegetales en gremios o grupos ecológicos de plantas, con base en sus estructuras reproductivas y asociándolas con su presencia o ausencia bajo tres condiciones diferentes: bosque maduro, sitios en fase de construcción y desmontes agrícolas abandonados (acahuales). Abordando estos distintos temas considero que se hará un aporte sustancial al entendimiento sobre la dinámica de los bosques tropicales húmedos de montaña y más particularmente sobre los procesos de regeneración que ocurren dentro del bosque mesófilo de montaña de la Reserva de la Biosfera "El Cielo".

### III. DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO

#### A. Descripción General

El trabajo se realizó en la Reserva de la Biosfera "El Cielo", que incluye entre otros tipos de vegetación, una comunidad de bosque mesófilo de montaña, la cual comprende aproximadamente 10,000 hectáreas. Este bosque se encuentra ubicado entre los paralelos 23° 12' N y 23° 03' N, limitado por el meridiano 99° 18' W, con un rango de distribución altitudinal comprendido entre los 800 y los 1 500 m s.n.m. El bosque mesófilo se presenta sobre la Sierra Madre Oriental, más particularmente sobre la Sierra de Cucharas, en el estado de Tamaulipas de la República Mexicana (Fig. 3.1).

#### B. Fisiografía y Geología

La Sierra Madre Oriental es un sistema montañoso que se encuentra limitado en su porción oriental por la Llanura del Golfo y en su porción occidental por la Altiplanicie Septentrional. Esta unidad orogénica corre en dirección NNW-SSE y tiene una longitud de 1,350 km con un promedio de 150 km de ancho; se inicia al sur del estado de Texas en E.U.A. y termina en el Cofre de Perote en el estado de Veracruz, en donde constituye el punto de contacto con

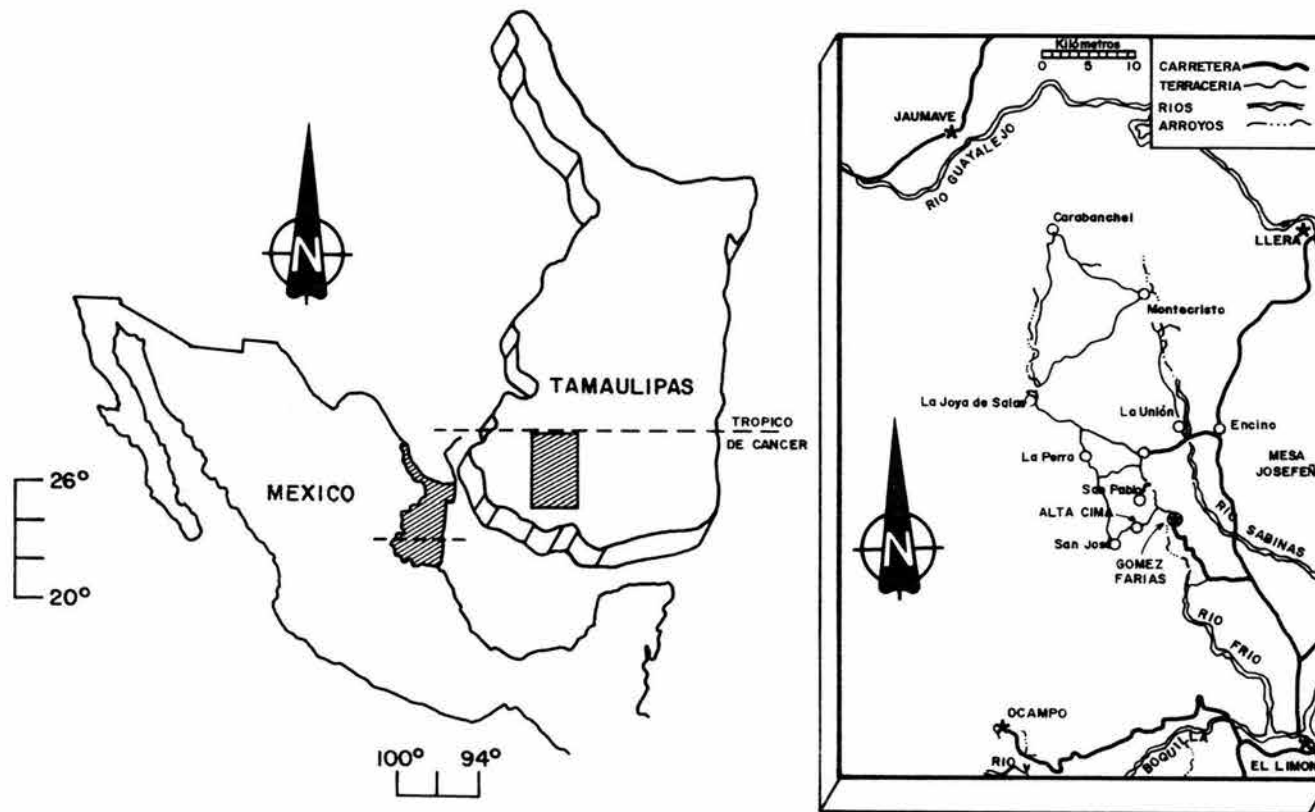


Figura 3.1. Localización geográfica de la zona de estudio en el estado de Tamaulipas, México (modificado de Bracho y Puig 1987a).

la Cordillera Neovolcánica. Sus cimas presentan una altitud promedio de 2,200 m y alcanzan un máximo de 3,000 m. En su porción septentrional, se separa hasta 500 km de la costa y en su porción meridional converge a una distancia de 75 km con la línea de costa (Sosa 1987).

Desde el punto de vista geológico, la Sierra Madre Oriental se ha descrito como una serie de anticlinales orientados hacia el oeste, cuyos plegamientos son el resultado de movimientos que se iniciaron durante la Epoca Premisisípica y que posteriormente, durante el Cretácico Inferior y Medio, permanecieron sumergidos. Plegamientos sucesivos, que culminaron en el Eoceno, dieron como resultado su elevación final y su conformación actual (Heim 1940; citado por Sosa 1987).

La Sierra Madre Oriental está constituida por rocas sedimentarias del Cretácico, aunque también se encuentran rocas ígneas extrusivas. Las rocas son biógenas formadas por calizas masivas, de color crema y gris, con variaciones laterales de calcarenitas y calizas con estratificaciones gruesas de 50 a 800 m. Asimismo, a lo largo de la sierra se encuentran algunas formas cársticas como uvalas, cuevas y dolinas, así como hundimientos de varios metros de diámetro originados por la erosión de la roca caliza y rellenos de aluviones del Cuaternario. La presencia de esta gran variedad de geoformas determina la presencia de ambientes muy diversos en la región (Martin 1958; Puig 1976; Sosa 1987).

En la región del Altiplano Tamaulipeco confluyen varias cadenas montañosas de las cuales destaca la Sierra de Cucharas

(antiguamente conocida como Sierra de Guatemala) por presentar la mayor elevación. Esta se forma por un anticlinal que surge de Monte Cristo a Carabanchel y que alcanza altitudes hasta de 2,200 m s.n.m. El bosque mesófilo de montaña se distribuye sobre esta zona, en donde forma una franja orientada de norte a sur, siendo ésta más ancha hacia la porción sur cerca de la población de Alta Cima (Fig. 3.1). Su límite norte se alcanza en la región de Monte Carlo, en donde se presenta únicamente en el interior de las cañadas (Sosa 1987).

### C. Edafología

El bosque de neblina se presenta sobre esta región montañosa de origen volcánico, en donde prevalecen varios tipos de suelos que son litosoles, rendzinas y luvisoles crómicos. Al norte, sur y oeste del Rancho del Cielo se encuentran además manchones de luvisoles férricos, acrisoles órticos y litosoles (Bracho y Sosa 1987).

Los litosoles presentan una profundidad promedio de 10 cm y unas texturas que van de migajón-arenosas, migajón-arcillosas hasta arcillosas, y presentan un drenaje rápido. Las rendzinas, menos abundantes, tienen de 10 a 40 cm de profundidad y son de texturas arcillosas a migajón arcillosas, con un drenaje moderado. Ambos tipos de suelo presentan un alto contenido de materia orgánica (Bracho y Sosa 1987).

## D. Hidrología

Debido a la topografía accidentada de la sierra, existen una multitud de manantiales u "ojos de agua", entre los que se encuentran los de Joya de Manantiales, Agua Linda, La Perra y Agua de Indio. Algunas corrientes subterráneas afloran al pie de la sierra, como los nacimientos del Río Sabinas y el Río Frío; estos ríos, junto con el Río Guayalejo, son tributarios importantes del Río Tamesí, cuya cuenca da riego a una extensa zona agrícola en la Planicie Costera del Golfo (Sosa 1987).

## E. Clima

Lamentablemente no se cuenta con una estación climatológica, que haya funcionado por un tiempo lo suficientemente largo en la región, para presentar una descripción adecuada del clima. Los únicos datos con los que se cuentan son los que ha obtenido el personal que estuvo a cargo del Rancho del Cielo durante un período de tan sólo 8 años de observación. Con esta salvedad, se puede decir que la zona en donde se distribuye el bosque mesófilo de montaña presenta un clima tropical de montaña, con una estación de secas corta (Puig 1976).

La precipitación total anual para esta comunidad vegetal es de 2522.4 mm, concentrándose notoriamente durante los meses de



verano (junio a septiembre), durante los cuales se captan más de 100 mm de agua por mes. Debido al efecto de los vientos alisios y de las masas de aire polar que producen los vientos fríos de invierno ("nortes"), también se presentan lluvias invernales; aunque éstas exhiben un bajo porcentaje (4.5%). Asimismo, esta zona presenta una humedad atmosférica relativamente alta (90%) durante todo el año, cuya manifestación más notoria es la neblina. La temperatura promedio mensual para la localidad es de 13.8 °C, con una temperatura mínima para el mes más frío de -2.2°C y una temperatura máxima para el mes más caliente de 34.4 °C (Puig y Bracho 1987b).

El bosque mesófilo de montaña, al igual que toda la sierra donde se establece, tiene una fuerte influencia de los ciclones tropicales, ya que aproximadamente el 34% de los huracanes que afectan las costas orientales de México llegan a las costas del estado de Tamaulipas (Jáuregui 1967). Particularmente los ciclones Inés (1966) y Gilberto (1987) han afectado seriamente a esta sierra, ya que penetraron a tierra con vientos máximos de más de 200 km/hr.

## F. Vegetación

El bosque mesófilo de montaña de la región de Gómez Farías ha resultado de gran interés para muchos botánicos, que desde la década de los cincuentas, han realizado contribuciones florísticas

muy relevantes (Sharp et al. 1950; Hernández X. et al. 1951; Sharp 1953). Si bien los estudios sobre la flora y sus relaciones fitogeográficas se han abordado más exhaustivamente en los últimos años (Puig 1976, 1989; Rzedowski 1978; Lonard y Ross 1979; Lof 1980; Puig et al. 1983; Reyes y Breceda 1985; Puig y Bracho 1987a; Heredia 1989; Johnston et al. 1989; Breceda y Reyes 1990); aún no se puede decir que su flora esté conocida completamente. De acuerdo con Puig (1989), quien presenta el listado florístico más completo, existen 204 especies pertenecientes a 176 géneros y a 94 familias en el bosque mesófilo.

La flora de la localidad se ha descrito, desde un punto de vista fitogeográfico, como una mezcla de especies tropicales y templadas, en cuanto a la composición y afinidad de las especies que en ella ocurren (Sharp et al. 1950; Hernández X. et al. 1951; Sharp 1953; Lonard y Ross 1979); aunque Puig (1989) señala que, a nivel de familias, géneros y especies, es mayor la influencia tropical que la templada para esta comunidad boscosa.

Estructuralmente el bosque mesófilo, también denominado bosque de neblina, está constituido por especies arbóreas dominantes que en su mayoría son de afinidad templada; aunque con una gran abundancia de especies tropicales que se desarrollan en el sotobosque (Puig et al. 1983, 1987). Estos autores definen tres subestratos arbóreos y dos arbustivos para el bosque mesófilo. El primer subestrato arbóreo, con una altura entre 18 y 30 m, incluye como especies típicas a: *Liquidambar styraciflua*, los encinos *Quercus sartorii* y *Q. germana*, *Clethra pringlei* y en zonas más

restringidas a *Fagus mexicana*. El segundo sustrato arbóreo presenta alturas entre 12 y 18 m, siendo *Magnolia schiedeana*, *Podocarpus reichei*, *Cercis canadensis*, *Acer skutchii* y *Carya ovata*, las especies que lo conforman. El tercer sustrato tiene una altura entre 8 y 12 m, siendo las especies arbóreas más representativas *Meliosma oaxacana* y *Turpinia occidentalis*. Dentro del estrato arbustivo, Puig et al. (1987) definen un primer sustrato constituido por *Eugenia capuli*, *Rapanea myricoides* y *Ternstroemia sylvatica*, mismas especies que ellos consideran como árboles bajos o arbustos altos; y un segundo sustrato integrado por numerosas especies de las familias Solanaceae, Rubiaceae y Asteraceae, siendo *Psychotria graciliflora*, *Solanum* spp y *Senecio* spp, las especies más conspicuas.

El estrato herbáceo es el menos rico en especies en comparación con los anteriores. Algunas especies que lo caracterizan son: *Peperomia blanda*, *P. collocata*, gramíneas y plantas ruderales como *Pavonia spinifex*, *Desmodium grahami*, *Elephantopus mollis*, *Tripogandra* aff. *palmeri* (Puig et al. 1987).

En este bosque también se desarrollan abundantes lianas y, en menor abundancia y diversidad, epífitas que prosperan gracias a la alta humedad relativa que prevalece durante todo el año. De éstas las trepadoras más importantes son: *Oyedaea ovalifolia*, *Vitis berlandieri*, *Marsdenia macrophylla*, *Passiflora incarnata*, así como varias especies del género *Smilax*. Las epífitas están representadas por algunas especies de las familias Orchidaceae, Bromeliaceae y Piperaceae, por helechos de los géneros *Asplenium*

y *Polypodium*, así como por selaginelas y musgos (Puig et al. 1987).

## G. Vegetación Secundaria

Al igual que en la mayoría de las zonas boscosas del país, gran parte de la vegetación secundaria que se presenta en el bosque mesófilo de montaña se deriva de los desmontes que se realizan como resultado de actividades agrícolas. En el caso del bosque de neblina, se desmontan para cultivo áreas muy extensas (hasta de 16,000 m<sup>2</sup>); mismas que se abandonan después de varios años de cultivo continuo (generalmente 3 años), permitiendo con ello la recuperación del suelo. El tiempo de abandono es muy variable, siendo en algunos casos hasta de 12 años (Reyes y Breceda 1985). Para referirme genéricamente a estos desmontes abandonados, consecutivamente los designaré "acahuales".

La vegetación secundaria que se desarrolla en los acahuales es más pobre en sus estratos arbóreo y arbustivo, comparativamente con el bosque maduro; en tanto que el estrato herbáceo es más diverso y abundante (Reyes y Breceda 1985). A pesar de ello, se ha registrado la persistencia de algunas de las especies dominantes del bosque maduro en estas zonas, como es el caso de los árboles: *Clethra pringlei*, *Quercus germana*, *Q. sartorii*, *Liquidambar styraciflua* y *Meliosma oaxacana*, y de los arbustos, *Eugenia capuli* y *Ternstroemia sylvatica*. Las especies secundarias que crecen característicamente en los acahuales son: *Bidens pilosa*,

*Cnidoscolus multilobus*, *Trema micrantha*, *Robinsonella* sp., *Myriocarpa cordifolia* y *Lonchocarpus rugosus* (Breceda y Reyes 1990).

## H. Actividades Humanas

El bosque mesófilo de montaña actualmente presenta vestigios de un manejo silvícola; ya que desde 1939 hasta 1960 se explotaron los recursos forestales de la zona de manera intensiva, abriéndose caminos para las explotaciones madereras y construyéndose aserraderos. A partir de la década de los sesenta, si bien se prosiguió con la extracción maderera, esta explotación se realizó de manera más laxa entresacándose selectivamente sólo algunas especies de encino y pino.

Asimismo, a partir de 1960, se establecieron los ejidos de Alta Cima, San José, El Azteca y Lázaro Cárdenas, básicamente como resultado de la inmigración de los habitantes de los estados de Michoacán, Hidalgo y Querétaro que llegaron para trabajar en los aserraderos. Con la creación de estos nuevos centros de población, se inició la práctica agrícola dentro de la comunidad boscosa. Actualmente, los habitantes locales practican la agricultura de temporal predominando, entre otros, los cultivos de frijol, maíz y papa. El tipo de agricultura que realizan es la roza, tumba y quema, dejando eventualmente algunos árboles de encino o liquidambar para dar sombras. Asimismo, dada la pedregosidad de

la zona, los campesinos no usan maquinaria pesada sino que generalmente utilizan la coa para sembrar, y dejan tallos de liquidambar y encinos como soporte para el cultivo del frijol.

## I. Sitios de Estudio

La zona de estudio se ubica sobre la vertiente oriental de la Sierra de Cucharas. En esta zona, se seleccionaron varios sitios de bosque mesófilo de montaña tratando de incorporar un amplio rango de exposición al viento. No obstante, no se incluyó toda la variación de exposición topográfica que comprende la distribución de este tipo de vegetación en la Reserva.

Los sitios de observación permanente abarcan un total de 6 hectáreas divididas en 3 parcelas de 2 hectáreas cada una. Una de estas parcelas se encuentra ubicada dentro de las laderas de un valle estrecho y cerrado, misma que se localiza de manera perpendicular al camino que va del Rancho del Cielo hacia Julilo, antes de la desviación del camino que conduce a La Mina (Fig. 3.2); la parcela se encuentra a una altitud de 1,200 m, con una pendiente promedio de 25°, y en lo sucesivo denominaré a esta parcela Zona Protegida. La segunda parcela se encuentra sobre una ladera, ubicada perpendicularmente al camino que va del Rancho del Cielo a Julilo, después de la desviación a San Pablo (Fig. 3.2). Esta parcela también se encuentra a 1,200 m s.n.m. y presenta una pendiente promedio de 30°; para referirme a ella, la designaré Zona

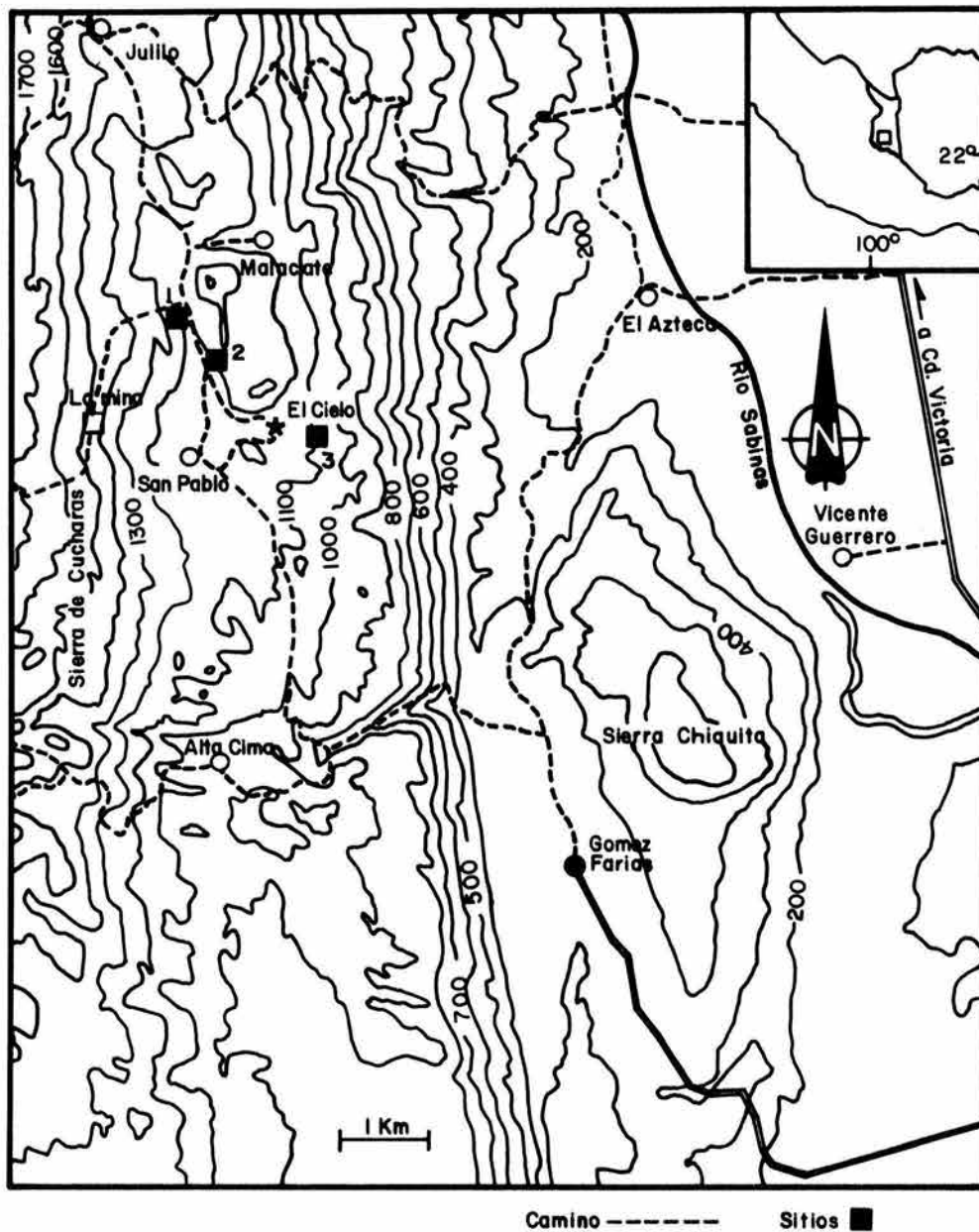


Figura 3.2. Ubicación topográfica de los sitios de estudio dentro de la Reserva de la Biosfera "El Cielo" en el municipio de Gómez Farías, Tamaulipas 1. Zona Protegida, 2. Zona Intermedia y 3. Zona Expuesta (modificado de Lof 1980).

Intermedia (Fig. 3.2). La tercera y última parcela, se localiza hacia el sureste de los terrenos que delimitan al Rancho del Cielo, sobre la cota altitudinal de los 1,100 m, y presenta una pendiente entre 35 y 40°; en lo sucesivo denotaré a esta parcela como Zona Expuesta (Fig. 3.2).

A pesar de la proximidad de los sitios, la Zona Expuesta presenta un paisaje contrastante con las otras dos zonas. Por un lado, es el sitio con el relieve más accidentado, ya que presenta la mayor pendiente y pedregosidad; y por el otro, difiere fisonómicamente de las otras zonas por no presentar un dosel superior continuo y cerrado debido a la poca abundancia de árboles en pie con diámetros grandes, así como a la gran cantidad de árboles y ramas postrados en el suelo.

Los trabajos que a continuación se detallan se realizaron en estos sitios. Todos ellos se realizaron en las Zonas Protegida e Intermedia, a excepción del trabajo presentado en el Capítulo 4, que fue el único en el que se incluyeron datos obtenidos en la Zona Expuesta; esto se debió a las diferencias antes mencionadas, mismas que se discutirán posteriormente.



#### IV. TIPOS Y CAUSAS DE MORTALIDAD DE ARBOLES DEL DOSEL

##### A. Introducción

En bosques naturales, la muerte de los árboles del dosel está fuertemente asociada con factores exógenos o endógenos que actúan sobre las comunidades (Bormann y Likens 1979). De esta manera, el efecto del viento, lluvia, patógenos, el ataque de insectos, sequía y/o fuego conllevan a la caída natural de árboles (Wood 1970; Henry y Swan 1974; Falinski 1978; Lorimer 1980; Runkle 1982; Brokaw 1982, 1985; Putz y Milton 1982; Harcombe y Marks 1983; Jane 1986; Stewart 1986; Arriaga 1988b).

La forma en la que mueren los árboles y el estado en el que caen finalmente al suelo varían dependiendo de las características físicas y biológicas que operan sobre los árboles. De esta manera, los árboles pueden: morir en pie, pueden romperse en su base, o bien, desarraigarse y caer con las raíces aflorando. Las propiedades arquitectónicas y anatómicas de los árboles, así como las características del suelo y relieve determinan si un árbol se rompe en la base o si se arranca de raíz (Putz et al. 1983; King 1986; Jane 1986; Johnson 1987; Brokaw y Walker 1991).

Para que un árbol se desarraigue, las fuerzas laterales que operan sobre su copa y tronco deben sobrepasar a la fuerza de retención y sostén de las raíces. Al suceder este tipo de caída,

se remueve el suelo produciéndose una inversión de los horizontes, con lo que se exponen las semillas latentes del banco, favoreciendo su germinación (Armson y Fessenden 1973; Falinski 1978; Schaetzl 1986; Núñez-Farfán y Dirzo 1988). Cuando un árbol cae con su base rota puede deberse a que la fuerza de acción lateral que se ejerza sobre el tronco y la copa sea menor que en el caso de los árboles desarraigados, o bien que la madera de los árboles sea menos densa y dura, de manera que el tronco se rompa en su base sin que se expongan las raíces. La permanencia de las raíces en el suelo permite que eventualmente algunos árboles que presenten este tipo de caída puedan rebrotar (King 1986; Putz y Brokaw 1989). A diferencia de los tipos de caída anteriores, que generalmente ocurren por el efecto del viento, cuando un árbol muere en pie no necesariamente es a consecuencia de la senectud; ello puede ocurrir como resultado del ataque de patógenos -generalmente insectos-, o de la ruptura de su copa, por la acción de relámpagos y fuego. En este caso, el proceso de desintegración es gradual, ya que primero caen las ramas muertas y al final el tronco. Estas variaciones en la forma en que mueren los árboles afectan los procesos de reemplazamiento secuencial de las especies y por ello es importante considerarlos (Brewer & Merritt 1978; Putz *et al.* 1983; Koop 1987; Putz y Brokaw 1989; Brokaw y Walker 1991).

Dentro de este contexto, algunas de las preguntas que se plantean en este capítulo son las siguientes: 1. ¿Qué tan importantes son las perturbaciones en el bosque mesófilo de Tamaulipas, en términos de su distribución espacial?, 2. ¿Es

homogénea la caída de árboles en distintos sitios dentro del bosque mesófilo?, 3. ¿Cuáles son las causas de mortalidad de los árboles del dosel superior en el bosque y cómo mueren?, 4. ¿El tipo de especies que caen y su abundancia relativa reflejan la estructura cuantitativa de la comunidad madura?

Para responder a estas interrogantes, se realiza el análisis de los tipos de muerte de los árboles del dosel determinando su abundancia y asociación con algunos parámetros fisiográficos. A su vez, se determina si existe un tipo de caída específico para las especies arbóreas que caen con mayor frecuencia y se compara con lo obtenido para otros sistemas boscosos. Asimismo, se compara la composición florística y abundancia de los árboles caídos con los valores de importancia estructural de la vegetación en pie obtenidos para el bosque maduro por Puig *et al.* (1983), y se determina el porcentaje de especies que rebrotan después de caer.

## B. Metodología

En los tres sitios de estudio descritos en el capítulo anterior -Zonas Protegida, Intermedia y Expuesta (6 ha)-, se delimitaron de manera permanente 10 subparcelas contiguas de 2,000 m<sup>2</sup> (20 x 100 m c/u) para cada zona. En cada zona, se registraron y se mapearon todos los árboles y ramas caídas en el suelo que presentaban un diámetro basal mayor o igual a 3 cm. En cada lugar en donde se encontró al menos un árbol caído, se registraron los

siguientes datos: Especie del o de los árboles en el suelo, longitud total (longitud del tronco en el suelo más la longitud del tocón, en su caso), diámetro basal del tronco así como de las ramas con un diámetro mayor o igual a 3 cm y que estuviesen separadas del o de los árboles en el suelo. El diámetro troncal tanto para árboles como para ramas siempre se midió a una distancia de 10 cm registrados a partir de su base. También se registró la presencia de rebrotes, dirección de caída de los troncos y cobertura máxima de las ramas de la copa en el suelo.

Con la longitud del tronco en el suelo y la cobertura máxima de las ramas en el suelo, se estimó el área de perturbación de acuerdo con la función de una elipse:  $A=\pi*L*C$ , en donde  $A$ , es el área,  $L$ , la longitud del tronco en el suelo y  $C$ , la cobertura de las ramas en el suelo. Asimismo, se registraron los tipos o formas de muerte o de caída considerando si los árboles cayeron con las raíces aflorando, si estaban rotos en su base o muertos en pie, y observando si estaban quemados, cortados o si presentaban evidencias de ataque de insectos. También se registró si la caída era múltiple o sencilla, así como el porcentaje de afloramientos rocosos. En el texto me referiré indistintamente a los términos "tipo de caída" y "tipo de muerte" ya que, aunque en sentido estricto se registren árboles muertos en pie, ellos no necesariamente caen al suelo; igualmente, aunque se registren árboles caídos, ellos no necesariamente están muertos.

Se obtuvieron las distribuciones de frecuencias del material muerto agrupadas por categorías de diámetro troncal y de la

abundancia relativa de las especies de árboles caídos. Asimismo se obtuvieron las distribuciones circulares de los datos sobre la orientación de la caída de los árboles, estimándose para cada sitio su ángulo promedio y su dispersión angular, de acuerdo con lo propuesto por Zar (1974).

Las variables registradas, a excepción de la dirección de la caída de los árboles, se analizaron utilizando métodos multivariados, particularmente análisis de componentes principales (Morrison 1978), análisis de varianza de una vía y pruebas de comparaciones múltiples (Montgomery 1976). Los análisis sobre las distribuciones circulares para estimar la significancia de los ángulos promedio por sitio y para la comparación de éstos entre sitios, se realizaron mediante las pruebas de Rayleigh y de Watson-Williams, respectivamente (Zar 1974). La asociación entre los tipos de caída de los árboles y las especies, se determinó mediante una prueba de independencia de ji-cuadrada y el análisis correspondiente de los residuales estandarizados (Everitt 1977).

## C. Resultados

### 1. Factores que Afectan la Mortalidad

A través del análisis del material muerto, se pueden determinar las causas que producen la caída de los árboles (Brokaw 1982; Putz et al. 1983). Con base en la información sobre los tipos de caída, se obtuvieron las abundancias relativas del

material muerto agrupándose por categorías de diámetro troncal (Fig. 4.1). De acuerdo con esta gráfica, las ramas representan el 19.73% de todo el material muerto (679 troncos y ramas), y son más abundantes en las categorías de menor diámetro troncal. Cabe hacer la aclaración, que también se consideraron como ramas los troncos que visiblemente se desprendieron de árboles que se ramificaban por encima de los 1.3 m sobre el nivel del suelo de aquellos árboles que permanecían vivos en pie. Por ello se presentan ramas de categorías diamétricas hasta de 45 cm. En las categorías diamétricas superiores prevalecen los árboles con raíces aflorando y los muertos en pie. Sintetizando la información de la Fig. 4.1, los tipos de caída para un total de 545 árboles (excluyendo a las ramas) presentan las siguientes proporciones: 48.3% de los árboles estaban desarraigados, 37.6% de los árboles estaban rotos en la base y 11.4% de los árboles habían muerto en pie. Si bien hace 50 años que no se realiza una entresaca comercial en la región, el 1.8% de los árboles estaban cortados, y solamente 0.9% de los árboles estaban quemados.

Para determinar cuáles eran las variables más importantes que explicaban el tipo de caída, se realizó un análisis de componentes principales (ACP) incluyendo todas las variables registradas, con excepción de la dirección de caída, ya que ésta es una variable circular (Cuadro 4.1). De acuerdo con éste, los cuatro primeros componentes explican el 80.71% de la varianza total. Dentro del segundo y tercer componentes se incluye el tipo de caída como una de las variables que presentan cargas significativas dentro de los

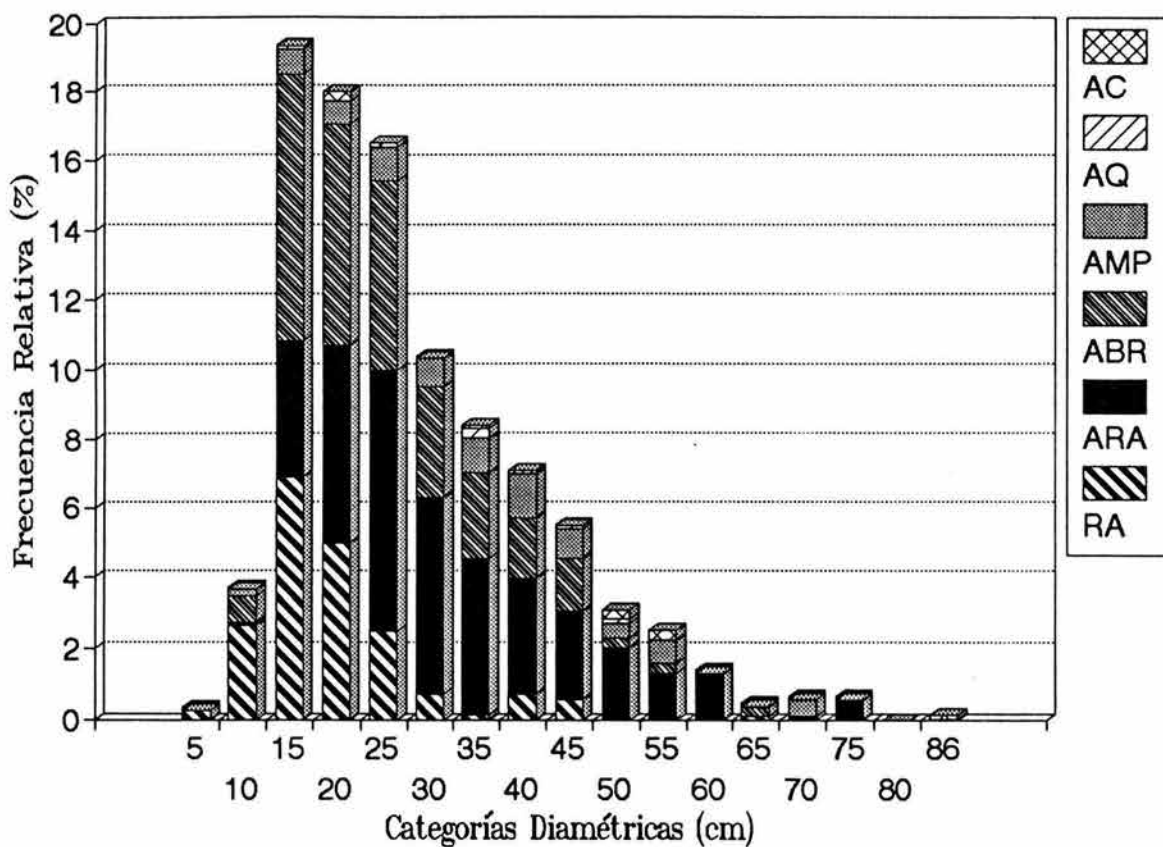


Figura 4.1. Abundancia relativa del material muerto registrado en los claros, agrupado por categorías de diámetro troncal y por tipo de caída: RA, ramas; ARA, árboles desarraigados; ABR, árboles rotos en la base; AMP, árboles muertos en pie; AC, árboles cortados; AQ, árboles quemados,  $n = 679$ .

componentes. Por lo que las variables que pudieran correlacionarse significativamente con el tipo de caída, como la longitud del tronco (segundo componente principal) y el diámetro basal (tercer componente), se analizaron por separado aplicando análisis de varianza de una vía.

Cuadro 4.1. Resultados del análisis de componentes principales realizado con todas las variables registradas, con excepción de la dirección de caída.

Variable	Componentes Principales			
	1	2	3	4
Area	0.77	0.15	0.19	0.13
Longitud del tronco	0.64	-0.60	-0.01	0.14
Diámetro basal	0.54	-0.33	-0.68	0.06
Afloramientos rocosos	0.53	0.48	0.19	-0.13
Número de troncos	0.51	0.55	0.06	-0.20
Tipo de caída	-0.14	0.57	-0.73	0.17
Especie	-0.03	0.16	0.19	0.95
Porcentaje de la varianza total explicado por cada componente:	27.81	20.97	17.20	14.73

El tipo de caída estuvo asociado con la longitud de los troncos ( $F = 11.307$  con  $g.l. = 4$ , 278 y  $p < 0.001$ ); la gráfica de las medias para estos factores, así como sus intervalos de confianza al 95%, se muestran en la Fig. 4.2. Los árboles con las raíces aflorando son significativamente más grandes que los árboles que caen con la base rota y que los que mueren en pie. Por otro lado, también se encontró que el tipo de caída estaba asociada con el diámetro basal de los árboles caídos ( $F = 9.011$  con  $g.l. = 4$ , 278 y  $p < 0.001$ ); la gráfica en donde se presentan los valores



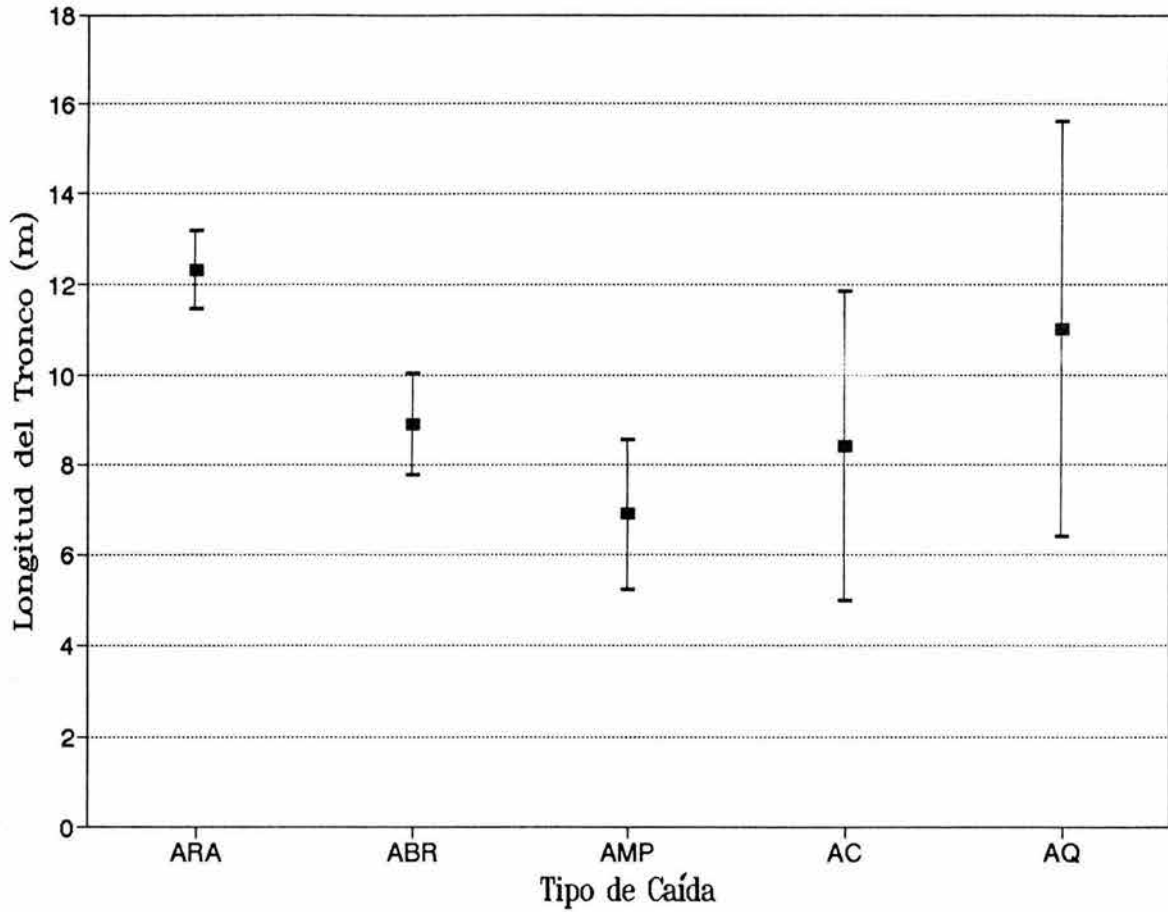


Figura 4.2. Longitud media del tronco en función del tipo de caída, para los 3 sitios del bosque de neblina. Se incluye el intervalo de confianza para la media al 95%. La simbología para los tipos de muerte es: ARA, árboles desarraigados ( $n = 263$ ); ABR, árboles rotos en la base ( $n = 205$ ); AMP, árboles muertos en pie ( $n = 62$ ); AC, árboles cortados ( $n = 10$ ); AQ, árboles quemados ( $n = 5$ ).



promedio para estos factores se muestra en la Fig. 4.3. Los árboles que caen con la base rota tienen un diámetro basal significativamente menor que los que caen con las raíces aflorando y los muertos en pie. En general, se puede decir que los árboles que caen con sus raíces aflorando son más largos y con un mayor diámetro basal que los que caen con la base rota; a su vez los árboles que mueren en pie, si bien presentan una longitud significativamente menor a de los árboles desarraigados, sus diámetros son grandes aunque no son significativamente distintos de los que caen con las raíces aflorando (Fig. 4.2 y 4.3). Esto quiere decir que el tipo de caída está fuertemente asociado con el tamaño del árbol.

Un factor que seguramente afecta al tipo de caída y que no se consideró en el análisis fue la evidencia de ataque por insectos. Si bien los datos se registraron en el campo, esta variable no se pudo anexar, ya que tanto los árboles en pie como los árboles en el suelo, particularmente las especies de encinos y liquidambar, presentaban galerías e incluso insectos adultos del género *Pantophthalmus* (Diptera: Pantophthalmidae). Por ello, no se pudo discernir si el ataque de los mismos había sido previo a la caída de los árboles o posterior a la misma. Sin embargo, el análisis de la composición florística del material muerto, que se presenta más adelante, aporta evidencias sobre la influencia de la presencia de estos insectos.

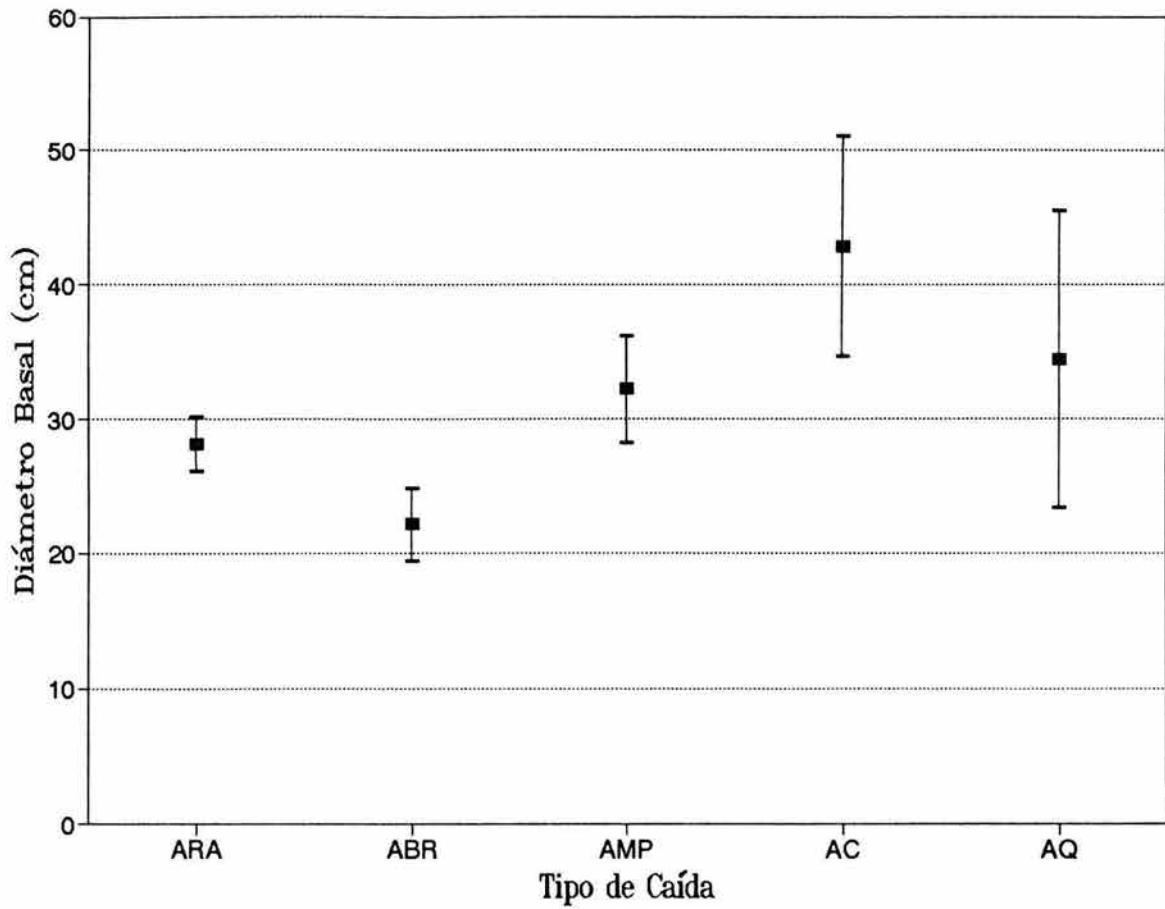


Figura 4.3. Diámetro basal promedio en función del tipo de caída para los 3 sitios del bosque mesófilo. Se indica el intervalo de confianza para la media al 95%. La simbología para los tipos de caída, así como el valor de  $n$  para cada caso es la misma que en la Fig. 4.2.

## 2. Orientación de la Caída de los Árboles

La alta proporción de los árboles que caen con sus raíces aflorando y con la base rota sugiere que el efecto del viento puede ser la causa principal de muerte de los árboles. Para determinar si la caída de los árboles se correlacionaba con los patrones de circulación local del viento así como si éstos afectaban homogéneamente a los sitios, se obtuvieron los histogramas circulares correspondientes a la dirección de caída de árboles para los tres sitios (Figs. 4.4, 4.5 y 4.6). Los ángulos promedio para éstos y su desviación circular estandar se indican en cada figura. Previo a la comparación de las distribuciones circulares, se realizó la prueba de significancia del ángulo medio, prueba de Rayleigh (Zar 1974), para los tres sitios con el objeto de probar la hipótesis nula de que la distribución circular era aleatoria contra la alternativa de que la dirección de caída de los árboles se ajustaba a un valor promedio.

De acuerdo con la prueba de Rayleigh, el ángulo medio estimado para la Zona Expuesta ( $160^{\circ} \pm 131.78^{\circ}$ ) no resultó significativo para describir la dirección de caída (Cuadro 4.2), ya que presenta un coeficiente de variación muy alto 82.36%. Esto quiere decir que los árboles en este sitio caen sin ninguna dirección determinada, o bien que la dirección de caída de los árboles en esta zona es aleatoria. El ángulo promedio estimado para las Zonas Intermedia ( $254^{\circ} \pm 68.63^{\circ}$ ) y Protegida ( $194^{\circ} \pm 78.09^{\circ}$ ), resultó altamente significativo (Cuadro 4.2), siendo su coeficiente de variación de 27.09% para la Zona Intermedia y de 40.25% para la Protegida. Los

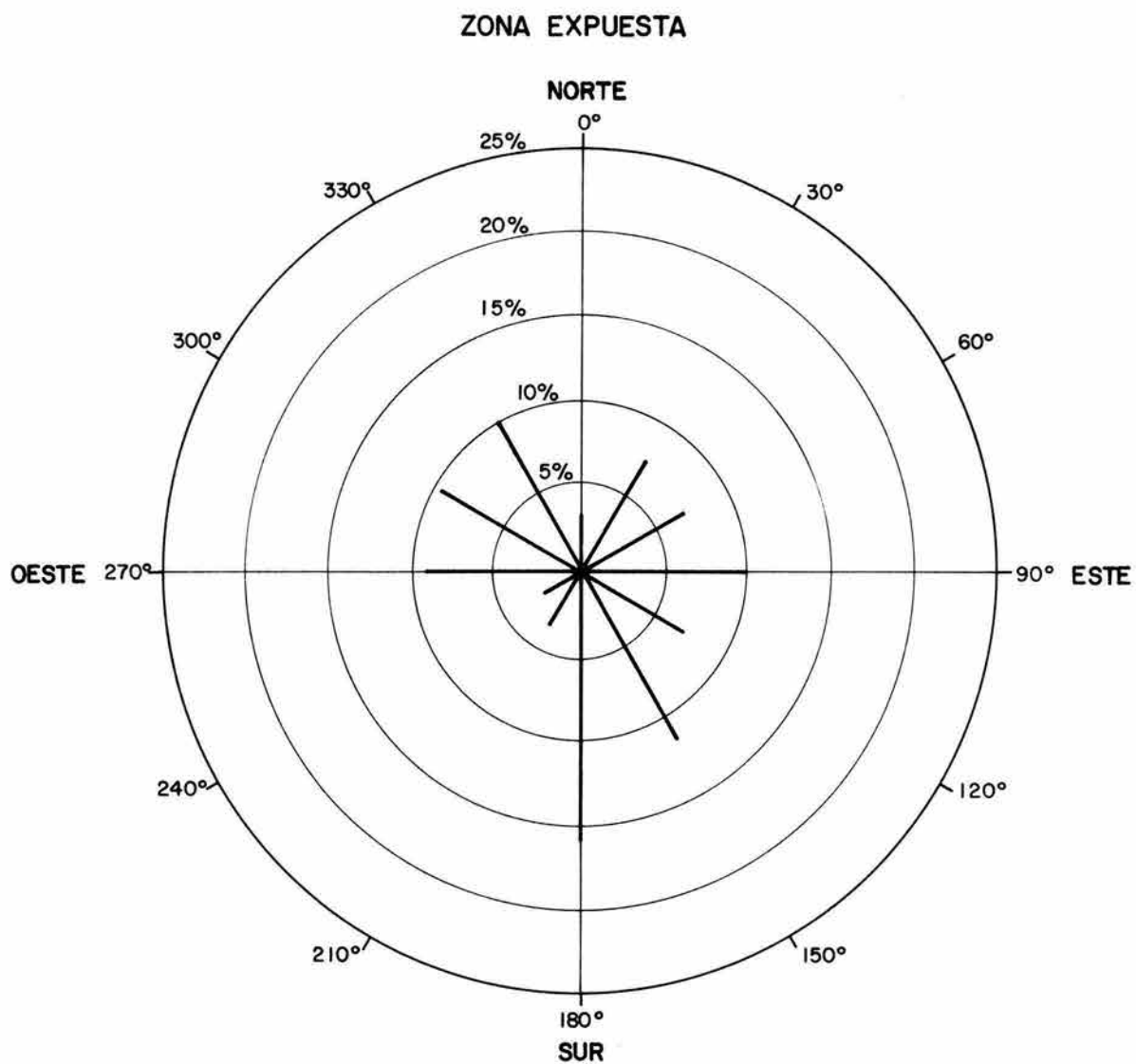


Figura 4.4. Distribución de frecuencias circular referente a la dirección de caída de los árboles registrados en la Zona Expuesta (2 ha) del bosque mesófilo de montaña. La dirección de caída no se consideró para los árboles muertos en pie ni para los cortados. Angulo medio =  $160^\circ$ , desviación circular estandar =  $131.78^\circ$ ,  $n = 237$ .

## ZONA INTERMEDIA

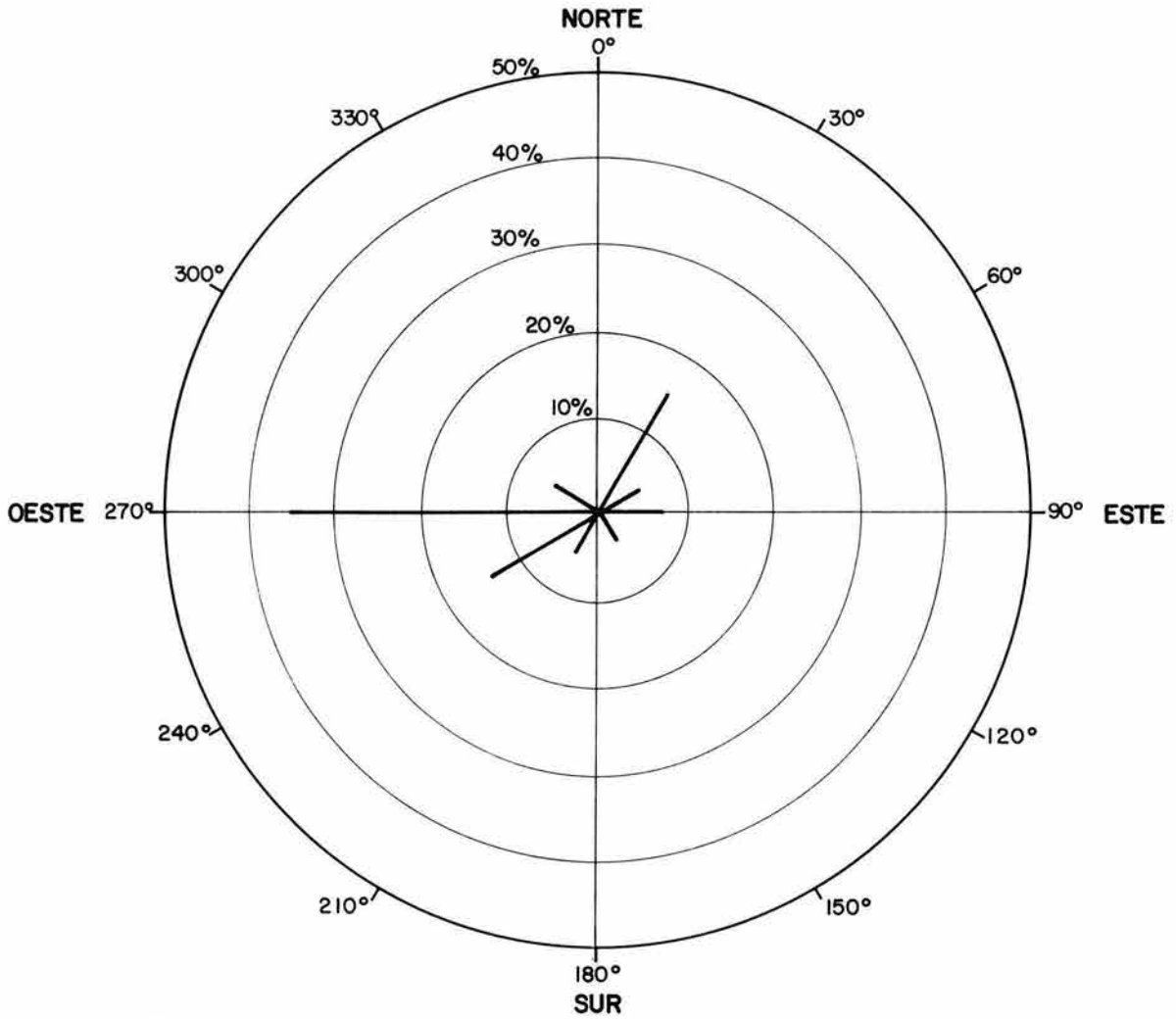


Figura 4.5. Distribución de frecuencias circular referente a la dirección de caída de los árboles registrados en la Zona Intermedia (2 ha) del bosque mesófilo de montaña. La dirección de caída no se consideró para los árboles muertos en pie ni para los cortados. Angulo medio =  $254^\circ$ , desviación circular estandar =  $68.63^\circ$ ,  $n = 108$ .

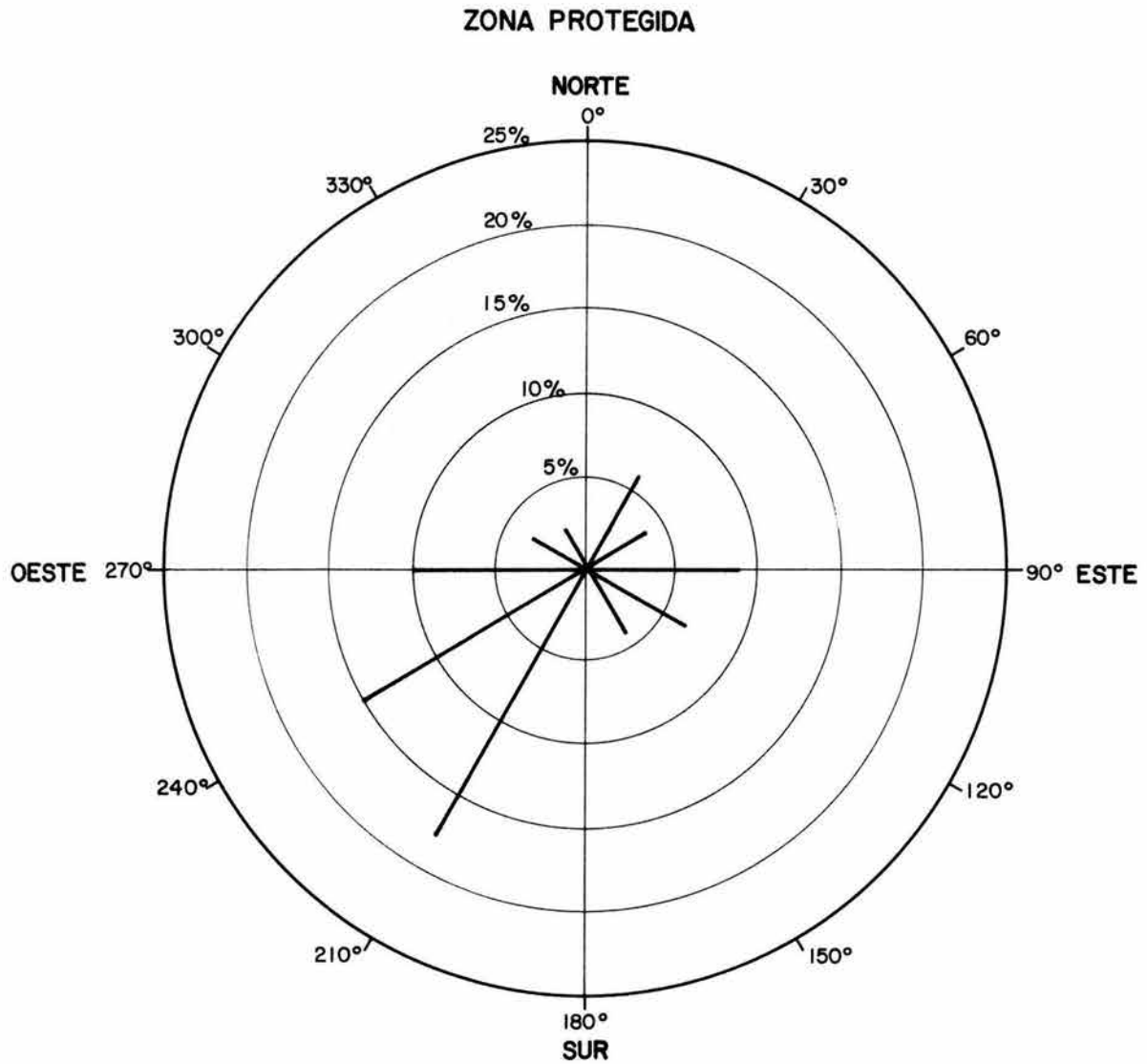


Figura 4.6. Distribución de frecuencias circular referente a la dirección de caída de los árboles registrados en la Zona Protegida (2 ha) del bosque mesófilo de montaña. La dirección de caída no se consideró para los árboles muertos en pie ni para los cortados. Angulo medio =  $194^\circ$ , desviación circular estandar =  $78.09^\circ$ ,  $n = 138$ .

resultados de esta prueba indican que en estas dos zonas los árboles caen con una dirección definida y que más del 60% de los árboles cayeron entre los 180° y 270°.

Con base en estos resultados se procedió a realizar la prueba de Watson-Williams (Zar 1974) para probar si los ángulos medios de las distribuciones circulares de los dos últimos sitios (intermedio y protegido) presentaban la misma media poblacional. El valor estimado fue de  $F = 37.687$ , con  $g.l. = 1, 244$ , y  $p < 0.001$ ; por lo que se rechaza la hipótesis nula y se concluye que la dirección de caída en estos sitios no presenta el mismo ángulo medio. Esto quiere decir que la dirección de caída promedio de los árboles es diferente en la Zona Intermedia y en la Zona Protegida.

Cuadro 4.2. Prueba de Rayleigh para probar la significancia del ángulo promedio estimado para las Figs. 5.4, 5.5 y 5.6. En el cuadro:  $n$ , número de árboles;  $r$ , estadística para la distribución circular;  $R$ , estadística de Rayleigh;  $z$ , estadística  $z$  de Rayleigh (Zar 1974). Nivel de significancia: \* $p < 0.05$ , \*\* $p < 0.01$ , \*\*\* $p < 0.001$ .

SITIOS	$n$	$r$	$R$	$z$
Zona Expuesta	237	0.071	16.825	1.194
Zona Intermedia	108	0.488***	52.693***	25.709***
Zona Protegida	138	0.395***	54.526***	21.544***

### 3. Composición Florística del Material Muerto

La composición florística del material muerto es muy variada



por la gran diversidad de especies arbóreas que constituyen el dosel superior del bosque mesófilo (ver descripción de la vegetación en el capítulo anterior). Se registraron un total de 20 especies en las áreas perturbadas, 17 arbóreas y 3 arbustivas, cuya distribución de abundancias por especie se presenta en la Fig. 4.7. En la gráfica también se presenta la comparación de la abundancia de cada especie con su índice de dominancia por hectárea, éste último estimado por Puig et al. (1983) para parcelas del bosque maduro. El índice de dominancia, se indica en la parte superior de cada barra de la distribución de abundancias de las especies. Los árboles muertos más abundantes corresponden con las especies arbóreas de mayor talla del dosel superior y cuyo índice de dominancia es también el mayor (*Quercus sartorii*, *Quercus germana*, *Clethra pringlei* y *Liquidambar styraciflua*). *Cercis canadensis* es la única especie que forma parte de lo que Puig et al. (1983) denominan el segundo estrato arbóreo y cuya talla es menor a la de las anteriores (ver capítulo anterior). Estas cinco especies representan el 78.5% de las especies formadoras de claros para el bosque mesófilo. El resto de las especies que se muestran en la Fig. 4.7, se encuentran con menor frecuencia en los claros, y pertenecen a estratos inferiores, de manera que probablemente se cayeron a consecuencia de la caída de alguno de los árboles del dosel superior.

No todos los árboles que caen al suelo mueren, algunos de ellos son capaces de rebrotar; sin embargo, el porcentaje de árboles que rebrotan es muy bajo para el bosque mesófilo.

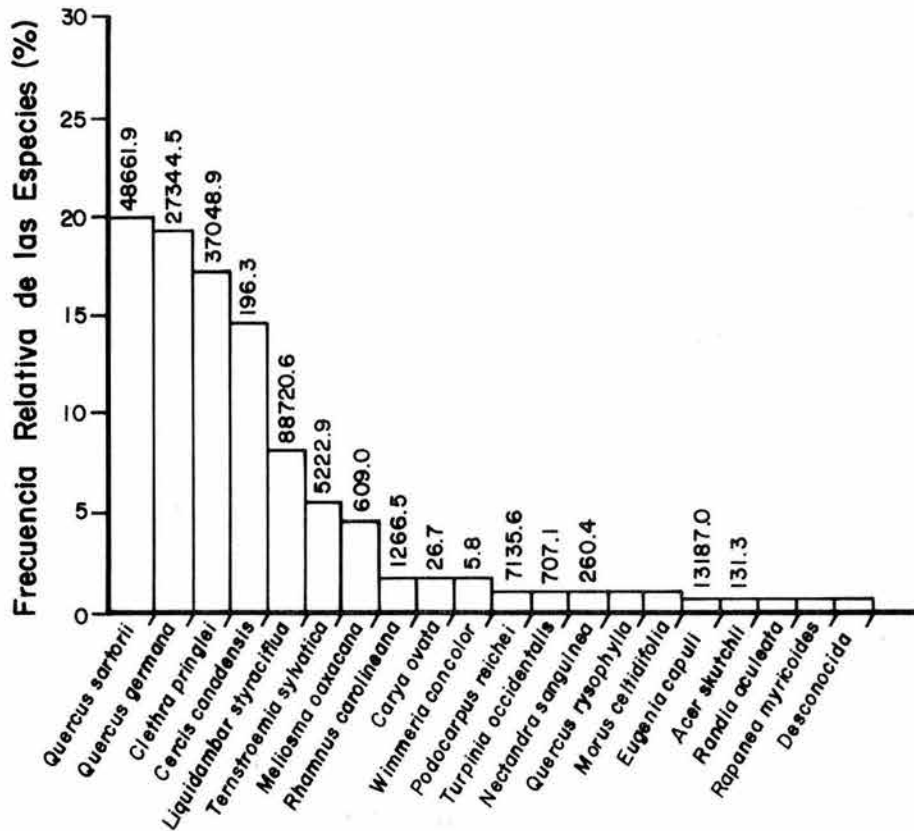


Figura 4.7. Abundancia relativa de las especies arbóreas caídas en el suelo, comparada con su índice de dominancia por hectárea para las Zonas Expuesta, Intermedia y Protegida del bosque mesófilo de Tamaulipas. El índice de dominancia se obtuvo de Puig *et al.* (1983). n = 545.

Considerando el total de árboles que cayeron en las 6 hectáreas (545), únicamente el 7.52% de ellos se registraron vivos. Asimismo, se observó que no todas las especies son capaces de rebrotar. En el bosque solamente se registraron 10 de las 20 especies referidas en la Fig. 4.7 con rebrotes: *Meliosma oaxacana* (7 árboles), *Clethra pringlei* (7), *Quercus sartorii* (6), *Ternstroemia sylvatica* (5), *Cercis canadensis* (5), *Turpinia occidentalis* (4), *Liquidambar styraciflua* (3), *Magnolia schiedeana* (2), *Quercus germana* (1) y *Carya ovata* (1). Todas estas especies pertenecen al estrato arbóreo a excepción de *Ternstroemia sylvatica*, que es un arbusto. Casi todos los individuos que se registraron con rebrotes provenían de árboles que cayeron con su base rota, aunque eventualmente se encontraron rebrotes de árboles que cayeron con las raíces aflorando, mismos que presentaban alguna porción radicular todavía fija al suelo.

Como se dijo anteriormente, algunos autores asocian el tipo de caída de un árbol con la especie a la que pertenecen, debido a que sus características anatómicas y arquitectónicas les son intrínsecas (Putz et al. 1983). De acuerdo con ello, se probó si existía un tipo de caída específico de la especie utilizando para ello una prueba de independencia de ji-cuadrada para una tabla de contingencia de 3 x 5, considerando los tipos de muerte más frecuentes (árboles con raíces aflorando, árboles con las base rota y árboles muertos en pie) para las 5 especies que cayeron con mayor abundancia de acuerdo con la Fig. 4.7. La hipótesis nula de que las especies y el tipo de caída eran independientes se rechazó con

un nivel del 95% de confianza ( $X^2 = 15.92$  con 8 g.l.; Cuadro 4.3), concluyéndose que al menos alguna asociación es significativa.

Cuadro 4.3. Prueba de ji-cuadrada para probar la asociación entre las cinco especies que caen con mayor frecuencia y su tipo de caída: ARA, árboles con raíces aflorando, ABR, árboles con la base rota; AMP, árboles muertos en pie. Los valores esperados se indican entre paréntesis. El número total de árboles fue de 444 individuos.

ESPECIE	TIPO DE CAIDA		
	ARA	ABR	AMP
<i>Cercis canadensis</i>	32 (34)	24 (25.58)	12 (9.47)
<i>Clethra pringlei</i>	48 (49.5)	45 (37.24)	6 (13.79)
<i>Liquidambar styraciflua</i>	27 (25)	19 (18.81)	4 (6.19)
<i>Quercus germana</i>	44 (35)	19 (26.33)	7 (8.67)
<i>Quercus sartorii</i>	71 (78.5)	60 (59.05)	26 (19.45)

$$X^2 \text{ calc} = 15.922$$

$$X^2, 8 \text{ g.l.}, \alpha^{0.05} = 15.507$$

Posteriormente, se procedió a analizar los residuales estandarizados (Everitt 1977) para determinar qué especies presentaban una asociación con su tipo de caída. De acuerdo con esta prueba, si las variables dentro de la tabla son independientes, entonces los residuales ajustados se distribuyen normalmente con media cero y varianza unitaria, de tal forma que cualquier residual ajustado con un valor mayor a  $\pm 1.96$  se

considera que presenta una asociación significativa (Cuadro 4.4).

Para el caso que estamos analizando el encino roble, *Quercus germana*, generalmente cae con las raíces aflorando; más no así el encino blanco, *Quercus sartorii*, que contrario a lo que se esperaría por poseer una madera dura, generalmente muere en pie. A su vez la pomarrosa, *Clethra pringlei*, presenta significativamente menos individuos muertos en pie de lo que se esperaría por un evento aleatorio. Estos resultados indican nuevamente que no sólo el efecto del viento es el que está operando de manera determinante sobre la caída de los árboles en el bosque mesófilo. La asociación significativa del tipo de caída con la especie *Quercus sartorii* (Cuadro 4.4), sugiere que el debilitamiento de los árboles de esta especie se debe a la presencia de la plaga de insectos anteriormente señalada.

Cuadro 4.4. Residuales estandarizados para probar diferencias entre las especies y su tipo de caída de acuerdo con la prueba de ji-cuadrada. La simbología es la misma que para el cuadro 4.4. En negritas se muestran los valores que indican asociaciones significativas. En negritas se muestran los valores que indican asociaciones significativas.

ESPECIE	TIPO DE CAIDA		
	ARA	ABR	AMP
<i>Cercis canadensis</i>	-0.527	-0.429	1.433
<i>Clethra pringlei</i>	-0.342	1.826	<b>-2.167</b>
<i>Liquidambar styraciflua</i>	0.6	0.059	-0.998
<i>Quercus germana</i>	<b>2.344</b>	<b>-1.971</b>	-0.660
<i>Quercus sartorii</i>	-1.489	0.195	<b>1.974</b>

## D. Discusión

Varios autores han tratado de diferenciar si son los factores físicos y/o los biológicos los que producen la muerte de los árboles, analizando las frecuencias relativas de los tipos de caída para diferentes comunidades boscosas (Cuadro 4.5). Estos autores, al igual que Wood (1970) y Brewer y Merritt (1978), coinciden en que los bosques que presentan altos porcentajes de árboles desarraigados, son comunidades en donde las principales perturbaciones se deben a la acción de ciclones y huracanes. De manera más amplia, Brokaw (1982, 1985a) establece que la caída de árboles desarraigados o rotos en la base está determinada por la acción de la lluvia, el viento, así como por características topográficas y del suelo.

El alto porcentaje de árboles con raíces aflorando (Fig. 4.1), el tamaño de los árboles (Fig 4.2 y 4.3), así como los resultados sobre la dirección de caída de los árboles (Figs. 4.4 a 4.6) que se presentan para el bosque mesófilo de montaña sugieren que la caída de árboles está relacionada con la influencia de factores físicos. En particular, la alta exposición al viento y a los ciclones tropicales seguramente establece la alta mortalidad de árboles dentro de la comunidad. Las ráfagas de vientos máximos que se han registrado para la zona (Cuadro 4.6) seguramente provocan la caída de numerosos árboles. A este respecto, particularmente el ciclón Inés entró a tierra con ráfagas de viento hasta de 230

km/h provocando una alta mortalidad de árboles en Tamaulipas (SARH 1980). De hecho, muchos de los claros en el bosque mesófilo, como se verá en el siguiente capítulo, se forman por caídas múltiples, encontrándose claros que se produjeron por la caída de hasta once y quince árboles. Estas caídas múltiples difícilmente se presentan en comunidades que no se ven afectadas por ciclones tropicales (Brokaw y Walker 1991; Frangi y Lugo 1991; Walker 1991).

Comparando entre sí los sitios analizados, se puede decir que la caída natural de árboles no ocurre homogéneamente en el bosque mesófilo. En la Zona Expuesta, la caída de árboles es mayor y más errática que en las otras dos zonas (Figs. 4.4 a 4.6 y Cuadro 4.2). Estos resultados se deben a que este sitio se encuentra sobre la vertiente más oriental de la Sierra de Cucharas, casi en la cima, la cual recibe la influencia directa de los vientos alisios que prevalecen durante todo el año, así como de los vientos fríos de invierno ("nortes"), y representa el frente de choque de los desplazamientos ciclónicos que, en esta región, son altamente frecuentes (Jaúregui 1967, Cuadro 4.6). Asimismo, como se dijo al describir los sitios de estudio (Capítulo 3), la Zona Expuesta es la que presenta el relieve con mayor pendiente y pedregosidad, resultados que conjuntamente determinan una fisonomía contrastante con las otras dos zonas. La Zona Expuesta carece de un dosel superior continuo y cerrado por la escasez de árboles vivos y por la gran abundancia individuos muertos. Contrariamente, las Zonas Protegida e Intermedia presentan un dosel continuo y cerrado, mismo que se fragmenta por la caída de árboles. En estas zonas, se puede

Cuadro 4.5. Tipos de caída de los árboles del dosel para distintas comunidades boscosas. Los valores son porcentuales.

Tipo de Comunidad	Formas de Mortalidad de los Árboles				
	Raíces Aflorando	Base Rota	Muertos en Pie	Cortados	Otras Causas
Bosque Húmedo Tropical Isla de Barro Colorado Panamá <sup>1</sup> & <sup>2</sup>	17	60	14	-	9
Bosque Mesófilo <i>Liquidambar-Quercus</i> Tamaulipas México <sup>3</sup>	48.3	37.6	11.4	1.8	-
Bosque Mesófilo "Elfin Forest" Monteverde Costa Rica <sup>4</sup>	41	39	-	-	20*
Bosque Templado <i>Tsuga, Acer, Fagus</i> Montes Apalaches E.U.A. <sup>5</sup>	19	59	10	-	13
Bosque Templado <i>Fagus, Magnolia</i> Texas E.U.A. <sup>6</sup>	-	21	77	-	2
Bosque Templado <i>Tilia, Carpinus, Pinus, Quercus</i> Bialowieza Polonia <sup>7</sup>	50.8	8.4	40	-	0.8
Bosque Templado <i>Pinus, Quercus</i> Baja California Sur México <sup>8</sup>	20.5	39.5	26.4	0.9	12.7

<sup>1</sup> Putz y Milton (1982); <sup>2</sup> Putz et al. (1983); <sup>3</sup> Este trabajo; <sup>4</sup> Lawton y Putz (1988); <sup>5</sup> Runkle (1982); <sup>6</sup> Harcombe y Marks (1983); <sup>7</sup> Falinski (1978); <sup>8</sup> Arriaga (1988b).

\* Incluye ramas y árboles muertos en pie.



observar que la dirección de caída corresponde más nítidamente a la acción de los vientos que presentan una dirección general NE-SW, así como a la trayectoria promedio de desplazamiento ciclónico obtenida para esta región, que en general ocurre en dirección oeste (Cuadro 4.6).

Cuadro 4.6. Características de los ciclones que han alcanzado la costa del Golfo de México y que han penetrado al país por el Estado de Tamaulipas de 1960 a 1980 (SARH 1980).

HURACAN	AÑO	VELOCIDAD DE MOVIMIENTO (km/hr)	VIENTOS MÁXIMOS (km/hr)	COORDENADAS	TRAYECTORIA PROMEDIO ANTES DE TOCAR TIERRA
INES	1966	16	230	22.9 °N 95.5 °W	WNW
FERN	1967	12	140	22.4 °N 95.5 °W	W
ELLA	1970	18	185	24.1 °N 98.0 °W	WNW
EDITH	1971	10	70	23.0 °N 95.7 °W	NNW
CAROLINE	1975	12	185	24.3 °N 97.9 °W	W
ANITA	1977	15	120	23.5 °N 98.5 °W	WSW

Otros factores exógenos que pudiesen actuar sobre este bosque, como son el fuego y la entresaca selectiva derivada de las actividades humanas, tienen un efecto menospreciado dada la baja incidencia con que se presentan dentro de la comunidad (Cuadro

4.5). De hecho la inexistencia de sequías prolongadas así como la alta humedad relativa, que prevalece en el bosque de neblina durante todo el año, desfavorecen la propagación de incendios forestales de gran magnitud. Asimismo la forma de explotación de los recursos que actualmente realizan los ejidatarios, quienes viven de una agricultura de subsistencia y de la caza y recolección de productos silvestres, evita la explotación intensiva y comercial de las especies maderables.

Por otro lado, un factor endógeno que puede afectar la caída de árboles en el bosque es la infestación diferencial de insectos del género *Pantophthalmus roseni* (Diptera: Pantophthalmidae). En un trabajo preliminar, Reyes-Castillo (1985) reportó que las larvas de los dípteros desarrollaban galerías transversales y longitudinales sobre *Liquidambar styraciflua* y *Quercus* spp. Sin embargo, en un trabajo más completo, Flores-Lara y Sánchez-Ramos (1989) reportan que las larvas de este insecto se desarrollan únicamente sobre las especies de encino, encontrando que alrededor del 42.3% de los individuos en pie de *Q. sartorii* estaban infestados, en comparación con tan sólo el 3.8% de los individuos en pie de *Q. germana*. Estos resultados concuerdan con lo obtenido para las especies de encino y explican el patrón de mortalidad específico que se obtuvo para *Q. sartorii* (Cuadro 4.5). Si bien las especies del género *Quercus*, por presentar un tipo de madera dura y poco elástica, teóricamente se esperaría que cayeran con las raíces aflorando (Putz et al. 1983); en el bosque se observó que solamente *Q. germana* se asoció significativamente con este tipo de

caída, en tanto que el encino blanco, *Q. sartorii*, se asoció significativamente con un tipo de caída que es característico de árboles infestados por patógenos y/o insectos, como es la muerte en pie (White 1979; Bormann y Likens 1979; Harcombe y Marks 1983). Por tanto, no se puede generalizar que las especies de géneros de madera dura necesariamente se ajusten a un solo tipo de caída.

Las especies que son capaces de sobrevivir después de caer, produciendo brotes en sus bases, representan un bajo porcentaje en el bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas (7.52% de 545 árboles), en comparación con los obtenidos para otras comunidades boscosas. Harcombe y Marks (1983) reportaron un porcentaje mayor de árboles que rebrotan (36% de 491 árboles) para los bosques deciduos del sureste de Texas en E.U.A. En este bosque deciduo, la principal causa de muerte se debe al ataque de patógenos y no al efecto del viento y de la actividad ciclónica, como sucede en el bosque mesófilo de Tamaulipas (Cuadro 4.5), por lo que quizás esto explique la baja proporción de árboles sobrevivientes que se registró para el bosque mesófilo.

De los resultados presentados en este capítulo, se puede concluir que el régimen de caída de árboles para el bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas, por el gran número de árboles en el suelo (90.83 árboles en promedio por hectárea), así como por el alto porcentaje de árboles que mueren desarraigados (48.3%) y con la base rota (37.6%), es el resultado del efecto del viento y de la actividad ciclónica a la que está sometida la Sierra de Cucharas. Asimismo, se concluye que la caída natural de árboles no es

homogénea dentro del bosque, encontrándose sitios más susceptibles a este tipo de perturbaciones por su ubicación espacial y su topografía, como resultó ser la Zona Expuesta. En estas parcelas del bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas, el material muerto lo constituyen primordialmente las especies arbóreas del dosel superior (20 especies en total), reportándose un bajo porcentaje de especies con capacidad de rebrotar (sólo 10 especies que conforman el 7.52% de 545 árboles se registraron con brotes). Las cinco especies de mayor importancia estructural de acuerdo con Puig et al. (1987): *Quercus germana*, *Q. sartorii*, *Clethra pringlei*, *Liquidambar styraciflua* y *Cercis canadensis*, constituyen el 78.5% de las especies formadoras de claros y todas ellas son capaces de rebrotar. Estas especies, a su vez, son las que alcanzan el mayor tamaño, mismo que se asocia con el tipo de caída. Finalmente, se puede concluir que el tipo de caída difiere entre especies de un mismo género, encontrándose que *Quercus germana* generalmente cae con las raíces aflorando; mientras que *Quercus sartorii* muere en pie, probablemente debido al debilitamiento producido por el ataque de dípteros parásitos.

## V. DINAMICA DE CLAROS

### A. Introducción

La caída natural de árboles produce claros en el dosel del bosque, que determinan el inicio del ciclo de crecimiento forestal (Oldeman 1974; Whitmore 1975). Este ciclo de crecimiento es un proceso repetitivo, a través del cual, el bosque se desarrolla hasta alcanzar su madurez estructural. Las diversas fases de crecimiento que constituyen este ciclo son: la fase de claro, la fase de construcción y la fase madura (Whitmore 1975, 1978, 1989; Hallé et al. 1978); de manera que las comunidades boscosas representan arreglos de mosaicos intercambiantes, espacial y temporalmente, entre dichas fases (Whitmore 1975, 1989; Bormann y Likens 1979; Martínez-Ramos et al. 1988).

Cuando se produce la caída de un árbol, y por tanto la apertura de un claro, hay una serie de cambios microambientales que contrastan con los que se presentan bajo un dosel cerrado. Algunos de estos cambios son en la cantidad y en la calidad de luz, en la temperatura del suelo y del aire, en la humedad relativa del aire, en la disponibilidad de nutrientes y agua, y en el microrrelieve y perfil del suelo (Armson y Fessenden 1973; Falinski 1978; Bormann y Likens 1979; Chazdon y Fetcher 1984; Vásquez-Yanes y Orozco-Segovia 1985; Riera 1985; Vitousek 1985; Schaetzl 1986). Estos

cambios en el ambiente interno de los claros producen incrementos en la germinación, establecimiento, crecimiento y reproducción de especies vegetales pioneras (Denslow 1980; Hartshorn 1980; Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla 1986; Vázquez-Yanes et al. 1990). La dinámica de apertura de claros, por ende, resulta una fuente importante de heterogeneidad ambiental (espacial y temporal) para comunidades boscosas, y por ello es relevante determinarla.

Algunas de las características de los claros que a los especialistas en el tema les ha preocupado son, por un lado, la definición del término "claro" (Watt 1947; Brokaw 1982; Runkle 1982; Popma et al. 1988), y por el otro, la determinación de su extensión en el espacio (forma, tamaño y localización), su distribución en el tiempo, y la severidad o magnitud de la perturbación que dió origen al mismo (White 1979; Denslow 1980; Brokaw 1982, 1985a; Runkle 1982, 1985; Nakashizuka 1984b; Martínez-Ramos 1985; Moore y Vankat 1986; Veblen 1986; Hubbell y Foster 1986; Lieberman et al. 1989). Estas tres últimas características son de particular interés para describir el régimen de perturbaciones de una comunidad boscosa, por las consecuencias que implican en la disponibilidad de sitios seguros y predecibles para la regeneración.

El papel que juegan los claros en la dinámica de regeneración de comunidades vegetales está bien documentado para bosques tropicales y templados (e.g. Hartshorn 1980; Brokaw 1985a; Runkle 1985); sin embargo, para bosques mesófilos de montaña es poco lo que se conoce acerca de estos procesos (Lawton y Putz 1984). Por

ello, dentro de este marco teórico en este capítulo se plantean las siguientes preguntas: 1. ¿Existe una estructura de claros característica para el bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas? Si es así, ¿cuáles son los atributos cuantitativos que definen la estructura de los claros?, 2. ¿Cuál es el régimen de perturbación para la comunidad? y 3. ¿Es comparable este régimen con los resultados obtenidos para otros sistemas boscosos?

Para responder a estas interrogantes, se analiza la dinámica de claros de las Zonas Protegida e Intermedia del bosque, para un período de dos años. Se describen algunos componentes del régimen de perturbación como son el tamaño de los parches de regeneración (sitios en fase de construcción), la magnitud o severidad de las perturbaciones, definida ésta como el número de árboles postrados o tirados en el suelo; así como la ocurrencia temporal de los claros, estimándose para ello, la tasa de producción de claros y el tiempo de recambio del bosque. Asimismo, se comparan estos resultados con los obtenidos para otras comunidades boscosas.

## B. Materiales y Métodos

En las parcelas correspondientes a las Zonas Protegida e Intermedia (4 has), se determinaron la frecuencia y el tamaño de los claros por unidad de área durante un período de 2 años (mayo 1984- mayo de 1986). El "claro" se consideró como aquel lugar en donde se presentó la caída de un árbol o de una rama con un

diámetro  $\geq$  25 cm, durante el período que comprendió el estudio; mientras que el "parche de regeneración" se consideró como aquel sitio en donde ocurrieron caídas de árboles o de ramas con las mismas dimensiones en diámetro, ya fuesen sencillas o múltiples, cuyos troncos todavía permanecían en el suelo y que se generaron antes de comenzar este estudio, independientemente del tiempo transcurrido. En este capítulo, se excluyó a la Zona Expuesta por las características que se mencionaron en el capítulo anterior que son básicamente la ausencia de un dosel cerrado y la elevada densidad de árboles en el suelo que se registró en este sitio. Las implicaciones de haber excluido a este sitio del análisis se analizan en el capítulo de Discusión General.

Existen una serie de metodologías para definir las dimensiones de un claro (Brokaw 1982, 1985a; Runkle 1982; Popma *et al.* 1988). El método más utilizado en sistemas tropicales para medir la extensión de los claros es el propuesto por Brokaw (1982), quien define a un claro como un hueco en el bosque cuya extensión abarca todos los niveles desde el dosel hasta una altura promedio de 2 m sobre el suelo forestal. Sin embargo, la aplicación de este método se ha visto que subestima el área que puede colonizarse por las especies pioneras, mismas que se establecen preferentemente en los márgenes de los claros (Popma *et al.* 1988); por esta razón decidí emplear la metodología propuesta por Runkle (1982), modificándola para el bosque mesófilo de Tamaulipas. De manera que las dimensiones de los claros y de parches de regeneración se registraron considerando el concepto de "claro expandido", *i.e.* el



área que se encuentra directamente por debajo de la abertura del dosel más el área que se extiende hasta las bases de los árboles del dosel, adyacentes a la abertura (Runkle 1982). El tamaño de los claros se estimó sumando cada una de las áreas triangulares que se formaban entre el centro del claro y los dos vértices que formaban cada par de árboles del dosel ubicados en la orilla del claro. En la Fig. 5.1, se ilustra esquemáticamente la forma de medición. Primero se estimó el perímetro de cada triángulo de acuerdo con la siguiente función:  $P=(a+b+c)/2$ , en donde  $P$ , es el perímetro;  $a$ ,  $b$ ,  $c$ , son los lados de cada triángulo medidos como la distancia entre los árboles periféricos y el centro del claro. Posteriormente se calculó el área de cada triángulo mediante la función:  $AT= per*(per-a)*(per-b)*(per-c)$ , en donde  $AT$ , es el área del triángulo. Con este valor, se obtuvo el área total del claro sumando las áreas de todos los triángulos.

El régimen de perturbaciones se describió con base en el porcentaje del área cubierta por claros y parches de regeneración, estimando la distribución de frecuencias del tamaño de éstos. Dicho histograma se ajustó a una función de distribución lognormal utilizando pruebas de bondad de ajuste (Kreyszig 1982). Con ello se obtuvieron las estadísticas descriptivas del tamaño de los claros para estas Zonas Protegida e Intermedia. La tasa de producción anual de claros así como el tiempo de recambio del bosque (Harshorn 1978), se estimaron con los datos registrados sobre la formación de claros para dos años en las Zonas Protegida e Intermedia, obteniendo valores promedio para calcularlas.

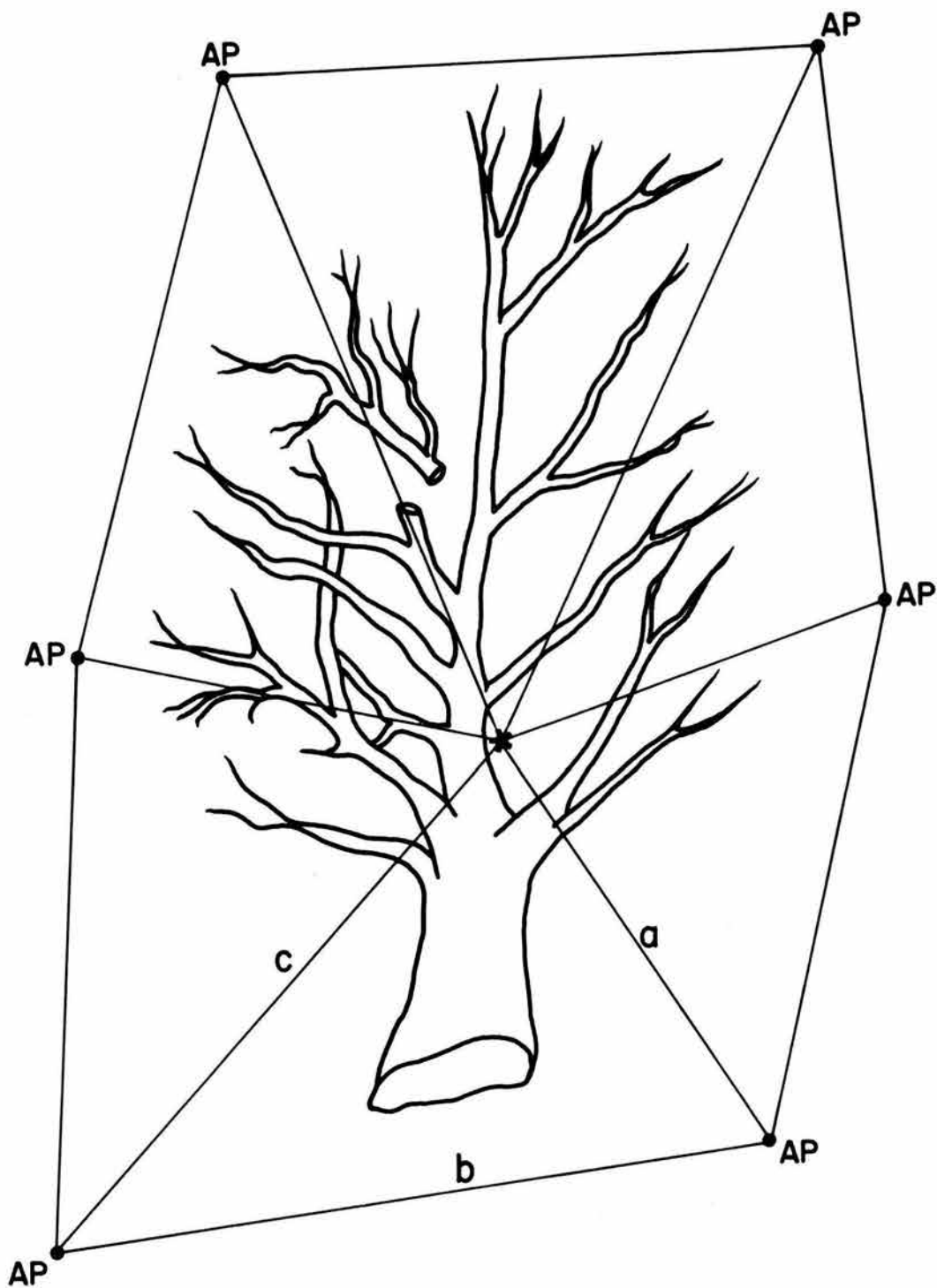


Figura 5.1. Representación esquemática de la medición de los claros y de los parches de regeneración en el bosque de neblina de la Reserva "El Cielo". En el diagrama, el centro del claro se representa por un asterisco (\*); *AP*, representa la base de los árboles periféricos a la abertura del dosel; y las letras *a*, *b*, *c*, representan el perímetro de cada triángulo.

## C. Resultados

### 1. Componentes del Régimen de Perturbaciones

Con base en la descripción de los claros de las Zonas Protegida e Intermedia, se delineó el régimen de perturbaciones para el bosque de neblina. En esta comunidad, el 25.4% del área total se encuentra cubierta por parches o sitios en fase de construcción, obteniéndose un promedio de 19 parches $\cdot$ ha $^{-1}$ . Se obtuvo la distribución de frecuencias del tamaño de los parches (Fig. 5.2), ajustando los datos a una distribución lognormal, utilizando para ello la prueba de ji-cuadrada para datos agrupados, para probar la bondad del ajuste (Kreyszig 1982). La hipótesis nula de que los datos se podrían ajustar a una distribución lognormal no se rechazó con un 99% de confianza. Las estadísticas descriptivas estimadas para esta distribución son  $4.71 \pm 0.6$ , que corresponden, en escala aritmética, a un valor medio de 110.86 m $^2$  con un intervalo que está entre 60.95 m $^2$  y 202.35 m $^2$ . Setenta y cuatro por ciento de los parches son pequeños, formándose por la caída de uno a tres árboles del dosel; solamente 16% de los parches se llegan a generar por la caída de más de 6 árboles. Por tanto, los parches pequeños parecen ser los importantes en la creación de un mosaico heterogéneo para esta comunidad boscosa, en comparación con la proporción de área perturbada que cubren los parches grandes.

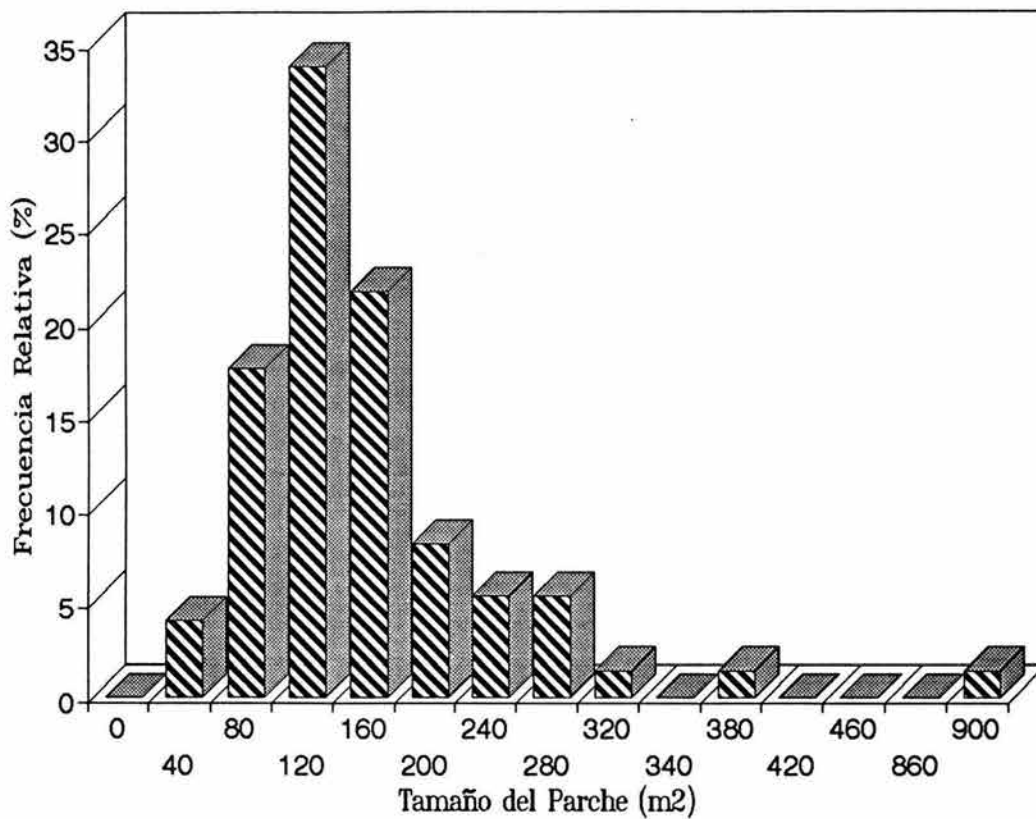


Figura 5.2. Distribución de frecuencias del tamaño de los parches de regeneración para las Zonas Protegida e Intermedia del bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas,  $n = 74$ .

Asimismo, se midió la magnitud o severidad de la perturbación, entendida ésta como el número de árboles postrados o caídos que formaron cada claro (Fig. 5.3). En la gráfica, se aprecia que la gran mayoría de los claros se forman por la caída múltiple de los árboles del dosel. Sólo un claro se formó por la caída de ramas, mientras que los claros que se producen con mayor frecuencia son aquéllos generados por la caída de 2 y 4 árboles.

## **2. Dinámica de Claros**

La creación de claros se observó durante un período de dos años, estimándose con estos datos la tasa anual de producción de claros, así como la tiempo de recambio del bosque (Hartshorn 1978). El Cuadro 5.1 muestra estos resultados para las Zonas Protegida e Intermedia. La diferencia que se especifica entre la producción natural y la producción total de los claros se debe a que los habitantes de la región crearon un claro "artificial" derribando un encino y provocando con ello una caída múltiple de cuatro árboles, de manera que la columna que se refiere a la producción total de claros incluye los claros naturales más los claros inducidos por la actividad humana.

Para las Zonas Protegida e Intermedia del bosque mesófilo, los tiempos de recambio o de reposición se estimaron en 157.5 años por causas de perturbación naturales y en 90 años considerando causas conjuntas (caídas naturales más las inducidas por el hombre). La tasa de caída de árboles se estimó en 0.75 árboles por hectárea por año, y en 1.25 árboles por hectárea por año por causas naturales

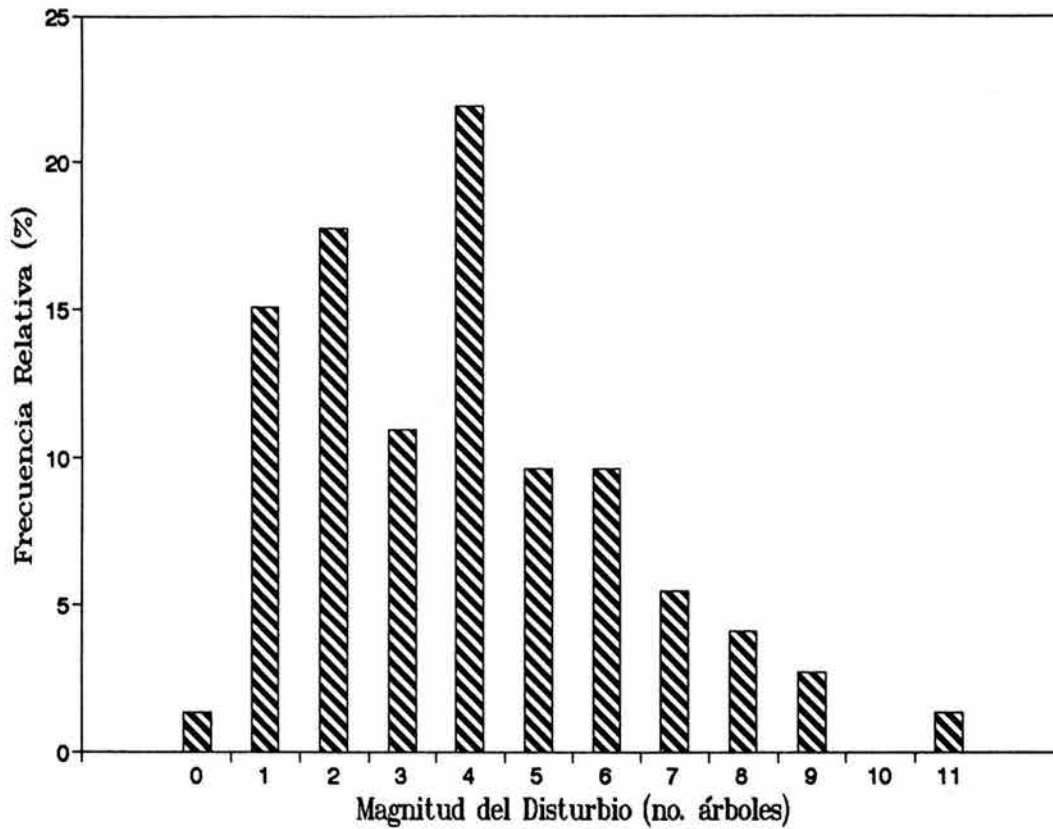


Figura 5.3. Distribución de frecuencias de la magnitud del disturbio, medida como el número de árboles que al caer formaron los parches de regeneración, para las Zonas Protegida e Intermedia del bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas,  $n = 74$  parches.

y conjuntas, respectivamente (Cuadro 5.1). Esto da como resultado un área promedio de 1.27% del bosque, que se perturba cada dos años por causas naturales y un área promedio de 2.22% del bosque que se perturba por causas conjuntas (caídas naturales más las inducidas por el hombre), cuyos valores promedio por año son  $0.635\% \cdot \text{ha}^{-1}$  y  $1.11\% \cdot \text{ha}^{-1}$ , respectivamente.

Cuadro 5.1. Producción de claros para un período de 2 años en las Zonas Protegida e Intermedia del bosque mesófilo de montaña. La columna sobre producción total de claros incluye los claros que se formaron por la caída natural de árboles más los claros que se produjeron por el efecto de las actividades humanas.

Variables	Producción de Claros	
	Naturales	Totales
Número de Árboles Postrados	6	10
Tasa de Caída de Árboles	0.75	1.25
Número de Claros Producidos	4	5
Area cubierta por Claros	508 m <sup>2</sup>	888 m <sup>2</sup>
Proporción del Area en Claros	1.27%	2.22%
Tiempo de Recambio	157.48 años	90.09 años

#### D. Discusión

La apertura de claros y el régimen de caída de árboles en comunidades boscosas tienen consecuencias importantes en la disponibilidad de sitios seguros y predecibles para la

regeneración, y por tanto en la composición florística y en la estructura de los bosques (Runkle 1985; Brokaw 1985a; Brokaw y Scheiner 1989). En este sentido, los resultados obtenidos para las Zonas Protegida e Intermedia del bosque mesófilo muestran que los claros cubren anualmente el 0.635% del área (media estimada a partir de la proporción del área cubierta por claros registrada para un período de dos años, Cuadro 5.1), y que el 25.4% del área se encuentra en fase de construcción. Por otro lado, el tiempo de recambio que se registró para estas zonas (157.5 años, Cuadro 5.1) es un valor alto que hace suponer que serían especies de porte arbóreo las que se favorecieran en estos sitios (Hartshorn 1980; Brokaw 1985a; Runkle 1985); las consecuencias de este resultado se analizarán en el siguiente capítulo.

Al igual que en otro tipo de comunidades tropicales y templadas (Runkle 1982; Brokaw 1985a; Foster y Reiners 1986; Denslow 1987; Martínez-Ramos et al. 1988; Qinghong y Hytteborn 1991), la distribución de tamaños de los parches que se estimó para las Zonas Protegida e Intermedia del bosque es una distribución sesgada (lognormal) hacia tamaños pequeños, cuyo valor promedio es de  $111 \text{ m}^2$ , presentando el 85% de los parches un área  $\leq 200 \text{ m}^2$  (Fig. 5.2). Asimismo el 66% de los parches de regeneración se forman por caídas múltiples de uno hasta 4 árboles prevaleciendo los claros que se formaron por la caída de 2 y 4 árboles (Fig. 5.3). No obstante, estas características estructurales de los claros no se pueden extrapolar a todo el bosque mesófilo de montaña; ya que, como se mencionó al inicio de este capítulo, en la Zona Expuesta



no se puede distinguir la formación de claros debido a la ausencia de un dosel continuo y a la gran abundancia de árboles muertos que se presentan en ella (Capítulo IV). Este resultado indica que en el bosque mesófilo está operando un régimen de caída de árboles de mayor intensidad y a una escala mayor que la que se aprecia a nivel de los claros descritos para las Zonas Protegida e Intermedia de este bosque.

Las comparaciones del régimen de caída de árboles y de la apertura de claros entre distintos tipos de vegetación, a escalas regionales o a escalas geográficas mayores, son difíciles de precisar debido a numerosos factores. Por un lado, la diferencia de criterios entre los autores para definir el término claro (Brokaw 1982, 1985a; Denslow 1987; Popma et al. 1988), así como la metodología y las escalas empleadas para su medición (Runkle 1982; Barden 1989), imponen severas restricciones para realizar dichas comparaciones. Por otro lado, aún cuando se utilice la misma definición y metodología, se interponen las diferencias de criterio para establecer el tamaño y la edad mínimas con las que se determina el área boscosa que presenta sitios en fase de claro y en fase de construcción. Asimismo, la longevidad asociada a cada fase del ciclo de crecimiento del bosque es variable para cada comunidad, y ello limita estas comparaciones. Aunado a estos factores existe también el problema de las variaciones climáticas (p.ej.: lluvia, viento, incidencia de huracanes o tormentas tropicales, tornados, ventiscas y nevadas) que ocurren anualmente, así como de las variaciones espaciales que se presentan en la

topografía y relieve del suelo; las cuales afectan de manera determinante la dinámica de apertura de los claros para una misma localidad (Martínez-Ramos et al. 1988; Bongers et al. 1988).

Estas mismas restricciones, se aplican a las estimaciones de los tiempos de recambio o de reposición de las comunidades al tratar de compararlas entre sí. El tiempo de recambio se refiere al lapso promedio que requiere un bosque para que el total de su superficie se cubra completamente por claros (Hartshorn 1978, 1980). Sin embargo, estas estimaciones pocas veces consideran los factores anteriormente señalados, así como: el estado de la regeneración de avanzada que se presenta antes de la apertura del claro y que afecta la velocidad con la que se cierra el dosel (Qinghong y Hytteborn 1991), el solapamiento por caídas subsecuentes de árboles en claros ya existentes (Martínez-Ramos et al. 1988), los efectos de vecindad de claros (Lawton y Putz 1988) y la varianza asociada a probabilidades diferenciales de caída por año (Riera y Alexandre 1988; Martínez-Ramos et al. 1988).

La dinámica de claros, siendo un proceso dependiente del tiempo, requiere de un largo período de observaciones en el campo y de áreas grandes para poder realizar estimaciones confiables, que a su vez sean comparables. A pesar de ello, Runkle (1985, 1989) establece que la tasa promedio de perturbación en los bosques por la caída natural de árboles muestra pocas variaciones entre sistemas tropicales y templados (Brokaw 1985a; Runkle 1985; Denslow 1987). Este autor indica que las tasas de recambio para bosques tropicales y templados se encuentran entre 0.5 y 2% del área por

año, dando como resultado tiempos de recambio comprendidos entre los 50 y los 200 años, aproximadamente. El rango que presenta este autor es bastante amplio; sin embargo si se comparan algunos de los parámetros relacionados con la producción de claros y los tiempos de recambio para algunas comunidades tropicales y templadas (Cuadro 5.2), se puede observar que este rango es aún mayor al propuesto por Runkle (1982, 1989).

A pesar de que es difícil contrastar inequívocamente estos resultados con una información generada con tantas variantes como las anteriormente señaladas, la tendencia general, de acuerdo con el Cuadro 5.2., parece indicar que las tasas de recambio son más altas para las comunidades tropicales en comparación con las templadas; por lo mismo el tiempo de recambio es menor en las comunidades tropicales que en las templadas (Cuadro 5.2). En este sentido las Zonas Protegidas e Intermedia del bosque mesófilo presentan un comportamiento intermedio entre éstas, ya que a excepción de los resultados obtenidos por Brokaw (1982) para el bosque joven en Barro Colorado, cuya tasa de recambio ( $0.63\% \text{ área} \cdot \text{año}^{-1}$ ) y tiempo de recambio (159 años) son equivalentes a los obtenidos en este trabajo, los tiempos de recambio para las comunidades tropicales son en general menores a los 150 años y en algunos casos, como los reportados para la selva de Los Tuxtlas en Veracruz por Martínez-Ramos (1985) y Martínez-Ramos et al. (1988), considerablemente menores a este lapso (24 años y  $47 \pm 45$  años, respectivamente). Por otro lado, los resultados obtenidos por Runkle (1982) para los bosques deciduos de Carolina del Norte y

Cuadro 5.2. Algunos parámetros sobre la producción de claros y los tiempos de recambio para algunas comunidades tropicales y templadas. Al pie del cuadro se indica la definición del claro utilizada por cada autor.

País	Latitud	Tipo de Vegetación	Tiempo (años)	Area (ha)	No. de Claros	Producción de Claros ( $\bar{x}$ ha <sup>-1</sup> año <sup>-1</sup> )	Area con Claros (m <sup>2</sup> )	Tasa de Recambio (% área año <sup>-1</sup> )	Tiempo de Recambio (años)	Edad de los Claros (años)	Autor
Africa Occidental											
Gabón											
Makokou	0°31'N	Bosque Tropical Perennifolio	5	35	111	0.63	-	-	60	≤5	Florence (1981)
Guyana Francesa											
Piste St. Elie	5°18'N	Bosque Tropical Perennifolio	1	21.5	16	0.74	2377	-	90.5	≤1	Riera (1986) <sup>1</sup>
Panamá											
Barro Colorado:											
Bosque Joven	8°45'N	Bosque Tropical Perennifolio	3.17	14.6	45	0.97	-	0.63	159	≤3	Brokaw (1982) <sup>2</sup>
Bosque Maduro			3.17	13.4	43	1.01	-	0.88	114		
Costa Rica											
Monte Verde	10°12'N	"Elfin Forest"	3	5.2	88	4-5	-	0.8-1.4	95	≤3	Lawton y Putz (1988) <sup>3</sup>
La Selva:											
Sitio plano	10°25'N	Bosque Tropical Perennifolio	6	4	29	1.21	3017	1.26	80	≤6	Hartshorn (1978) <sup>4</sup>
Sitio pantanoso			5	2	7	0.7	837	0.84	119	≤5	
Sitio en rodadero			5	2	13	1.3	723	0.723	138	≤5	
Sitio inclinado			5	4	17	0.85	1483	0.74	135	≤5	
México											
Veracruz											
Los Tuxtlas											
	18°36'N	Bosque Tropical Perennifolio	1	5	8	1.6	-	-	-	≤1	Torquebiau (1981)
Borde de Selva											
			<1	1.8	-	3.3	-	4.17	24	≤1	Martínez-Ramos (1985) <sup>2</sup>
			4	5	43	2.15	-	-	-	≤1	Martínez-Ramos et al. (1988) <sup>2</sup>
			70	5	-	-	-	<1-<10	47±45	≤1	
			fechados								
			3	1	-	-	-	0.73	138	≤4	Bongers et al. (1988) <sup>5</sup>
Tamaulipas											
Reserva El Cielo											
	23°12'N	Bosque Mesófilo de Montaña	2	4	4	nat. 0.5	508	0.635	157.5	≤2	Este trabajo <sup>6</sup>
					5	tot. 0.63	888	1.11	90		

continuación Cuadro 5.2.

País	Latitud	Tipo de Vegetación	Tiempo (años)	Area (ha)	No. de Claros	Producción de Claros ( $\bar{x}$ ha <sup>-1</sup> año <sup>-1</sup> )	Area con Claros (m <sup>2</sup> )	Tasa de Recambio (% área año <sup>-1</sup> )	Tiempo de Recambio (años)	Edad de los Claros (años)	Autor
E.U.A.											
Carolina de Norte y Tennessee		Bosque Templado Caducifolio	-	-	666	-	-	0.5-2 media 1	50-200 100	≤1	Runkle (1982) <sup>7</sup>
Great Smoky Mountains			-	-	-	-	-	<0.4	<250	-	Barden (1989) <sup>8</sup>
Michigan		Bosque Templado Caducifolio	130 fechados	35	-	-	-	0.57-0.69	145-175	≤1	Frelich y Lorimer (1991) <sup>9</sup>
Porcupine Mountains, Sylvania y Huron Mountains											
New Hampshire	44°13'N	Bosque Subalpino	100 fechados	667	132	-	220.11 ha	-	303	≤1	Foster y Reiners (1986) <sup>10</sup>
Suecia											
Fiby Urskog	59°53'N	Bosque Templado de Coníferas	6 meses	0.75	27	-	2274	0.3 /6 meses	170-228	≤1	Qinghong y Hytteborn (1991) <sup>11</sup>

Definición del Claro:

1. Liberación de un biovolumen en el que es posible la regeneración, sitio en donde se presenta un árbol en el suelo.
2. Hueco en el dosel que se extiende hasta 2 m del piso forestal, área mínima > 20 m<sup>2</sup>.
3. Área abierta por ramas y/o árboles postrados y en pie, con una regeneración cuya altura es > 3 m y < del 50% de la altura de los árboles adyacentes al claro, área mínima > 4 m<sup>2</sup>.
4. Abertura en el dosel.
5. Definido como en 2, pero el área mínima >10 m<sup>2</sup>.
6. Claro expandido definido por Runkle (1982).
7. Claros del dosel: área bajo la abertura en el dosel producida por la caída de ramas y/o árboles, con una regeneración que cierra el dosel entre 10 y 20 m, árboles formadores de claros > 25 cm DAP; y Claro Expandido: lo mismo más el área incluida por debajo de los árboles adyacentes a la abertura del dosel, medidos en pasos.
8. Claro del dosel definido por Runkle (1982), pero regeneración que cierra el dosel entre 18 y 30 m, árboles formadores de claros ≥ 50 cm DAP, mapeados.
9. Análisis dendrocronológicos, datos de acceso al dosel y fracción del área dominada por especies pioneras.
10. Claros: sitios en donde se registran árboles muertos < 1 ha; Parches: sitios con árboles muertos ≥ 1 ha, mapeados.
11. Sitio en donde ocurrieron 1 o varias caídas de árboles con un DAP ≥ 20 cm, regeneración < a 2/3 de la altura promedio del dosel.

Tennessee son los únicos que presentan un tiempo de recambio menor a los 150 años, en comparación con los obtenidos para las otras comunidades templadas que se citan en el Cuadro 5.2, siendo el caso extremo el de los bosques subalpinos de *Picea* y *Abies* de Nueva Hampshire, en donde el tiempo de recambio es ligeramente mayor a los 300 años (Foster y Reiners 1986).

En conclusión se puede decir que el régimen de caída de árboles y la estructura de claros para las Zonas Protegida e Intermedia no es característica de todo el bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas, ya que se presentan sitios como la Zona Expuesta (ver capítulo anterior) en donde no se pueden definir los claros por la ausencia de un dosel continuo. De los resultados obtenidos, se puede deducir que la creación de claros es importante para generar un mosaico ambiental dentro de las Zonas Protegida e Intermedia del bosque y que las características tales como la proporción de área que se perturba anualmente por la caída de árboles y el tiempo de recambio son intermedias a las registradas para comunidades tropicales y templadas.

## VI. COMPOSICION FLORISTICA Y ESTRUCTURA DE LA VEGETACION DE SITIOS EN FASE DE CONSTRUCCION

### A. Introducción

El proceso de regeneración subsecuente a la apertura de un claro, que implica tanto la cicatrización del dosel como la colonización de especies y/o el crecimiento intensivo de la regeneración de avance, es un proceso bastante complejo que depende de una multitud de factores físicos y biológicos. La vía o estrategia de regeneración que prevalece después de que ocurre un disturbio, *i.e.* lluvia de semillas, banco de semillas, banco de plántulas, individuos juveniles suprimidos en el sotobosque, regeneración vegetativa (brotes, chupones, etc.), o crecimiento lateral de árboles periféricos, depende de las características de la perturbación (Whitmore 1978; Hartshorn 1978, 1980; Denslow 1980; Canham y Marks 1985; Runkle 1985; Uhl *et al.* 1988; Lawton y Putz 1988; Garwood 1989; Connell 1989; Brokaw y Scheiner 1989; Spies y Franklin 1989).

La dimensión de los claros, su distribución en el tiempo, y la severidad o magnitud del disturbio que originaron la perturbación son características de particular interés por las consecuencias que implican en la disponibilidad de sitios seguros y predecibles para la regeneración, así como por su repercusión en

la composición florística y en la estructura del bosque. En bosques con una alta tasa de perturbación (*i.e.* tiempo de recambio o de reposición corto), se espera que sean especies de crecimiento rápido, con reproducción temprana y de vida corta las que se favorezcan; en contraste, en bosques con tasas de perturbación bajas (*i.e.* tiempo de recambio largo), como las estimadas para las Zonas Protegida e Intermedia del bosque mesófilo de montaña (158 años, Capítulo 5), se espera que sean las especies de crecimiento lento, con reproducción tardía y longevas las que se favorezcan (Hartshorn 1980; Brokaw 1985a; Runkle 1985).

Por otro lado, como se dijo anteriormente, la severidad del disturbio y el tamaño de los claros son algunas de las variables que se han descrito como relevantes en el estudio sobre la dinámica de las perturbaciones (Pickett y White 1985). En este sentido cabe aclarar que el tamaño y la severidad o magnitud del disturbio son dos características diferentes de los claros, y que no siempre un tamaño pequeño se asocia a un disturbio de baja magnitud, así como tampoco se puede asociar siempre la apertura de claros grandes a disturbios de gran magnitud (Runkle 1985). A este respecto, varios autores sostienen que el tamaño del claro es el factor determinante y regulador de la expresión del banco de semillas en sistemas tropicales (Grubb 1977, Whitmore 1978, Hartshorn 1978; 1980; Denslow 1980; Alexandre 1982; Brokaw 1985a). Por otro lado, Runkle (1985) señala que también la severidad del disturbio es la que determina qué vía o estrategia de regeneración será la que prevalecerá después de ocurrida una perturbación. De acuerdo con



sus trabajos en zonas templadas, este autor sostiene que un disturbio poco severo, como la caída de uno o varios árboles del dosel, favorece la estrategia de regeneración a partir del crecimiento de individuos juveniles suprimidos; mientras que un disturbio más severo, que elimina a estos individuos, deja el suelo desnudo para que germinen las especies que estén bien representadas en el banco de semillas. La tasa de recuperación que prosigue a un disturbio poco severo estaría determinada, entonces, por las tasas de expansión de las ramas de los árboles periféricos, así como por el crecimiento de las plántulas e individuos juveniles suprimidos. A este respecto, Bazzaz (1984) y Garwood (1989) presentan modelos hipotéticos equivalentes pero sus modelos los construyen con base en el tamaño de los claros y no en función de la magnitud o severidad del disturbio. En términos generales, estos autores proponen que la estrategia de regeneración que prevalece en claros pequeños es a través del banco de plántulas y del crecimiento intensivo de los individuos juveniles suprimidos; mientras que la vía de regeneración que predomina en claros de gran tamaño es a través de la lluvia de semillas o del banco de semillas de especies pioneras. En este sentido, las dimensiones registradas para los parches de regeneración, así como la severidad de los disturbios (número de árboles que al caer generaron el claro) registradas en las parcelas estudiadas del bosque mesófilo (Capítulo 5), sugieren que las vías de regeneración prevalecientes en estos sitios pudiesen ser a través del banco de plántulas y/o de la regeneración de avanzada.

Considerando estos antecedentes, las preguntas que se plantean en el presente capítulo son las siguientes: 1. ¿Prevalece la forma de crecimiento arbórea en los parches de regeneración, habiéndose estimado un tiempo de recambio tan largo para las parcelas estudiadas en el bosque mesófilo? 2. ¿Son el banco de plántulas y la regeneración de avanzada las vías de regeneración predominantes en los parches de regeneración? 3. ¿Las relaciones dominancia-diversidad se ajustan a los modelos que presuponen etapas serales tempranas? 4. ¿Qué factor es más determinante en la regeneración, el tamaño del parche o la magnitud del disturbio? 5. ¿Cómo se afectan los parámetros de la comunidad tales como densidad, cobertura, riqueza y diversidad de las especies, en función del tamaño del claro y de la magnitud del disturbio? 6. ¿Se pueden definir patrones en cuanto a la estructura poblacional de las especies?

Para resolver estos planteamientos, se hace un análisis sobre el desarrollo de la vegetación de sitios que se encuentran en fase de construcción. Para ello, se caracteriza la composición florística y la estructura de la vegetación de 12 parches de regeneración, y se evalúan los cambios en la abundancia, diversidad, densidad y cobertura en función de dos variables seleccionadas *a priori*: el tamaño de los parches de regeneración y la severidad o magnitud del disturbio (*i.e.* número de árboles que al caer generaron el claro). Asimismo se describe la estructura poblacional de aquellas especies que reportan los mayores valores de abundancia en los parches.

## B. Materiales y Métodos

El estudio se realizó en las parcelas que se describieron en el Capítulo 3, como Zonas Protegida e Intermedia (4 ha). La selección de los sitios de muestreo se realizó considerando los resultados presentados en el Capítulo 5, referentes al tamaño de los parches de regeneración y al número de caídas que generaron dichos parches en estas zonas (Figs. 5.2 y 5.3). De esta manera, se seleccionaron aleatoriamente 12 sitios a partir de un total de 50 parches considerando que: 1) su tamaño variara entre 40 y 160 m<sup>2</sup>, por ser el intervalo de tamaño de los parches que se registró con mayor frecuencia para estas zonas (ver Fig. 5.2), 2) que se hubiesen formado por la caída de 2 ó 4 árboles únicamente, por ser estas caídas múltiples las que ocurren con mayor frecuencia dentro del área (ver Fig. 5.3), y 3) que se hubieran producido cuando el ciclón tropical "Inés" afectó al Estado (Jáuregui 1967; SARH 1980). Con ello se procuró que los sitios seleccionados fuesen coetáneos (20 años de edad aproximada), de acuerdo con la información proporcionada por los habitantes locales; ya que en este bosque no se pudo determinar la edad de los parches de ninguna otra manera. Algunas de las características de los parches de regeneración seleccionados se presentan en el Cuadro 6.1; en donde se puede apreciar que, a pesar de que los criterios de selección de estos sitios fueron muy específicos en cuanto al área y al número de

Cuadro 6.1. Algunas Características de los Parches Seleccionados

No. de Parche	Area (m <sup>2</sup> )	No. Arboles Tirados	Tipo de Caída	Especies de Arboles Tirados	Pendiente (o)	Roccosidad (%)
1	92.71	2	BR-ARA	<i>C. canadensis-Q. sartorii</i>	15	25
2	72	2	BR-BR	<i>C. canadensis-C. canadensis</i>	13	0
3	82.31	2	BR-BR	<i>C. pringlei-C. pringlei</i>	25	50
4	49.31	2	ARA-BR	<i>C. pringlei-C. pringlei</i>	20	50
5	156.80	2	BR-BR	<i>L. styraciflua-L. styraciflua</i>	30	75
6	52.38	2	ARA-BR	<i>C. canadensis-Q. sartorii</i>	18	25
7	116.78	4	BR-BR BR-ARA	<i>L. styraciflua-C. pringlei</i> <i>T. sylvatica-Q. germana</i>	14	25
8	83.01	4	ARA-ARA ARA-BR	<i>L. styraciflua-Q. germana</i> <i>Q. sartorii-C. pringlei</i>	25	75
9	97.38	4	ARA-ARA ARA-ARA	<i>C. canadensis-C. pringlei</i> <i>Q. germana-C. pringlei</i>	5	0
10	77.15	4	ARA-MCR BR-BR	<i>Q. sartorii-Q. sartorii</i> <i>Q. sartorii-Q. sartorii</i>	3	0
11	148.57	4	BR-ARA ARA-ARA	<i>C. pringlei-C. canadensis</i> <i>C. canadensis-C. canadensis</i>	8	0
12	95.66	4	ARA-BR ACO-ARA	<i>Q. germana-L. styraciflua</i> <i>Q. germana-Q. sartorii</i>	15	25

caídas que los originaron, ellos son muy heterogéneos en cuanto a los tipos de caída, a las especies de árboles que al caer los originaron y en cuanto a la pendiente y a la rocosidad de los sitios.

En los 12 parches seleccionados, se registró la siguiente información: Especie y forma de crecimiento de todos los individuos presentes dentro del parche, a excepción de hongos, musgos y líquenes. Las especies se identificaron *in situ* y mediante comparación con ejemplares depositados en herbarios de diferentes instituciones como el MEXU de la UNAM y el ENCB de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del IPN. Los ejemplares colectados están depositados en el Herbario XAL del Instituto de Ecología. Los géneros, especies e individuos se agruparon de acuerdo con sus formas de crecimiento en: árboles, arbustos, hierbas y trepadoras, y en función de su afinidad geográfica a nivel genérico (*sensu* Willis 1985; Puig 1989) en: tropicales, templados y cosmopolitas. Para cada parche se registraron además las siguientes variables estructurales: abundancia, altura y diámetros de cobertura de todas las especies registradas (independientemente de su tamaño), así como el diámetro basal para aquellas especies que presentaron un diámetro a la altura del pecho  $\geq 3$  cm.

Los espectros de formas de crecimiento se elaboraron conjuntando la información obtenida para todos los parches, considerando tres niveles de análisis. En primer término, se obtuvo el espectro de formas de crecimiento agrupando a los géneros

por su afinidad geográfica; en segundo término, se agruparon a las especies por su forma de crecimiento; y por último, se obtuvo este espectro en función de la abundancia de los individuos.

Para definir la estructura vertical, se obtuvieron las distribuciones de frecuencias de altura agrupadas por formas de crecimiento, para cada parche en particular. También se estimó la altura promedio y máxima por especie, para cada parche.

En cada sitio también se cuantificó su riqueza específica, y se estimaron los índices de diversidad ( $H'$ ), su varianza asociada y la equitabilidad ( $J$ ). La diversidad y equitabilidad se estimaron usando logaritmos base 10, de acuerdo con la función de Shannon (Pielou 1977; Zar 1974). Asimismo, se obtuvieron la densidad total y por forma de crecimiento para los 12 parches de regeneración. Las determinaciones de cobertura, se obtuvieron considerando el área de proyección vertical de la copa como una elipse,  $AC = 0.25 * \pi * D_1 * D_2$ ; en donde:  $AC$ , área de cobertura;  $D_1$ , diámetro mayor de cobertura; y,  $D_2$ , diámetro de cobertura menor y perpendicular al anterior. La cobertura se estimó en total y por forma de crecimiento, para cada parche de regeneración.

Las relaciones de dominancia-diversidad se obtuvieron para cada sitio en fase de construcción. La dominancia se consideró como la cobertura por especie, estandarizándose este valor a 100 m<sup>2</sup>, para comparar los sitios entre sí. Se realizaron pruebas de bondad de ajuste (pruebas de ji-cuadrada) a los distintos modelos de diversidad ecológica: modelo de MacArthur y series geométrica,

logarítmica y lognormal (Magurran 1987; Krebs 1989), utilizando el programa ANACOM (de la Cruz 1992).

Las variables independientes como el área de los sitios y la severidad o magnitud del disturbio (*i.e.* número de árboles caídos) que se muestran en el Cuadro 6.1, se relacionaron con todas las variables dependientes obtenidas para los parches de regeneración (*i.e.* abundancia, riqueza específica, diversidad, equitabilidad, densidades y coberturas, totales y por formas de crecimiento), mediante análisis de varianza de una vía, análisis de covarianza (Montgomery 1976), correlaciones simples y modelos de regresión simples (Draper y Smith 1981). Estos análisis se obtuvieron mediante el programa STATGRAPHICS (Statistical Graphics Corporation 1986).

## C. Resultados

### 1. Composición Florística y Formas de Crecimiento

Las especies que se desarrollan en los parches de regeneración son muy numerosas a pesar de que la fracción del área total comprendida por los 12 sitios no fue muy extensa (1,124.1 m<sup>2</sup>). Se obtuvieron 121 especies agrupadas en 96 géneros pertenecientes a 60 familias, excluyendo a siete especies que no se pudieron determinar. Dos de estas últimas, se determinaron a nivel de familia, una de ellas perteneciente a la familia Asteraceae y la otra a las Orchidaceae; las cinco restantes son una especie arbórea

("tejocote"), una especie arbustiva, dos especies de herbáceas y una trepadora ("té huasteco"), que por su escasez y/o falta de estructuras reproductivas no se pudieron determinar. El listado florístico de los sitios en fase de construcción se presenta en el Apéndice I; en él también se indica la forma de crecimiento de cada especie, así como su afinidad geográfica.

En cuanto a su afinidad geográfica, el espectro de formas de crecimiento muestra que el elemento tropical es el que prevalece en los parches de regeneración (Fig. 6.1). Se registraron 59 géneros de afinidad tropical (de un total de 96), cuyo componente más rico lo constituye la forma de crecimiento herbácea (19 géneros), seguida de la forma arbustiva (16), de la arbórea (13) y por último de las trepadoras (11 géneros). Algunos de los géneros tropicales que constituyen el componente arbóreo de los parches son: *Clethra*, *Trichilia*, *Meliosma*, *Turpinia*, *Nectandra*, *Phoebe* y *Acacia*, de los cuales destacan *Clethra* y *Nectandra* por ser emergentes del dosel superior en el bosque maduro; asimismo, se presentan otros géneros como: *Wimmeria*, *Sapindus*, *Acalypha*, *Xylosma*, *Cassia* y *Cedrela* que, aunque son de porte arbóreo, no alcanzan el dosel superior en el bosque maduro. Los géneros cosmopolitas (14) y templados (13) son menos abundantes que los tropicales, siendo solamente tres los géneros cosmopolitas que constituyen el componente arbóreo: *Ilex*, *Rhamnus* y *Prunus*; mientras que los de afinidad templada, *Quercus*, *Cercis*, *Liquidambar*, *Carya* y *Acer*, son los más representativos de las especies que alcanzan el dosel superior en el bosque mesófilo, siendo los géneros



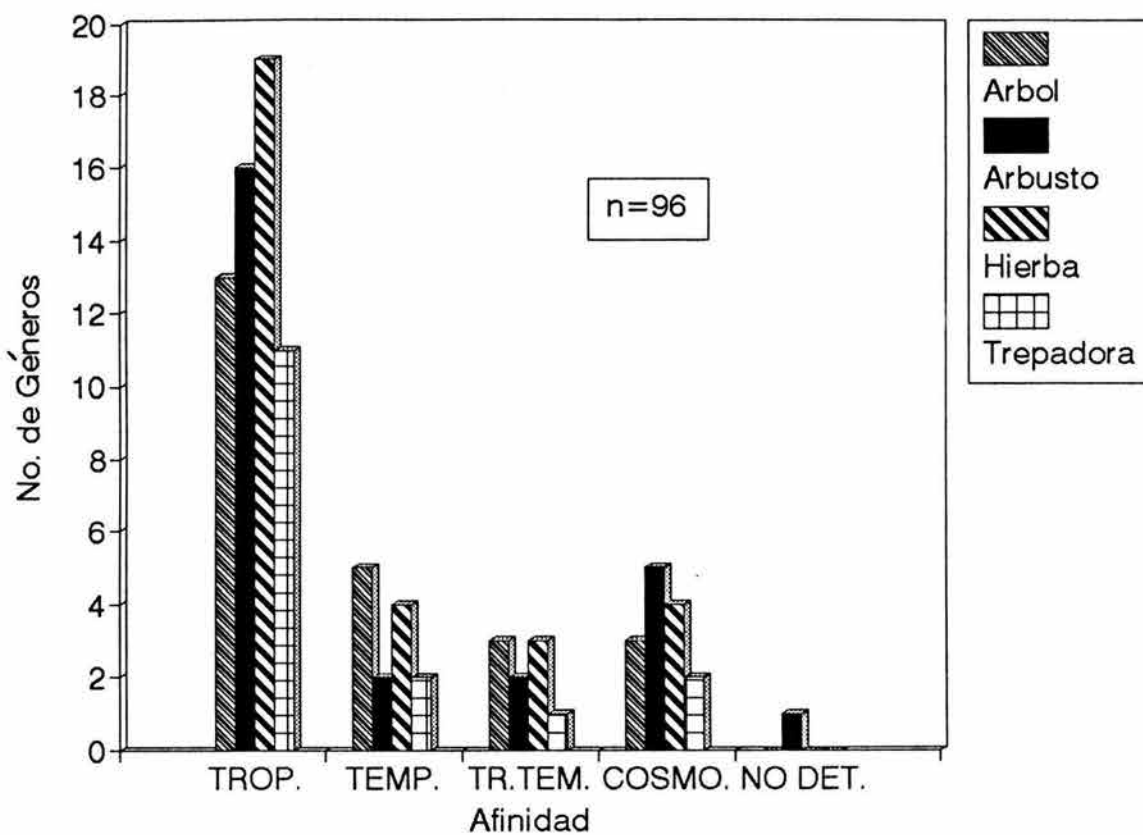


Figura 6.1. Espectro de formas de crecimiento de los géneros obtenidos en relación con su afinidad geográfica. Las abreviaciones tienen la siguiente correspondencia: TROP, géneros de afinidad tropical; TEM, géneros de afinidad templada; TR.TEM., géneros tropicales y templados; COSMO, géneros cosmopolitas; NO DET., géneros cuya afinidad no se determinó.

*Quercus*, *Cercis* y *Liquidambar* emergentes del dosel superior en el bosque maduro. Adicionalmente, se registraron nueve géneros que presentan una distribución geográfica que no se restringe completamente a los trópicos o a las zonas templadas y por ello, se agruparon como tropicales y templados (Fig. 6.1); ejemplos de estos géneros de porte arbóreo son: *Magnolia*, *Podocarpus* y *Zanthoxylum*.

Con relación al espectro de formas de crecimiento por especie, los resultados se presentan en la Fig. 6.2. La forma de crecimiento arbustiva resultó la más rica en especies, ya que agrupa a 40 de las 121 especies determinadas. Los arbustos de talla pequeña como las especies contenidas en las familias Asteraceae y Solanaceae son las más distintivas ya que incluyen a casi el 50% de las especies arbustivas reportadas para los parches de regeneración (ver Apéndice I). La forma herbácea resultó también muy diversa, registrándose 32 especies de las cuales, las familias con mayor riqueza específica son: las Asteraceae, Malvaceae, Piperaceae y Poaceae. La forma de crecimiento arbórea presentó una menor variedad de especies que las bioformas anteriores puesto que incluye aproximadamente el 24% de las especies registradas en los parches; las Fagaceae, Lauraceae y Leguminosae son las familias que mayor número de especies reportaron. Finalmente, las trepadoras resultaron la bioforma menos rica en especies, ya que sólo incluyen el 16.5% del total de las especies (Fig. 6.2); para este grupo, las Liliaceae y las Leguminosae fueron las familias que presentaron la mayor riqueza

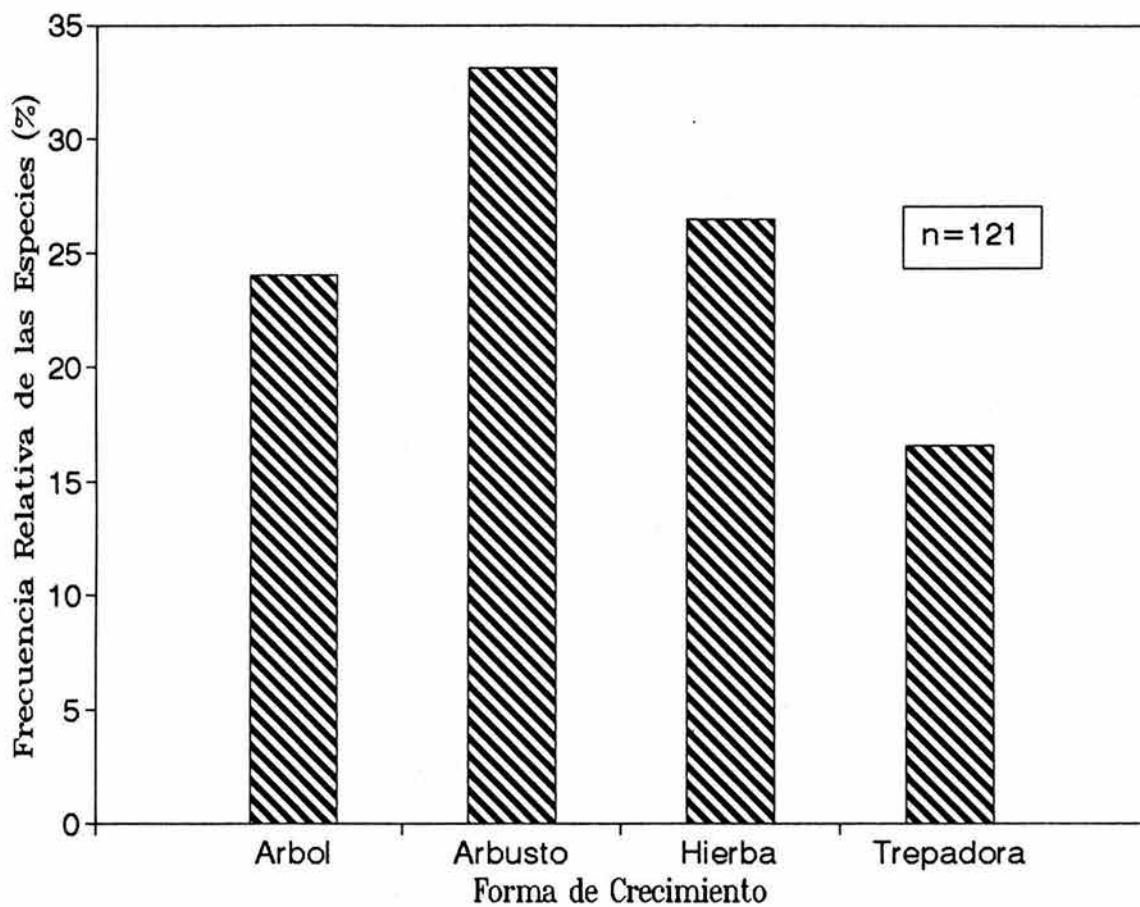


Figura 6.2. Espectro de formas de crecimiento de las especies registradas en los parches de regeneración de las Zonas Protegida e Intermedia del bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas.

florística.

Con relación a la abundancia de individuos, se registraron un total de 9,574 individuos en los parches de regeneración, siendo la forma de crecimiento más abundante la de las herbáceas puesto que llegan a constituir casi el 50% del total de individuos registrados en los 12 sitios (Fig. 6.3); sin embargo, la capa herbácea está dominada fisonómicamente por pocas especies, cuya presencia en los parches es muy abundante y constante. Estas especies son: *Commelina diffusa*, *Gibasis schiedeana*, *Peperomia rotundifolia*, *Pilea pubescens* y *Hoffmania excelsa*. Los arbustos representan la segunda forma de crecimiento en abundancia, constituyendo el 27% del total de individuos (Fig. 6.3). A diferencia de las herbáceas, son muchas las especies arbustivas que ocurren en los parches de regeneración. Entre las familias más abundantes predominan las Asteraceae representadas por varias especies de los géneros *Eupatorium* y *Senecio*, siendo particularmente abundantes *E. nubigenum*, *E. schultzii* y *S. lanicaulis*. Asimismo destaca la abundancia de especies arbustivas de mayor talla como *Eugenia capuli*, *Ternstroemia sylvatica*, *Psychotria graciliflora* y *Rapanea myricoides*. El siguiente grupo en abundancia lo constituyen los árboles con tan sólo 12% del total de individuos (Fig. 6.3), siendo *Clethra pringlei*, *Quercus sartorii*, *Quercus germana* y *Cercis canadensis* las especies que reportan mayor abundancia. Las trepadoras son un grupo casi tan abundante como los árboles (11%, ver Fig. 6.3); dentro de este grupo destaca *Oyedaea ovalifolia* por su abundancia en los parches

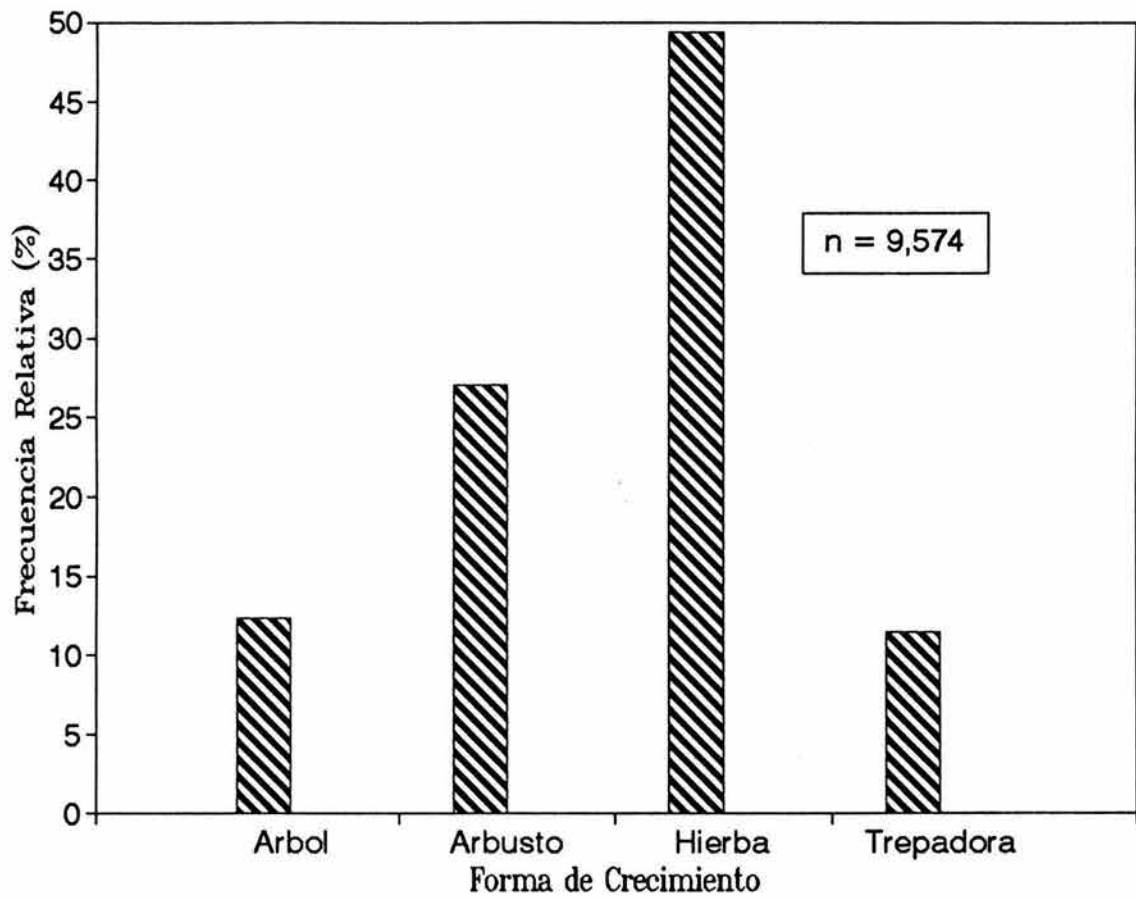


Figura 6.3. Espectro de formas de crecimiento en relación con la abundancia de individuos registrados en los 12 sitios en fase de construcción del bosque mesófilo de montaña.

de regeneración y, en menor medida, se encuentran algunas especies de los géneros *Smilax* y *Serjania*.

## 2. Estructura Vertical

La estructura vertical de los parches se describe mediante las distribuciones de frecuencias de altura, por forma de crecimiento, que se obtuvieron para cada sitio (Fig. 6.4). De acuerdo con estos resultados, se observa que la estructura vertical de los sitios en fase de construcción es muy variable. Si bien todos los parches presentan distribuciones sesgadas, en donde la mayor abundancia de individuos presentan tallas muy pequeñas ( $\leq 0.5$  m), existen algunos parches que presentan una estructura vertical más simple debido al bajo reclutamiento de algunas de sus bioformas. Tal es el caso de los parches 7 y 8, en donde es notable el bajo reclutamiento de árboles y trepadoras en las primeras categorías de altura; estos sitios aunque llegan a presentar uno o dos árboles que alcanzan los 6 y 7 m de alto, presentan la mayor abundancia de individuos agrupados en categorías menores a los 3 m, mismos que son, en su mayoría, hierbas y arbustos. Una estructura un tanto más compleja la presentan los parches 3, 4, 5 y 6 cuyos individuos arbóreos alcanzan entre los 5 y 7 m de alto y que, a diferencia de los parches 7 y 8, sí presentan reclutas para todas las formas de crecimiento en sus primeras categorías de altura.

Por otro lado, existen algunos parches de regeneración, como el 1, 2, 9, 10, 11 y 12, que presentan uno o dos árboles que alcanzan tallas entre los 8 y 11 m de alto. De estos sitios, los

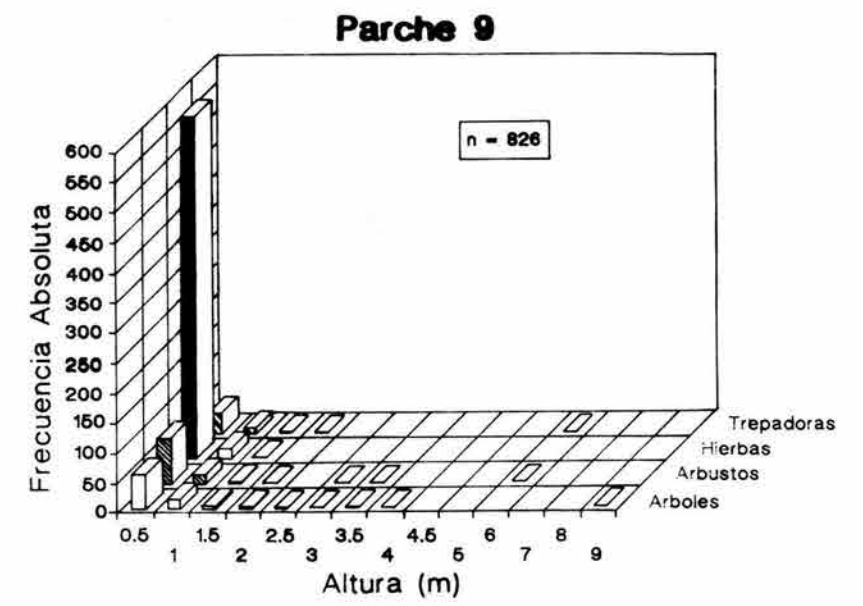
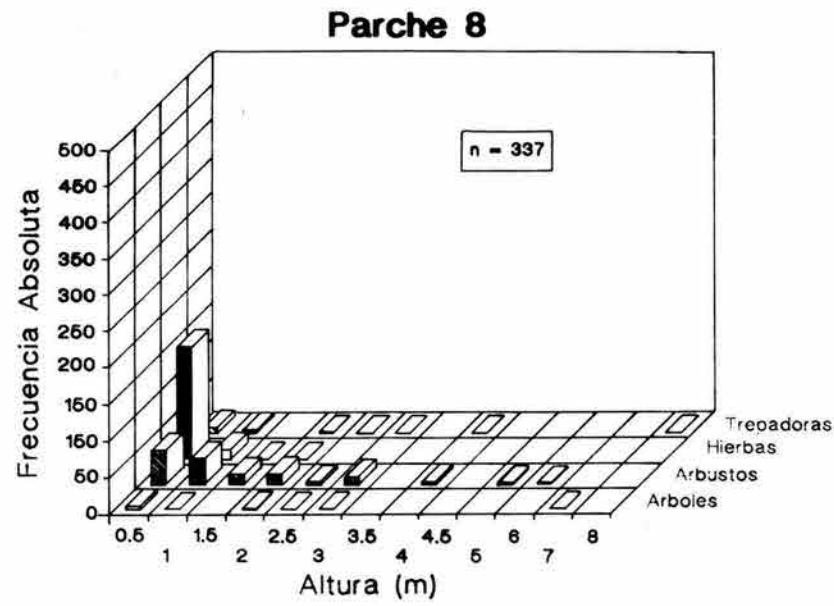
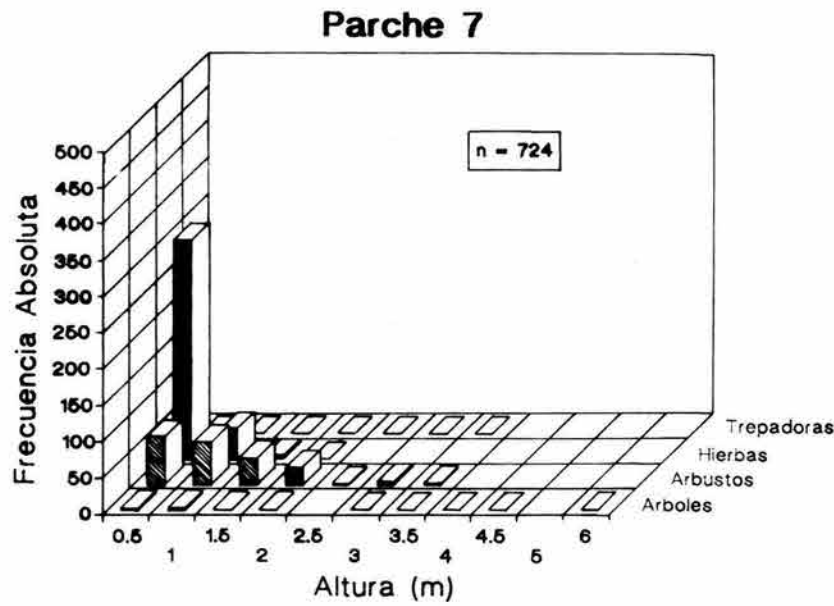
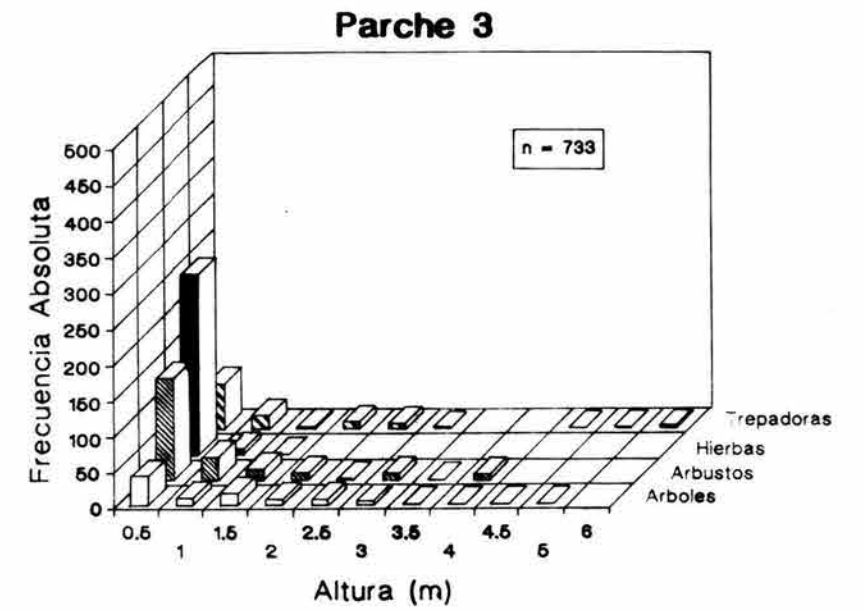
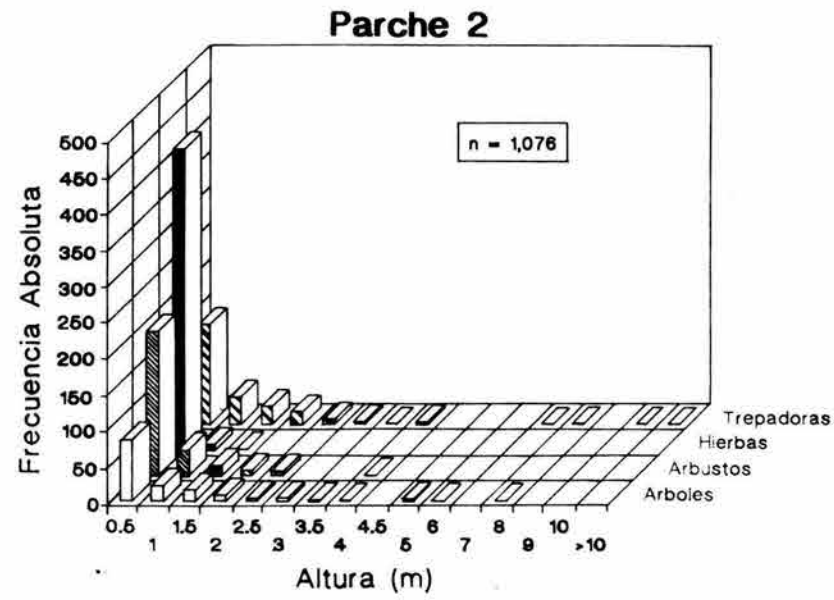
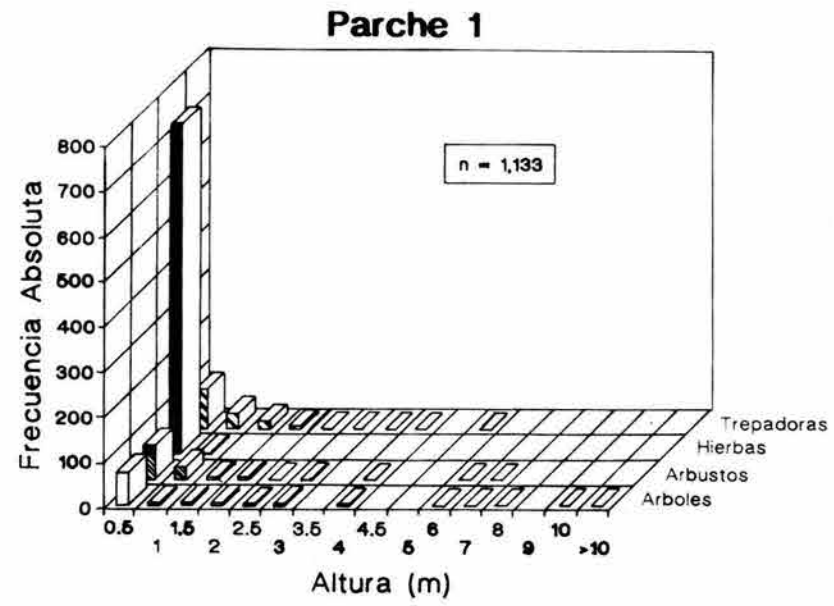
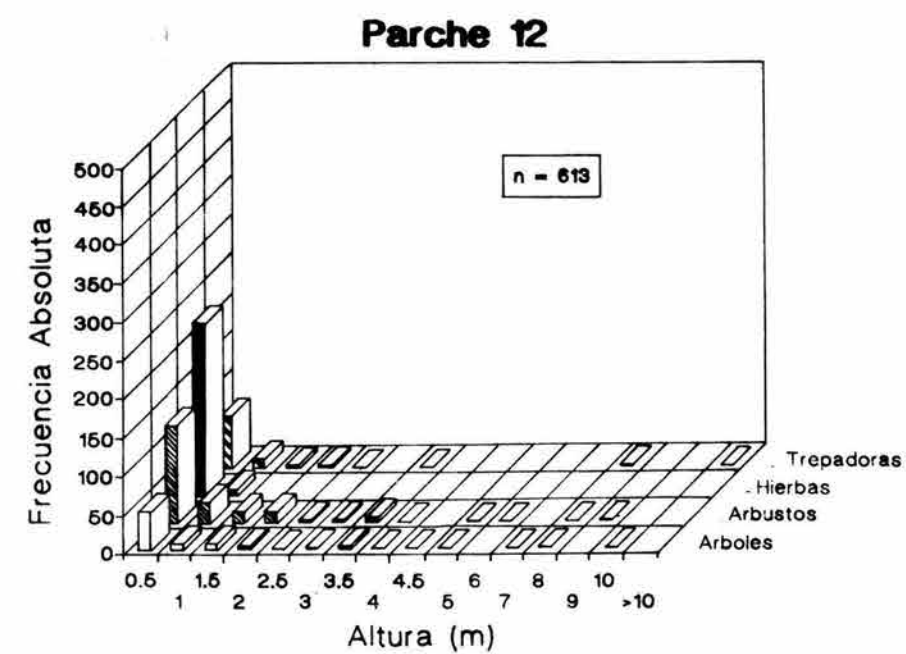
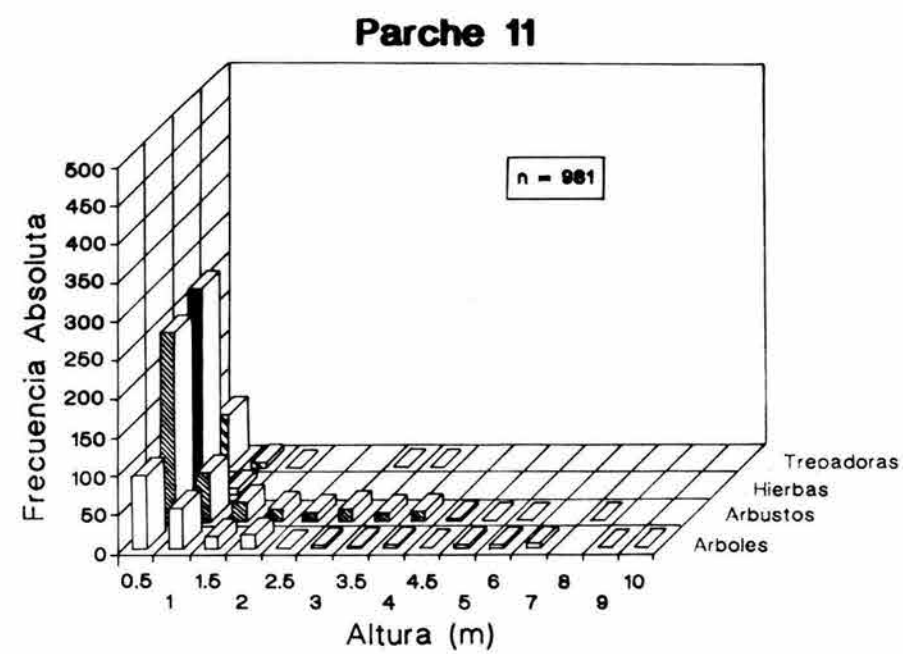
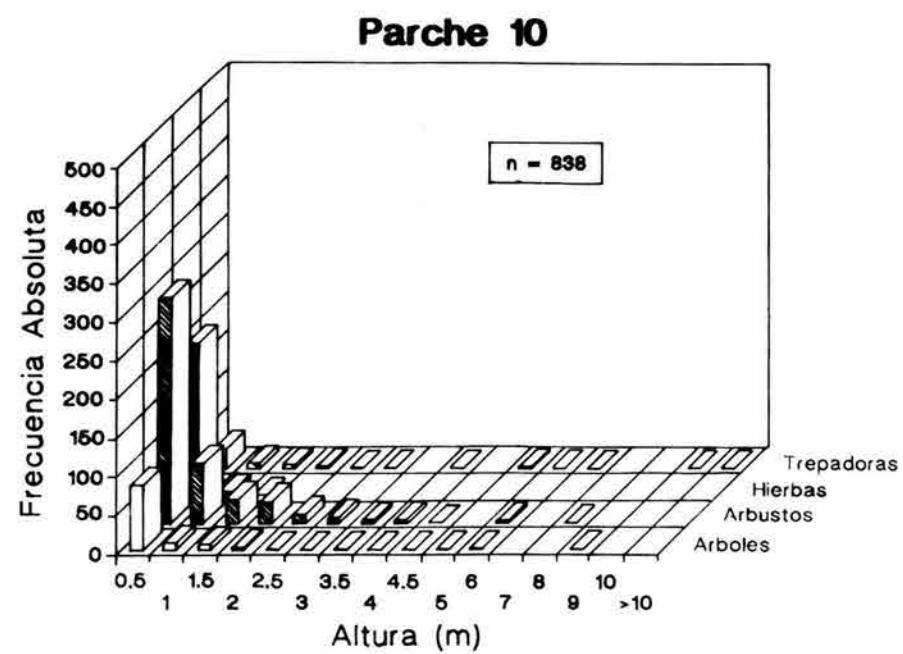
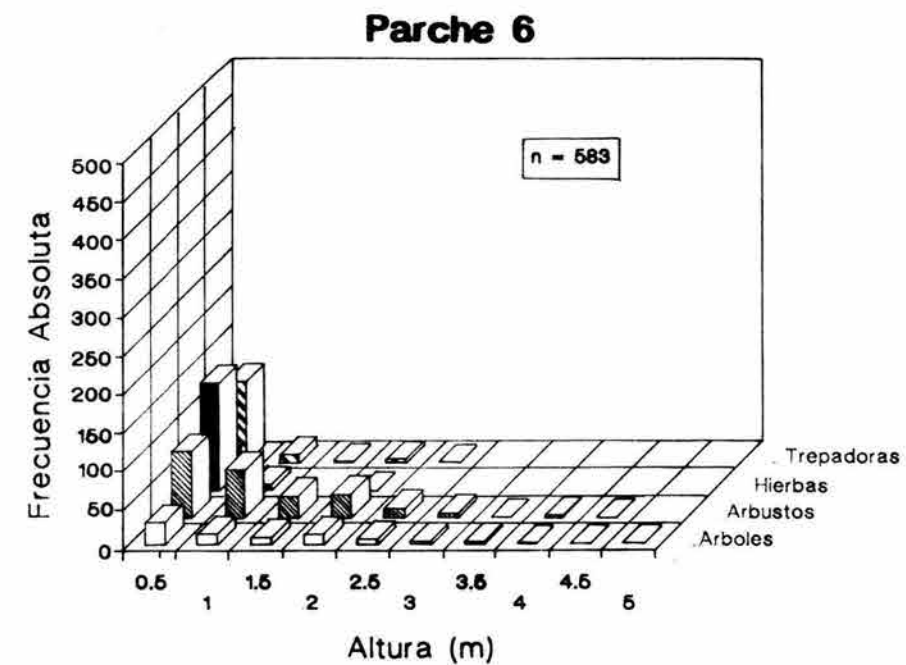
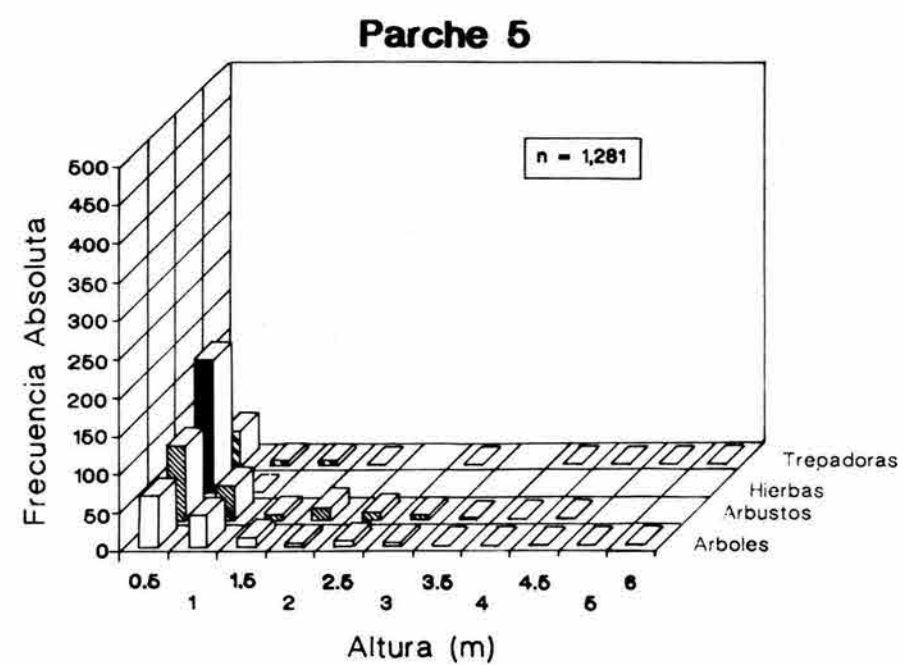
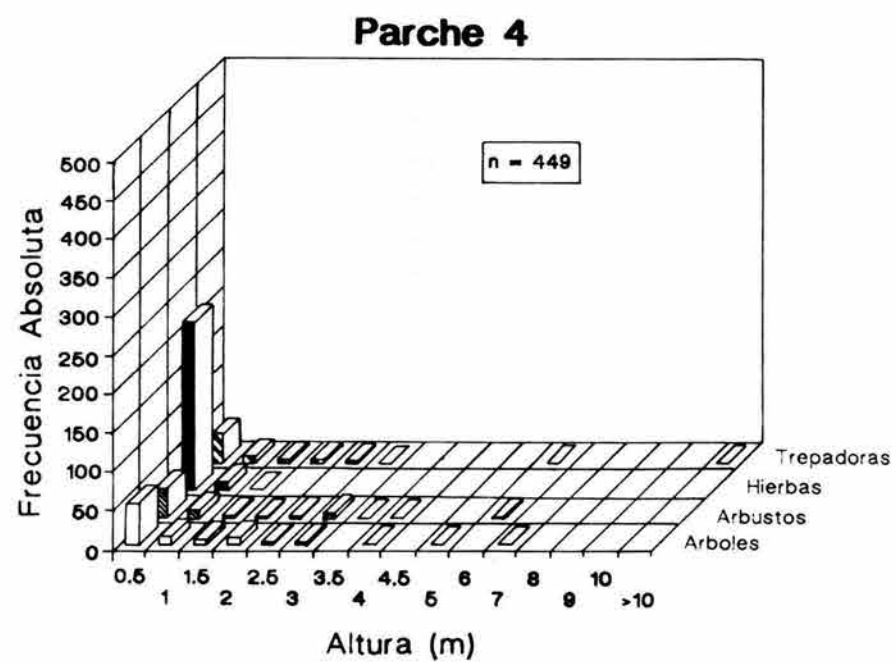


Figura 6.4. Distribución de frecuencias de altura de acuerdo con su forma de crecimiento, para los 12 parches de regeneración seleccionados en el bosque mesófilo de montaña de la Reserva de la Biosfera "El Cielo".





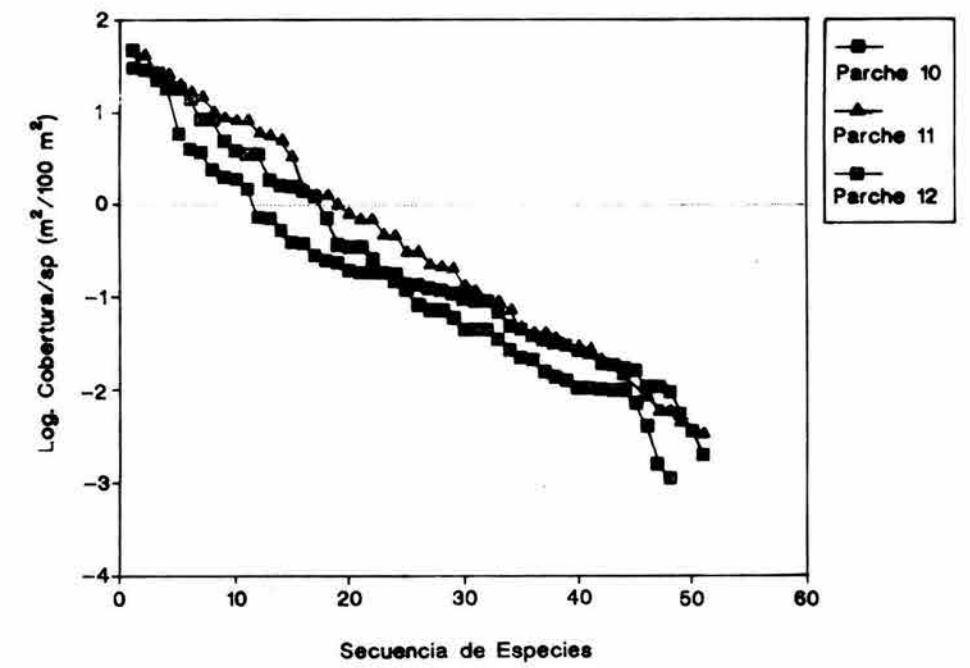
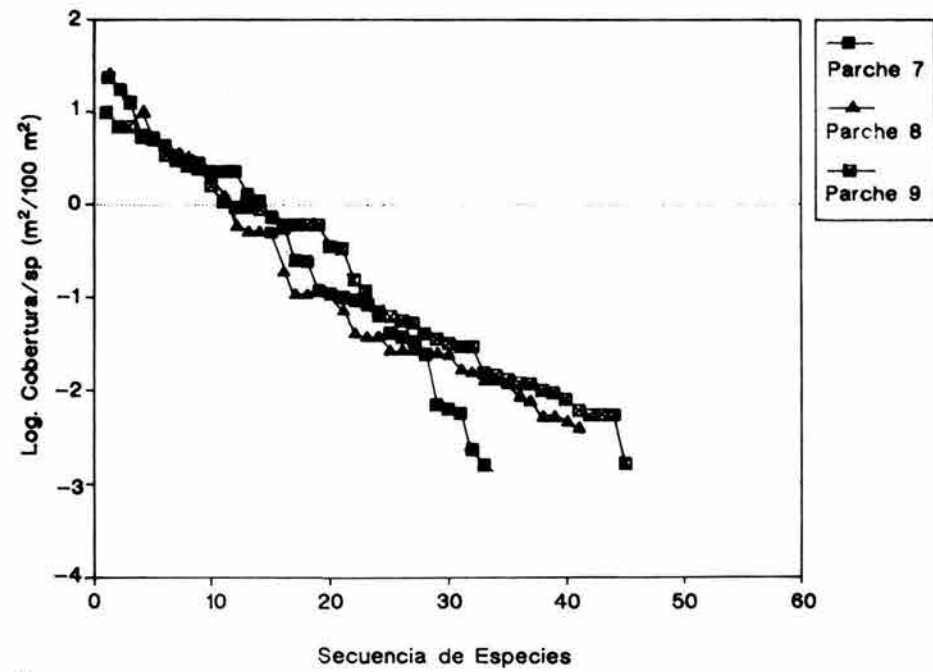
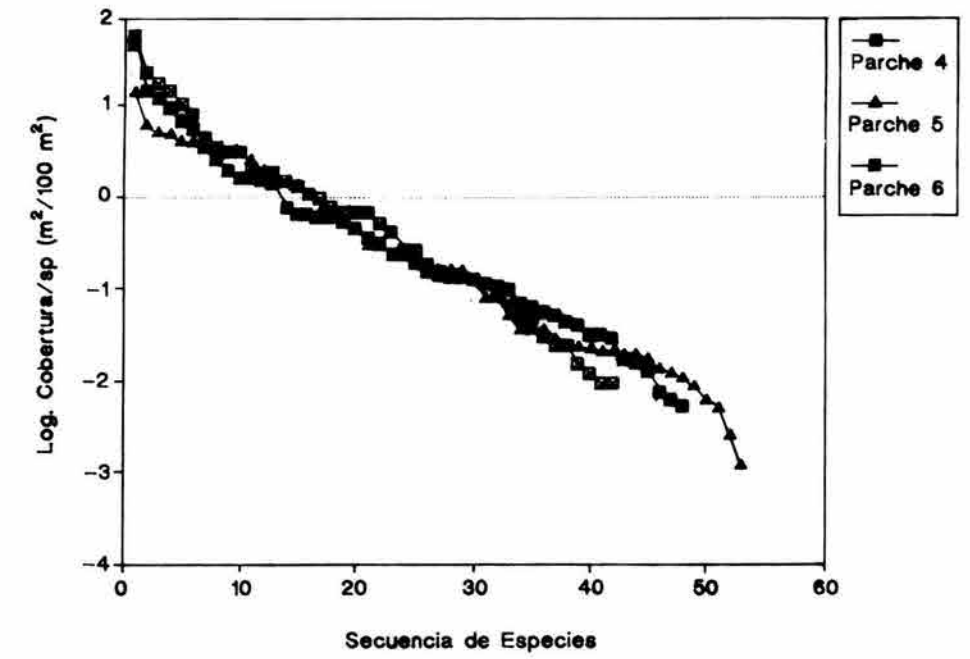
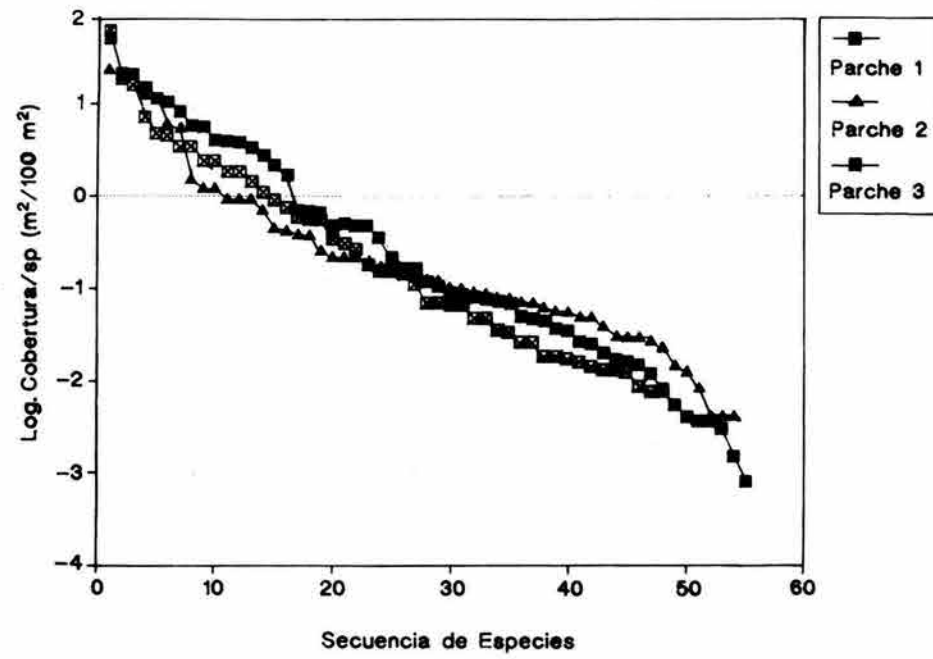


Figura 6.5. Secuencia de especies con base a su cobertura estandarizada para los 12 parches de regeneración estudiados en el bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas, México. (El agrupamiento de los parches de regeneración en 4 gráficas, se hizo exclusivamente con fines de claridad en la presentación de las gráficas y no tiene ningún sentido biológico ni estadístico).

que presentan una estructura vertical más compleja son el 10, 11 y 12 por la gran abundancia de arbustos que registran las categorías de altura intermedias y por las tallas que éstos llegan a alcanzar (entre 4 y 9 m de altura). A diferencia de estos últimos sitios, los parches 1, 2 y 9 a pesar de tener árboles grandes, presentan una estructura más simple; ya que la gran mayoría de los arbustos en estos sitios ocupan las primeras dos clases de altura ( $\leq 1$  m). Asimismo, estos parches, 1, 2 y 9, contrastan con el 10, 11 y 12 porque presentan más de 400 hierbas en la primera categoría de altura ( $\leq 0.5$  m), lo que constituye entre el 40% y 70% del total de individuos registrados en ellos.

En general, se puede decir que existen grandes diferencias en cuanto a la estructura vertical entre los parches de regeneración, siendo la única característica común entre ellos la gran abundancia de individuos con tallas pequeñas ( $\leq 1$  m), así como la escasez de individuos con alturas mayores a 4 m. Asimismo, destaca la presencia casi constante de los árboles y trepadoras en las mayores categorías de altura (5 a 11 m).

### **3. Importancia Estructural de las Especies**

Puig et al. (1987) definen a las siguientes especies arbóreas: *Liquidambar styraciflua*, *Quercus sartorii*, *Q. germana* y *Clethra pringlei*, como las especies de mayor importancia estructural del bosque mesófilo. Para poder precisar con mayor detalle las diferencias en cuanto a las características estructurales que se encontraron en los parches de regeneración con relación a las

especies reportadas por estos autores, en el Cuadro 6.2 se presenta un resumen de las características estructurales de las diez especies de mayor importancia para cada parche. Los resultados en extenso (para el total de las especies reportadas por parche), se pueden consultar en el Apéndice II.

Con base en los resultados que se muestran en el Cuadro 6.2, se puede apreciar que en la gran mayoría de los parches de regeneración las especies dominantes son arbustos altos como *Eugenia capuli* y *Ternstroemia sylvatica*, las cuales presentan una talla máxima entre 4 y 6 m (parches de regeneración 2, 3, 4, 9, 10 y 12); mientras que en las parcelas estudiadas por Puig et al. (1987), éstas alcanzan una altura máxima de 8 m. Por otro lado, también se presentan parches de regeneración como el 6 y el 11, en donde las especies más importantes son árboles de talla pequeña, *Turpinia occidentalis* y *Meliosma oaxacana*, cuya altura máxima corresponde a 4.5 y 5 m, respectivamente; en tanto que en el bosque maduro estas especies alcanzan alturas entre 8 y 12 m (Puig et al. 1987). Otros parches de regeneración como el 1 y el 5 presentan a *Clethra pringlei* y a *Podocarpus reichei* como las especies de mayor importancia estructural. Estas especies alcanzan el dosel del bosque en los rangos de 18-30 m y 12-18 m de alto, respectivamente (Puig et al. 1987); aunque en los parches *C. pringlei* presenta una altura máxima de 10 m y *P. reichei* de 4 m. Por último, el parche de regeneración 7 es el único que presenta a la herbácea *Gibasis schiedeana* y a los arbustos bajos, *Eupatorium schultzii* y *E. nubigenum*, como las especies de mayor importancia

Cuadro 6.2. Algunas Características Estructurales de las 10 Especies Dominantes por Parche en el Bosque Mesófilo de Montaña de la Reserva "El Cielo". (Notación para las formas de crecimiento: Ar=árbol, Ab=arbusto, H=hierba, Tr=trepadora).

Sitio Especies	Forma de Crecimiento	Altura Promedio (m)	Altura Máxima (m)	Cobertura Por Especie (m <sup>2</sup> )	Densidad (ind./m <sup>2</sup> )
Parche 1:					
<i>Clethra pringlei</i>	Ar	5.7	10	47.6	0.05
<i>Quercus germana</i>	Ar	0.3	1.3	20.4	0.18
<i>Turpinia occidentalis</i>	Ar	2.4	4	19.6	0.11
<i>Berberis gracilis</i>	Ab	2.3	6.5	13.8	0.03
<i>Malvaviscus arboreus</i>	Ab	3.9	7	10.9	0.02
<i>Acacia angustissima</i>	Ar	2.5	11	9.9	0.09
<i>Cercis canadensis</i>	Ar	1.4	2.7	7.7	0.02
<i>Zanthoxylum pringlei</i>	Ar	3.7	7	5.3	0.02
<i>Eupatorium nubigenum</i>	Ar	1.0	3	5.1	0.15
<i>Oyedaea ovalifolia</i>	Tr	0.8	4	3.7	0.68
Parche 2:					
<i>Eugenia capuli</i>	Ab	0.9	4	17.4	0.65
<i>Oyedaea ovalifolia</i>	Tr	4.8	7.9	15.2	0.90
<i>Cercis canadensis</i>	Ar	1.5	5	14.4	0.32
<i>Acacia angustissima</i>	Ar	2.9	8	8.7	0.11
<i>Turpinia occidentalis</i>	Ar	2.4	5	8.0	0.11
<i>Psychotria graciliflora</i>	Ab	0.4	1.6	4.3	1.43
<i>Quercus germana</i>	Ar	0.7	5	3.9	0.44
<i>Peperomia rotundifolia</i>	H	0.2	0.4	1.1	3.22
<i>Rapanea myricoides</i>	Ab	0.2	0.9	0.9	0.99
<i>Quercus sartorii</i>	Ar	0.5	2.9	0.9	0.39
Parche 3:					
<i>Eugenia capuli</i>	Ab	0.9	4	48.5	0.35
<i>Turpinia occidentalis</i>	Ar	2.4	4.5	15.3	0.15
<i>Clethra pringlei</i>	Ar	7.9	15	12.6	0.02
<i>Carya ovata</i>	Ar	1.6	4	5.9	0.04

Cuadro 6.2. (continuación)

Sitio Especies	Forma de Crecimiento	Altura Promedio (m)	Altura Máxima (m)	Cobertura Por Especie (m <sup>2</sup> )	Densidad (ind./m <sup>2</sup> )
Parche 3 (continuación):					
<i>Cercis canadensis</i>	Ar	1.0	3	3.9	0.10
<i>Rapanea myricoides</i>	Ab	0.6	4	3.7	0.58
<i>Eupatorium nubigenum</i>	Ab	1.3	3	2.9	0.41
<i>Zanthoxylum pringlei</i>	Ar	5	5	2.8	0.01
<i>Gibasis schiedeana</i>	H	0.2	1.2	2.0	2.67
<i>Rhamnus carolineana</i>	Ar	1.5	2.8	2.0	0.16
Parche 4:					
<i>Eugenia capuli</i>	Ab	1.2	6	27.6	0.63
<i>Rhamnus carolineana</i>	Ab	2.7	4	6.7	0.04
<i>Ternstroemia sylvatica</i>	Ab	2.6	6	5.8	0.10
<i>Turpinia occidentalis</i>	Ar	1.7	3	4.6	0.28
<i>Nectandra sanguinea</i>	Ar	0.7	5	3.2	0.59
<i>Quercus sartorii</i>	Ar	0.8	2.8	2.6	0.22
<i>Quercus germana</i>	Ar	0.8	3	2.1	0.28
<i>Cnidoscolus multilobus</i>	Ab	2.8	2.8	1.2	0.02
<i>Pavonia oblongifolia</i>	H	0.4	1	1.0	1.14
<i>Oyedaea ovalifolia</i>	Tr	0.7	6	0.8	0.28
Parche 5:					
<i>Podocarpus reichei</i>	Ar	2.2	4	20.9	0.04
<i>Eupatorium nubigenum</i>	Ab	1.3	2.5	9.1	0.11
<i>Ternstroemia sylvatica</i>	Ab	1.4	4.5	8.0	0.06
<i>Eugenia capuli</i>	Ab	1.0	3.5	7.6	0.07
<i>Rapanea myricoides</i>	Ab	0.5	4.5	6.1	0.35
<i>Rhamnus carolineana</i>	Ar	6.5	6.5	5.9	0.01
<i>Quercus sartorii</i>	Ar	0.8	6	5.4	0.13
<i>Senecio lanicaulis</i>	Ab	1.4	2.9	5.1	0.20
<i>Gibasis schiedeana</i>	H	0.3	0.7	4.6	4.65
<i>Nectandra sanguinea</i>	Ar	0.6	3	4.5	0.09

Cuadro 6.2. (continuación)

Sitio Especies	Forma de Crecimiento	Altura Promedio (m)	Altura Máxima (m)	Cobertura Por Especie (m <sup>2</sup> )	Densidad (ind./m <sup>2</sup> )
Parche 6:					
<i>Turpinia occidentalis</i>	Ar	2.6	4.5	22.7	0.23
<i>Rapanea myricoides</i>	Ab	1.1	4	11.4	0.97
<i>Quercus germana</i>	Ar	1.5	3.3	8.5	0.1
<i>Senecio lanicaulis</i>	Ab	1.4	4.5	7.2	1.56
<i>Wimmeria concolor</i>	Ar	4.3	5	5.1	0.04
<i>Ternstroemia sylvatica</i>	Ab	1.4	2.9	4.0	0.15
<i>Quercus sartorii</i>	Ar	0.9	2	1.7	0.48
<i>Psychotria graciliflora</i>	Ab	0.6	1.3	1.7	1.07
<i>Cercis canadensis</i>	Ar	1.7	2.5	1.6	0.08
<i>Clethra pringlei</i>	Ar	0.8	2.8	1.6	0.34
Parche 7:					
<i>Gibasis schiedeana</i>	H	0.5	1.2	28.2	2.25
<i>Eupatorium schultzii</i>	Ab	0.8	2	21.4	1.10
<i>Eupatorium nubigenum</i>	Ab	1.7	3	15.4	0.12
<i>Cedrela odorata</i>	Ar	4.5	4.5	6.7	0.01
<i>Ternstroemia sylvatica</i>	Ab	2.7	3.5	6.2	0.03
<i>Nectandra sanguinea</i>	Ar	4.0	6	5.8	0.03
<i>Senecio lanicaulis</i>	Ab	1.3	2.8	3.6	0.20
<i>Pile pubescens</i>	H	0.3	0.5	3.2	1.42
<i>Wimmeria concolor</i>	Ar	3.5	3.5	3.0	0.01
<i>Quercus sartorii</i>	Ar	1.4	3.5	2.8	0.03
Parche 8:					
<i>Eupatorium nubigenum</i>	Ab	1.7	6	22.8	0.35
<i>Gibasis schiedeana</i>	H	0.5	1.7	15	0.43
<i>Senecio lanicaulis</i>	Ab	2.0	4	11.6	0.18
<i>Eupatorium schultzii</i>	Ab	0.8	2	8.7	0.64
<i>Rapanea myricoides</i>	Ab	1.9	6	4.6	0.11
<i>Nectandra sanguinea</i>	Ar	3.6	7	3.8	0.02

Cuadro 6.2. (continuación)

Sitio Especies	Forma de Crecimiento	Altura Promedio (m)	Altura Máxima (m)	Cobertura Por Especie (m <sup>2</sup> )	Densidad (ind./m <sup>2</sup> )
Parche 8 (continuación):					
<i>Ternstroemia sylvatica</i>	Ab	2.5	3	3.1	0.05
<i>Pilea pubescens</i>	H	0.3	0.6	2.9	1.02
<i>Cnidocolus multilobus</i>	Ab	3.3	5	2.3	0.04
Desconocida A	Ab	2.3	2.3	1.3	0.01
Parche 9:					
<i>Ternstroemia sylvatica</i>	Ab	1.3	6	10.5	0.09
<i>Hoffmania excelsa</i>	H	0.3	0.6	7.2	2.80
<i>Liquidambar styraciflua</i>	Ar	9	9	7.1	0.01
<i>Podocarpus reichei</i>	Ar	2.2	4	5.8	0.05
<i>Quercus germana</i>	Ar	1.4	3.5	5.5	0.06
<i>Senecio lanicaulis</i>	Ab	0.7	3.2	3.7	0.06
<i>Gibasis schiedeana</i>	H	0.3	1.1	3.4	0.96
<i>Eugenia capuli</i>	Ab	1.4	1.8	3.1	0.04
<i>Rhynchospora aristata</i>	H	0.5	0.9	2.9	0.08
<i>Quercus sartorii</i>	Ar	0.4	1.4	1.7	0.37
Parche 10:					
<i>Eugenia capuli</i>	Ab	1.2	3.9	23.9	0.64
<i>Senecio lanicaulis</i>	Ab	1.3	4	21.9	0.99
<i>Rhamnus carolineana</i>	Ar	3.9	6	18.0	0.09
<i>Rapanea myricoides</i>	Ab	0.6	8	16.0	1.85
<i>Psychotria graciliflora</i>	Ab	0.6	1.8	4.8	1.31
<i>Ilex concolor</i>	Ar	2.9	9	3.3	0.10
<i>Ternstroemia sylvatica</i>	Ab	2.4	4	2.9	0.05
<i>Oyedaea ovalifolia</i>	Tr	2.8	6	2.0	0.08
<i>Hoffmania excelsa</i>	H	0.3	0.6	1.6	0.45
<i>Quercus sartorii</i>	Ar	0.4	1.7	1.5	0.74

Cuadro 6.2. (continuación)

Sitio Especies	Forma de Crecimiento	Altura Promedio (m)	Altura Máxima (m)	Cobertura Por Especie (m <sup>2</sup> )	Densidad (ind./m <sup>2</sup> )
Parche 11:					
<i>Meliosma oaxacana</i>	Ar	2.3	6	73.2	0.13
<i>Ternstroemia sylvatica</i>	Ab	2.1	8	66.1	0.14
<i>Quercus sartorii</i>	Ar	7.6	10	44.1	0.28
<i>Podocarpus reichei</i>	Ar	2.5	7	42.5	0.05
<i>Senecio lanicaulis</i>	Ab	2.1	4	31.3	0.34
<i>Eugenia capuli</i>	Ab	1.9	4	27.2	0.13
<i>Turpinia occidentalis</i>	Ar	2.9	7	22.7	0.03
<i>Wimmeria concolor</i>	Ar	1.4	7.5	16.8	0.15
<i>Rhamnus carolineana</i>	Ar	1.7	9	14.4	0.12
<i>Eupatorium tamaulipanum</i>	Ab	1.6	3.6	12.9	0.20
Parche 12:					
<i>Eugenia capuli</i>	Ab	1.6	3.7	44.9	0.17
<i>Eupatorium nubigenum</i>	Ab	1.9	4	28.2	0.26
<i>Rapanea myricoides</i>	Ab	0.8	9.5	26.2	0.48
<i>Clethra pringlei</i>	Ar	0.7	10	17.5	0.20
<i>Rhamnus carolineana</i>	Ar	3.6	4.5	17.0	0.06
<i>Quercus sartorii</i>	Ar	0.9	8	13.5	0.24
<i>Turpinia occidentalis</i>	Ar	2.8	7.5	8.3	0.03
<i>Meliosma oaxacana</i>	Ar	1.3	5	8.1	0.06
<i>Gibasis schiedeana</i>	H	0.3	0.8	4.6	1.33
<i>Psychotria graciliflora</i>	Ab	0.4	2.6	3.6	0.82



estructural.

De acuerdo con los resultados obtenidos en el Cuadro 6.2, se puede decir que la regeneración que se lleva a cabo en la mayoría de los parches es atribuible a especies del dosel medio del bosque, que en su mayoría (a excepción de *Clethra pringlei*) son especies de porte arbustivo o árboles pequeños; los cuales al completar su desarrollo no llegan a alcanzar el dosel superior. Los resultados obtenidos en los sitios en fase de construcción sugieren que es la regeneración de avance la que se favorece con la apertura de claros en el dosel del bosque y que son las especies arbustivas altas, así como algunos árboles no emergentes los que cicatrizan el dosel del bosque.

#### **4. Relaciones Dominancia-Diversidad**

Para determinar posibles patrones en cuanto a la dominancia de las especies en los parches de regeneración, se estimó la cobertura de las especies por metro cuadrado para comparar las curvas de distribución de las especies entre sí. Las gráficas a este respecto se presentan en la Fig. 6.5. De acuerdo con ellas, en todos los casos se puede apreciar una misma tendencia; ya que existe una marcada dominancia de una o dos especies, a pesar de que cada parche de regeneración difiera en la especie de mayor importancia estructural (Cuadro 6.2 y Apéndice II).

Los resultados de las pruebas de bondad de ajuste a los modelos de diversidad ecológica que se probaron, se muestran en el Cuadro 6.3. En todos los casos, se probó la hipótesis nula de que

cada distribución se ajustaba a un modelo en cuestión (modelo de MacArthur, series logarítmica, lognormal y geométrica), contra la hipótesis alternativa de que la distribución no se ajustaba a ese modelo. De acuerdo con los resultados, se puede ver que todos los parches se ajustan casi a los mismos modelos. Las relaciones de dominancia-diversidad, para todos los parches, muestran un ajuste adecuado a la serie geométrica; mientras que los datos de los parches 1, 2, 3, 4, 6, y 11, también se ajustan a la serie lognormal (Cuadro 6.3a y c). Estos parches, con excepción del 11, tienen una dimensión menor a  $100 \text{ m}^2$  y se crearon por la caída de dos árboles (Cuadro 6.1); en tanto que el parche 11, es el único cuyo tamaño es mayor a  $100 \text{ m}^2$  y que se generó por la caída de cuatro árboles. Este último sitio (parche 11), es el que presenta la mayor cobertura de todos, así como el mayor número de especies arbóreas, factores que lo hacen distintivo a los demás (Cuadros 6.2 y 6.5).

La progresión de un modelo de diversidad ecológica a otro está determinada por la uniformidad (en abundancia, cobertura o biomasa) con la que se presentan las especies en cada sitio. En este sentido, la serie geométrica es la menos uniforme, ya que es característica de sitios pobres en especies en donde unas cuantas especies son las dominantes, mientras que las restantes son poco comunes. Las series logarítmica y lognormal representan un punto medio en donde las especies intermedias se tornan más frecuentes, haciendo la distribución más uniforme. Por último, la convergencia con el modelo de MacArthur se alcanza, cuando la uniformidad de

Cuadro 6.3. Resultados de las pruebas de bondad de ajuste (ji-cuadrada) de las relaciones de dominancia-diversidad (Fig. 6.5.) a los modelos de diversidad ecológica. A. Serie Geométrica, B. Serie Logarítmica, C. Serie Lognormal y D. Modelo de MacArthur. La significancia corresponde a: \* $p \leq 0.05$ ; \*\* $p \leq 0.01$ ; \*\*\* $p \leq 0.001$ .

A. SERIE GEOMETRICA:  $n_i = NC_k k(1-k)^{i-1}$ ,

En donde:  $n_i$  = cobertura de la  $i$ -ésima especie;  $N$  = cobertura total;  $C_k = [1 - (1-k)^S]^{-1}$ , es una constante que asegura que  $\sum n_i = N$ .

No. Parche	$N$	$S$	$C_k$	$k$	ji-cuadrada	g.l.	Sign.
1	178.76	55	1	0.2	14.23	44	n.s.
2	112.12	53	1	0.18	20.51	38	n.s.
3	132.54	48	1	0.19	60.68	47	n.s.
4	123.97	48	1	0.19	59.04	46	n.s.
5	64.33	53	1	0.19	14.53	42	n.s.
6	140.39	42	1	0.21	16.02	34	n.s.
7	92.58	33	1	0.28	19.48	28	n.s.
8	96.34	41	1	0.22	4.95	36	n.s.
9	60.60	45	1	0.21	4.55	33	n.s.
10	131.64	51	1	0.2	25.93	42	n.s.
11	276.66	51	1	0.2	9.67	43	n.s.
12	197.53	48	1	0.23	4.58	38	n.s.

B. SERIE LOGARITMICA:  $S = \alpha[-\ln(1-x)]$

En donde:  $S$  = número total de especies;  $x$ , se calcula de manera iterativa a partir de:  $S/N = (1-x)/x[-\ln(1-x)]$ ; en donde:  $N$  = cobertura total;  $\alpha = N(1-x)/x$ ;  $Var(\alpha) = \alpha/[-\ln(1-x)]$ .

No. Parche	$S$	$x$	$\alpha$	$Var(\alpha)$	ji-cuadrada	g.l.	Sign.
1	55	0.87	27.14	13.40	91,250.20	44	***
2	53	0.74	39.28	29.12	30,548.24	38	***
3	48	0.83	27.04	15.23	146,355.10	47	***
4	48	0.81	28.74	17.20	253,491.80	46	***
5	53	0.31	141.07	375.46	839,769.90	42	***
6	42	0.87	20.30	9.81	10,413.44	34	***
7	33	0.83	18.33	10.18	17,758.32	28	***
8	41	0.78	26.98	17.75	42,625.94	36	***
9	45	0.43	79.17	139.27	103,922.00	33	***
10	51	0.81	30.55	18.30	42,493.73	42	***
11	51	0.94	18.37	6.62	24,958.97	43	***
12	48	0.91	20.18	8.48	45,466.82	38	***

2 2

C. SERIE LOGNORMAL:  $S(R) = S_0 e^{(-a R^2)}$

En donde:  $S(R)$  = número de especies en la  $R$ -ésima octava a la derecha e izquierda de la curva simétrica;  $S_0$  = número de especies en la octava modal;  $a$  = inverso de la amplitud de la distribución.  $S^*$  es el número total de especies estimado por el modelo.

No. Parche	$S$	$S^*$	$S_0$	$a$	$R$	ji-cuadrada	g.l.	Sign.
1	55	59	5.67	0.17	14.2	16.43	14	n.s.
2	53	55.2	7.16	0.23	18	18.09	11	n.s.
3	48	84	6.04	0.13	15.1	9.51	13	n.s.
4	48	50.7	6.23	0.22	15.6	7.73	12	n.s.
5	53	65	5.81	0.16	14.6	36.72	13	***
6	42	42.6	5.11	0.21	12.8	13.19	12	n.s.
7	33	33.5	2.69	0.14	6.7	34.94	11	***
8	41	55.4	4.74	0.15	11.9	22.42	12	*
9	45	69.1	5.35	0.14	13.4	23.12	12	*
10	51	51.8	6.20	0.21	15.5	27.08	12	**
11	51	73	5.06	0.12	12.7	23.25	14	n.s.
12	48	69.4	4.61	0.12	11.6	27.90	15	**

C. MODELO DE MacARTHUR:  $N_i = N/S \sum_{n=1}^s 1/n$

En donde:  $N_i$  = cobertura de la  $i$ -ésima especie;  $N$  = cobertura total;  $S$  = número total de especies.

No. Parche	$N$	$S$	ji-cuadrada	g.l.	Sign.
1	178.76	55	175.01	44	***
2	112.12	53	135.20	38	***
3	132.54	48	238.03	47	***
4	123.97	48	221.05	46	***
5	64.33	53	28.63	42	n.s.
6	140.39	42	115.19	34	***
7	92.58	33	48.80	28	**
8	96.34	41	89.44	36	***
9	60.60	45	28.28	33	n.s.
10	131.64	51	187.72	42	***
11	276.66	51	173.70	43	***
12	197.53	48	161.33	38	***

especies se vuelve máxima (Magurran 1988).

En este caso, los resultados obtenidos (Fig. 6.5 y Cuadro 6.3) sugieren que el proceso de regeneración, por un lado, ha sido más rápido en los parches que se ajustan adecuadamente a las series geométrica y lognormal; los cuales son, en su mayoría, parches menores de 100 m<sup>2</sup> que se formaron por la caída de dos árboles. Mientras que, por otro lado, parece ser que la recuperación de la vegetación ha sido más lenta en los parches que sólo se ajustan a la serie geométrica y que son, en su mayoría, mayores de 100 m<sup>2</sup> y se formaron por la caída de cuatro árboles. Ello implica, en términos generales, que el tamaño y la severidad o magnitud del disturbio tienen un efecto significativo en la regeneración de estos sitios.

##### **5. Efecto del Area y del Número de Árboles Caídos en los Atributos de la Comunidad**

De acuerdo con los resultados presentados en la sección anterior, se podría esperar que existiese una relación entre el tamaño de los parches y la severidad del disturbio, por ello se probó, mediante un ANDEVA, la hipótesis nula de que el número de árboles caídos se asociaba con el tamaño del parche, contra la alternativa de que estas variables no se relacionaban. Los resultados de la prueba no fueron significativos ( $F = 0.955; 1, 10$  g.l.;  $p = 0.362$ ), por lo que se rechazó la hipótesis nula concluyéndose que los parches formados por la caída de cuatro árboles no son significativamente más grandes que los que se

formaron por la caída de tan sólo dos árboles.

Con base en este resultado, se decidió analizar de manera independiente el efecto del tamaño y de la severidad del disturbio sobre los atributos de la vegetación de los parches. Para ello, se obtuvieron los datos de abundancia, riqueza específica, diversidad, equitabilidad, densidad y cobertura por parche y por forma de crecimiento, para todos los sitios; estos resultados se resumen en los Cuadros 6.4 y 6.5.

Como una primera aproximación de análisis, se obtuvieron los coeficientes de correlación entre todas las variables consideradas; estos resultados que se muestran en el Cuadro 6.6. De acuerdo con ellos, se observan tendencias interesantes que involucran el efecto del tamaño de los parches de regeneración y del número de árboles que originaron la abertura del dosel. El área de los parches de regeneración se asocia significativamente con la abundancia de individuos (0.593) y, en menor medida (con un nivel de significancia muy bajo y de manera inversamente proporcional), con la diversidad (-0.511), equitabilidad (-0.565) y densidad de trepadoras (-0.565; Cuadro 6.6). Las gráficas que relacionan el área del parche con estas variables se presentan en las Figs. 6.6 a 6.9. De acuerdo con la Fig. 6.6, se observa que el número total de individuos se incrementa a medida que se aumenta el tamaño del parche de regeneración. Ajustando estos datos a un modelo de regresión lineal simple, se tiene que:  $Ab = 325.49 + 5.04 AP$ ; en donde:  $Ab$ , es la abundancia o número total de individuos dentro del parche de regeneración; y  $AP$  es el área del parche de

Cuadro 6.4. Abundancia y diversidad estimada para los 12 parches estudiados de acuerdo con la función de Shannon. En donde:  $n$ , la abundancia total de individuos;  $S$ , riqueza específica;  $H'$ , es el índice de diversidad;  $s^2H'$ , la varianza asociada a  $H'$ , y  $J$ , representa la equitabilidad.

No. Parche	$n$	$S$	$H'$	$s^2H'$	$J$
1	1133	55	1.018	$4.97 \times 10^{-4}$	0.585
2	1076	53	1.250	$2.91 \times 10^{-4}$	0.725
3	733	48	1.204	$4.94 \times 10^{-4}$	0.716
4	449	48	1.330	$5.10 \times 10^{-4}$	0.791
5	1281	53	0.921	$5.29 \times 10^{-4}$	0.534
6	583	42	1.331	$3.17 \times 10^{-4}$	0.820
7	724	33	0.874	$4.96 \times 10^{-4}$	0.576
8	337	41	1.12	$9.39 \times 10^{-4}$	0.694
9	826	45	1.095	$4.47 \times 10^{-4}$	0.662
10	838	51	1.258	$2.99 \times 10^{-4}$	0.737
11	981	51	1.335	$2.46 \times 10^{-4}$	0.782
12	613	48	1.276	$4.45 \times 10^{-4}$	0.759

Cuadro 6.5. Densidad y cobertura por forma de crecimiento estimadas para los parches del bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas. En donde: *DNT*, densidad total; *DEA*, densidad de árboles; *DEAB*, densidad de arbustos; *DEH*, densidad de herbáceas; *DTR*, densidad de trepadoras; *CVT*, cobertura vegetal total; *CAR*, cobertura de árboles; *CABS*, cobertura de arbustos; *CHB* cobertura de herbáceas; *CTR*, cobertura de trepadoras y *C/A*, cociente de la relación cobertura total-área del parche.

No. Parche	Densidad (ind·m <sup>-2</sup> )					Cobertura (m <sup>2</sup> /100 m <sup>2</sup> )					
	<i>DNT</i>	<i>DEA</i>	<i>DEAB</i>	<i>DEH</i>	<i>DTR</i>	<i>CVT</i>	<i>CAR</i>	<i>CABS</i>	<i>CHB</i>	<i>CTR</i>	<i>C/A</i>
1	12.2	1.2	1.3	8.0	1.7	178.8	130.6	38.2	3.6	6.4	1.79
2	14.9	2.0	3.7	5.9	3.4	112.1	52.5	34.6	2.6	22.4	1.12
3	8.9	1.1	2.6	3.8	1.4	132.5	56.9	70.5	3	2.1	1.33
4	9.1	1.8	1.3	4.7	1.3	124	41.6	73.2	6.1	3.1	1.24
5	8.2	0.9	1.2	5.6	0.4	64.3	31.6	25.6	4.6	2.5	0.64
6	11.1	1.5	4.4	2.8	2.4	140.4	81.7	50.2	3.9	4.6	1.4
7	6.2	0.2	1.7	4.3	0.1	92.6	19	44	29.2	0.4	0.93
8	4.1	0.1	1.6	2.0	0.3	96.3	5.4	65.4	23.9	1.6	0.96
9	8.5	0.9	1.0	6.1	0.5	61	23	20.4	16.3	1.3	0.61
10	10.9	1.5	6.0	2.6	0.8	131.6	31.3	92	5.1	3.2	1.32
11	6.6	1.4	2.8	1.9	0.5	276.7	167.1	104.9	3.8	0.9	2.77
12	6.4	0.9	2.1	2.4	1.0	197.5	75	115	5.6	1.9	1.98



Cuadro 6.6. Correlaciones de las variables independientes, área de los parches y magnitud del disturbio (número de árboles caídos), vs. las variables consideradas en los Cuadros 6.4 y 6.5. En negritas se muestran las correlaciones significativas. El nivel de significancia se muestra entre paréntesis; y  $n = 12$ , para todos los casos.

Variab <b>l</b> es	Area del Parche	Número de Árboles Caídos
Area del Parche	1.0	
Número de Árboles Caídos	0.295 (0.35)	1.0
Abundancia	<b>0.593</b> (0.04)	-0.287 (0.36)
Riqueza Específica	0.122 (0.70)	-0.417 (0.18)
Diversidad	-0.511 (0.08)	-0.052 (0.87)
Equitabilidad	-0.565 (0.06)	0.028 (0.93)
Densidad Total	-0.414 (0.18)	<b>-0.635</b> (0.03)
Densidad de Árboles	-0.373 (0.23)	-0.531 (0.07)
Densidad de Arbustos	-0.345 (0.27)	0.042 (0.89)
Densidad de Trepadoras	-0.565 (0.06)	<b>-0.670</b> (0.02)
Cobertura Total	0.153 (0.63)	0.149 (0.64)
Cobertura de Árboles	0.236 (0.46)	-0.135 (0.68)
Cobertura de Arbustos	-0.038 (0.91)	0.419 (0.17)
Cobertura de Trepadoras	-0.315 (0.32)	-0.464 (0.13)
Cociente Cobertura/Area	0.153 (0.63)	0.149 (0.64)

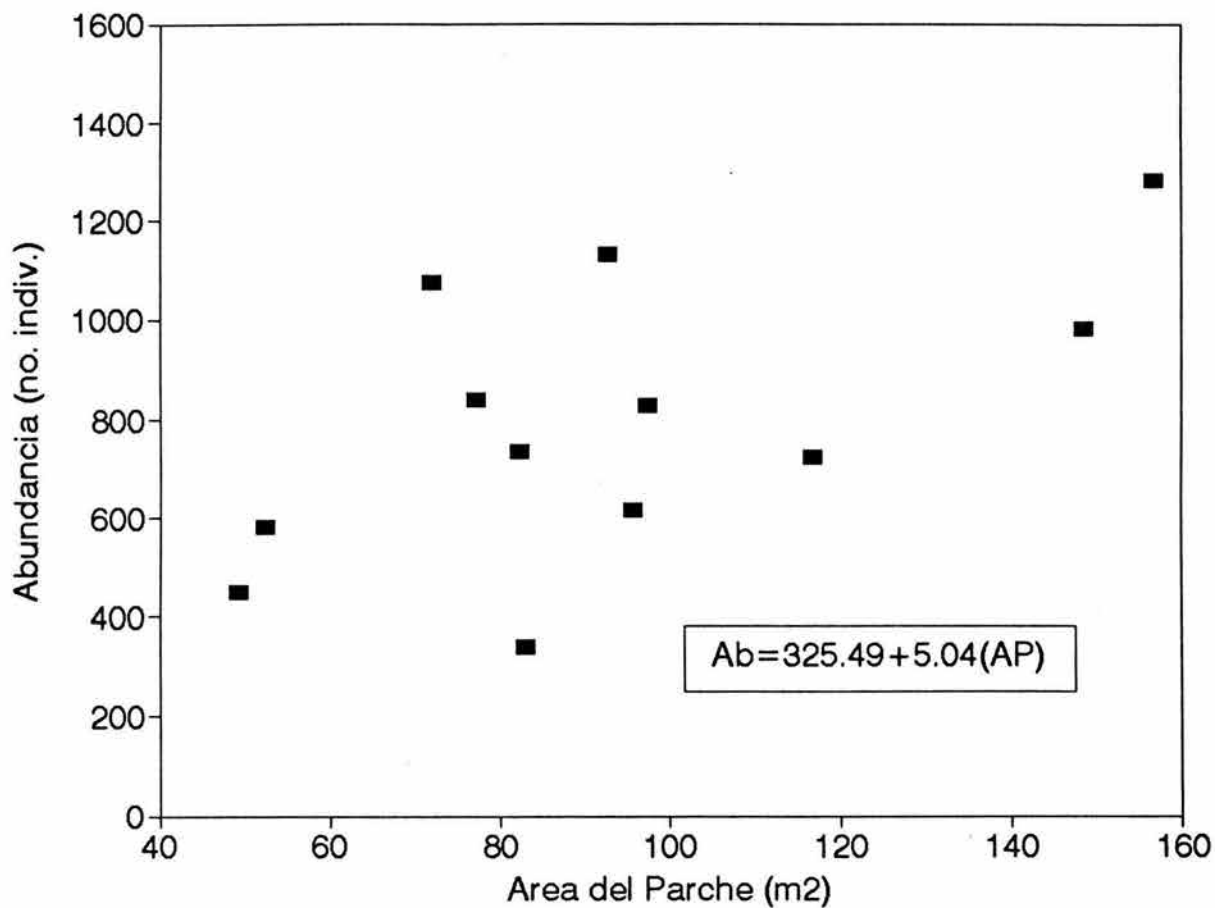


Figura 6.6. Relación entre la abundancia de individuos y el tamaño del parche de regeneración, para los sitios seleccionados en el bosque mesófilo de montaña.

regeneración ( $F= 5.42; 1, 10 \text{ g.l.}; p = 0.0423$ ). Este resultado era de esperarse, ya que una mayor área ofrece más sitios para la colonización de individuos.

Sin embargo, lo contrario ocurre cuando se analiza la diversidad para los 12 parches de regeneración (Fig. 6.7). A pesar de la dispersión que se observa en la gráfica, la diversidad tiende a disminuir cuando el área perturbada se incrementa. Inicialmente, se hizo un ajuste a un modelo lineal simple, cuyo nivel de significancia era pobre ( $F = 3.54; 1, 10 \text{ g.l.}; p = 0.089$ ); sin embargo, de acuerdo con el análisis de residuales (Fig. 6.8), se observó que el parche de regeneración 11 representaba un dato extremo "outlier", con características anómalas. Este sitio presenta el mayor porcentaje de cobertura con relación al área del parche (277%), en tanto que los sitios restantes presentan un porcentaje entre 64% y 198% (Cuadro 6.5); asimismo, es el sitio que presenta la mayor diversidad de especies arbóreas (Cuadro 6.3), razones por las que se decidió quitarlo. Recalculando el modelo lineal simple, se obtuvo la siguiente función:  $H' = 1.54 - 0.0044 AP$ ; en donde:  $H'$  es el índice de diversidad de Shannon y  $AP$  es el área del parche de regeneración; este modelo resultó altamente significativo ( $F = 20.07; 1, 9 \text{ g.l.}; p = 0.0015$ ). El sentido biológico de esta relación es bastante claro ya que los parches de regeneración, en principio, fueron sitios cuyo dosel se abrió al mismo tiempo, después de ocurrido el ciclón Inés. A pesar de ello, se observa que los parches de mayor extensión presentan una menor diversidad, debido a que la colonización y/o la cicatrización del

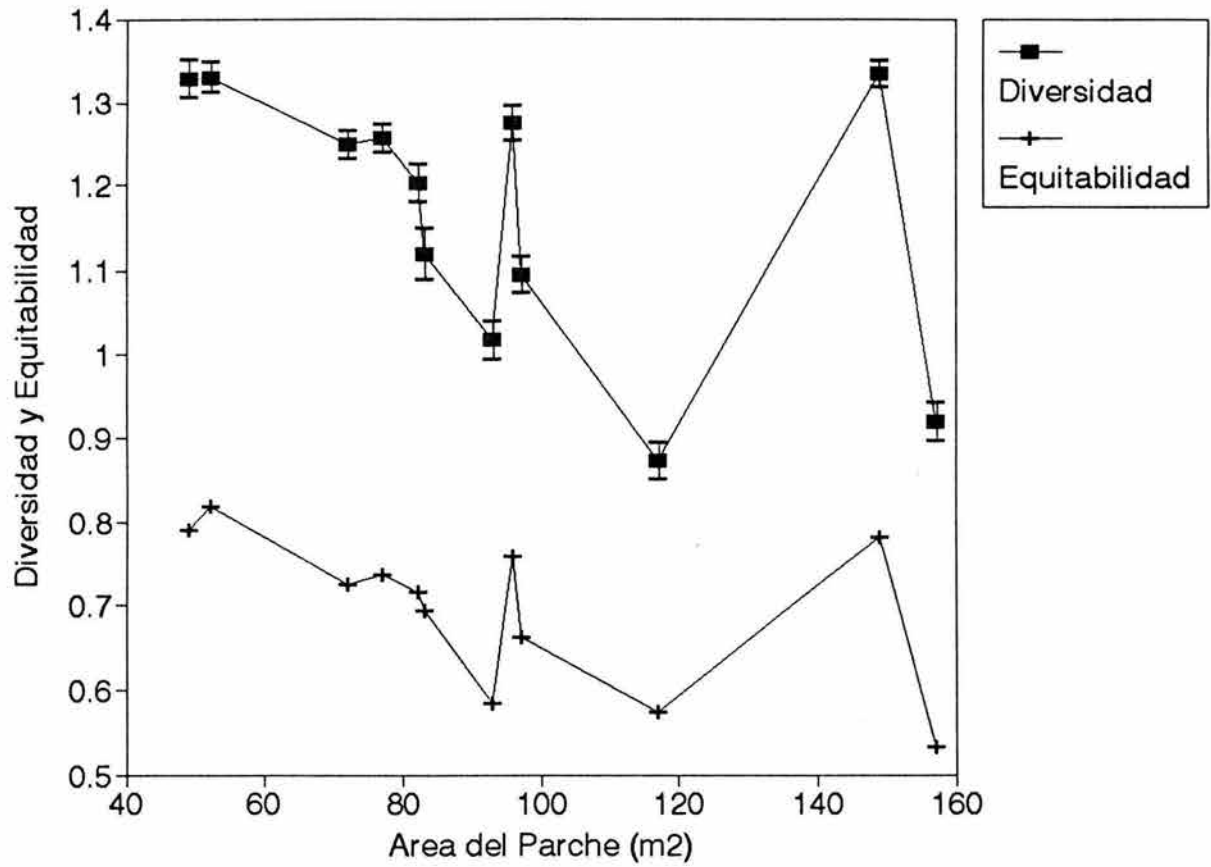


Figura 6.7. Variaciones en la diversidad,  $H'$ , y la equitabilidad,  $J'$ , en función del tamaño del parche de regeneración. En la gráfica, se incluye la desviación estándar para cada valor de  $H'$ .

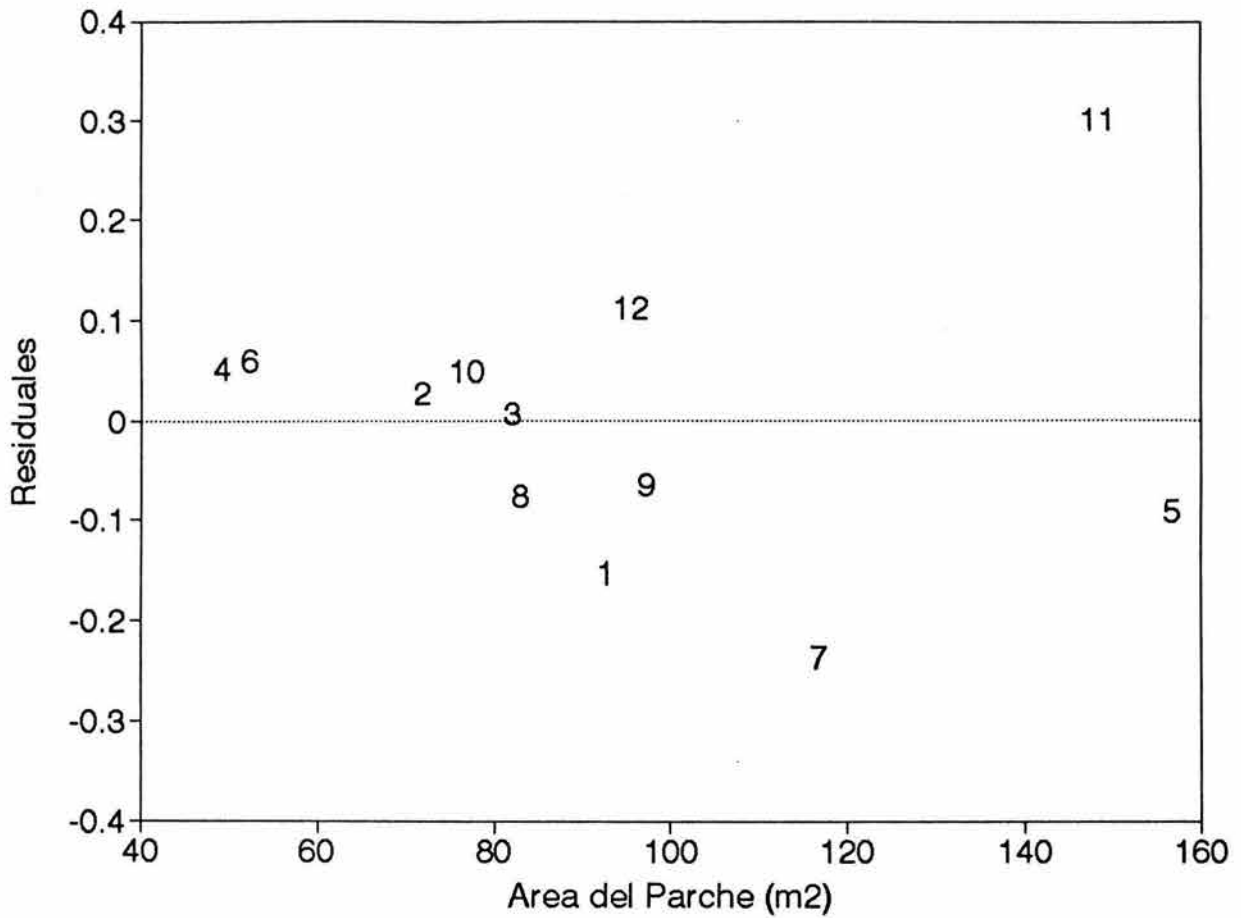


Figura 6.8. Representación gráfica de los residuales estimados para el modelo de regresión simple entre la diversidad y el tamaño del parche en el bosque mesófilo (consultar el texto para explicación).

dosel es más lenta en comparación con los sitios con una menor dimensión.

Esta tendencia también se manifiesta al analizar las variaciones en densidad relacionadas con el tamaño del parche de regeneración para las diferentes sinusias (Fig. 6.9). De acuerdo con la gráfica, se puede apreciar que los árboles, arbustos y trepadoras crecen a densidades más elevadas en parches de regeneración pequeños (49 a 82 m<sup>2</sup>), lo que nuevamente sugiere que la recuperación de la vegetación es más rápida en los parches de menor dimensión en comparación con los parches más grandes. Los parches de regeneración grandes presentan una densidad relativamente más baja de árboles y trepadoras.

Con el objeto de determinar el efecto de la severidad o magnitud del disturbio (*i.e.* efecto del número de árboles caídos), se realizaron análisis de varianza relacionando el número de árboles caídos con aquellas variables cuya correlación fue significativa con el número de árboles caídos (Cuadro 6.6). Sólo dos variables resultaron significativas, la densidad total y la densidad de trepadoras; de manera que se procedió a probar la hipótesis nula de que el número de árboles caídos afectaba la densidad total, en un caso, y la densidad de trepadoras en el otro caso. Para el caso de la densidad de trepadoras se consideró como covariable el área de los parches, ya que la correlación que se obtuvo con esta variable fue alta, aunque no significativa (Cuadro 6.6). Los resultados para el caso de la densidad total fueron significativos ( $F = 6.745$ ; 1, 10 *g.l.*;  $p = 0.027$ ), al igual que para

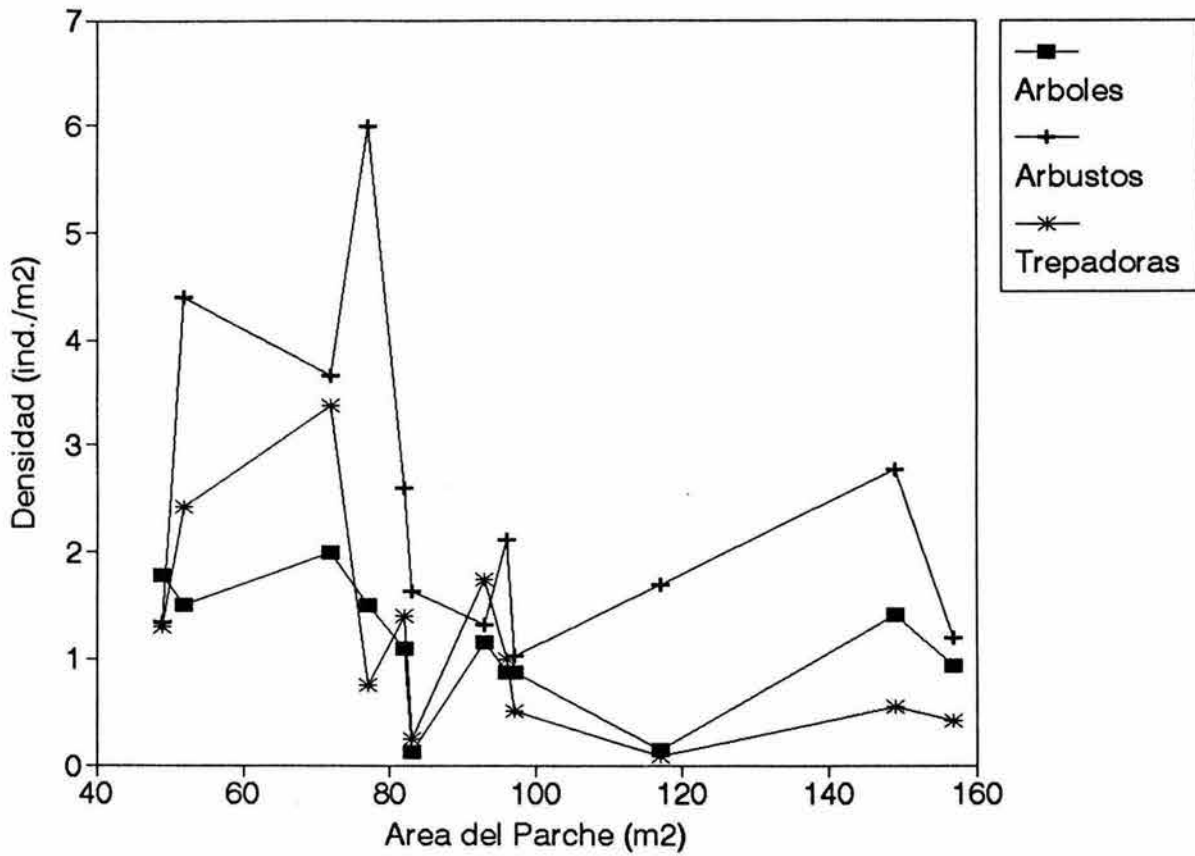


Figura 6.9. Variabilidad de la densidad en función del tamaño del parche para las diferentes formas de crecimiento: árboles, arbustos y trepadoras, en los sitios en fase de construcción del bosque mesófilo de montaña.

la densidad de trepadoras ( $F = 6.198$ ; 1, 9 g.l.;  $p = 0.034$ ) y la covariable no resultó significativa ( $F = 3.287$ ; 1, 9 g.l.;  $p = 0.103$ ). Ambas densidades (total y de trepadoras) resultaron más altas en aquellos parches que se crearon por la caída de dos árboles en comparación con aquéllos que se formaron por la caída de cuatro árboles (Fig. 6.10). Este resultado sugiere que una modificación menos drástica del hábitat, como la que se genera con la caída de dos árboles, permite que el proceso de colonización y/o cicatrización del dosel sea más acelerado en estos sitios, ya que reportan una mayor densidad; en tanto que en los parches de regeneración que se formaron por la caída múltiple de cuatro árboles, y que presentan una densidad significativamente menor, el proceso de regeneración es más lento.

Una relación interesante que se aprecia al analizar la variabilidad de la densidad en función del área (Fig. 6.9) y en función del número de árboles caídos, es la referente a la densidad de trepadoras y la densidad de árboles. Es lógico suponer que ambas variables se relacionan debido a que las trepadoras requieren de un soporte para poder crecer; por ello fue que se relacionaron la densidad de trepadoras con la densidad de árboles dentro de los parches de regeneración (Fig. 6.11). El modelo que describe esta relación es un modelo de regresión exponencial, mismo que resultó altamente significativo:  $DTR = 10^{-1.86 + 1.45 DEA}$ , en donde:  $DTR$ , es la densidad de trepadoras y  $DEA$ , es la densidad de árboles ( $F = 21.33$ ; 1, 10 g.l.;  $p = 0.00095$ ).



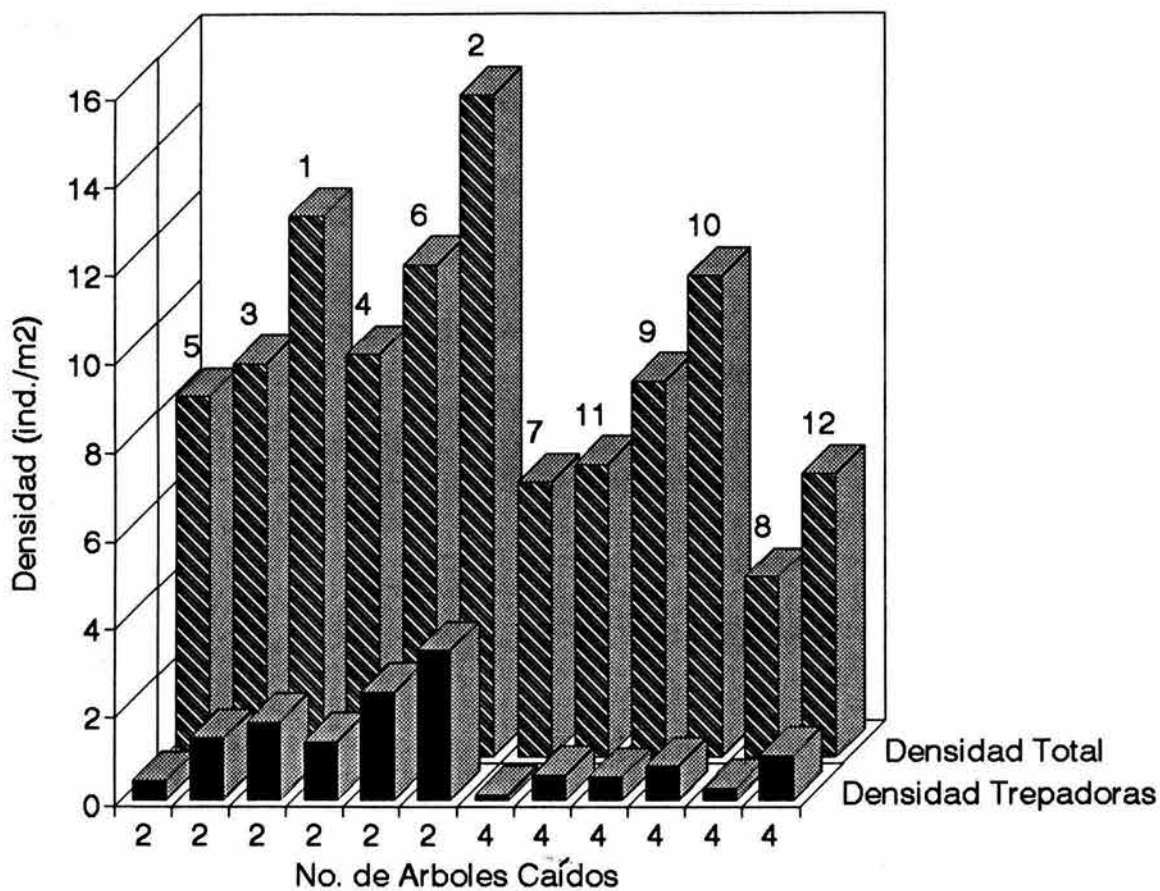


Figura 6.10. Representación de la densidad total y de la densidad de trepadoras en función de la severidad del disturbio, considerada como el número de árboles caídos, para los 12 sitios en fase de construcción analizados en el bosque. Los números dentro de la gráfica representan el número de cada sitio.

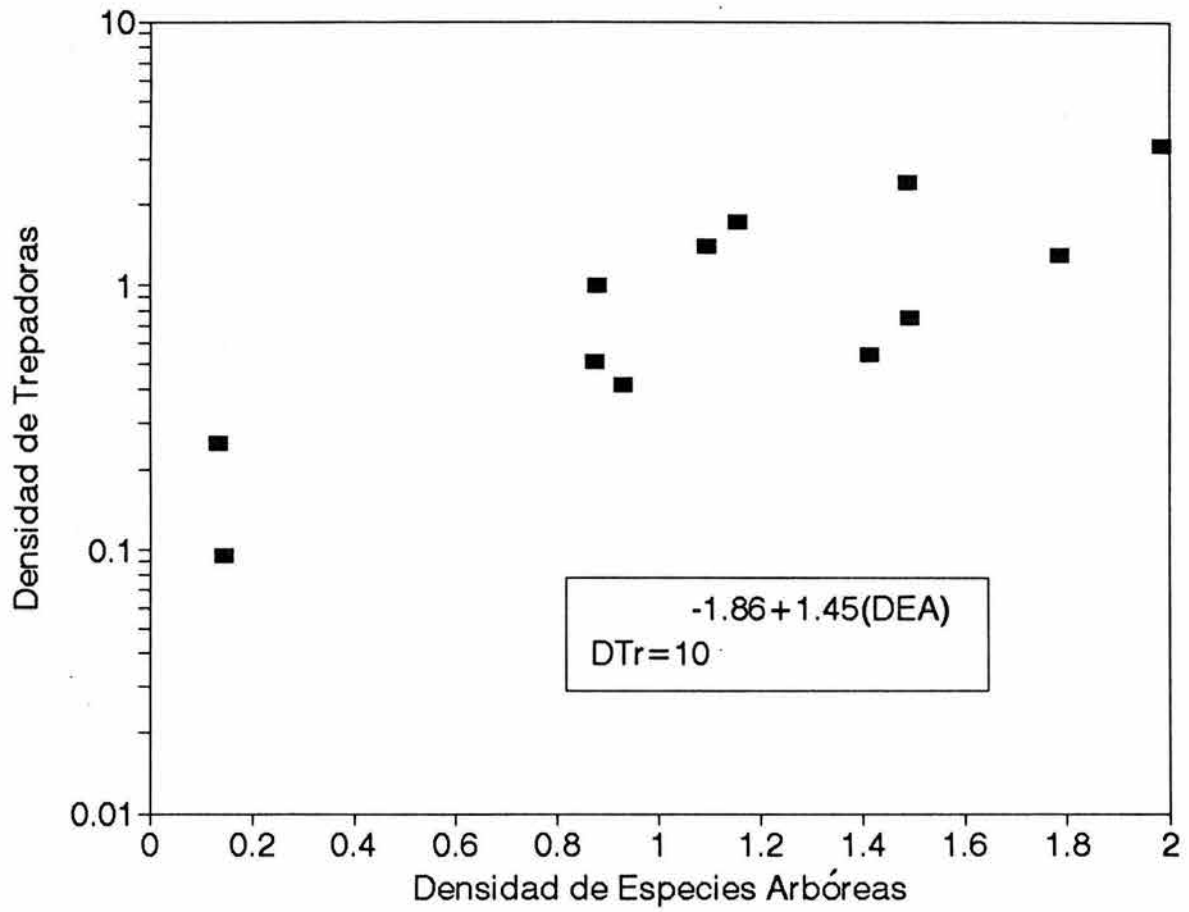


Figura 6.11. Relación entre la densidad de árboles y la densidad de trepadoras para los parches de regeneración analizados en el bosque mesófilo de montaña.

## 6. Estructuras Poblacionales

Las estructuras poblacionales se determinaron a partir de las distribuciones de frecuencias de altura de aquéllas especies, arbóreas y arbustivas, que presentaron una abundancia  $\geq 30$  individuos en cada parche de regeneración. El conjunto de estas especies fue de tan sólo diez, de las cuales tres especies son arbóreas: *Quercus sartorii*, *Q. germana* y *Clethra pringlei*; y siete son especies arbustivas: *Rapanea myricoides*, *Psychotria graciliflora*, *Eugenia capuli*, *Senecio lanicaulis*, *Eupatorium nubigenum*, *E. schultzii* y *E. tamaulipanum*.

En términos generales las especies arbóreas, *Quercus sartorii* y *Q. germana*, así como algunas de las especies arbustivas, *Rapanea myricoides*, *Psychotria graciliflora* y *Eupatorium schultzii*, pueden presentar curvas en forma de J invertida, en donde más del 70% de los individuos se presentan en la primera categoría de altura, mientras que en las clases de altura restantes la frecuencia es notablemente más baja y permanece constante, lo que indica un alto reclutamiento de plántulas el cual disminuye marcadamente para categorías de altura superiores. En la Fig. 6.12a, se presenta este primer tipo de comportamiento para *Quercus sartorii*, que es una de las especies que lo presentan. Para mayor detalle, se sugiere consultar las estructuras poblacionales que se obtuvieron para cada especie, en cada uno de los parches, en el Apéndice III.

Un segundo tipo de comportamiento es el que presenta, por ejemplo, *Clethra pringlei* (Fig. 6.12b), cuyas frecuencias más altas ocurren en las primera y segunda categorías de altura para después

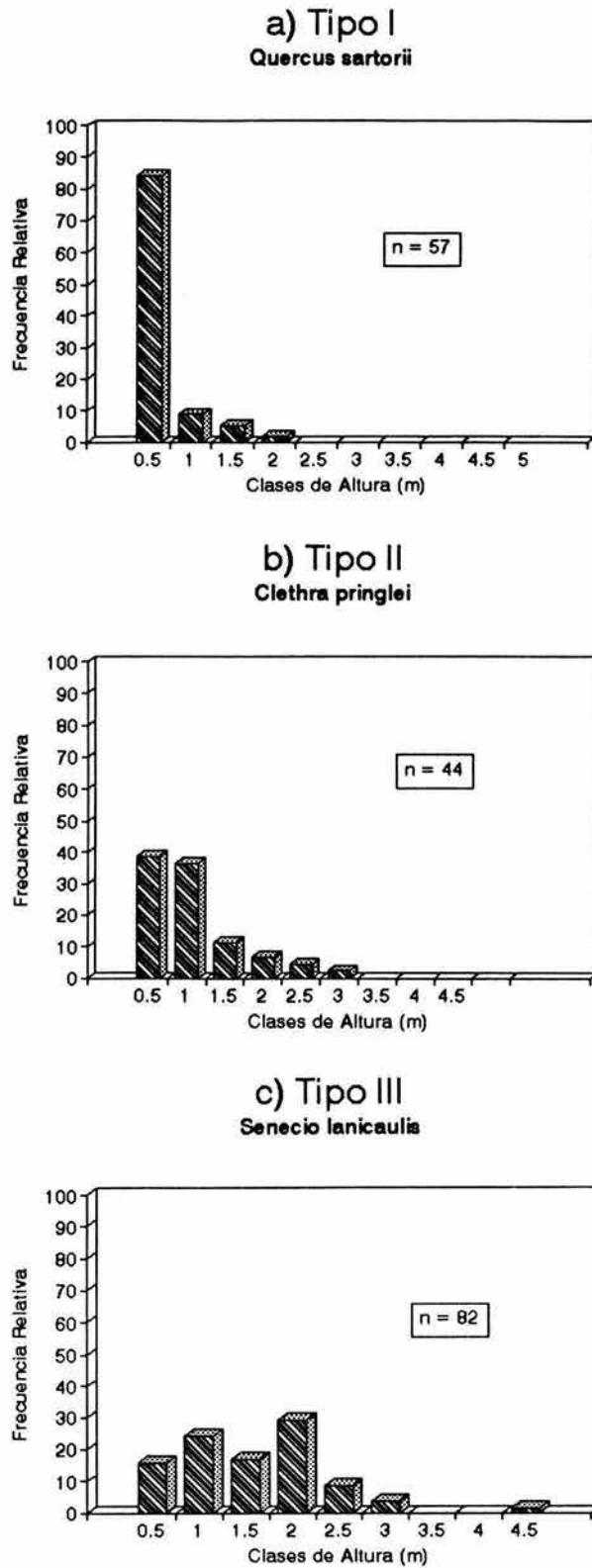


Figura 6.12. Estructuras poblacionales de algunas de las especies arbóreas y arbustivas más abundantes en los parches de regeneración.

decrecer suavemente conforme se incrementa la altura. Este tipo de comportamiento denota un alto reclutamiento no sólo de plántulas sino también de individuos juveniles. Este patrón también lo presentaron aunque sólo en algunos parches los arbustos *E. schultzei* (Parche 8, Apéndice III) y *R. myricoides* (Parche 6, Apéndice III) y *Psycotria graciliflora* (Parche 10, Apéndice III).

El resto de las especies arbustivas, *Eugenia capuli*, *Senecio lanicaulis*, *Eupatorium nubigenum*, y *E. tamaulipanum*, no presentan ningún patrón claro; salvo que su estructura poblacional manifiesta una serie de subidas y bajadas en ciertas clases de altura. En la Fig. 6.12c, sólo se presenta el ejemplo de *Senecio lanicaulis*, mientras que en el Apéndice III se incluyen las distribuciones de las demás especies. La ausencia de un patrón claro en estas especies puede ser el resultado de: 1) un reclutamiento diferencial de individuos a distintos tiempos, o bien, 2) una mortalidad diferencial específica del tamaño de los individuos, o bien, 3) que sean especies que requieran de la ocurrencia de algún evento, como la apertura de un claro en el dosel, para poder regenerarse.

## D. Discusión

### Composición Florística y Estructura

El establecimiento de patrones para describir la regeneración de sitios en fase de construcción es bastante complejo, debido a la heterogeneidad ambiental que existe dentro y entre sitios, así

como a las diferencias existentes entre la biología y las historias de vida de las especies que están involucradas en la regeneración de estos parches. El patrón más general, al cual se hace referencia en la literatura al describir la fase de construcción de un bosque, una vez que las especies han alcanzado su máxima densidad, es el crecimiento acelerado en altura de las especies arbóreas, así como el subsecuente aclareo natural de sus poblaciones (Nakashizuka 1984b, Brokaw 1985; Runkle 1985; Yetter y Runkle 1986). A pesar de que en los parches no se monitoreó el crecimiento de manera directa, se pueden inferir algunos patrones básicos con relación al proceso de regeneración del bosque, durante la fase de construcción, al analizar su composición florística y sus características estructurales.

Los cambios que ocurren en la composición florística y en la estructura de las comunidades boscosas resultantes de la dinámica de apertura de claros están bien documentados para comunidades boscosas tanto tropicales como templadas (Brokaw 1985a y b; Martínez-Ramos 1985; Runkle 1985; Foster y Reiners 1986; Hubbell y Foster 1986a; Brandani *et al.* 1988; Brokaw y Scheiner 1989; Veblen 1989; Spies y Franklin 1989; Canham 1988, 1989; Lorimer 1989; Frelich y Lorimer 1991; entre otros); en tanto que para los bosques mesófilos de montaña estos procesos apenas se empiezan a describir (Lawton y Putz 1988; Lawton 1990), y seguramente presentan características de uno y otro sistemas.

De acuerdo con el tiempo de recambio que se estimó para las parcelas Protegida e Intermedia del bosque mesófilo (158 años), en

el capítulo anterior, se esperaría que fuese la forma de crecimiento arbórea la que prevaleciera en los sitios en fase de construcción (Hartshorn 1980; Brokaw 1985a; Runkle 1985). El análisis de los espectros de formas de crecimiento en función del número de géneros, de especies y de la abundancia de individuos, muestra que son las hierbas las que representan a la sinusia predominante en estos sitios (Figs. 6.1 a 6.3). Sin embargo, desde un punto de vista estructural, las especies dominantes en estos parches son, en su mayoría, de porte arbustivo y arbóreo (Cuadro 6.2). Este resultado vale la pena discutirlo más ampliamente, ya que si bien la expresión de la forma de crecimiento herbácea es notable a nivel global de todos los parches, la regeneración que se lleva a cabo *in situ*, para cada parche, es un proceso que parece depender de las especies arbustivas y arbóreas que se encontraban creciendo como plántulas, individuos juveniles o suprimidos del sotobosque; y que no sólo sobrevivieron a la caída de los árboles del dosel, sino que su crecimiento se vió favorecido por la perturbación.

Esta hipótesis sugiere que el régimen de perturbación del bosque es favorable para la regeneración de las especies arbustivas y arbóreas del dosel medio del bosque como son: *Eugenia capuli*, *Ternstroemia sylvatica*, *Turpinia occidentalis*, *Meliosma oaxacana*, *Rapanea myricoides* y *Podocarpus reichei*; así como para la emergente *Clethra pringlei* (Cuadro 6.2). Estas especies son las de mayor importancia estructural por la cobertura y la altura máximas que alcanzan en los parches (Cuadro 6.2); y todas ellas pertenecen a

géneros de afinidad tropical (Apéndice 1). Este hecho, probablemente les confiere una mayor capacidad de respuesta a la apertura de claros, en comparación con las especies cuyos géneros son de afinidad templada, y que generalmente reportan un crecimiento estacional (Runkle 1989).

Los resultados obtenidos por Sosa y Puig (1987) para este bosque dan fundamentos que apoyan la hipótesis de que son el banco de plántulas y la regeneración de avanzada, las vías de regeneración predominantes en los parches. Estos autores encontraron que algunas de las especies arbóreas antes mencionadas como *T. occidentalis*, *M. oaxacana*, *P. reichei*, al igual que algunas otras especies (que también se registraron dentro de las diez especies de mayor importancia estructural) como los encinos, *Quercus sartorii* y *Q. germana*, y el bolero, *Rhamnus caroliniana*, (Cuadro 6.2), presentan una estrategia de regeneración a través de un banco persistente de plántulas, resultado de una producción de semillas irregular o variable año con año. Este patrón de reclutamiento se observa en las estructuras poblacionales de las especies de mayor abundancia que se presentan bajo el primer tipo de comportamiento descrito para los parches de regeneración (Fig. 6.12a).

La hipótesis que yo planteo también es consistente con los resultados obtenidos por Williams-Linera (1993) quien, al analizar el banco de semillas de una parcela de bosque maduro, obtuvo que la composición del banco de semillas no reflejaba la composición de las especies arbóreas de la vegetación en pie; ya que tan sólo



el 7.7% de la composición del banco estuvo representada por especies arbóreas. De las especies arbustivas y arbóreas anteriormente señaladas, ella solamente registró a *Rapanea myricoides* y a *Quercus sp.* en el banco; aunque con un bajo número promedio de semillas germinadas ( $0.7 \pm 0.25$  y  $0.1 \pm 0.09$ , respectivamente).

Resultados similares a los obtenidos para el bosque mesófilo de Tamaulipas, los obtuvo Runkle (1982) para los bosques deciduos del este de los Estados Unidos. Este autor encontró que las especies arbóreas dominantes de claros pequeños ( $50-100 \text{ m}^2$ ) eran tolerantes a la sombra y reporta que ya estaban presentes, como individuos juveniles suprimidos, antes de que se formara el claro. Asimismo, Canham (1989) describe que para los bosques templados que se localizan por encima de los  $40^\circ\text{N}$  y cuyo dosel superior alcanza los 25 m de alto, el porcentaje de luz que se filtra (1-2%), cuando se abren claros con un área hasta de  $500 \text{ m}^2$ , no es suficiente para disparar las respuestas de crecimiento de las especies intolerantes a la sombra; en tanto que este régimen lumínico sí es suficiente para liberar el crecimiento de plántulas y de individuos juveniles de especies tolerantes a la sombra como las pertenecientes a los géneros *Acer*, *Fagus*, *Quercus* y *Carya*. Por otro lado, Pickett y McDonnell (1989) y Thompson (1992) han reportado que el componente persistente del banco de semillas en bosques templados y deciduos está constituido por semillas intolerantes a la sombra, predominantemente herbáceas; cuya composición florística difiere notablemente de las especies leñosas que están en pie, tal como

sucede para el bosque mesófilo (Williams-Linera 1993).

Con relación a los principales cambios que se manifiestan en la composición florística y estructura de los parches, comparativamente con las parcelas estudiadas por Puig et al. (1987), es importante recalcar que algunas de las especies descritas por estos autores como las dominantes fisonómicas y estructurales, i.e. *Liquidambar styraciflua* y *Acer skutchii*, son especies muy poco importantes en los parches de regeneración. Resalta en particular la baja frecuencia y densidad de *L. styraciflua* en los parches, ya que esta especie tradicionalmente se ha considerado como intolerante a la sombra (Baker 1949) y es muy abundante en las orillas de las terracerías que cortan al bosque mesófilo y en los acahuales (Breceda y Reyes 1990); por lo que se hubiera esperado una mayor participación de ésta en los parches. Otras especies de importancia como *Magnolia schiedeana*, *Carya ovata*, *Ostrya virginiana* y *Tilia houghi* están ausentes de los parches. La ausencia de ellas quizás se deba a que estas especies son abundantes solamente en algunos sitios del bosque mesófilo en donde existe un dosel muy cerrado y una alta humedad relativa (obs. pers.). Algunas especies de estos géneros se han reportado en los bosques del este de los Estados Unidos como especies tolerantes a la sombra, o bien con una tolerancia intermedia (Baker 1949; Harcombe y Marks 1983), por lo que quizás a ello se deba su ausencia en los parches.

Por otro lado, otra característica distintiva con las parcelas estudiadas por Puig et al. (1987) es la riqueza de especies



registradas para las familias: Asteraceae, Leguminosae, Solanaceae, Liliaceae, Rubiaceae, Rosaceae y Malvaceae (Apéndice I y II, Cuadro 6.2), las cuales están constituidas por especies típicamente heliófilas cuya presencia en los parches de regeneración es constante (Cuadro 6.2). De todas ellas son particularmente importantes los arbustos de la familia Asteraceae, *Senecio lanicaulis* y *Eupatorium* spp, las cuales son especies indicadoras de perturbación temprana, ya que el reclutamiento irregular que se observa en sus estructuras poblacionales sugiere una mayor sensibilidad de éstas a la apertura de claros (Fig. 6.12c).

Una característica que parece inherente a este bosque es la presencia de un elenco florístico con una mayor afinidad tropical que templada a nivel de familias, géneros y especies (Puig et al. 1987; Puig 1989). Esta característica no se modifica para los sitios en fase de construcción, ya que en ellos se registró una mayor abundancia a nivel genérico del elemento tropical en comparación con el templado (Fig. 6.1). Este resultado, obtenido a nivel florístico, también se registró a nivel estructural; ya que las especies más importantes en los parches fueron siempre especies que pertenecen a géneros de afinidad tropical (Cuadro 6.2 y Apéndice I).

#### **Diversidad y Relaciones Dominancia-Diversidad**

Uno de los atributos de la comunidad que más se modifica con la apertura de claros a consecuencia de la caída natural de árboles es la diversidad. Varios estudios han concluido que las

perturbaciones, al igual que algunas de las interacciones biológicas, pueden promover la diversidad, ya sea porque disminuyen la dominancia de una o unas cuantas especies y con ello liberan recursos para que otras especies menos competitivas puedan crecer y reproducirse (Connell 1971, 1978, 1980), y/o porque incrementan la heterogeneidad ambiental, generando con ello, las bases para una mayor especialización y partición de recursos (Grubb 1977; Denslow 1980; Tilman 1982; Hubbell 1979; Hubbell y Foster 1986b; Chesson y Warner 1981; Chesson 1986).

En este sentido una comparación que se antoja interesante de analizar es el cambio en la diversidad y/o la riqueza específica entre los parches de regeneración y las parcelas del bosque maduro estudiadas por Puig et al. (1987). Lamentablemente, la divergencia de criterios y métodos utilizados entre uno y otro trabajo, i.e. área muestreada, tamaño mínimo de los individuos considerados y bioformas incluídas en los muestreos, dificultan dicha comparación. Si bien ambos trabajos se realizaron a una altitud similar, el total del área muestreada por Puig et al. (1987) sobrepasa las dos hectáreas (22,500 m<sup>2</sup>); en tanto que el área total censada para los parches fue de apenas 1,124.1 m<sup>2</sup> (Cuadro 6.1). Considerando esta gran diferencia en área, se obtuvo la densidad de especies (Magurran 1988) como un posible indicador del reclutamiento de especies por área. Este valor resultó menor para las parcelas de bosque maduro (0.007 sp/m<sup>2</sup>); en tanto que para los parches de regeneración, la densidad de especies fue mayor (0.11 sp/m<sup>2</sup>). La divergencia en densidad de especies sugiere que el reclutamiento

de especies puede ser mayor en áreas perturbadas, como los parches, en comparación con las parcelas poco perturbadas estudiadas por Puig et al. 1987. Sin embargo considero que será necesario estandarizar los criterios y métodos utilizados en ambos trabajos para poder ser concluyente al respecto.

Los resultados del ajuste a los modelos de diversidad ecológica muestran que efectivamente los sitios en fase de construcción se ajustan a la serie geométrica, que presupone etapas serales tempranas (Fig. 6.5 y Cuadro 6.3a). Magurran (1988) menciona que esta serie ocurre predeciblemente bajo situaciones en las que las especies colonizan un hábitat que no está saturado a intervalos regulares de tiempo, tal como sucede en sitios perturbados por la caída natural de árboles. La comparación de los ajustes a los distintos modelos entre los 12 parches estudiados, indica que, si bien todos los parches se ajustan a la serie geométrica, algunos de ellos también presentan un ajuste significativo a la serie lognormal (Cuadro 6.3c). Una característica de éstos últimos es que tienen un área menor, y/o que se originaron por la caída de dos árboles; en tanto que lo contrario agrupa a los parches que sólo se ajustaron a la serie geométrica (Cuadro 6.1 y 6.3a y c). Al respecto, Hubbell (1979) establece que los patrones de abundancia relativa de las especies son o más lognormales, o más geométricos, dependiendo de la importancia relativa de las especies que "restauran" la diversidad después de ocurrido el disturbio. Él describe casos hipotéticos, basándose en su modelo sobre la deriva de las comunidades o "random

walk", en donde un modelo de diversidad-dominancia cambia a otro, en función de diferentes niveles de saturación de la comunidad y del número de árboles del dosel que mueren; y sostiene que, si las extinciones locales sobrepasan a las inmigraciones, entonces, el patrón de abundancia relativa local se vuelve geométrico con el tiempo. En contraste, si las inmigraciones de las especies sobrepasan a las extinciones locales, las especies se acumulan en la comunidad y los patrones de abundancia relativa de las especies se vuelven más lognormales con el tiempo. En el caso del bosque mesófilo de Tamaulipas, el ejemplo es análogo en cuanto a que un sitio en el bosque cuyo disturbio ocurrió debido a la caída de cuatro árboles y/o cuya área es mayor presenta una menor saturación de especies, que un sitio cuyo disturbio resultó de la caída de dos árboles y/o cuya área fue menor. Las diferencias en los patrones de dominancia-diversidad entre los dos grupos de parches se reflejan en una bondad de ajuste diferencial a los distintos modelos de diversidad ecológica. Este resultado indica que sí existe un efecto del área y/o del número de árboles caídos en la diversidad, cuya repercusión en éste y otros atributos de la comunidad se discute a continuación.

#### **Efecto del área y del número de árboles caídos en los atributos de la comunidad**

El tamaño del claro en la regeneración se ha considerado por muchos autores como el eje principal de diferenciación entre las especies, con relación a su tolerancia o intolerancia a la sombra

(Whitmore 1974, 1989; Hartshorn 1978, 1980; Denslow 1980; Hibbs 1982; Brokaw 1980, 1982, 1985b; Runkle 1985), y ha probado ser un factor determinante para el establecimiento de ciertas especies arbóreas pioneras (Runkle 1985; Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla 1986; Martínez-Ramos et al. 1989). Sin embargo, la evidencia que se tiene para el caso de especies primarias o tolerantes es aún equívoca (Lawton y Putz 1988; Brokaw y Scheiner 1989; Martínez-Ramos et al. 1989). En bosques templados, se ha visto que para las especies tolerantes es más importante la frecuencia de disturbios (desde ligeros incrementos de luz en el sotobosque hasta la apertura de claros) a lo largo de su historia de vida, que el tamaño de los claros *per se*, debido a los largos períodos de supresión bajo los cuales pueden permanecer estas especies durante su fase juvenil (Runkle 1985; Canham y Marks 1985; Canham 1988, 1989). Si bien para el caso del bosque mesófilo de montaña no se consideró la frecuencia de disturbios, sí se analizan las respuestas de la vegetación en función del tamaño de los parches y de la severidad del disturbio que los produjo.

A la pregunta inicial que se planteó sobre ¿qué factor es más determinante en la regeneración, el área o el número de árboles caídos? Se puede decir que la recuperación de la vegetación, en función de estas variables, se exhibe de manera diferencial en los patrones de abundancia, diversidad y densidad que se obtuvieron para estos sitios (Figs. 6.6 a 6.11), dado que ambas variables no resultaron dependientes, ni están correlacionadas (Cuadro 6.6 y resultados del ANDEVA). Los parches de menor dimensión no

necesariamente corresponden con aquellos que se formaron por la caída de dos árboles, así como tampoco la apertura de parches de mayor dimensión se relaciona significativamente con la caída de cuatro árboles. Cada una de estas características de la perturbación tienen un efecto distinto sobre los atributos de la comunidad (Cuadro 6.6). El tamaño del parche afecta la abundancia y la diversidad (Figs. 6.6 a 6.8); en tanto que la severidad del disturbio afecta la densidad (Figs. 6.9 y 6.10).

La abundancia de individuos se incrementa a medida que se incrementa el tamaño del parche de regeneración (Fig. 6.6), debido a que se dispone de una mayor área para la colonización de especies. Lo contrario ocurre con la diversidad, ya que ésta tiende a disminuir a medida que se incrementa el área (Fig. 6.7). Este decremento en diversidad, se debe probablemente a que en los parches pequeños prevalecen como dominantes algunos de los arbustos o árboles del dosel medio (Cuadros 6.2 y 6.3, Fig. 6.5); mientras que en los parches más grandes, se registra una mayor dominancia de arbustos heliófilos (Cuadro 6.2). La diferencia en diversidad refleja probablemente una recuperación más rápida de los parches de menor tamaño ya que la convergencia de plántulas e individuos juveniles suprimidos de las especies del dosel con especies heliófilas, da como resultado una mayor diversidad en estos sitios; en tanto que en los parches de mayor dimensión esto no ocurre, ya que aquí predominan las especies de arbustos heliófilos.

Resultados similares a los obtenidos para Tamaulipas los han reportado Brokaw (1980, 1985b) y Brokaw y Scheiner (1989) para



bosques tropicales, quienes encontraron que las especies pioneras pueden colonizar cualquier tamaño de claro (20 a 700 m<sup>2</sup>); aunque en su conjunto éstas suelen ser más densas en claros grandes (>150 m<sup>2</sup>), en donde crecen más rápidamente que las especies primarias. En claros pequeños las especies pioneras presentan una mayor mortalidad siendo las especies primarias las que persisten.

Los resultados obtenidos para el bosque mesófilo muestran que la densidad de las especies en los parches se asocia con la severidad del disturbio. La densidad es significativamente mayor en parches de regeneración formados por la caída de dos árboles del dosel en comparación con los parches de regeneración que se formaron por la caída de cuatro árboles (Cuadro 6.5 y Fig. 6.10). Las diferencias en densidad reflejan que la severidad del disturbio es más notable en los parches formados por la caída de cuatro árboles; ya que en ellos se eliminó a las plántulas y a la regeneración de avance. La rápida regeneración en los parches de regeneración formados por la caída de dos árboles probablemente se deba al crecimiento intensivo de individuos juveniles suprimidos. La evidencia que se tiene al respecto es que estos parches de regeneración presentan numerosas especies arbóreas que pertenecen al dosel y son, a su vez, los que albergan más densidad de trepadoras (Cuadro 6.5 y Figs. 6.10 y 6. 11).

A este respecto, se ha visto que las trepadoras requieren de un sostén y/o de árboles con copas grandes para expandirse y crecer exitosamente (Putz 1984; Rich et al. 1987). La disponibilidad de un "enrejado" parece ser uno de los principales factores que

limitan el acceso de las trepadoras al dosel del bosque, y éste lo proveen los árboles localizados en las orillas de los parches de regeneración, o bien los árboles de diámetros pequeños que se encuentran hacia el borde de los parches de regeneración (Putz 1984). En parches de regeneración formados por la caída de dos árboles, los árboles periféricos así como los pequeños árboles de individuos juveniles son los que proveen el soporte adecuado para el crecimiento exitoso de las trepadoras. Lo contrario parece suceder con los parches de regeneración generados por la caída múltiple de cuatro árboles; las modificaciones ambientales que generan este tipo de disturbio son más drásticas, y ello se manifiesta en una densidad significativamente más baja de árboles y trepadoras (Cuadro 6.5 y Fig. 6.10). La falta de soportes limita el desarrollo de las trepadoras y su baja densidad refleja un retardo en el establecimiento o recuperación de las especies tolerantes a la sombra. Esto explicaría las altas densidades que se encontraron de especies heliófilas arbustivas en estos parches de regeneración.

En conclusión, en parches de regeneración coetáneos del bosque mesófilo de montaña la abundancia se relaciona positivamente con el área, mientras que la diversidad se relaciona negativamente con la dimensión del parche de regeneración. Asimismo, la densidad y más particularmente la densidad de árboles y trepadoras resultaron ser los parámetros más sensibles a la severidad del disturbio, obteniéndose una mayor densidad de individuos cuando el disturbio es menos severo y una densidad significativamente menor cuando el

disturbio es más severo.

La rápida recuperación de los parches de regeneración pequeños y de los generados por la caída de dos árboles está asociada con una mayor diversidad y con una alta densidad de individuos, cuyo crecimiento parece reflejar condiciones más benignas en el sotobosque, incrementándose así la llegada y/o el crecimiento de las plántulas o de los individuos juveniles suprimidos. Los parches de regeneración grandes y los generados por la caída de cuatro árboles parecen presentar una tasa de recuperación menor con una menor diversidad y una abundancia alta de arbustos heliófilos, los cuales dan como resultado un incremento en el número total de individuos, pero cuyas drásticas modificaciones microambientales no permiten que las plántulas y la regeneración de avanzada permanezcan y se desarrollen exitosamente resultando en menores índices de diversidad, o en una baja densidad de árboles juveniles y de trepadoras, o en ambos.

Los mecanismos que determinan la regeneración en los parches de regeneración son múltiples y difícilmente se puede ser muy categórico al interpretar los resultados. Considero que es necesario abordar el estudio de regeneración de parches de regeneración bajo condiciones más controladas o más simplificadas si se pretenden probar hipótesis particulares. Considero que en estudios posteriores necesariamente se deberá incluir una determinación más precisa de la edad de los sitios en fase de construcción. Por otro lado, también es imprescindible realizar estudios estacionales sobre el banco y la lluvia de semillas para

sitios en fase de claro, de construcción y de madurez en el bosque, así como describir los ritmos de crecimiento de algunas de las especies estudiadas que caracterizan a la regeneración de avance con el objeto de precisar las hipótesis antes mencionadas.

## VII. GREMIOS DE PLANTAS ASOCIADAS A LOS PROCESOS DE REGENERACION EN EL BOSQUE Y EN SITIOS PERTURBADOS

### A. Introducción

La regeneración en comunidades boscosas con un dosel cerrado depende del tipo de perturbación que haya operado sobre éstas, ya sean perturbaciones naturales, resultado de la caída o mortalidad natural de árboles del dosel; o bien, de perturbaciones como las derivadas de la actividad humana (entresaca selectiva o apertura de zonas boscosas para la agricultura). La colonización subsecuente de las zonas perturbadas depende de las características mencionadas en los capítulos previos, así como de las estrategias de regeneración de las especies vegetales (Grubb 1977). Estas variables que rigen el proceso de regeneración dan como resultado una gran heterogeneidad espacial y temporal al interior de la comunidad, la cual se manifiesta en el activo reemplazo, en el tiempo, de gremios o conjuntos ecológicos de especies.

Existen numerosas clasificaciones que agrupan a las especies en gremios en función de sus estrategias reproductivas, las cuales hacen énfasis particularmente en la ecología de las semillas y plántulas, relacionándolas con el tamaño de las áreas perturbadas. Estas clasificaciones se han presentado tanto para bosques tropicales (Whitmore 1975, 1989; Hartshorn 1978; Denslow 1980,

1987; Brokaw 1985a; Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes 1985; Martínez-Ramos 1985; Vázquez-Yanes y Guevara 1985; Swaine y Whitmore 1988; entre otros), como para bosques templados (Bormann & Likens 1979; Canham & Marks 1985; Canham 1989).

La caracterización de estos grupos ecológicos de plantas ha sido ampliamente discutida y reconsiderada por Swaine y Whitmore (1988) y Whitmore (1989), quienes han establecido un paradigma que dicotomiza a las especies arbóreas en dos grupos: las especies pioneras y las especies clímax. Las especies pioneras son especies demandantes de luz cuyas semillas germinan, se establecen y alcanzan la madurez solamente en zonas abiertas; mientras que las especies clímax (no-pioneras) son especies tolerantes a la sombra cuyas semillas germinan y se establecen preponderantemente bajo la sombra, y cuyos individuos juveniles pueden mantenerse suprimidos bajo el dosel y alcanzar la madurez al liberarse de la supresión.

Esta clasificación, sin embargo, ha sido muy polémica ya que otros autores, como Martínez-Ramos *et al.* (1989), Canham (1989) y Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos (1992), consideran que dicha dicotomía es una clasificación simplista más que una categorización con algún significado ecológico y evolutivo. Ellos sostienen que al separar así a las especies se les restringe a una sola ruta de madurez, toda vez que ésta se define en términos de los requerimientos de luz de las especies durante las etapas tempranas de su ciclo de vida. La caracterización de especies que plantean Swaine y Whitmore (1988) no considera la variabilidad demográfica durante las distintas fases del ciclo de vida. En particular, las

últimas etapas del ciclo de vida son las que menos se contemplan dentro de este esquema de clasificación, a pesar de que a una colonización exitosa puede seguir una sobrevivencia, crecimiento y/o una reproducción diferencial. Martínez-Ramos et al. (1989) señalan que inclusive durante etapas tempranas del ciclo de vida, la ocurrencia de semillas se puede ver afectada por una dispersión y/o una latencia diferencial.

Con relación a la dispersión diferencial de frutos, Jordano (1992) propone que la distribución espacial de los frutos, como recursos alimenticios para animales forrajeadores, está limitada por factores como las características sucesionales de áreas perturbadas y por la frecuencia relativa de los árboles que proveen frutos en estos parches. En particular, Jordano (1992) sostiene que la presencia de frutos carnosos es mayor en claros y en sitios con vegetación secundaria en bosques tanto templados como tropicales.

Considerando estos antecedentes y sobre la base de que aún no se presenta una caracterización de las especies en función de su posición en el proceso de regeneración para el bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas, en el presente capítulo se plantea la definición de conjuntos de especies o gremios, de acuerdo con la distribución de las especies en parcelas del bosque maduro (Puig et al. 1987), en sitios en fase de construcción (capítulo anterior) y en acahuales o desmontes agrícolas abandonados (Reyes y Breceda 1985). En un intento por definir a los gremios de una manera objetiva, se emplean métodos multivariados para identificar a estos

conjuntos de especies basándose en variables ecológicas y morfológicas (Terborgh y Robinson 1986). Asimismo con base en lo propuesto por Jordano (1992), se plantea la hipótesis de que si las especies con frutos carnosos son más numerosas en sitios en fase de construcción y acahuales, entonces una variable importante a considerar para la clasificación de las especies vegetales sería esta cualidad del tipo de fruto. Finalmente, se hacen algunas inferencias sobre las tendencias de regeneración en áreas perturbadas de esta comunidad y se comparan estos resultados con los obtenidos para otros sistemas tropicales y templados.

## B. Materiales y Métodos

Con base en los resultados presentados en el Capítulo VI, y considerando adicionalmente los resultados obtenidos por Puig et al. (1987) sobre la composición florística de parcelas del bosque, así como los resultados obtenidos por Reyes y Breceda (1985) sobre la composición florística de acahuales, se procedió a caracterizar los grupos ecológicos de las especies vegetales de esta comunidad. Las especies vegetales que se incluyeron en el análisis, se compilaron a partir de las observaciones de campo que cada uno de estos autores realizó en las cercanías del Rancho del Cielo, y se obtuvieron a partir del análisis florístico y estructural de 29 sitios de estudio. Doce de estos sitios fueron los parches de regeneración cuyas características estructurales se describieron



en el Capítulo VI y cuya edad aproximada era de 20 años, otros 9 sitios fueron las parcelas del bosque maduro estudiadas por Puig et al. (1987), y los 8 sitios restantes fueron los acahuales de 1 a 12 años de abandono, cuyas características estructurales las analizaron Reyes y Breceda (1985).

Debido a las diferentes metodologías de muestreo que se emplearon para caracterizar la vegetación de estos sitios: bosque, sitios en fase de construcción y acahuales, no se pudo trabajar con los datos de abundancia de las especies. Por esta razón sólo se trabajó con datos binarios sobre la presencia y ausencia de las especies registradas bajo las tres condiciones. Con el fin de encontrar los patrones de asociación entre la composición florística de las especies arbóreas, arbustivas, herbáceas y trepadoras de los sitios, se elaboraron dos matrices de presencia y ausencia de las especies, una que incluyó el total de las especies y la otra que incluyó solamente las especies arbóreas. En ambas matrices se excluyeron a las especies raras, las cuales se definieron como aquéllas que sólo se presentaban en 1 o 2 sitios, de un total de 29 sitios.

Se realizó una caracterización de las estructuras reproductivas de las especies, i.e. tipo de fruto, la cual se verificó por medio de los ejemplares de herbario y de acuerdo con la información bibliográfica disponible (Standley 1920-1926; Martínez 1979; Walters & Keil 1988; Puig en prensa). Posteriormente, se procedió a describir algunas características del ciclo de vida de las especies como: estrategia de regeneración y

prevalencia del tipo de reproducción (banco de semillas, banco de plántulas, regeneración vegetativa), síndrome de dispersión (*sensu* Van der Pijl 1969), forma de crecimiento y principales depredadores. Estos atributos se obtuvieron de acuerdo con la información generada por diversos autores para el bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas (Sosa y Puig 1987; Lara-Villalón 1989; Ponce de León 1989 y Williams-Linera 1993) y por observaciones directas. El análisis de los tipos de frutos en función del hábitat se realizó mediante una prueba de ji-cuadrada (Everitt 1977).

La falta de información para muchas de las especies sobre los distintos atributos de ciclo de vida que se enumeraron anteriormente impidió que en los análisis multivariados se contemplara esta información. De esta manera solamente se pudo incluir la composición florística de los 29 sitios en los análisis multivariados. Las matrices de presencia-ausencia de las especies en estos sitios se analizaron mediante análisis de componentes principales, los cuales se realizaron utilizando el programa SYSTAT (1984).

### C. Resultados

Con base en la información obtenida para los 29 sitios considerados, se registraron 274 especies vegetales que corresponden a 196 géneros y a 87 familias creciendo en los tres

hábitats (parcelas del bosque, parches de regeneración y acahuales del bosque mesófilo; ver Apéndices I y IV). La dimensión final de la matriz de presencia y ausencia de todas las especies, excluyendo a las especies raras, tuvo una dimensión de 118 especies para los 29 sitios analizados; la lista de estas especies se presenta en el Apéndice V. Con esta matriz de presencia-ausencia se realizó el análisis de componentes principales, obteniéndose 11 componentes que explican el 80.84% de la varianza total. A pesar de que existe una gran variación en cuanto a la composición florística de los sitios, al graficar los 2 primeros componentes, que explican el 44.23% de la varianza, se puede apreciar que existen dos grupos claramente definidos (Fig. 7.1.): uno de ellos que agrupa a todos los acahuales, y el otro que agrupa a todas las parcelas del bosque y a los parches de regeneración. Este resultado permite pensar que existe una composición florística característica de acahuales, la cual está determinada por la perturbación antropogénica que los generó. Debido a ello, pienso que las contrastantes diferencias florísticas que resultaron podrían deberse a diferencias en la composición de especies cuyas formas de crecimiento son arbustivas, herbáceas y trepadoras; ya que son éstas las que reportan una mayor variabilidad para los tres hábitats.

Por esta razón se decidió realizar otro análisis de componentes principales; esta vez excluyendo a estas formas de crecimiento (arbustiva, herbácea y trepadoras) y dejando únicamente a las especies arbóreas. La matriz de presencia-ausencia de las especies arbóreas incluyó un total de 42 especies para los mismos

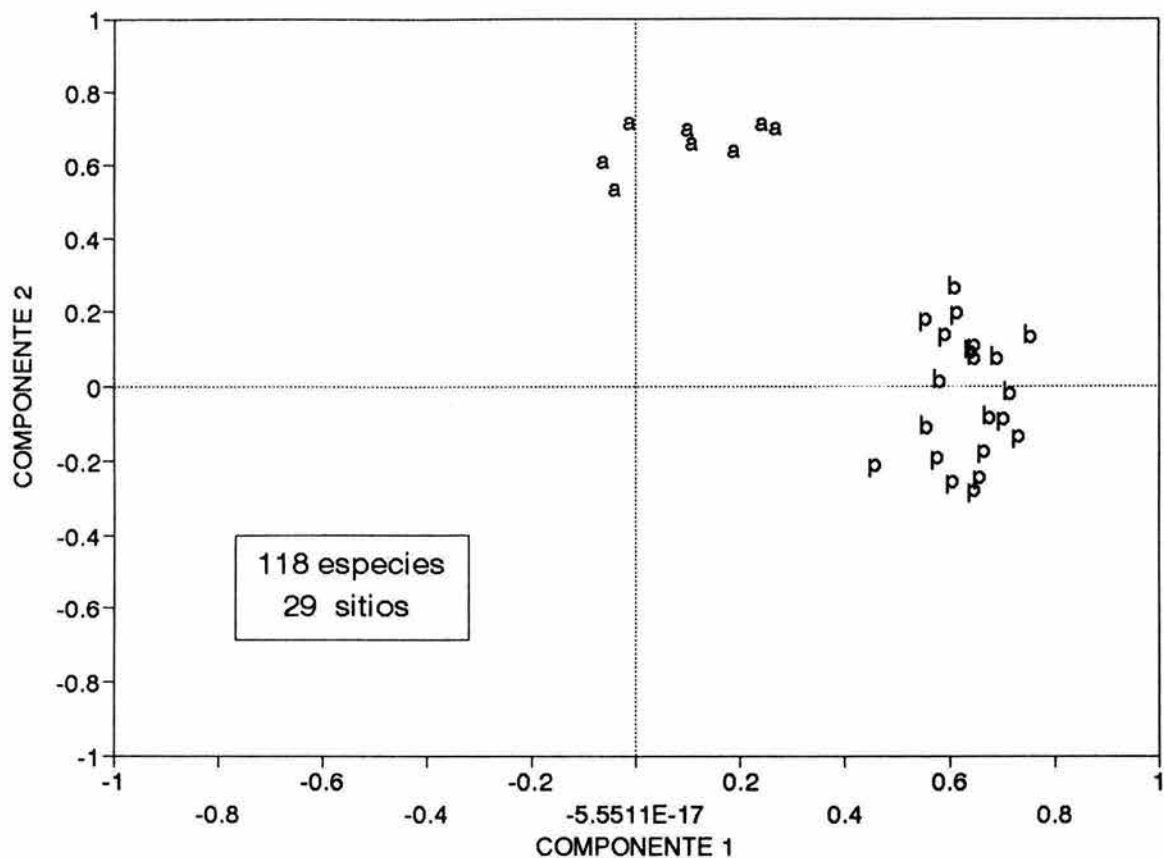


Figura 7.1. Relación entre los 2 primeros componentes principales, derivados del ACP, para una matriz de presencia-ausencia de las especies arbóreas, arbustivas, herbáceas y trepadoras del bosque mesófilo de montaña. La letra 'a' representa a los acahuales, la 'p', a los sitios en fase de construcción, y la 'b' a las parcelas del bosque.

29 sitios, excluyendo asimismo a las especies raras. Los resultados de este segundo análisis de componentes principales indican que el 82.26% de la varianza total la explican 9 componentes principales. La gráfica que relaciona los primeros dos componentes, que explican el 49.5% de la varianza, se muestra en la Figura 7.2. En esta gráfica se puede apreciar una transición en cuanto a la composición florística de estos sitios, que va desde el extremo superior en donde se encuentran los acahuales, hasta el extremo inferior en donde se encuentran las parcelas del bosque, siendo los parches de regeneración intermedios en este gradiente. Esta gradación en la composición de especies arbóreas hace pensar que existen grupos ecológicos de especies que están adaptados a cada una de estas condiciones del hábitat.

Sobre la base de las diferencias florísticas entre las parcelas del bosque, los parches de regeneración y los acahuales se decidió analizar las estructuras reproductivas de las especies, con el objeto de relacionar la presencia de las mismas en estos sitios con sus posibles mecanismos de dispersión, los cuales se definen, para muchos casos, en función del tipo de fruto (Howe y Westley 1986). Las especies se agruparon por su tipo de fruto, como se muestra en el Apéndice V, encontrándose 16 diferentes tipos de frutos. Posteriormente, se realizó una prueba de ji-cuadrada para probar la hipótesis nula de no asociación entre los tipos de frutos (carnosos y secos) y el hábitat en el que se encontraron, contra la alternativa de que sí existe asociación entre los tipos de frutos y el hábitat. De acuerdo con lo propuesto por Jordano

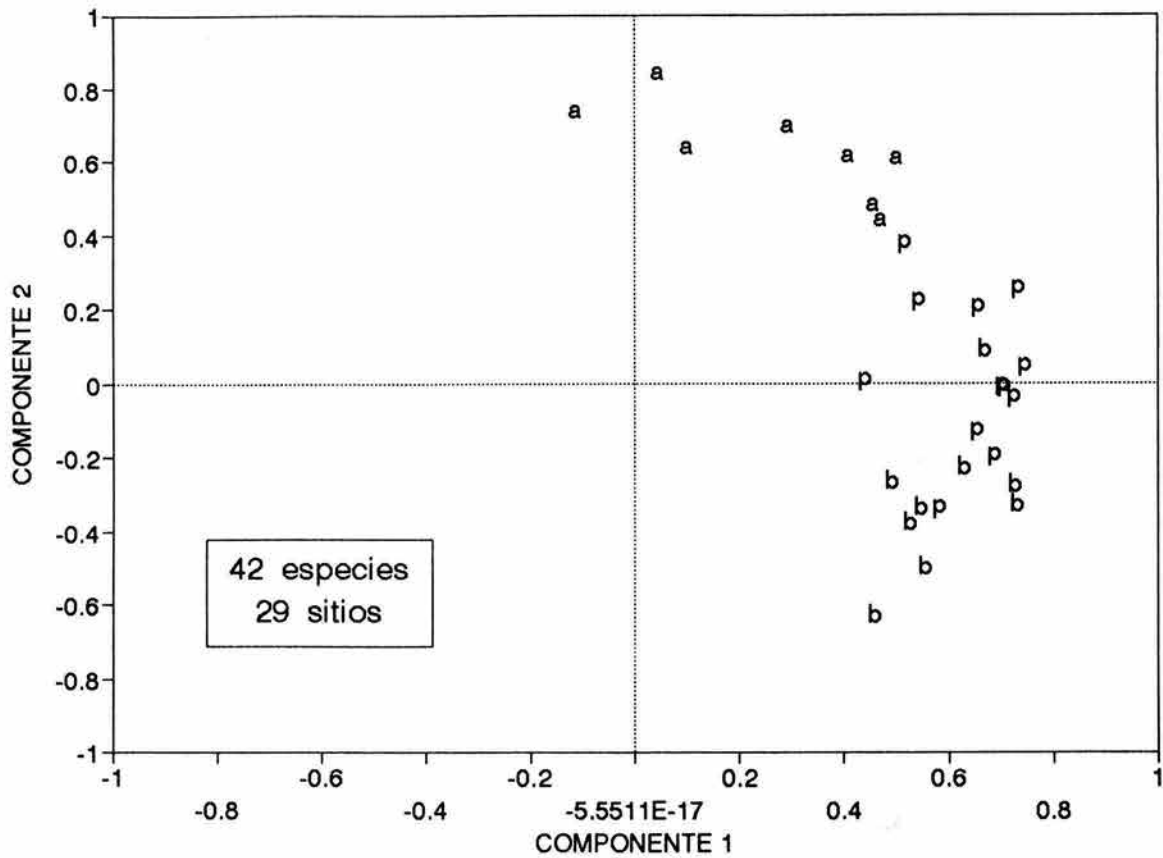


Figura 7.2. Gráfica de los 2 primeros componentes principales, derivados del ACP, para una matriz de presencia-ausencia de las especies arbóreas del bosque mesófilo de montaña. La letra 'a' representa a los acahuales, la 'p' representa a los sitios en fase de construcción, y la 'b' a las parcelas del bosque.

(1992) se esperaría un mayor número de especies con frutos carnosos en sitios en fase de construcción y en acahuales que especies con frutos secos. Los resultados de esta prueba se muestran en el Cuadro 7.1. De acuerdo con éste, se aprecia que no existe una asociación entre el hábitat y el tipo de fruto. Por lo que no se puede concluir que las especies con frutos carnosos sean más numerosas en los sitios en fase de construcción y en los acahuales.

Cuadro 7.1. Prueba de ji-cuadrada para probar la asociación entre el número de especies vegetales registradas bajo distintos hábitats del bosque mesófilo de montaña, con relación a su tipo de fruto. Los valores esperados se muestran entre paréntesis.

TIPO DE FRUTO	TOTAL DE ESPECIES	Bosque	HÁBITAT Parche	Acahual
Carnoso	55	25 (24.31)	34 (35.32)	41 (40.37)
Seco	63	28 (28.69)	43 (41.68)	47 (47.63)

$$X^2 \text{ calc.} = 0.146$$

$$X^2, 2 \text{ g.l., } \alpha=0.05 = 5.991$$

Con base en los análisis previos, se procedió a agrupar a las especies en función del hábitat en el que se encontraron creciendo. Estos agrupamientos se presentan para las especies arbustivas, herbáceas y trepadoras en el Cuadro 7.2, y para las especies arbóreas en el Cuadro 7.3. En ambos cuadros se presenta una síntesis de algunas características del ciclo de vida de las principales especies del bosque mesófilo de montaña.

Cuadro 7.2. Algunas características del ciclo de vida de las principales especies arbustivas, herbáceas y trepadoras del bosque mesófilo de montaña de la Reserva "El Cielo" en Tamaulipas. Se incluye su principal estrategia de regeneración: Banco de Semillas (BS), Banco de Plántulas (BP), Regeneración Vegetativa (RV) de tallos (T) y de raíces (R). Su forma de crecimiento: arbusto (Ab), hierba (H) y trepadora (Tr). El tipo de fruto, Síndrome de dispersión y Principales Depredadores: A, aves, I, insectos, R, roedores. Fuentes bibliográficas: 1. Sosa y Puig (1987), 2. Williams-Linera (en prensa), 3. Lara-Villalón 1989, 4. Ponce de León 1989, 5. Martínez-Ramos 1985, 6. Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes 1985.

Hábitat y Grupo de Especies	Forma de Crecimiento	Estrategia de Regeneración	Tipo de Fruto	Síndrome de Dispersión	Principales Depredadores
<b>Bosque y Sitios en Fase de Construcción</b>					
<i>Arisaema macrospathum</i>	H		baya		
<i>Berberis gracilis</i>	Ab		baya	no aparente	I <sup>3</sup>
<i>Cornus sp.</i>	Ab		drupa	zoócora	
<i>Peperomia rotundifolia</i>	H		baya	zoócora	
<i>Randia laetevirens</i>	Ab		baya	zoócora	I <sup>3</sup>
<i>Senecio lanicaulis</i>	Ab	BS <sup>4</sup>	aquenio	anemócora <sup>1y4</sup>	
<b>Bosque, Sitios en Fase de Construcción y Acahuales</b>					
<i>Clematis dioica</i>	Tr		aquenio	anemócora	
<i>Cnidoscolus multilobus</i>	Ab	BS <sup>2</sup>	cápsula	zoócora <sup>5</sup>	I <sup>3</sup>
<i>Desmodium canescens</i>	Tr		vaina		
<i>Elephantopus mollis</i>	H		aquenio		I <sup>3</sup>
<i>Eupatorium spp</i>	Ab	BS <sup>2y6</sup>	aquenio	anemócora	I <sup>3</sup>
<i>Hoffmania spp</i>	H	BS <sup>2y4</sup>	baya	zoócora <sup>4</sup>	
<i>Marsdenia macrophylla</i>	Tr		folículo	no aparente	
<i>Oyedaea ovalifolia</i>	Tr	BP <sup>1</sup>	aquenio	anemócora	
<i>Pavonia oblongifolia</i>	H		esquizocarpo	zoócora	I <sup>3</sup>
<i>Pilea pubescens</i>	H		aquenio		
Poaceae	H		cariópside	anemócora	
<i>Serjania spp</i>	Tr		sámara	anemócora	
<i>Smilax bona-nox</i>	Tr		baya		
<i>Vitis berlandieri</i>	Tr	BP <sup>1</sup> , BS <sup>1y2</sup>	baya	zoócora	



Cuadro 7.2 (continuación).

Hábitat y Grupo de Especies	Forma de Crecimiento	Estrategia de Regeneración	Tipo de Fruto	Síndrome de Dispersión	Principales Depredadores
<b>Bosque y Acahuales</b>					
<i>Sicyos galeottii</i>	Tr		pepo	zoócora	
<b>Sitios en Fase de Construcción</b>					
<i>Eupatorium nubigenum</i>	Ab		aquenio	anemócora	
<i>Eupatorium pycnocephalum</i>	Ab	BS <sup>6</sup>	aquenio	anemócora	
<i>Eupatorium schultzii</i>	Ab		aquenio	anemócora	
<i>Gelsemium sempervirens</i>	Tr		cápsula	anemócora	
<i>Melothria guadalupensis</i>	Tr		pepo	zoócora	
<i>Peperomia quadrifolia</i>	H		baya	zoócora	
<i>Phytolacca icosandra</i>	Ab	BS <sup>2</sup>	baya		
<i>Rhynchospora aristata</i>	H		aquenio	anemócora	
<i>Salvia compositachys</i>	Ab		cápsula		
<i>Sedum sp.</i>	Ab		folículo		
<i>Senecio platanifolius</i>	Ab		aquenio	anemócora	
<i>Smilacina paniculata</i>	H		cápsula		
<b>Sitios en Fase de Construcción y Acahuales</b>					
<i>Cestrum sp.</i>	Ab		baya	zoócora <sup>5</sup>	I <sup>3</sup>
<i>Commelina diffusa</i>	H	BS <sup>2</sup>	cápsula		
<i>Gibasis schiedeana</i>	H	BS <sup>2</sup>	cápsula		
<i>Gonolobus uniflorus</i>	Tr		folículo	zoócora	
<i>Ipomoea purpurea</i>	Tr		cápsula		
<i>Iresine celosia</i>	Tr	BS <sup>2</sup>	utrículo	anemócora	
<i>Solanum spp</i>	Ab	BS <sup>1</sup>	baya	zoócora <sup>1</sup>	I <sup>3</sup>
<i>Smilax mexicana</i>	Tr		baya		
<i>Smilax moranensis</i>	Tr		baya		
<i>Parthenocissus quinquefolia</i>	Tr		baya	no aparente	
<i>Passiflora spp</i>	Tr	BS <sup>2</sup>	baya		
<i>Phaseolus vulgaris</i>	Tr	BS <sup>1</sup>	vaina		
<i>Physalis melanocistis</i>	Tr		baya	zoócora	I <sup>3</sup>

Cuadro 7.2 (continuación).

Hábitat y Grupo de Especies	Forma de Crecimiento	Estrategia de Regeneración	Tipo de Fruto	Síndrome de Dispersión	Principales Depredadores
<b>Acahuales</b>					
<i>Arenaria lanuginosa</i>	H		cápsula		
<i>Bidens squarrosa</i>	H		aquenio	anemócora	I <sup>3</sup>
<i>Bocconia frutescens</i>	H	BS <sup>1y2</sup>	cápsula		
<i>Bomarea hirtella</i>	Tr		cápsula		
<i>Borreria laevis</i>	Ab	BS <sup>2</sup>	cápsula		
<i>Buettneria aculeata</i>	Ab		cápsula		
<i>Cestrum laxum</i>	Ab		baya		I <sup>3</sup>
<i>Cissampelos pareira</i>	Ab		drupa	no aparente	
<i>Cologania hirta</i>	Ab		vaina		
<i>Conyza bonariensis</i>	Ab		aquenio	anemócora	
<i>Cyperus esculentus</i>	H		aquenio	anemócora	
<i>Fragaria mexicana</i>	H	BS <sup>2</sup>	conocarpo	zoócora	
<i>Gnaphalium attenuatum</i>	H	BS <sup>1</sup>	aquenio	anemócora	
<i>Hamelia patens</i>	Ab		baya	no aparente	
<i>Oxalis corniculata</i>	Ab	BS <sup>1</sup>	cápsula		
<i>Passiflora incarnata</i>	Tr	BS <sup>4</sup>	baya		
<i>Piper amalago</i>	Ab		baya	zoócora <sup>5</sup>	
<i>Piper umbellatum</i>	Ab	BS <sup>6</sup>	baya	zoócora	
<i>Pithecoctenium crucigerum</i>	Ab		cápsula	anemócora	
<i>Randia aculeata</i>	Ab		baya	zoócora	
<i>Smilax subpubescens</i>	Tr		baya		
<i>Solanum aculeatissimum</i>	Ab	BS <sup>1</sup>	baya	zoócora	
<i>Solanum diphyllum</i>	Ab	BS <sup>1</sup>	baya	zoócora	
<i>Solanum nigrum</i>	Ab	BS <sup>1y6</sup>	baya	zoócora	
<i>Stellaria ovata</i>	Ab		cápsula		
<i>Syngonium podophyllum</i>	Ab		baya	no aparente	
<i>Tournefortia hirsutissima</i>	Ab		drupa	zoócora	
<i>Trifolium sp.</i>	H	BS <sup>1</sup>	vaina		
<i>Valeriana sorbifolia</i>	Ab		aquenio	anemócora	
<i>Vitis tiliifolia</i>	Tr	BS <sup>2</sup>	baya	zoócora	

## D. Discusión

### 1. Gremios de Plantas

Todas las clasificaciones de las especies en función de sus requerimientos ecológicos requieren de un conocimiento profundo sobre una serie de atributos del ciclo de vida de las especies, entre los cuales los más importantes son el tipo de reproducción, la producción y tamaño de la semilla, su latencia, longevidad fisiológica y sobrevivencia en el suelo, sus mecanismos de dispersión, germinación, establecimiento, crecimiento, sobrevivencia, longevidad, talla y densidad (Whitmore 1975; Hartshorn 1978; Denslow 1980, 1987; Brokaw 1985a; Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes 1985; Martínez-Ramos 1985; Vázquez-Yanes y Guevara 1985; Clark & Clark 1987; Foresta & Lescure 1990). El conocimiento de todos estos atributos para las especies del bosque mesófilo es muy incipiente (Sosa & Puig 1987; Ponce de León 1989; Williams-Linera 1993) por lo que la clasificación que aquí se presenta es tan sólo una primera aproximación. Considero que el tratar de dicotomizar a las especies en dos grandes grupos, *i.e.* pioneras y climax (Swaine y Whitmore 1988; Whitmore 1989) no tiene mucho sentido porque en el caso del bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas las 118 especies consideradas crecen bajo una multitud de condiciones ecológicas y la falta de conocimiento sobre la autoecología de estas especies no permite ser muy concluyente al

Cuadro 7.3. Algunas características del ciclo de vida de las principales especies arbóreas del bosque mesófilo de montaña de la Reserva "El Cielo" en Tamaulipas. Se incluye su principal estrategia de regeneración: Banco de Semillas (BS), Banco de Plántulas (BP), Regeneración Vegetativa (RV) de tallos (T) y de raíces (R). El tipo de fruto, Síndrome de dispersión y Principales Depredadores: A, aves, I, insectos, R, roedores. Fuentes bibliográficas: 1. Sosa y Puig (1987), 2. Williams-Linera (en prensa), 3. Lara-Villalón 1989, 4. Ponce de León 1989, 5. Martínez-Ramos 1985, 6. Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes 1985.

Hábitat y Grupo de Especies	Estrategia de Regeneración	Tipo de Fruto	Síndrome de Dispersión	Principales Depredadores
<b>Bosque</b>				
<i>Diospyros riojae</i>		baya		
<i>Harpalyce arborescens</i>		vaina		I <sup>3</sup>
<i>Prunus sp.</i>		drupa	zoócora	
<b>Bosque y Sitios en Fase de Construcción</b>				
<i>Acer skutchii</i>	BP, BS <sup>1</sup>	esquizocarpo	anemócora <sup>1</sup>	R, I <sup>1</sup>
<i>Carya ovata</i>	RV	nuez	barócora, zoócora	I <sup>3</sup>
<i>Ilex discolor</i>		drupa	zoócora	
<i>Magnolia schiedeana</i>	RV(R) <sup>1</sup>	folículo agregado	zoócora	A, I, R <sup>1</sup> , I <sup>3</sup>
<i>Meliosma alba</i>	RV	drupa		
<i>Podocarpus reichei</i>	BP <sup>1</sup>	carnoso		
<b>Bosques, Sitios en Fase de Construcción y Acahuales</b>				
<i>Acacia angustissima</i>		vaina		I <sup>3</sup>
<i>Cercis canadensis</i>	RV, BS <sup>2</sup>	vaina		I <sup>3</sup>
<i>Chione mexicana</i>	BS <sup>4</sup>	cápsula	zoócora <sup>4</sup>	
<i>Clethra pringlei</i>	RV(T) <sup>1</sup> , BS <sup>1</sup>	cápsula	anemócora <sup>1</sup>	
<i>Eugenia capuli</i>	RV, BS <sup>1</sup>	drupa	zoócora	A, I, R <sup>1</sup>
<i>Liquidambar styraciflua</i>	RV(R) <sup>1</sup> , BS <sup>1</sup>	cápsula	anemócora <sup>1y4</sup>	I <sup>1</sup>
<i>Meliosma oaxacana</i>	BP, RV, BS <sup>1</sup>	drupa		A, I, R <sup>1</sup>
<i>Nectandra sanguinea</i>	BP <sup>1</sup>	drupa	barócora <sup>1</sup>	I, R <sup>1</sup>
<i>Phoebe bourgeauviana</i>		drupa	barócora	
<i>Prunus serotina</i>		drupa	zoócora	
<i>Psychotria graciliflora</i>		drupa	zoócora	
<i>Quercus germana</i>	RV, BP <sup>1</sup> , BS <sup>4</sup>	nuez	barócora, zoócora <sup>4</sup>	R, I <sup>1</sup> , I <sup>3</sup>
<i>Quercus sartorii</i>	RV, BP <sup>1</sup> , BS <sup>4</sup>	nuez	barócora, zoócora <sup>4</sup>	R, I <sup>1</sup> , I <sup>3</sup>

Cuadro 7.3. (continuación).

Hábitat y Grupo de Especies	Estrategia de Regeneración	Tipo de Fruto	Síndrome de Dispersión	Principales Depredadores
<i>Rapanea myricoides</i>	BP <sup>1</sup> , BS <sup>2</sup>	drupa		
<i>Rhamnus carolineana</i>	BP <sup>1</sup>	drupa		A, I, R <sup>1</sup>
<i>Sapindus saponaria</i>		baya	no aparente	
<i>Ternstroemia sylvatica</i>	RV	cápsula	no aparente	
<i>Turpinia occidentalis</i>	RV, BP, BS <sup>1y6</sup>	cápsula		A, I, R <sup>1</sup>
<i>Wimmeria concolor</i>		sámara	anemócora	
<i>Zanthoxylum pringlei</i>	BS <sup>2</sup>	folículo	no aparente	
<b>Bosque y Acahuales</b>				
<i>Bernardia interrupta</i>		cápsula		
<i>Dendropanax arboreus</i>		baya	zoócora <sup>5</sup>	
<i>Morus celtidifolia</i>		multidrupa	zoócora	
<b>Sitios en Fase de Construcción</b>				
<i>Heliocarpus donnell-smithii</i>	BS <sup>2</sup>	cápsula	anemócora <sup>5</sup>	
<i>Nectandra sp.</i>		drupa	barócora	
<i>Quercus rysophylla</i>		nuez	barócora, zóocora	I <sup>3</sup>
<b>Sitios en Fase de Construcción y Acahuales</b>				
<i>Annona globiflora</i>		baya agrupada	zoócora	
<i>Rubus sp.</i>	BS <sup>2y4</sup>	multidrupa	zoócora <sup>4</sup>	
<i>Trichilia havanensis</i>		cápsula	zoócora	
<i>Xylosma panamense</i>		baya	no aparente	
<b>Acahuales</b>				
<i>Lonchocarpus rugosus</i>		vaina		
<i>Robinsonella sp.</i>		esquizocarpo	zoócora <sup>5</sup>	
<i>Trema micrantha</i>	BS <sup>1y6</sup>	drupa	zoócora <sup>5</sup>	

respecto. A pesar de que no todos los rubros relacionados con el ciclo de vida de estas especies están completos (Cuadros 7.2. y 7.3.) se pueden realizar algunas consideraciones importantes sobre el comportamiento de estas especies.

En el bosque mesófilo de montaña existen varios grupos ecológicos de especies arbóreas (Cuadro 7.3): un primer grupo de especies las constituyen aquéllas que sólo se encuentran en el bosque o bien, crecen tanto en el bosque como en los sitios en fase de construcción. Estas especies forman parte del dosel superior del bosque maduro, aunque nunca llegan a ser árboles emergentes del dosel superior (Puig et al. 1987). Su ausencia en los acahuals denota intolerancia a los drásticos cambios microclimáticos que ocurren al interior de los acahuals. Estas especies son equivalentes a las especies tolerantes (Martínez-Ramos 1985) o especies primarias (Garwood 1989) que germinan y se establecen bajo un dosel cerrado, sus semillas son de gran tamaño, tolerantes a la sombra, de crecimiento lento y muy longevas. Son especies que mantienen un banco de plántulas persistente que eventualmente se benefician con la apertura de un claro en el dosel del bosque, tal es el caso de *Podocarpus reichei* (Sosa & Puig 1987) y de algunas especies de *Magnolia* (White 1987).

Por otro lado, otro conjunto de especies lo constituyen aquéllas que son resistentes a las perturbaciones, ya que crecen indistintamente bajo el dosel del bosque, en sitios en fase de construcción y en acahuals (Cuadro 7.3). Estas especies son tolerantes a los cambios drásticos del microhábitat (luz,

temperatura y humedad), tales como el desmonte y la apertura de parches de regeneración por la caída natural de árboles y son las especies que caracterizan fisonómica y estructuralmente al bosque mesófilo de Tamaulipas. Estas especies arbóreas destacan por su dominancia tanto en acahuales, como en parches de regeneración y en el bosque maduro (Reyes & Breceda 1985; Puig et al. 1987; Capítulo 6 de esta tesis). A éstas se les podría considerar como equivalentes a las especies nómadas (Martínez-Ramos 1985) o especies pioneras de vida larga (especies secundarias tardías) que pueden germinar en sol o en sombra (Garwood 1989). Estas especies suelen dominar los bosques secundarios tardíos pero también son componentes del dosel superior en los bosques maduros (Hartshorn 1980). Un gran número de especies del género *Quercus* (Hemond et al. 1983; Lorimer 1983; Ross et al. 1986), así como *Liquidambar styraciflua* (Jones et al. 1981; Monette & Ware 1983; White 1987) presentan este tipo de comportamiento en bosques templados de los Estados Unidos.

Otro grupo de especies lo constituyen aquéllas que se encuentran creciendo simultáneamente en bosque y acahuales, o bien en sitios en fase de construcción y acahuales (Cuadro 7.3.). Estas especies pertenecen a géneros de afinidad tropical, *Bernardia*, *Dendropanax*, *Morus*, *Annona*, *Rubus*, *Trichilia* y *Xylosma*, y su presencia en sitios tan contrastantes quizás se deba a que requieren de la apertura de grandes zonas, como los acahuales, en donde no se presenta el cierre del dosel por crecimiento lateral o por la presencia de individuos juveniles suprimidos.

El último grupo de especies son aquéllas que se favorecen con perturbaciones severas y que sólo crecen en los acahuales, estas especies son altamente heliófilas o pioneras (Cuadros 7.3). Las especies exclusivas de acahuales son equivalentes a lo que otros autores definen como especies pioneras (Martínez-Ramos 1985) o pioneras de vida corta (Garwood 1989), que germinan y se establecen solamente en parches de regeneración muy grandes o en los grandes aclareos producidos por el hombre. Estas especies generalmente presentan semillas pequeñas, intolerancia a la sombra y son de rápido crecimiento. Todas son especies altamente heliófilas que han sido reportadas como dominantes de acahuales, y que son típicas de vegetación secundaria en comunidades tropicales. Estas especies son: *Lonchocarpus rugosus*, *Trema micrantha*, y *Robinsonella* sp., y presentan este tipo de comportamiento en diversos bosques tropicales de América (Martínez-Ramos 1985; Brokaw 1987).

Esta clasificación, como se dijo anteriormente, representa una primera aproximación para caracterizar a las especies para el bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas. Sin embargo, es necesario profundizar en la historia de vida de estas especies arbóreas con el propósito de determinar el destino de ellas bajo las distintas condiciones consideradas: acahuales, sitios en fase de construcción y bosque maduro; así como durante la fase de claro, la cual no se consideró en este trabajo.

## **2. Tipos de Fruto**

Con relación a los tipos de fruto y su dispersión, se ha visto



que en sitios completamente denudados existe una tendencia a que las especies dominantes sean las especies dispersadas por viento, debido a que éstas son las primeras semillas en llegar a estos sitios. A medida que la vegetación se desarrolla, la creciente complejidad atrae a diversos grupos de animales, principalmente especies de frugívoros, cuya manipulación de frutos, transporte o tasas de deposición de semillas aceleran el proceso de recolonización (Fenner 1987). A este respecto Jordano (1992) establece que la marcada agregación de los frutos, como fuentes de alimento disponibles para los frugívoros, está limitada (además del patrón de espaciamiento intrínseco de los arbustos y árboles adultos) tanto por las características sucesionales de áreas perturbadas, como por la frecuencia relativa de los árboles que proveen de frutos en estos parches. Este autor sostiene que la abundancia de frutos carnosos se incrementa en claros y en sitios con vegetación secundaria tanto en bosques tropicales como en bosques templados. Él aduce que algunas de las razones para que se presenten estas tendencias son: 1) una mayor abundancia de plantas individuales en claros y en sitios con vegetación secundaria, 2) una mayor diversidad de especies productoras de frutos carnosos y 3) mayores tamaños de cosecha entre los individuos que crecen en estas zonas.

De acuerdo con lo anterior cabría esperarse que los tipos de frutos propios de sitios en fase de construcción y acahuals fuesen en su mayoría frutos carnosos, con el pericarpo succulento o con receptáculos carnosos y de colores llamativos como bayas, drupas,

multidrupas y conocarpos. Por el contrario, los tipos de frutos característicos del bosque o de sitios sin perturbar se esperaba que fueran secos con un pericarpo endurecido, dehiscentes o indehiscentes (folículo, sámara, nuez y folículo agregado). Los resultados analizados sobre la diversidad de especies productoras de frutos carnosos (Cuadro 7.1.) no sugieren que el contraste en la composición de especies encontrada al interior de los sitios en fase de construcción y acahuales sea función del tipo de frutos que poseen las especies (Cuadros 7.2. y 7.3.), tal como lo propone Jordano (1992). La falta de información sobre la abundancia de las especies que presenta cada tipo de fruto impidió probar las otras dos tendencias sugeridas por este autor. Para ello, habría que estimar la abundancia de las especies con cada tipo de fruto, así como hacer una evaluación de la producción de frutos de las especies bajo cada condición y durante una misma estación del año. Por lo anterior se concluye que el tipo de fruto no es un atributo decisivo a considerar para la clasificación de las especies vegetales, y lo que procedería sería profundizar en la autoecología de las especies para poder tener un esquema más preciso sobre los grupos ecológicos de las especies que conforman al bosque mesófilo de montaña.

## VIII. DISCUSION GENERAL Y CONCLUSIONES

### A. Perturbaciones y Dinámica de los Sistemas Biológicos

La búsqueda de generalizaciones, procesos, patrones y tendencias ha sido una inclinación muy característica en ecología. En este sentido, el estudio sobre las perturbaciones naturales y el papel que juegan éstas en los diversos procesos ecológicos ha modificado la preconcepción que durante mucho tiempo se mantuvo acerca del equilibrio de las especies y la estabilidad, como propiedades inherentes de los sistemas complejos, en donde la convergencia de múltiples especies se consideraba el resultado de una rica red de interacciones, principalmente biológicas.

Si bien Aubréville (1938) y Watt (1947), en sus trabajos pioneros, reconocieron el significado ecológico de las perturbaciones, no fue sino hasta las últimas décadas de este siglo, cuando el estudio sobre las perturbaciones se realizó de manera exhaustiva, llegando a consolidarse en una nueva forma de aproximación en los trabajos de investigación ecológica. Para ello, basta consultar los numerosos ejemplos que integran los compendios editados por Hallé *et al.* (1978), Tomlinson y Zimmermann (1978), White (1979), Bormann y Likens (1979), Leigh *et al.* (1982), Gómez-Pompa y del Amo (1985), Pickett y White (1985a), Estrada y Fleming (1986), Platt y Strong (1989), entre muchos otros.

Durante estas décadas, se revirtieron un poco las concepciones antes mencionadas, ya que la gran mayoría de los trabajos coincidieron en que la dinámica de las comunidades boscosas se guiaba por disturbios, en donde la heterogeneidad de las perturbaciones producía, a su vez, bosques inherentemente heterogéneos y siempre cambiantes. Asimismo, durante este lapso, se estableció lo que se ha considerado una hipótesis central en el estudio de las perturbaciones, la llamada hipótesis del disturbio intermedio propuesta por Connell (1978), quien postula que la riqueza de especies es mayor en comunidades que presentan un nivel medio de perturbación en comparación con las comunidades maduras. Huston (1979), retoma elementos de la hipótesis de Connell (1978) pero plantea una más general, la de la lentitud de la exclusión competitiva, este autor postula que la riqueza específica se mantiene constante en sitios en donde la recurrencia de perturbaciones es mayor al lapso que se requiere para que ocurra la exclusión competitiva. Si bien la primera hipótesis ha sido ampliamente apoyada (Denslow 1980, 1987; Orians 1982; Runkle 1982; Brokaw 1985b; Veblen 1986; Brandani et al. 1988), ambas resultan un tanto ambiguas puesto que ninguna de las dos especifica cuál es el umbral máximo relacionado con la magnitud de una perturbación para que las predicciones sobre la riqueza específica se sigan cumpliendo, o bien para que ésta no se revierta generando comunidades más pobres en especies.

Aunado a lo anterior, un gran número de investigadores han centrado su interés en determinar la influencia que ejercen algunos

componentes de las perturbaciones, tales como frecuencia temporal y espacial, severidad, dimensión, cambios en el ambiente físico (principalmente cambios lumínicos), sobre la estructura de los sistemas, la disponibilidad de recursos, así como sobre los distintos atributos a nivel individual, poblacional, de la comunidad y del ecosistema (Hartshorn 1978, 1980; Bormann y Likens 1979; White 1979; Denslow 1980; Lorimer 1980; Brokaw 1982; Pickett y White 1985a; Hubbell y Foster 1986a; Martínez-Ramos et al. 1988; Platt y Strong 1989; Remmert 1991; por mencionar algunos). El interés básico de todos estos trabajos ha sido el de reconocer cuáles componentes son los que más afectan la capacidad de respuesta de un sistema para recuperarse o regenerarse después de ocurrida una perturbación, es decir, la resiliencia de una comunidad (Holling 1973; Leigh 1975). En este sentido se han abordado preguntas interesantes sobre los mecanismos que tienden a mantener a diversos conjuntos de especies, o combinaciones de especies, que pueden: a) favorecerse con las perturbaciones, b) que resisten a las perturbaciones, o bien, c) que se suprimen con éstas. Muchos autores han enfatizado que el tamaño del claro y la severidad del disturbio son de suma importancia en el establecimiento y sucesión de algunas especies arbóreas con distintas estrategias de regeneración (Whitmore 1975, 1989; Hartshorn 1978, 1980; Denslow 1980; Hibbs 1982; Brokaw 1982, 1985b, 1987; Vázquez-Yanes y Guevara 1985; Canham y Marks 1985; Runkle 1985; Yetter y Runkle 1986; Canham 1988; Uhl et al. 1988; Swaine y Whitmore 1988; Putz y Brokaw 1989; Phillips y Shure 1990; entre

otros), llegándose a proponer modelos hipotéticos de convergencia y sucesión entre conjuntos de especies en función de estas variables (Bazzaz 1984; Garwood 1989).

Si bien es innegable que las perturbaciones naturales juegan un papel fundamental en la dinámica de los sistemas biológicos, esta dinámica no sólo se define por las perturbaciones. A la luz de los estudios comparativos entre las distintas fases del ciclo forestal (fases de claro, de construcción y de madurez), se ha enfatizado nuevamente la relevancia de estudiar a los bosques desde un punto de vista holístico, es decir como un conjunto integral de estas fases dejando a un lado la dicotomía que establecieron los estudios realizados durante estas décadas entre zonas en fase de claro vs zonas sin claros o con un dosel cerrado (Brokaw y Scheiner 1989; Lieberman *et al.* 1989).

Por otro lado, procesos a una escala local, tales como la sobrevivencia, crecimiento, muerte y reemplazamiento aseguran que los sistemas biológicos sean dinámicos en el interior de la comunidad, por lo que recientemente se ha enfatizado la relevancia de particularizar sobre las historias de vida de las especies y sobre los mecanismos denso-dependientes que se establecen entre los diferentes conjuntos ecológicos de especies (Nakashizuka 1984b; Connell 1989; Schupp *et al.* 1989; Martínez-Ramos *et al.* 1989; Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos 1992). Estos aspectos, al igual que los señalados anteriormente es necesario conjuntarlos para poder predecir integralmente la dinámica de los sistemas boscosos.

A pesar de que gran parte de este trabajo se centra en el

efecto de las perturbaciones producto de la caída natural de árboles en la regeneración natural, no por ello se pretende soslayar el efecto que los diversos componentes puedan tener sobre los procesos y mecanismos biológicos que afectan la dinámica del bosque y su regeneración. De modo que a pesar de que no se tengan todos los elementos para explicar la dinámica del bosque mesófilo de montaña, en su conjunto, en esta discusión se presentarán algunos planteamientos hipotéticos al respecto.

## B. Componentes del Régimen de Perturbación en el Bosque Mesófilo de Montaña

A la pregunta planteada inicialmente de ¿cuál es la importancia de las perturbaciones en el bosque mesófilo de Tamaulipas, en términos de su distribución espacial y temporal, frecuencia, tasa de reposición, dimensión, magnitud y sinergismo, *sensu* White y Pickett (1985)?, se puede concluir que las perturbaciones naturales en el bosque mesófilo son de gran relevancia. El régimen de caída de árboles en Tamaulipas es el resultado de la gran actividad ciclónica a la que está sometida la Sierra de Cucharas, cuyo efecto se aprecia en el gran número de árboles en el suelo, así como en sus formas de caída y/o muerte. Además de los efectos del viento y la alta incidencia de ciclones tropicales, los suelos rocosos y someros sobre los que crece esta comunidad, así como el debilitamiento de los árboles dominantes

debido al ataque de insectos parásitos, determinan la caída de árboles en la comunidad.

La caída natural de árboles no es homogénea dentro del bosque, dado que se encuentran sitios que son más susceptibles a este tipo de disturbios por su ubicación espacial y por la topografía y el relieve accidentado del sustrato en donde se desarrolla la comunidad. Tal es el caso de la Zona Expuesta, cuya ubicación sobre la ladera oriental de la Sierra de Cucharas la sitúa sobre un sitio con mayor pendiente y más susceptible a la influencia del viento y la actividad ciclónica, en comparación con los otros sitios que se encuentran más protegidos al interior de la cañada (Capítulo 3). En la Zona Expuesta, evidentemente, no se puede hablar de claros en el dosel del bosque debido a la ausencia de un dosel continuo. Ello conduce a que en el bosque mesófilo de montaña se aprecien, al menos, dos escalas de perturbación. Una de ellas es la que describe la dinámica de claros (Capítulo 5), misma que opera a un nivel menos severo dentro de la comunidad en los sitios ubicados dentro de la cañada; en tanto que la otra es una escala de perturbación de mayor severidad y es la que opera en la Zona Expuesta (Capítulo 4). Estas distintas escalas son equivalentes a lo que Spies y Franklin (1989) han llamado dinámica de perturbación de escala fina, en el caso de las Zonas Protegida e Intermedia, y dinámica de perturbación de escala gruesa, en el caso de la Zona Expuesta.

Las diferentes escalas en las perturbaciones que afectan al bosque mesófilo ineludiblemente cuestionan el nivel de generalidad



con el que se puede definir el tiempo de reposición (Capítulo 5) para la comunidad, así como su significado, en términos predictivos, en cuanto a las consecuencias que implican en la disponibilidad de sitios seguros para la regeneración. En este sentido, la Zona Expuesta presenta una tasa de perturbación mayor, por la gran cantidad de árboles caídos (Capítulo 4) y, por tanto, podría esperarse un tiempo de recambio o de reposición más corto al estimado para las Zonas Protegida e Intermedia (158 años). Ello implicaría que en la Zona Expuesta podrían dominar especies de crecimiento rápido, con reproducción temprana y de vida corta; en contraste con lo que ocurre en los sitios de la cañada (Zonas Protegidas e Intermedia), en donde las especies que prevalecen son especies arbóreas, características del dosel medio del bosque, que constituyen la regeneración de avance y, que por tanto son, longevas y de crecimiento lento o intermitente (Capítulo 6).

Este razonamiento me lleva a plantear la hipótesis de que el bosque mesófilo de montaña se confina a cañadas y sitios protegidos porque en las laderas de mayor exposición, al viento y a eventos ciclónicos, se afecta mayormente la regeneración de avance. En las laderas expuestas, la disminución del dosel medio del bosque probablemente genera una mayor insolación hacia el sotobosque, haciéndolas más secas. Si esto sucede, el cambio en la humedad relativa del sotobosque afectará, entonces, el desarrollo de los elementos tropicales del bosque favoreciendo con ello a las especies con un hábito deciduo, las cuales son en su mayoría de afinidad holártica. El planteamiento de esta hipótesis se apoya

con los resultados obtenidos sobre la composición florística y la estructura de los sitios en fase de construcción, que a continuación se discuten.

### C. Estructura de la Comunidad y Regeneración

Los cambios más evidentes al interior de los claros después de ocurrida una perturbación son los referentes a la composición de especies y a la estructura. Por ello dos de las preguntas que se plantearon al respecto fueron: 1. ¿cómo afecta la caída de árboles del dosel la composición florística y los atributos de la comunidad en los sitios en fase de construcción, comparativamente con el bosque maduro? y 2. ¿cuál es la respuesta de las especies vegetales en estos sitios al efecto del tamaño y a la severidad o magnitud del disturbio que los generó?

En relación con la primera pregunta, a diferencia de lo que han encontrado otros autores (Puig 1987; Meave et al. 1992; Sanchez-Velázquez y García-Moya 1993) para bosques mesófilos, en donde la dominancia estructural está dada por elementos holárticos, en los sitios en fase de construcción tanto la composición florística como la dominancia estructural están determinadas, en su mayoría, por especies pertenecientes a géneros de afinidad tropical (Capítulo 6). Las familias que registran una mayor riqueza de especies en estos sitios son las Asteraceae, Leguminosae, Solanaceae, Liliaceae, Rubiaceae, Rosaceae y

Malvaceae; familias, cuyos elementos, son en su mayoría tropicales o bien cosmopolitas. El régimen de perturbación del bosque, a su vez, resultó favorable para la regeneración de las especies arbóreas del dosel medio del bosque como son: *Eugenia capuli*, *Ternstroemia sylvatica*, *Turpinia occidentalis*, *Meliosma oaxacana*, *Rapanea myricoides* y *Podocarpus reichei*, así como para la emergente *Clethra pringlei*. Estas especies son las de mayor importancia estructural por la cobertura y altura máximas que alcanzan en estos sitios, y todas ellas pertenecen a géneros de afinidad tropical (Capítulo 6). Estos resultados indican que la regeneración de avance -el banco de plántulas de estas especies y/o los individuos suprimidos- es la que se favorece con la apertura de claros en el dosel, siendo ésta la que cicatriza el dosel del bosque. El valor de cobertura encontrado en estos sitios fue del 134%, en promedio (Capítulo 6), esto significa que durante este proceso de regeneración las copas no sólo han cerrado ya el dosel, a cierta altura, sino que en algunos casos ya alcanzaron a sobreponerse (1.3 veces en promedio).

Bajo estas condiciones, los resultados obtenidos sugieren que las especies de géneros tropicales tienen ventaja sobre las de afinidad templada para crecer en sitios de reciente apertura debido, probablemente, a que los ritmos de crecimiento de las especies tropicales no son estacionales. En el caso de las especies templadas, la estacionalidad en los ritmos de crecimiento impone restricciones para responder rápidamente a los disturbios, sobretodo si éstos ocurren durante los meses de otoño e invierno

(Cannell y Last 1976; Runkle 1989). En el caso del bosque mesófilo de montaña quizás esta falta de sincronía en la respuesta de crecimiento de las especies, incrementa las probabilidades de que sean las especies de afinidad tropical las que se favorezcan con la apertura de claros. Estas diferencias en los patrones de crecimiento de las especies arbóreas podría ser lo que determina la coexistencia de especies de afinidad tropical y templada en la comunidad.

En relación con la segunda pregunta que se planteó de ¿cuál es la respuesta de las especies vegetales al efecto del tamaño y a la severidad o magnitud del disturbio que los originó?, se obtuvo una respuesta diferencial de la vegetación que indica que en los sitios en fase de construcción pequeños y generados por la caída de 2 árboles hay una mayor diversidad y una densidad significativamente mayor de individuos, en comparación con los sitios en fase de construcción grandes y generados por la caída de 4 árboles, en donde la diversidad es menor y la densidad de árboles juveniles y de trepadoras es significativamente menor (correlacionándose positivamente la densidad de árboles con la densidad de trepadoras, ver Capítulo 6). Estos resultados apoyan la hipótesis planteada inicialmente en torno a la Zona Expuesta, en donde la abundancia de árboles caídos es muy alta (Capítulo 4), lo que implica una mayor severidad de los disturbios. Si se extrapolan los resultados obtenidos en los sitios en fase de construcción para la Zona Expuesta, se podría esperar que a medida que los disturbios fueran más severos el dosel medio del bosque

probablemente se vería más afectado, y con ello la regeneración de avance, cuyos dominantes estructurales son los elementos tropicales. Este proceso generaría una mayor insolación hacia el sotobosque haciendo estas zonas más secas. El cambio en la humedad relativa del sotobosque afectaría, entonces, el desarrollo de los elementos tropicales del bosque favoreciendo con ello el desarrollo de las especies templadas, cuyo hábito deciduo les permitiría enfrentar un cambio adverso en las condiciones de humedad y de temperatura.

A una escala geográfica más general, la corroboración de esta hipótesis podría explicar las grandes variaciones que se han observado, a nivel florístico y estructural, en otros bosques mesófilos de montaña entre laderas expuestas y protegidas (Rzedowski 1978; Meave et al. 1992). Esta hipótesis también explicaría desde un punto de vista ecológico por qué es tan fragmentada la distribución de este tipo de vegetación y a qué se debe que el área de distribución del bosque mesófilo de montaña se confine hacia sitios húmedos y protegidos como son las cañadas. A un nivel todavía más general, el planteamiento propuesto aquí resultaría concordante con lo planteado por Toledo (1976, 1982) quien considera que durante los períodos fríos y secos del Pleistoceno, el bosque mesófilo de montaña fue desplazado por los bosques de pino-encino hacia regiones de menor altitud, más húmedas y cálidas.

#### D. Gremios o Grupos Ecológicos de Especies

Mucho se ha cuestionado la utilidad de describir categorías estáticas impuestas por el hombre para definir a las especies que están asociadas a las diferentes fases del ciclo forestal. Como se mencionó anteriormente, en el capítulo introductorio y al inicio de esta discusión, existen numerosas clasificaciones de las especies en función de sus estrategias de regeneración para bosques tropicales (Whitmore 1975, 1989; Hartshorn 1978, 1980; Denslow 1980; Brokaw 1982, 1985b, 1987; Vázquez-Yanes y Guevara 1985; Uhl et al. 1988; Swaine y Whitmore 1988; Putz y Brokaw 1989) y para bosques templados (Hibbs 1982; Canham y Marks 1985; Yetter y Runkle 1986; Canham 1988; Phillips y Shure 1990).

Sin embargo, dada la naturaleza del bosque mesófilo de montaña, la pregunta que se planteó inicialmente fue ¿se pueden caracterizar a las especies por sus requerimientos ecológicos en un bosque en donde convergen tanto especies de afinidad tropical como templada, sabiendo de antemano, por otros trabajos sinecológicos (Puig et al. 1983), que estructuralmente las especies arbóreas dominantes eran de afinidad templada en tanto que las del sotobosque eran tropicales? La respuesta en este sentido es sí, ya que la resiliencia de una comunidad está dada por la plasticidad o elasticidad de las especies que en ella habitan para colonizar y desarrollarse en una serie de ambientes cambiantes que les impone el régimen de perturbaciones ciclónico al que está sometido esta

comunidad. En este sentido, la presencia de especies con diferentes requerimientos ecológicos constituye el potencial regenerativo de este bosque, cuya capacidad de respuesta será mayor mientras mayor sea la diversidad de estrategias de regeneración de las especies que en ella florezcan.

En el bosque mesófilo de montaña existen varios grupos de especies, de acuerdo con su presencia y ausencia en el bosque, en sitios en fase de construcción y en acahuales (Capítulo 7). De los diversos grupos diferenciados en el citado capítulo, el más relevante en términos de las especies que agrupa, porque son las que le imprimen el carácter fisonómico y estructural a este bosque y porque son las que muestran una mayor tolerancia ecológica, es aquél que reúne a las especies que se encuentran creciendo simultáneamente en el bosque, en los sitios en fase de construcción y en los acahuales. Estas especies son las herbáceas: *Elephantopus mollis*, *Hoffmania* spp, *Pavonia oblongifolia* y *Pilea pubescens*; las arbustivas: *Cnidocolus multilobus* y *Eupatorium* spp; las trepadoras: *Clematis dioica*, *Desmodium canescens*, *Marsdenia macrophylla*, *Oyedaea ovalifolia*, *Serjania* spp, *Smilax* spp y *Vitis berlandieri*; y las arbóreas: *Acacia angustissima*, *Cercis canadensis*, *Chione mexicana*, *Clethra pringlei*, *Eugenia capuli*, *Liquidambar styraciflua*, *Meliosma oaxacana*, *Nectandra sanguinea*, *Phoebe bourgeauviana*, *Prunus serotina*, *Psychotria graciliflora*, *Quercus germana*, *Q. sartorii*, *Rapanea myricoides*, *Rhamnus carolineana*, *Sapindus saponaria*, *Ternstroemia sylvatica*, *Turpinia occidentalis*, *Wimmeria concolor* y *Zanthoxylum pringlei*.

Dada la gran diversidad de especies arbóreas que constituyen el dosel del bosque, los estudios tendientes a fomentar la restauración del bosque mesófilo de montaña en esta localidad debieran de centrarse en el estudio de la biología poblacional de estas especies; ya que, de acuerdo con lo que se discutió en secciones anteriores, son las de mayor importancia en el desarrollo de los distintos niveles del dosel en esta comunidad. De acuerdo con la hipótesis planteada anteriormente, la funcionalidad de estas especies también sería de amortiguamiento para evitar el deterioro de un ambiente húmedo hacia el interior del bosque, lo cual probablemente garantizaría, en el largo plazo, la permanencia de las especies de afinidad tropical, que es lo que hace distintivo a los bosques mesófilos de montaña de los bosques deciduos.

#### E. Perspectivas a Futuro

Para concluir me gustaría delinear algunas de las líneas de investigación que a futuro podrían gestar un conocimiento más integrado sobre los procesos de regeneración natural en el bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas, y que podrían poner a prueba los planteamientos hipotéticos que aquí se han vertido:

Con relación al régimen de perturbaciones es necesario observar la dinámica de apertura de claros a una escala espacial y temporal mayor que la que se consideró para este estudio. Una escala espacial mayor permitiría incluir una mayor variabilidad



topográfica y de exposición al viento; mientras que una escala temporal más amplia facilitaría la estimación de la variabilidad anual que se asocia con la caída natural de árboles. El reconocimiento anual y sistemático de la caída natural de árboles permitiría, a su vez, la obtención de un registro fidedigno sobre la edad de los claros (en el caso de las cañadas), variable de gran importancia asociada a los procesos de regeneración, que no se contempló en este trabajo.

La regeneración natural, como un proceso intrínseco de los bosques, se rige por una multitud de factores. En este sentido, algunos de los factores que se han dejado a un lado, no sólo en este trabajo sino para la comunidad en general, han sido los factores físicos, tales como el régimen de luz, de temperatura y de humedad que se presentan tanto bajo el dosel cerrado del bosque como en los claros y en los sitios en fase de construcción. Si bien, una característica distintiva del bosque mesófilo es su establecimiento y desarrollo bajo condiciones de humedad relativa muy alta, aún no se sabe cómo se afecta ésta con la apertura de claros en el dosel, ni tampoco cómo se modifican el régimen de luz y el de temperatura al interior de los claros. Otro aspecto que también se ha dejado de lado y que es de gran importancia, es el estudio de la regeneración durante fases iniciales subsecuentes a la formación de claros. En este sentido, vale la pena recalcar la relevancia de conocer la dinámica del banco de semillas durante estas fases; así como de contemplar su estudio durante otras fases del ciclo forestal (fase de claro, de construcción y de madurez),

determinando como varía el banco de semillas en función del tamaño del área perturbada, durante estas fases.

Para finalizar, considero que sería imprescindible realizar estudios comparativos sobre las principales estrategias de regeneración de las especies señaladas en el inciso anterior, así como profundizar en la historia de vida de las especies arbóreas, con el propósito de determinar el destino de ellas bajo las distintas condiciones: acahuales, claros, sitios en fase de construcción y bosque maduro. En la medida en que se obtenga un conocimiento integrado sobre el proceso de regeneración del bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas, se podrán dar pautas y lineamientos que aseguren su permanencia en el tiempo y que sirvan para promover la conservación de esta importante comunidad boscosa.

## IX. LITERATURA CITADA

- Alvarez-Buylla, E. y Martínez-Ramos, M. 1992. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical tree -an evaluation of the climax-pioneer paradigm for tropical rain forests. *Journal of Ecology*, **80**, 275-290.
- Alexandre, D.Y. 1982. Aspects de la régénération naturelle en forêt dense de Côte d'Ivoire. *Candollea*, **37**, 579-588.
- Armson, K.A. y Fessenden, R.J. 1973. Forest windthrows and their influence on soil morphology. *Soil Science American Proceedings*, **37**, 781-783.
- Arriaga, L. 1987. Perturbaciones naturales por caída de árboles. *El Bosque Mesófilo de Montaña de Tamaulipas* (Ed. por H. Puig y R. Bracho), pp. 133-152. Instituto de Ecología-Offset Setenta, México.
- Arriaga, L. 1988a. Gap dynamics of a tropical cloud forest in Northeastern Mexico. *Biotropica*, **20**, 178-184.
- Arriaga, L. 1988b. Natural disturbance and treefalls in a pine-oak forest on the Peninsula of Baja California, Mexico. *Vegetatio*, **78**, 73-79.
- Aubréville, A. 1938. La forêt coloniale: Les forêts de l'Afrique occidentale française. *Annales Academie Sciences Coloniale*, **9**, 1-245.
- Baker, F.S. 1949. A revised tolerance table. *Journal of*

- Forestry*, 47, 179-181.
- Barden, L.S. 1989. Repeatability in forest gap research: Studies in the Great Smoky Mountains. *Ecology*, 70, 558-559.
- Bazzaz, F.A. 1984. Dynamics of wet tropical forests and their species strategies. *Physiological Ecology of Plants in the Wet Tropics* (Ed. por E. Medina, H.A. Mooney y C. Vázquez-Yanes), pp. 233-243. Junk, The Hague.
- Bongers, F., Popma, J., Meave del Castillo, J. y Carabias, J. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio*, 74, 55-80.
- Bongers, F., Popma, J. y Iriarte-Vivar, S. 1988. Response of *Cordia megalantha* seedlings to gap environments in tropical rain forest. *Functional Ecology*, 2.
- Bormann, F.H. y G.E. Likens. 1979. *Pattern and Process in a Forested Ecosystem*. Springer-Verlag. Nueva York.
- Brandani, A., Hartshorn, G.S., y Orians, G.H. 1988. Internal heterogeneity of gaps and tropical tree species richness. *Journal of Tropical Ecology*, 4, 99-119.
- Bracho, R. y Puig, H. 1987. Producción de hojarasca y fenología de ocho especies importantes del estrato arbóreo. *El Bosque Mesófilo de Montaña de Tamaulipas* (Ed. por H. Puig y R. Bracho), pp. 81-106. Instituto de Ecología-Offset Setenta, México.
- Bracho, R. y Sosa, V. 1987. Edafología. *El Bosque Mesófilo de Montaña de Tamaulipas* (Ed. por H. Puig y R. Bracho), pp. 29-37. Instituto de Ecología-Offset Setenta, México.

- Breceda, A. y Reyes, G. 1990. Composición florística de la vegetación secundaria inducida por actividades agrícolas en el bosque mesófilo de montaña de la Reserva de la Biosfera "El Cielo", Tamaulipas, México. *Biotam*, 2, 30-41.
- Brewer, R. y Merritt, P.G. 1978. Wind throw and tree replacement in a climax beech-maple forest. *Oikos*, 30, 149- 152.
- Brokaw, N.V.L. 1982. Treefalls: Frequency, timing and consequences. *The Ecology of a Tropical Forest. Seasonal Rhythms and Long-Term Changes* (Ed. por E.G. Leigh, A.S. Rand, y D.M. Windsor), pp. 101-108. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Brokaw, N.V.L. 1985a. Treefalls, regrowth and community structure on tropical forests. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics* (Ed. por S.T.A. Pickett y P.S. White), pp. 53-69. Academic Press Inc., California.
- Brokaw, N.V.L. 1985b. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology*, 66, 682-687.
- Brokaw, N.V.L. 1987. Gap phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. *Journal of Ecology*, 75, 9-19.
- 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, V.K. y Southwood, T.R.E. 1987. Secondary succession: Pattern and strategies. *Colonization, Succession and Stability* (Ed. por A.J. Gray, M.J. Crawley y P.J. Edwards),

- pp. 315-337. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Budowsky, G. 1965. Distribution of tropical American rain forests in the light of successional processes. *Turrialba*, **15**, 40-42.
- Canham, C.D. 1988. Growth and canopy architecture of shade-tolerant trees: Response to canopy gaps. *Ecology*, **69**, 786-795.
- Canham, C.D. 1989. Different responses to gaps among shade-tolerant tree species. *Ecology*, **70**, 548-550.
- Canham, C.D. y P.L. Marks. 1985. The response of woody plants to disturbance: Patterns of establishment and growth. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics* (Ed. por S.T.A. Pickett y P.S. White), pp. 197-216. Academic Press Inc., California.
- Cannell, M.G.R. y F.T. Last (Eds.). 1976. *Tree Physiology and Yield Improvement*. Academic Press Inc., Londres.
- Carlson, M.C. 1954. Floral elements of the pine-oak-liquidambar forest of Montebello, Chiapas, Mexico. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **81**, 387-399.
- Clark, D.A. y Clark, D.B. 1987. Análisis de la regeneración de árboles del dosel en un bosque húmedo tropical: Aspectos teóricos y prácticos. *Revista de Biología Tropical*, **35** (Suplemento), 41-54.
- Chazdon, R.L. y Fetcher, N. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rainforest in Costa Rica. *Journal of Ecology*, **72**, 553-564.

- Chesson, P.L. 1986. Environmental variation and the coexistence of species. *Community Ecology* (Ed. por J. Diamond y T.J. Case), pp. 240-256. Harper & Row Publ., Nueva York.
- Chesson, P.L. y Warner, R.R. 1981. Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. *American Naturalist*, **117**, 923-943.
- Connell, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *Dynamics of Populations* (Ed. por P.J. den Boer y G.R. Gradwell), pp. 298-312. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rainforests and coral reefs. *Science*, **199**, 1302-1310.
- Connell, J.H. 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos*, **35**, 131-138.
- Connell, J.H. 1989. Some processes affecting the species composition in forest gaps. *Ecology*, **70**, 560-562.
- De la Cruz, G. 1992. ANACOM. *Sistema para el Análisis de Comunidades*. CINVESTAV-IPN. Yuc., México.
- Denslow, J.S. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest. *Biotropica*, **12** (Supplement), 47-55.
- Denslow, J.S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **18**, 431-451.
- Dirzo, R., Horvitz, 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.
- Draper, N.R. y Smith, H. 1981. *Applied Regression Analysis*. John Wiley & Sons, New York.
- Estrada, A. y Fleming, T.H. 1986. *Frugivory and Seed Dispersal*. Dr. W. Junk, Dordrecht, Holanda.
- Everitt, P. 1974. *Cluster Analysis*. Heinemann Educational Books Ltd., London.
- Everitt, B.S. 1977. *The Analysis of Contingency Tables*. Chapman & Hall Ltd., London.
- Falinski, J.B. 1978. Uprooted trees, their distribution and influence in the primeval forest biotope. *Vegetatio*, **38**, 175-183.
- Fenner, M. 1987. *Seed Ecology*. Chapman & Hall, Nueva York.
- Flores-Lara, J. y Sánchez-Ramos, G. 1989. Estudio del barreno del encino *Pantophthalmus roseni* (Enderlein) (Diptera: Pantophthalmidae) en la Reserva de la Biosfera "El Cielo". *Biotam*, **1**, 9-13.
- Florence, J. 1981. *Chablis et sylvigénèse dans une forêt humide sempervirente du Gabon*. Tesis Doctoral. Universidad Luis Pasteur. Estrasburgo, Francia.
- Foresta de, H. y Lescure, J.P. 1990. Les formations secondaires. *Revue Bois et Forêts des Tropiques* 219: 61-68.
- Foster, J.R. y Reiners, W.A. 1986. Size distribution and expansion of canopy gaps in a northern Appalachian spruce-fir forest. *Vegetatio*, **68**, 109-114.



- Fragoso, C. 1989. Las lombrices de tierra de la Reserva de "El Cielo". Aspectos ecológicos y sistemáticos. *Biotam*, 1(1), 38-44.
- Frangi, J.L. y Lugo, A. 1991. Hurricane damage to a flood plain forest in the Luquillo Mountains of Puerto Rico. *Biotropica*, 23, 324-335.
- Frelich, L.E. y Lorimer, C.G. 1991. Natural disturbance regimes in hemlock-hardwood forests of the Upper Great Lakes Region. *Ecological Monographs*, 61, 145-164.
- Garwood, N.C. 1989. Tropical soil seed banks: A review. *Ecology of Soil Seed Banks*. (Ed. por M.A. Leck, V.T. Parker y R.L. Simpson), pp. 149-209. Academic Press Inc., California.
- Gómez-Pompa, A. y del Amo, S. 1985. *Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. Vol. II.* INIREB-Alhambra, México.
- Gómez-Pompa, A. y Vázquez-Yanes, C. 1985. Estudios sobre la regeneración de selvas en regiones cálido-húmedas de México. *Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. Vol. II* (Ed. por A. Gómez-Pompa y S. del Amo), pp. 1-25. INIREB-Alhambra, México.
- Greller, A.M. 1990. Comparison of humid forest zones in eastern Mexico and southeastern United States. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 117, 382-396.
- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: The importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, 52, 107-145.

- Hallé, F., Oldeman, R.A., y Tomlinson, P.B. 1978. *Tropical Trees and Forests: An Architectural Analysis*. Springer-Verlag, Berlin.
- Harcombe, P.A. y Marks, P.L. 1983. Five years of tree death in a *Fagus-Magnolia* forest, southeast Texas (U.S.A.). *Oecologia*, **57**, 49-54.
- Hartshorn, G.S. 1978. Treefalls and tropical forest dynamics. *Tropical Trees as Living Systems* (Ed por P.B. Tomlinson y M.H. Zimmermann), pp. 617-638. Cambridge University Press, London.
- Hartshorn, G.S. 1980. Neotropical forest dynamics. *Biotropica*, **12** (Supplement), 23-30.
- Hemond, H.F. Niering, W.A. y Goodwin, R.H. 1983. Two decades of vegetation change in the Connecticut Arboretum Natural Area. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. **110**(2): 184-194.
- Henry, J.D. y Swan, J.M.A. 1974. Reconstructing forest history from live and dead plant material - an approach to the study of forest in southwest New Hampshire. *Ecology*, **55**, 772-783.
- Heredia, G. 1989. Estudio de los hongos de la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas. Consideraciones sobre la distribución y ecología de algunas especies. *Acta Botánica Mexicana*, **7**, 1-18.
- Hernández X., E., Howard, C., Fox, W.B. y Sharp, A.J. 1951. A unique vegetational area in Tamaulipas. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **78**, 458-463.
- Hernández, X. 1953. Zonas fitogeográficas del noroeste de

- México. *Memorias del Congreso Científico Mexicano*, **6**, 357-361.
- Hibbs, D.E. 1982. Gap dynamics in a hemlock-hardwood forest. *Canadian Journal of Forestry Research*, **12**, 522-527.
- Holling, C.S. 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **4**, 1-24.
- Howe, H.F. y Westley, L.C. 1986. Ecology of pollination and seed dispersal. *Plant Ecology* (Ed. por M.J. Crawley), pp. 185-215. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Hubbell, S.P. 1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science*, **203**, 1299-1309.
- Hubbell, S.P. y Foster, R.B. 1986a. Canopy gaps and the dynamics of a neotropical forest. *Plant Ecology* (Ed. por M.J. Crawley), pp. 77-96. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Hubbell, S.P. y Foster, R.B. 1986b. Commonness and rarity in neotropical forests: Implications for tropical tree conservation. *Conservation Biology: Science of Scarcity and Diversity* (Ed. por M.E. Soulé), pp. 201-231. Sinauer, Massachusetts.
- Huston, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist*, **113**, 81-101.
- Jane, G.T. 1986. Wind damage as an ecological process in mountain beech forests of Canterbury, New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology*, **9**, 25-39.
- Jáuregui, E. 1967. Las ondas del este y los ciclones tropicales



- en México. *Ingeniería Hidráulica en México*, **21**, 197-208.
- Johnston, M.C., K. Nixon, G.L. Nesom y M. Martínez. 1989. Listado de plantas vasculares conocidas en la Sierra de Guatemala, Gómez Farías, Tamaulipas, México. *Biotam*, **1**, 21-33.
- Johnson, E.A. 1987. The relative importance of snow avalanche disturbance and thinning on canopy plant populations. *Ecology*, **68**, 43-53.
- Jones, S.M., Van-Lear, D.H. y Cox, S.K. 1981. Composition and density-diameter pattern of an old-growth forest stand of the Boiling Springs Natural Area, South Carolina. *Bulletin of the Torrey Botanical Club.*, **108**, 347-353.
- Jordano, P. 1992. Fruits and frugivory. *The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. (Ed. por M. Fenner), pp 105-156. C.A.B. International, Reino Unido.
- King, D.A. 1986. Tree form, height growth, and susceptibility to wind damage in *Acer saccharum*. *Ecology*, **67**, 980-990.
- Koop, H. 1987. Vegetative reproduction of trees in some European natural forests. *Vegetatio*, **72**, 103-110.
- Krebs, Ch. 1989. *Ecological Methodology*. Harper & Row Publishers, New York.
- Kreyszig, E. 1982. *Introducción a la Estadística Matemática. Principios y Métodos*. Editorial Limusa, México.
- Lara-Villalón, M. 1989. Estudio preliminar de las especies vegetales visitadas por *Apis mellifera* en la Reserva de la Biosfera "El Cielo". *Biotam*, **1**, 14-19.

- Lawton, R. O. 1990. Canopy gaps and light penetration into a wind-exposed tropical lower montane rain forest. *Canadian Journal of Forest Research*, **20**, 659-667.
- 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, E.G. 1975. Population fluctuations, community stability, and environmental variability. *Ecology and Evolution of Communities* (Ed. por M.L. Cody y J.M. Diamond), pp 51-73. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Leigh, E.G., Rand, A.S. y Windsor, D.M. 1982. *The Ecology of a Tropical Forest: Seasonal Rhythms and Long-Term Changes*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Lieberman, M., Lieberman, D. y Peralta, R. 1989. Forests are not just Swiss cheese: canopy stereogeometry of non-gaps in tropical forests. *Ecology*, **70**, 550-552.
- Lof, L.V. 1980. *The Ferns of the Rancho del Cielo Region*. Tesis de Maestría. Universidad Panamericana. Brownsville, Texas.
- Lonard, R.I. y Ross, R.G. 1979. A vegetational analysis of a tropical cloud forest in Tamaulipas, Mexico. *Texas Journal of Science*, **41**, 143-150.
- Lorimer, C.G. 1980. Age structure and disturbance history of a Southern Appalachian virgin forest. *Ecology*, **61**, 1169-1184.
- Lorimer, C.G. 1983. Eighty-year development of northern red oak after partial cutting in a mixed-species Wisconsin forest.

*Forest Science*, **29**, 371-383.

- Lorenzo, L., Ramírez, A., Soto, M.A., Breceda, A., Calderón, M.C., Cortez, H., Puchet, C., Ramírez, M., Villalón, R. y Zapata, E. 1983. Notas sobre la fitogeografía del bosque mesófilo de montaña en la Sierra Madre del Sur, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **44**, 97-102.
- Luna, I. 1984. *Notas Fitogeográficas sobre el Bosque Mesófilo de Montaña en México. Un ejemplo de Teocelo-Cosautlán Ixhuacán, Veracruz, México.* Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, U.N.A.M. México, D.F.
- Luna-Vega, I., Almeida-Leñero, L. y Llorente-Bousquets, J. 1989. Florística y aspectos fitogeográficos del bosque mesófilo de montaña de las cañadas de Ocuilán, Estados de Morelos y México. *Anales del Instituto de Biología, U.N.A.M. Ser. Bot.*, **59**, 63-87.
- Magurran, A.E. 1988. *Ecological Diversity and its Measurement.* Princeton University Press. New Jersey.
- Martin, P.S. 1958. A biogeography of reptiles and amphibians in the Gómez Farías region, Tamaulipas, Mexico. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich.*, **101**.
- Martínez, M. 1979. *Catálogo de Nombres Vulgares y Científicos de Plantas Mexicanas.* Fondo de Cultura Económica. México, D.F.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. *Investigaciones sobre la Regeneración de*

- Selvas Altas en Veracruz, México. Vol. II* (Ed por A. Gómez-Pompa y S. del Amo), pp. 191-239. INIREB-Alhambra, México.
- Martínez-Ramos, M. y Alvarez-Buylla, E. 1986. Gap dynamics, seed dispersal and tree recruitment: The case of *Cecropia obtusifolia* at Los Tuxtlas, México. *Frugivores and Seed Dispersal* (Ed. por A. Estrada y T.H. Fleming), pp. 323-346. Dr. W. Junk, Dordrecht.
- Martínez-Ramos, M., Alvarez-Buylla, E., Sarukhán, J. y Piñero, D. 1988. Treefall age determination and gap dynamics in a tropical forest. *Journal of Ecology*, **76**, 700-716.
- Martínez-Ramos, M., Alvarez-Buylla, E. y Sarukhán, J. 1989. Tree demography and gap dynamics in a tropical rain forest. *Ecology*, **70**, 555-558.
- Meave, J., M.A. Soto, L.M. Calvo-Irabien, H. Paz-Hernández y S. Valencia-Avalos. 1992. Análisis sinecológico del bosque mesófilo de montaña de Omiltemi, Guerrero. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Botánica*, **52**, 31-77.
- Miranda, F. y Sharp, A.J. 1950. Characteristics of the vegetation in certain temperate regions of the Eastern Mexico. *Ecology*, **31**, 313-333.
- Monette, R. y Ware, S. 1983. Early forest succession in the Virginia coastal plain. *Bulletin of the Torrey Botanical Club.*, **110**, 80-86.
- Montgomery, D.C. 1976. *Design and Analysis of Experiments*. John Wiley & Sons, New York.
- Moore, M.R. y Vankat, J.L. 1986. Response of the herb layer to

- the gap dynamics of a mature beech maple forest. *American Midland Naturalist*, **115**, 336-347.
- Morrison, D.F. 1978. *Multivariate Statistical Methods*. Mc Graw Hill, New York.
- Mortimer, A.M. 1987. Contributions of plant populations dynamics to understanding early succession. *Colonization, Succession and Stability* (Ed. por A.J. Gray, M.J. Crawley y P.J. Edwards), pp. 57-80. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Nakashizuka, T. 1984a. Regeneration process of climax beech (*Fagus crenata* Blume) forests. IV. Gap formation. *Japanese Journal of Ecology*, **34**, 75-85.
- Nakashizuka, T. 1984b. Regeneration process of climax beech (*Fagus crenata* Blume) forests. V. Population dynamics of beech in a regeneration process. *Japanese Journal of Ecology*, **34**, 411-419.
- Núñez-Farfán, J. y Dirzo, R. 1988. Within-gap spatial heterogeneity and seedling performance in a Mexican tropical forest. *Oikos*, **51**, 274-284.
- Orians, G.H. 1982. The influence of tree falls in tropical forests on tree species richness. *Tropical Ecology*, **23**, 255-279.
- Phillips, D.L. y Shure, D.J. 1990. Patch-size effects on early succession in Souther Appalachian forests. *Ecology*, **71**, 204-212.
- Pielou, E.C. 1977. *Mathematical Ecology*. John Wiley and Sons,



New York.

- Pickett, S.T.A. y McDonnell, M.J. 1989. Seed bank dynamics in temperate deciduous forest. *Ecology of Soil Seed Banks* (Ed. por M.A. Alessio Leck, V. Thomas Parker y R.L. Simpson), pp. 123-147. Academic Press, Inc., California.
- Pickett, S.T.A. y White, P.S. 1985a. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, Inc., California.
- Pickett, S.T.A. y White, P.S. 1985b. Patch dynamics: A synthesis. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics* (Ed. por S.T.A. Pickett y P.S. White), pp.371-384. Academic Press, Inc., California.
- Pickett, S.T.A., Kolasa, J., Armesto, J.J. y Collins, S. 1989. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos*, **54**, 129-136.
- Platt, W.J. y D.R. Strong (Eds.). 1989. Special Feature: Gaps in forest ecology. *Ecology*, **70**, 535-576.
- Ponce de León, L. 1987. Germinación y primeras etapas de crecimiento de una especie del sotobosque: *Hoffmannia strigillosa* Hemsl. (Rubiaceae). *El Bosque Mesófilo de Montaña de Tamaulipas* (Ed. por H. Puig y R. Bracho), pp. 153-173. Instituto de Ecología-Offset Setenta, México.
- Ponce de León, L. 1989. *Recherches Ecophysiologiques sur la Germination et la Croissance des Espèces Dominantes de la Forêt Mésophile de Montagne du Mexique*. Tesis de Doctorado de Estado en Ciencias Naturales. Universidad Pierre et

- Marie Curie. París, Francia.
- Popma, J., Bongers, F. 1988. The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. *Oecologia*, **75**, 625-632.
- Popma, J., Bongers, F., Martínez-Ramos, M. y Veneklaas, E. 1988. Pioneer species distribution in treefall gaps in Neotropical rain forest; a gap definition and its consequences. *Journal of Tropical Ecology*, **4**, 77-88.
- Puig, H. 1976. *Végétation de la Huasteca, Mexique*. Mission Archeologique et Ethnologique Française au Mexique, México.
- Puig, H. 1989. Análisis fitogeográfico del bosque mesófilo de Gómez Farías. *Biotam*, **1**, 34-53.
- Puig, H. y Bracho, R. 1987a. *El Bosque Mesófilo de Montaña de Tamaulipas*. Instituto de Ecología-Offset Setenta, México.
- Puig, H. y Bracho, R. 1987b. Climatología. *El Bosque Mesófilo de Montaña de Tamaulipas*. (Ed. por H. Puig y R. Bracho), pp. 39-54. Instituto de Ecología-Offset Setenta, México.
- Puig, H., Bracho, R. y Sosa, V. 1983. Composición florística y estructura del bosque mesófilo de montaña en Gómez Farías, Tamaulipas, México. *Biotica*, **8**, 339-359.
- Puig, H., Bracho, R. y Sosa, V. 1987. El bosque mesófilo de montaña: Composición florística y estructura. *El Bosque Mesófilo de Montaña de Tamaulipas* (Ed. por H. Puig y R. Bracho), pp. 55-79. Instituto de Ecología-Offset Setenta, México.
- Putz, F.E. 1984. The natural history of lianas on Barro

- Colorado Island, Panama. *Ecology*, **65**, 1713-1724.
- Putz, F.E. y Milton, K. 1982. Tree mortality rates on Barro Colorado Island. *The Ecology of a Tropical Forest. Seasonal Rhythms and Long-Term Changes* (Ed. por E.G. Leigh, A.S. Stanley y D.M. Windsor), pp. 95-100. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Putz, F.E. y Brokaw, N.V.L. 1989. Sprouting of broken trees on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology*, **70**, 508-512.
- Putz, F.E., Coley, P.D., Lu, K., Montalvo, A. y Aiello, A. 1983. Uprooting and snapping of trees: Structural and ecological consequences. *Canadian Journal of Forest Research*, **13**, 1011-1020.
- Qinghong, L. y Hytteborn, H. 1991. Gap structure, disturbance and regeneration in a primeval *Picea abies* forest. *Journal of Vegetation Science*, **2**, 391-402.
- Remmert, H. (Ed.). 1991. *The Mosaic-Cycle Concept of Ecosystems*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- Reyes-Castillo, P., Tilman, R., Bonet, A. y Bracho, R. 1982. *Gómez Farías: Región clave para establecer la primera reserva de la biosfera en Tamaulipas, México*. Informe presentado al Gobierno de Tamaulipas. Instituto de Ecología, A.C. México.
- Reyes, P. 1985. Informe preliminar sobre la aparición de una plaga forestal en la Región de Gómez Farías, Tamaulipas. *Informe Técnico del Instituto de Ecología, México*.
- Reyes, G. y Breceda, A.M. 1985. *Análisis de la Composición*

- Florística y Estructura de la Vegetación Secundaria Derivada de un Bosque Mesófilo de Montaña en Gómez Farías, Tamaulipas (México)*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México.
- Riera, B. 1983. *Chablis et Cicatrisation en Forêt Guyanaise*. Tesis Doctoral. Universidad Paul Sabatier. Toulouse, Francia.
- Riera, B. 1985. Importance des buttes de déracinement dans la régénération forestière en Guyane Française. *Revue Ecol. (Terre et Vie)*, **40**, 312-329.
- Riera, B. 1986. A propos des chablis en forêt Guyanaise Piste de St. Élie. *Mémoires du Muséum National D'Histoire Naturelle. Série A, Zoologie*, **132**, 109-114.
- Riera, B. y Alexandre, D.Y. 1988. Surface des chablis et temps de renouvellement en forêt dense tropicale. *Acta Oecologica*, **9**, 211-220.
- Ross, M.S., Sharik, T.L. y Smith, D.W. 1986. Oak regeneration after clear felling in southwest Virginia. *Forest Science*, **32**, 157-169.
- Runkle, J.R. 1981. Gap regeneration in some old-growth forest of the eastern United States. *Ecology*, **62**, 1041-1051.
- Runkle, J.R. 1982. Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America. *Ecology*, **63**, 1533-1546.
- Runkle, J.R. 1985. Disturbance regimes in temperate forests. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics* (Ed.

- por S.T.A. Pickett y P.S. White), pp. 17-33. Academic Press Inc., California.
- Runkle, J.R. 1989. Synchrony of regeneration, gaps, and latitudinal differences in tree species diversity. *Ecology*, **70**, 546-547.
- Rzedowski, J. 1970. Nota sobre el bosque mesófilo de montaña en el Valle de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **29**, 121-177.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Editorial Limusa, México.
- Rzedowski, J. y Mc Vaugh, R. 1966. La vegetación de Nueva Galicia. *Contribuciones de la Universidad de Michoacán. Herbario*, **9**, 1-123.
- Sánchez-Velásquez, L.R. y E. García-Moya. 1993. Sucesión forestal en los bosques mesófilo de montaña y de Pinus de la Sierra de Manantlán, Jalisco, México. *Agrociencia serie Recursos Naturales Renovables*, **3**, 7-26.
- Schaetzl, R.J. 1986. Complete soil profile inversion by tree uprooting. *Physical Geography*, **7**, 181-189.
- Schupp, E.W., Howe, H.F., Augspurger, C.K., Levey, D.J. 1989. Arrival and survival in tropical treefall gaps. *Ecology*, **70**, 562-564.
- Sharp, J.A. 1953. Notes on the flora of Mexico, world distribution of the woody dicotyledonous families and the origin of the modern vegetation. *Journal of Ecology*, **41**, 374-380.

- Sharp, J.A., Hernández X., E., Crum, H. y Fox, W.B. 1950. Nota florística de una asociación importante del suroeste de Tamaulipas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **11**, 1-4.
- Sosa, V. 1987. Generalidades de la región de Gómez Farías. *El Bosque Mesófilo de Montaña de Tamaulipas* (Ed. por Puig, H. y R. Bracho), pp. 15-28. Instituto de Ecología-Offset Setenta, México.
- Sosa, V. y Puig, H. 1987. Regeneración del estrato arbóreo en el bosque mesófilo de montaña. *El Bosque Mesófilo de Montaña de Tamaulipas* (Ed. por H. Puig y R. Bracho), pp. 107-131. Instituto de Ecología-Offset Setenta, México.
- Sousa, W.P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **15**, 353-391.
- Spies, T.A. y Franklin, J.F. 1989. Gap characteristics and vegetation response in coniferous forests of the Pacific Northwest. *Ecology*, **70**, 543-545.
- Standley, P.C. 1920-1926. *Trees and Shrubs of Mexico*. Contributions of the United States National Herbarium, **23**, 1-5, 1-1721.
- Statistical Graphics Corporation. 1986. *STATGRAPHICS*. *Statistical Graphics System*. STSC, Inc. U.S.A.
- Stewart, G.H. 1986. Forest dynamics and disturbance in a beech/hardwood forest, Fiordland, New Zealand. *Vegetatio*, **68**, 115-126.

- Strong, D.R. 1977. Epiphyte loads, tree falls, and perennial forest disruption: A mechanism for maintaining higher tree species richness in the tropics without animals. *Journal of Biogeography*, 4, 215-218.
- Swaine, M.D. y Whitmore, T.C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio*, 75, 81-86.
- SYSTAT. 1984. *The System for Statistics*. SYSTAT Inc. Illinois, U.S.A.
- Terborgh, J. y S. Robinson. 1986. Guilds and their utility in ecology. *Community Ecology. Pattern and Process*. (Ed. por J. Kikkawa y D. Anderson), pp. 65-90. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Tilman, D. 1982. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey.
- Thompson, K. 1992. The functional ecology of seed banks. *The Ecology of Regeneration in Plant Communities* (Ed. por M. Fenner), pp. 231-258. C.A.B. International, Reino Unido.
- Toledo, V.M. 1976. *Los Cambios Climáticos del Pleistoceno y sus Efectos sobre la Vegetación Tropical Cálido y Húmeda de México*. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, U.N.A.M. México.
- Toledo, V.M. 1982. Pleistocene changes of vegetation in tropical México. *Biological Diversification in the Tropics*. (Ed. por G.T. Prance), pp. 93-11. Columbia University Press, Nueva York.

- Tomlinson, P.B. y Zimmermann, M.H. 1978. *Tropical Trees as Living Systems*. Cambridge University Press, Nueva York.
- Torquebiau, E. 1981. *Analyse Architecturale de la Forêt du Los Tuxtlas (Veracruz), Mexique*. Tesis Doctoral. Universidad Científica y Técnica Languedoc. Montpellier, Francia.
- Uhl, C., Clark, K., Dezzio, N. y Maquino, P. 1988. Vegetation dynamics in Amazonian treefall gaps. *Ecology*, **69**, 751-763.
- Van der Pijl, L. 1969. *Principles of Dispersal in Higher Plants*. Springer-Verlag, Berlin.
- Vargas, I. 1982. *Análisis Florístico y Fitogeográfico de un Bosque Mesófilo de Montaña en Huayacocotla, Ver.* Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, U.N.A.M. México, D.F.
- Vázquez-Yanes, C. y Guevara, S. 1985. Caracterización de los grupos ecológicos de árboles de la selva húmeda. *Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México*. Vol. II (Ed. por A. Gómez-Pompa y S. del Amo), pp. 67-78. INIREB-Alhambra, México.
- Vázquez-Yanes, C. y Orozco-Segovia, A. 1982. Seed germination of a tropical rain forest pioneer tree (*Heliocarpus donnell-smithii*) in response to diurnal fluctuation of temperature. *Physiol. Plant.*, **56**, 295-298.
- Vázquez-Yanes, C. y Orozco-Segovia, A. 1985. Posibles efectos del microclima de los claros de la selva, sobre la germinación de tres especies de árboles pioneros. *Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México*. Vol. II (Ed. por A. Gómez-Pompa y S. del



- Amo), pp. 241-253. INIREB-Alhambra, México.
- Vázquez-Yanes, C., Orozco-Segovia, A., Rincón, E., Sánchez-Coronado, M., Huante, P., Barradas, V. y Toledo, J.R. 1990. Light beneath the litter in a tropical forest: Effect on seed germination. *Ecology*, **71**, 1952-1958.
- Veblen, T.T. 1986. Treefalls and the coexistence of conifers in subalpine forests of the Central Rockies. *Ecology*, **67**, 644-649.
- Villalobos, F.J. 1989. Los Collembola Poduromorpha (Apterugota: Insecta) y la sucesión secundaria del bosque mesófilo de montaña. *Biotam*, **1**, 45-52
- Vitousek, P.M. 1985. Community turnover and ecosystem nutrient dynamics. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics* (Ed. por S.T.A. Pickett y P.S. White), pp. 325-333. Academic Press Inc., California.
- Walker, L.R. 1991. Tree damage and recovery from hurricane Hugo in Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Biotropica*, **23**, 379-385.
- Walters, D.R. y D.J. Keil. 1977. *Vascular Plant Taxonomy*. Kendall/Hunt Publ. Co. Iowa, U.S.A. 488 pp.
- Watt, A.S. 1947. Pattern and process in plant community. *Journal of Ecology*, **35**, 1-22.
- White, P.S. 1979. Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *Botanical Reviews*, **45**, 229-299.
- White, D.A. 1987. An American beech-dominated original growth forest in Southeast Louisiana. *Bulletin of the Torrey*

- Botanical Club*, 114, 127-133.
- Whitmore, T.C. 1975. *Tropical Rain Forests of the Far East*. Clarendon Press, Oxford.
- Whitmore, T.C. 1978. Gaps in the forest canopy. *Tropical Trees as Living Systems* (Ed por P.B. Tomlinson y M. H. Zimmermann), pp.639-655. Cambridge University Press, London.
- Whitmore, T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology*, 70, 536-538.
- Williams-Linera, G. 1991. Nota sobre la estructura del estrato arbóreo del bosque mesófilo de montaña en los alrededores del Campamento "El Triunfo", Chiapas. *Acta Botánica Mexicana*, 13, 1-7.
- Williams-Linera, G. 1993. Soil seed banks in four lower montane forests of Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, en prensa.
- Willis, J.C. 1985. *A Dictionary of the Flowering Plants and Ferns*. Student Edition. Cambridge University Press, Great Britain.
- Wood, T.W.W. 1970. Wind damage in the forest of Western Samoa. *Malayan Forester*, 33, 92-99.
- Yetter, T.C. y Runkle, J.R. 1986. Height growth rates of canopy tree species in Southern Appalachian gaps. *Castanea*, 51, 157-167.
- Zar, J.H. 1974. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey.

## **APENDICES**

## APENDICE I

Lista Florística de las Especies Registradas en los Sitios en Fase de Construcción del Bosque Mesófilo de Montaña de Tamaulipas, México. En la lista, se incluye la forma de vida para cada especie y su afinidad fitogeográfica a nivel genérico (*sensu* Willis 1985; Puig 1989), misma que se designa como: <sup>1</sup> Tropical, <sup>2</sup> Templada, <sup>3</sup> Cosmopolita y <sup>4</sup> No determinada.

FAMILIAS Y ESPECIES	FORMA DE VIDA
Aceraceae <i>Acer skutchii</i> Rehder <sup>2</sup>	árbol
Amaranthaceae <i>Iresine celosia</i> L. <sup>1</sup>	trepadora
Anacardiaceae <i>Toxicodendron radicans</i> Kuntze <sup>1,2</sup>	arbusto
Annonaceae <i>Annona globiflora</i> Schlecht. <sup>1</sup>	arbusto
Aquifoliaceae <i>Ilex discolor</i> Hemsl. <sup>3</sup>	árbol
Araceae <i>Arisaema macrospatum</i> Benth. <sup>1,2</sup>	hierba
Arecaceae <i>Chamaedorea radicalis</i> Mart. <sup>1</sup>	arbusto
Asclepiadaceae <i>Asclepias curassavica</i> L. <sup>1</sup> <i>Gonolobus uniflorus</i> H.B.K. <sup>1,2</sup> <i>Marsdenia macrophylla</i> (Humb. & Bonpl.) Fourn. <sup>1</sup>	hierba trepadora trepadora
Asteraceae <i>Dahlia bippinnata</i> Cav. <sup>1</sup> <i>Elephantopus mollis</i> H.B.K. <sup>1</sup> <i>Eupatorium collinum</i> D.C. <sup>3</sup> <i>Eupatorium hospitale</i> Rob. <sup>3</sup> <i>Eupatorium morifolium</i> Mill. <sup>3</sup> <i>Eupatorium nubigenum</i> Benth. <sup>3</sup> <i>Eupatorium palmeri</i> A. Gray <sup>3</sup>	hierba hierba arbusto arbusto arbusto arbusto arbusto

<i>Eupatorium pycnocephalum</i> Less. <sup>3</sup>	arbusto
<i>Eupatorium schultzii</i> Schnittspolin <sup>3</sup>	arbusto
<i>Eupatorium tamaulipanum</i> Turner <sup>3</sup>	arbusto
<i>Eupatorium</i> spp. <sup>3</sup>	arbusto
<i>Melampodium</i> sp. <sup>1</sup>	hierba
<i>Oyeadaea ovalifolia</i> A. Gray <sup>1</sup>	trepadora
<i>Senecio chenopodioides</i> H.B.K. <sup>3</sup>	arbusto
<i>Senecio lanicaulis</i> Greenm. <sup>3</sup>	arbusto
<i>Senecio platanifolius</i> Benth. <sup>3</sup>	arbusto
<i>Spilanthes oppositifolia</i> (Lam.) D'Arcy <sup>1</sup>	hierba
Desconocida (Compositae 1) <sup>4</sup>	arbusto
Begoniaceae	
<i>Begonia</i> sp. <sup>1</sup>	hierba
Berberidaceae	
<i>Berberis gracilis</i> Benth. <sup>2</sup>	arbusto
<i>Berberis</i> sp. <sup>2</sup>	arbusto
Celastraceae	
<i>Wimmeria concolor</i> Schlecht. & Cham. <sup>1</sup>	árbol
Clethraceae	
<i>Clethra pringlei</i> S. Wats. <sup>1</sup>	árbol
Commelinaceae	
<i>Commelina diffusa</i> Burm. <sup>1</sup>	hierba
<i>Gibasis schiedeana</i> Kunth., Hernst. <sup>1,2</sup>	hierba
Convolvulaceae	
<i>Ipomoea</i> sp. <sup>1</sup>	trepadora
Cornaceae	
<i>Cornus disciflora</i> DC. <sup>2</sup>	arbusto
<i>Cornus excelsa</i> H.B.K. <sup>2</sup>	arbusto
Crassulaceae	
<i>Sedum</i> sp. <sup>2</sup>	hierba
Cucurbitaceae	
<i>Melothria guadalupensis</i> Speg., Cogn. <sup>1</sup>	trepadora
Cyperaceae	
<i>Carex polystachya</i> Swartz ex Wahl. <sup>3</sup>	hierba
<i>Rhynchospora aristata</i> Boeckel. <sup>3</sup>	hierba
Euphorbiaceae	
<i>Acalypha diversifolia</i> Jacq. <sup>1</sup>	árbol
<i>Cnidioscolus multilobus</i> (Pax) I.M. Johnston <sup>1</sup>	arbusto

Fagaceae		
	<i>Quercus germana</i> Cham. & Schlecht. <sup>2</sup>	árbol
	<i>Quercus sartorii</i> Liebm. <sup>2</sup>	árbol
	<i>Quercus rysophylla</i> Weatherby <sup>2</sup>	árbol
Flacourtiaceae		
	<i>Xylosma panamense</i> Turcz. <sup>1</sup>	árbol
Hamamelidaceae		
	<i>Liquidambar styraciflua</i> L. <sup>2</sup>	árbol
Juglandaceae		
	<i>Carya ovata</i> var. <i>mexicana</i> Manning <sup>2</sup>	árbol
Labiatae		
	<i>Salvia compsostachys</i> Epl. <sup>1,2</sup>	arbusto
Lauraceae		
	<i>Nectandra sanguinea</i> Rottb. <sup>1</sup>	árbol
	<i>Nectandra</i> sp. <sup>1</sup>	árbol
	<i>Phoebe bourgeauviana</i> Mez. <sup>1</sup>	árbol
Leguminosae		
	<i>Acacia angustissima</i> (Mill.) Kuntze <sup>1</sup>	árbol
	<i>Cassia laevigata</i> Willd. <sup>1</sup>	árbol
	<i>Cercis canadensis</i> L. <sup>2</sup>	árbol
	<i>Desmodium canescens</i> (L.) DC. <sup>1</sup>	trepadora
	<i>Desmodium nudiflorum</i> (L.) DC. <sup>1</sup>	trepadora
	<i>Desmodium</i> sp. <sup>1</sup>	trepadora
	<i>Phaseolus vulgaris</i> L. <sup>1</sup>	trepadora
Liliaceae		
	<i>Govenia</i> sp. <sup>1</sup>	hierba
	<i>Smilax mexicana</i> Griseb.; Kunth. <sup>1</sup>	trepadora
	<i>Smilax moranensis</i> Mart. & Gal. <sup>1</sup>	trepadora
	<i>Smilax bona-nox</i> L. <sup>1</sup>	trepadora
	<i>Smilacina paniculata</i> Mart. & Gal. <sup>2</sup>	hierba
Loganiaceae		
	<i>Buddleia cordata</i> H.B.K. <sup>1</sup>	arbusto
	<i>Gelsemium sempervirens</i> (L.) Ait. <sup>1</sup>	trepadora
Magnoliaceae		
	<i>Magnolia schiedeana</i> Schlecht. <sup>1,2</sup>	árbol
Malvaceae		
	<i>Anoda cristata</i> (L.) Schlecht. <sup>1</sup>	hierba
	<i>Malvaviscus arboreus</i> Cav. <sup>1</sup>	arbusto
	<i>Pavonia oblongifolia</i> DC., Fryxell <sup>1</sup>	hierba
	<i>Sida rhombifolia</i> L. <sup>1</sup>	hierba

Meliaceae		
	<i>Cedrela odorata</i> L. <sup>1</sup>	árbol
	<i>Trichilia havanensis</i> Jacq. <sup>1</sup>	árbol
Myrsinaceae		
	<i>Rapanea myricoides</i> (Schlecht.) Lundell <sup>1</sup>	arbusto
Myrtaceae		
	<i>Eugenia capuli</i> (Schlecht. & Cham.) Berg. <sup>1</sup>	arbusto
Orchidaceae		
	<i>Isochilus linearis</i> <sup>1</sup>	hierba
	Desconocida <sup>4</sup>	hierba
Papaveraceae		
	<i>Bocconia frutescens</i> L. <sup>1</sup>	hierba
Passifloraceae		
	<i>Passiflora</i> sp. <sup>1</sup>	trepadora
Phytolaccaceae		
	<i>Phytolacca icosandra</i> L. <sup>1</sup>	arbusto
Piperaceae		
	<i>Peperomia quadrifolia</i> (L.) H.B.K. <sup>1</sup>	hierba
	<i>Peperomia rotundifolia</i> (L.) H.B.K. <sup>1</sup>	hierba
	<i>Peperomia blanda</i> (Jacq.) H.B.K. <sup>1</sup>	hierba
Poaceae		
	<i>Ichnanthus nemorosus</i> (Sw., Doell) <sup>1</sup>	hierba
	<i>Panicum</i> sp. <sup>1</sup>	hierba
	<i>Zengites pringlei</i> Scribn. <sup>4</sup>	hierba
Podocarpaceae		
	<i>Podocarpus reichei</i> Buch & Gray <sup>1,2</sup>	árbol
Polemoniaceae		
	<i>Loeselia</i> sp. <sup>1</sup>	arbusto
Polypodiaceae		
	<i>Polypodium</i> sp. <sup>3</sup>	hierba
Ranunculaceae		
	<i>Clematis dioica</i> L. <sup>3</sup>	trepadora
Rhamnaceae		
	<i>Rhamnus carolineana</i> Watt <sup>3</sup>	árbol
Rosaceae		
	<i>Fragaria mexicana</i> Schl. <sup>2</sup>	hierba
	<i>Prunus serotina</i> Mac Vaughn <sup>3</sup>	árbol
	<i>Rubus</i> sp. <sup>3</sup>	arbusto

<i>Prunus</i> sp. <sup>3</sup>	árbol
<b>Rubiaceae</b>	
<i>Chione mexicana</i> Standl. <sup>1</sup>	arbusto
<i>Hoffmania excelsa</i> (H.B.K.) K. Schum. <sup>1</sup>	hierba
<i>Psychotria graciliflora</i> Benth. en Oerst. <sup>1</sup>	arbusto
<i>Randia laetevirens</i> Standl. <sup>1</sup>	arbusto
<b>Rutaceae</b>	
<i>Zanthoxylum pringlei</i> S. Wats <sup>1,2</sup>	árbol
<b>Sabiaceae</b>	
<i>Meliosma oaxacana</i> Standl. <sup>1</sup>	árbol
<i>Meliosma alba</i> (Schlecht.) Walp. <sup>1</sup>	árbol
<b>Sapindaceae</b>	
<i>Sapindus saponaria</i> L. <sup>1</sup>	árbol
<i>Serjania</i> spp <sup>1</sup>	trepadora
<b>Scrophulariaceae</b>	
<i>Castilleja arvensis</i> Cham & Schlecht. <sup>2</sup>	hierba
<b>Solanaceae</b>	
<i>Bassora macrophylla</i> B. & Orf. <sup>4</sup>	arbusto
<i>Cestrum aurantiacum</i> (Lindl.) <sup>1</sup>	arbusto
<i>Cestrum fasciculatum</i> (Schlecht.) Miers <sup>1</sup>	arbusto
<i>Physalis melanocystis</i> (Rob.) Bitter <sup>3</sup>	arbusto
<i>Solanum verbascifolium</i> L. <sup>3</sup>	arbusto
<i>Solanum</i> spp <sup>3</sup>	arbusto
<b>Staphyleaceae</b>	
<i>Turpinia occidentalis</i> (Swartz) G. Donn. <sup>1</sup>	árbol
<b>Theaceae</b>	
<i>Ternstroemia sylvatica</i> Schl. & Cham. <sup>1</sup>	arbusto
<b>Tiliaceae</b>	
<i>Helicarpus Donnell-Smithii</i> Rose <sup>1</sup>	arbusto
<b>Umbelliferae</b>	
<i>Hydrocotyle</i> sp. <sup>1,2</sup>	hierba
<b>Urticaceae</b>	
<i>Pilea pubescens</i> Liebm. Dansk. <sup>1</sup>	hierba
<i>Urera caracasana</i> (Jacq.) Griseb. <sup>1</sup>	arbusto
<b>Valerianaceae</b>	
<i>Valeriana seandeus</i> <sup>3</sup>	trepadora
<b>Violaceae</b>	
<i>Viola jalapensis</i> Becker <sup>3</sup>	hierba



Vitaceae

*Parthenocissus quinquefolia* (L.) Planch.<sup>2</sup>      trepadora  
*Vitis berlandieri* Planch.<sup>2</sup>      trepadora

---

Adicionalmente a las especies que se registraron sólo a nivel de familia, Asteraceae y Orchidaceae, se registraron 5 especies más que no se pudieron determinar por su escasez y/o falta de estructuras reproductivas:

"Tejocote"	árbol
"Té huasteco"	trepadora
Desconocida A	arbusto
Desconocida B	hierba
Desconocida C	hierba

## **APENDICE II.**

**ALGUNAS CARACTERISTICAS ESTRUCTURALES POR ESPECIE,  
PARA CADA UNO DE LOS SITIOS EN FASE DE CONSTRUCCION  
ESTUDIADOS EN EL BOSQUE MESOFILO DE MONTAÑA**

Parche 1. Características Estructurales.

Espece	Densidad (ind/m <sup>2</sup> )	Abundancia (no. ind.)	Cobertura/sp (m <sup>2</sup> )
<i>Clethra pringlei</i>	0.053932	5	47.57848
<i>Quercus germana</i>	0.183367	17	20.42773
<i>Turpinia occidentalis</i>	0.107863	10	19.5645
<i>Berberis gracilis</i>	0.032359	3	13.81515
<i>Malvaviscus arboreus</i>	0.021573	2	10.86991
<i>Acacia angustissima</i>	0.086291	8	9.907248
<i>Cercis canadensis</i>	0.021573	2	7.70507
<i>Zanthoxylum pringlei</i>	0.021573	2	5.325785
<i>Eupatorium nubigenum</i>	0.151009	14	5.141845
<i>Oyedaea ovalifolia</i>	0.679538	63	3.679041
<i>Nectandra sanguinea</i>	0.107863	10	3.560681
<i>Nectandra sp.</i>	0.010786	1	3.463605
<i>Eugenia capuli</i>	0.183367	17	3.056613
<i>Sapindus saponaria</i>	0.11865	11	2.569352
<i>Peperomia rotundifolia</i>	5.037213	467	2.047926
<i>Melothria guadalupensis</i>	0.172581	16	1.577315
<i>Cnidoscolus multilobus</i>	0.010786	1	0.636173
<i>Arisaema macrospatum</i>	0.172581	16	0.622271
<i>Commelina diffusa</i>	2.653435	246	0.606449
<i>Quercus sartorii</i>	0.097077	9	0.456081
<i>Psychotria graciliflora</i>	0.172581	16	0.453646
<i>Cestrum aurantiacum</i>	0.086291	8	0.411784
<i>Trichilia havanensis</i>	0.20494	19	0.410842
<i>Annona globiflora</i>	0.043145	4	0.312903
<i>Gonolobus uniflorus</i>	0.032359	3	0.201533
<i>Solanum sp.</i>	0.064718	6	0.165012
Compositae	0.226513	21	0.15975

<i>Eupatorium</i> sp.	0.021573	2	0.113176
<i>Eupatorium morifolium</i>	0.053932	5	0.099039
<i>Serjania</i> sp.	0.107863	10	0.082467
<i>Rapanea myricoides</i>	0.140222	13	0.078029
Desconocida A	0.021573	2	0.074299
<i>Senecio lanicaulis</i>	0.021573	2	0.071628
<i>Vitis berlandieri</i>	0.021573	2	0.065973
<i>Smilax mexicana</i>	0.183367	17	0.062204
<i>Smilax moranensis</i>	0.086291	8	0.04571
<i>Physalis melanocystis</i>	0.021573	2	0.043982
<i>Clematis dioica</i>	0.075504	7	0.042569
<i>Solanum verbascifolium</i>	0.032359	3	0.034872
<i>Desmodium</i> sp.	0.151009	14	0.034236
<i>Prunus serotina</i>	0.043145	4	0.025918
<i>Passiflora</i> sp.	0.20494	19	0.02364
<i>Xylosma panamense</i>	0.043145	4	0.019399
<i>Smilacina paniculata</i>	0.010786	1	0.016493
<i>Meliosma oaxacana</i>	0.010786	1	0.015708
<i>Rhamnus carolineana</i>	0.010786	1	0.014137
<i>Acalypha diversifolia</i>	0.010786	1	0.011781
<i>Asclepia curassavica</i>	0.097077	9	0.007697
<i>Senecio platanifolius</i>	0.010786	1	0.005105
<i>Eupatorium hospitale</i>	0.021573	2	0.003848
<i>Quercus rysophylla</i>	0.021573	2	0.003299
Desconocida B	0.010786	1	0.003299
<i>Smilax bona-nox</i>	0.010786	1	0.002827
Orchidaceae	0.010786	1	0.001414
Desconocida C	0.010786	1	0.000785

Parche 2. Características Estructurales

Especie	Densidad (ind/m <sup>2</sup> )	Abundancia (no. ind.)	Cobertura/s (m <sup>2</sup> )
<i>Eugenia capuli</i>	0.652778	47	17.36775
<i>Oyedaea ovalifolia</i>	0.902778	65	15.18308
<i>Cercis canadensis</i>	0.319444	23	14.42737
<i>Acacia angustissima</i>	0.111111	8	8.695928
<i>Turpinia occidentalis</i>	0.111111	8	7.985379
<i>Psychotria graciliflora</i>	1.430556	103	4.283012
<i>Quercus germana</i>	0.444444	32	3.927619
<i>Peperomia rotundifolia</i>	3.222222	232	1.103327
<i>Rapanea myricoides</i>	0.986111	71	0.917109
<i>Quercus sartorii</i>	0.388889	28	0.877054
<i>Eupatorium nubigenum</i>	0.013889	1	0.659734
<i>Nectandra sanguinea</i>	0.125	9	0.64599
<i>Annona globiflora</i>	0.013889	1	0.628319
<i>Commelina diffusa</i>	2.5	180	0.508545
<i>Zanthoxylum pringlei</i>	0.013889	1	0.329867
<i>Cestrum fasciculatum</i>	0.125	9	0.299629
<i>Nectandra sp. 1</i>	0.097222	7	0.273554
<i>Ternstroemia sylvatica</i>	0.041667	3	0.260831
<i>Vitis berlandieri</i>	0.333333	24	0.189438
<i>Heliocarpus Donnell-Smithii</i>	0.013889	1	0.15708
<i>Desmodium sp.</i>	0.361111	26	0.154095
<i>Ilex discolor</i>	0.055556	4	0.154095
<i>Smilax mexicana</i>	0.166667	12	0.148362
<i>Nectandra sp. 2</i>	0.013889	1	0.127627
<i>Elephantopus mollis</i>	0.111111	8	0.117967
<i>Trichilia havanensis</i>	0.125	9	0.105715
Desconocida A	0.055556	4	0.102102

<i>Marsdenia macrophylla</i>	0.277778	20	0.09574
<i>Solanum</i> sp.	0.069444	5	0.094091
<i>Malvaviscus arboreus</i>	0.013889	1	0.07854
<i>Meliosma oaxacana</i>	0.041667	3	0.073121
<i>Rhamnus carolineana</i>	0.027778	2	0.070686
<i>Prunus serotina</i>	0.069444	5	0.067544
<i>Phaseolus vulgaris</i>	0.25	18	0.060397
<i>Ipomoea</i> sp.	0.208333	15	0.058669
<i>Randia laetevirens</i>	0.013889	1	0.050265
<i>Smilax moranensis</i>	0.069444	5	0.049637
<i>Melothria guadalupensis</i>	0.263889	19	0.045553
<i>Passiflora</i> sp.	0.361111	26	0.042883
<i>Wimmeria concolor</i>	0.013889	1	0.03927
<i>Serjania</i> sp.	0.125000	1	0.036049
<i>Sapindus saponaria</i>	0.027778	2	0.034558
Compositae	0.138889	10	0.029531
<i>Eupatorium palmeri</i>	0.013889	1	0.023562
<i>Clematis dioica</i>	0.041667	3	0.02152
<i>Phytolacca icosandra</i>	0.013889	1	0.021206
<i>Eupatorium</i> sp.	0.083333	6	0.019792
<i>Eupatorium morifolium</i>	0.013889	1	0.018143
<i>Arisaema macrospatum</i>	0.013889	1	0.010996
<i>Phoebe bourgeauviana</i>	0.013889	1	0.009346
<i>Ichnanthus nemorosus</i>	0.013889	1	0.006283
<i>Smilax bona-nox</i>	0.013889	1	0.003142
<i>Zengites pringlei</i>	0.013889	1	0.003142

Parche 3. Características Estructurales.

Espece	Densidad (ind/m <sup>2</sup> )	Abundancia (no. ind.)	Cobertura/sp. (m <sup>2</sup> )
<i>Eugenia capuli</i>	0.352327	29	48.45844
<i>Turpinia occidentalis</i>	0.14579	12	15.33113
<i>Clethra pringlei</i>	0.024298	2	12.58522
<i>Carya ovata</i>	0.036448	3	5.884203
<i>Cercis canadensis</i>	0.097194	8	3.926205
<i>Rapanea myricoides</i>	0.583161	48	3.671422
<i>Eupatorium nubigenum</i>	0.413073	34	2.861048
<i>Zanthoxylum pringlei</i>	0.012149	1	2.827433
<i>Gibasis schiedeana</i>	2.672822	220	1.953599
<i>Rhamnus carolineana</i>	0.157939	13	1.950929
<i>Psychotria graciliflora</i>	0.680355	56	1.458327
<i>Ilex discolor</i>	0.133641	11	1.451651
<i>Oyedaea ovalifolia</i>	0.510266	42	1.251532
<i>Cnidocolus multilobus</i>	0.060746	5	0.888992
<i>Acacia angustissima</i>	0.060746	5	0.742987
<i>Quercus sartorii</i>	0.085044	7	0.617951
<i>Quercus germana</i>	0.060746	5	0.464956
<i>Peperomia rotundifolia</i>	1.020532	84	0.450426
<i>Nectandra sanguinea</i>	0.072895	6	0.429613
<i>Sapindus saponaria</i>	0.012149	1	0.282743
<i>Phytolacca icosandra</i>	0.060746	5	0.250935
<i>Vitis berlandieri</i>	0.352327	29	0.215121
Tejocote	0.012149	1	0.15708
<i>Eupatorium sp.</i>	0.133641	11	0.130847
<i>Senecio platanifolius</i>	0.218685	18	0.128648
<i>Cestrum fasciculatum</i>	0.012149	1	0.125664
<i>Trichilia havanensis</i>	0.097194	8	0.09197

<i>Pilea pubescens</i>	0.109343	9	0.058905
<i>Quercus rysophylla</i>	0.024298	2	0.055606
<i>Nectandra</i> sp.	0.024298	2	0.054192
<i>Smilacina paniculata</i>	0.085044	7	0.052622
<i>Randia laetevirens</i>	0.024298	2	0.039191
<i>Gonolobus uniflorus</i>	0.024298	2	0.037699
<i>Phaseolus vulgaris</i>	0.048597	4	0.031573
<i>Marsdenia macrophylla</i>	0.133641	11	0.026861
<i>Meliosma oaxacana</i>	0.036448	3	0.021991
<i>Smilax bona-nox</i>	0.024298	2	0.02152
<i>Chamaedorea radicalis</i>	0.012149	1	0.015708
<i>Elephantopus mollis</i>	0.012149	1	0.015708
<i>Eupatorium palmeri</i>	0.024298	2	0.014844
<i>Serjania</i> sp.	0.060746	5	0.01398
<i>Desmodium</i> sp.	0.048597	4	0.012095
<i>Smilax moranensis</i>	0.024298	2	0.010996
Te huasteco	0.024298	2	0.010838
<i>Ipomoea</i> sp.	0.048596	4	0.010289
<i>Zengites pringlei</i>	0.012149	1	0.007069
<i>Solanum</i> sp.	0.012149	1	0.006283
<i>Smilax mexicana</i>	0.012149	1	0.006126



Parche 4. Características Estructurales.

Espece	Densidad (ind/m <sup>2</sup> )	Abundancia (no. ind.)	Cobertura/sp. (m <sup>2</sup> )
<i>Eugenia capuli</i>	0.628676	31	27.63266
<i>Rhamnus carolineana</i>	0.04056	2	6.679811
<i>Ternstroemia sylvatica</i>	0.101399	5	5.804092
<i>Turpinia occidentalis</i>	0.283918	14	4.608716
<i>Nectandra</i> sp.	0.588116	29	3.154473
<i>Quercus sartorii</i>	0.223078	11	2.603124
<i>Quercus germana</i>	0.283918	14	2.096306
<i>Cnidocolus multilobus</i>	0.02028	1	1.225221
<i>Pavonia oblongifolia</i>	1.13567	56	0.988109
<i>Oyedaea ovalifolia</i>	0.283918	14	0.79498
<i>Peperomia rotundifolia</i>	0.669235	33	0.754061
<i>Wimmeria concolor</i>	0.02028	1	0.706858
<i>Pilea pubescens</i>	0.669235	33	0.665232
<i>Cestrum fasciculatum</i>	0.101399	5	0.368666
<i>Gibasis schiedeana</i>	1.277631	63	0.311489
<i>Rubus</i> sp.	0.06084	3	0.309447
<i>Clethra pringlei</i>	0.101399	5	0.290597
<i>Psychotria graciliflora</i>	0.02028	1	0.282743
<i>Rapanea myricoides</i>	0.243358	12	0.246929
<i>Rhynchospora aristata</i>	0.851754	42	0.222032
<i>Vitis berlandieri</i>	0.101399	5	0.173102
<i>Acacia angustissima</i>	0.04056	2	0.159986
<i>Desmodium</i> sp.	0.06084	3	0.123465
<i>Solanum</i> sp.	0.06084	3	0.115611
<i>Valeriana seandeus</i>	0.162239	8	0.097704
<i>Gonolobus uniflorus</i>	0.02028	1	0.07854
<i>Smilax bona-nox</i>	0.182519	9	0.075084

<i>Smilax mexicana</i>	0.121679	6	0.066445
<i>Berberis gracilis</i>	0.02028	1	0.065973
<i>Smilax moranensis</i>	0.121679	6	0.060397
<i>Trichilia havanensis</i>	0.06084	3	0.055763
<i>Carya ovata</i>	0.02028	1	0.047124
<i>Arisaema macrospatum</i>	0.04056	2	0.045553
Desconocida A	0.02028	1	0.033929
<i>Phaseolus vulgaris</i>	0.04056	2	0.029688
<i>Marsdenia macrophylla</i>	0.02028	1	0.026861
Desconocida B	0.081119	4	0.024662
<i>Eupatorium pycnocephalum</i>	0.06084	3	0.021677
<i>Prunus serotina</i>	0.04056	2	0.018457
<i>Clematis dioica</i>	0.02028	1	0.015708
<i>Meliosma oaxacana</i>	0.02028	1	0.015708
<i>Serjania</i> sp.	0.04056	2	0.014137
<i>Sapindus saponaria</i>	0.04056	2	0.008168
<i>Gelsemium sempervirens</i>	0.02028	1	0.007854
<i>Ilex discolor</i>	0.02028	1	0.006283
<i>Begonia</i> sp.	0.02028	1	0.003927
<i>Melothria guadalupensis</i>	0.02028	1	0.003299
<i>Eupatorium</i> sp.	0.02028	1	0.002749

Parche 5. Características Estructurales.

Especie	Densidad (ind/m <sup>2</sup> )	Abundancia (no. ind.)	Cobertura/s (m <sup>2</sup> )
<i>Podocarpus reichei</i>	0.044643	7	20.93275
<i>Eupatorium nubigenum</i>	0.114796	18	9.112582
<i>Ternstroemia sylvatica</i>	0.057398	9	7.980352
<i>Eugenia capuli</i>	0.070153	11	7.552703
<i>Rapanea myricoides</i>	0.350765	55	6.113696
<i>Rhamnus carolineana</i>	0.006378	1	5.921902
<i>Quercus sartorii</i>	0.133929	21	5.453019
<i>Senecio lanicaulis</i>	0.197704	31	5.118204
<i>Gibasis schiedeana</i>	4.649235	729	4.640054
<i>Nectandra</i> sp.	0.089286	14	4.501745
<i>Quercus germana</i>	0.102041	16	3.883323
<i>Clethra pringlei</i>	0.280612	44	3.012709
<i>Wimmeria concolor</i>	0.031888	5	2.854373
<i>Oyedaea ovalifolia</i>	0.038265	6	2.165029
<i>Solanum</i> sp.	0.114796	18	2.087431
<i>Turpinia occidentalis</i>	0.019133	3	1.676040
<i>Psychotria graciliflora</i>	0.18494	29	1.159091
Desconocida B	0.006378	1	1.099557
<i>Parthenocissus quinquefolia</i>	0.165816	26	0.844224
<i>Eupatorium tamaulipanum</i>	0.057398	9	0.748327
<i>Acer skutchii</i>	0.02551	4	0.453175
<i>Hoffmania excelsa</i>	0.306122	48	0.436446
<i>Smilacina paniculata.</i>	0.019133	3	0.374007
<i>Magnolia schiedeana</i>	0.031888	5	0.359320
<i>Rhynchospora aristata</i>	0.127551	20	0.295467
<i>Arisaema macrospatum</i>	0.108418	17	0.286513
<i>Peperomia rotundifolia</i>	0.299745	47	0.257454

<i>Gelsemium sempervirens</i>	0.044642	7	0.257061
<i>Ilex discolor</i>	0.076531	12	0.251642
<i>Marsdenia macrophylla</i>	0.031888	5	0.177421
<i>Carya ovata</i>	0.012755	2	0.121108
<i>Berberis gracilis</i>	0.006378	1	0.119302
<i>Pilea pubescens</i>	0.070153	11	0.078461
<i>Meliosma oaxacana</i>	0.019133	3	0.055528
<i>Desmodium sp.</i>	0.012755	2	0.055292
<i>Trichilia havanensis</i>	0.02551	4	0.053878
Compositae 1	0.006378	1	0.043354
<i>Phytolacca icosandra</i>	0.006378	1	0.037699
<i>Chione mexicana</i>	0.006378	1	0.035186
<i>Cercis canadensis</i>	0.012755	2	0.033851
<i>Annona globiflora</i>	0.006378	1	0.031416
Desconocida A	0.006378	1	0.031416
<i>Salvia compsostachys</i>	0.006378	1	0.030631
<i>Malvaviscus arboreus</i>	0.019133	3	0.030473
<i>Prunus serotina</i>	0.019133	3	0.027096
<i>Ichnanthus nemorosus</i>	0.031888	5	0.020342
<i>Passiflora sp.</i>	0.038265	6	0.018143
<i>Smilax mexicana</i>	0.02551	4	0.016886
<i>Smilax bona-nox</i>	0.019133	3	0.013116
<i>Iresine celosia</i>	0.012755	2	0.009346
Desconocida B	0.006378	1	0.007854
<i>Chamaedorea radicalis</i>	0.006378	1	0.003927
<i>Cestrum fasciculatum</i>	0.006378	1	0.001885

Parche 6. Características Estructurales.

Especie	Densidad (ind/m <sup>2</sup> )	Abundancia (no. ind.)	Cobertura/s (m <sup>2</sup> )
<i>Turpinia occidentalis</i>	0.229095	12	22.67358
<i>Rapanea myricoides</i>	0.973654	51	11.40862
<i>Quercus germana</i>	0.095456	5	8.450099
<i>Senecio lanicaulis</i>	1.565483	82	7.174298
<i>Wimmeria concolor</i>	0.038183	2	5.120796
<i>Ternstroemia sylvatica</i>	0.15273	8	4.024694
<i>Quercus sartorii</i>	0.477281	25	1.710362
<i>Psychotria graciliflora</i>	1.06911	56	1.662609
<i>Cercis canadensis</i>	0.076365	4	1.62813
<i>Clethra pringlei</i>	0.343643	18	1.556266
<i>Rhamnus carolineana</i>	0.095456	5	1.037825
<i>Parthenocissus quinquefolia</i>	1.050019	55	0.871949
<i>Desmodium sp.</i>	0.534555	28	0.859461
<i>Eupatorium nubigenum</i>	0.076365	4	0.810531
<i>Rhynchospora aristata</i>	0.76365	40	0.664525
<i>Hoffmania excelsa</i>	0.668194	35	0.535013
<i>Cnidioscolus multilobus</i>	0.038183	2	0.499199
<i>Oyedaea ovalifolia</i>	0.210004	11	0.418225
<i>Senecio platanifolius</i>	0.343643	18	0.368744
<i>Prunus serotina</i>	0.057274	3	0.347931
<i>Pilea pubescens</i>	0.572738	30	0.347539
<i>Arisaema macrospatum</i>	0.229095	12	0.265543
<i>Nectandra sp.</i>	0.038183	2	0.213628
<i>Cornus spp.</i>	0.038183	2	0.138623
<i>Clematis dioica</i>	0.229095	12	0.134067
<i>Cestrum fasciculatum</i>	0.095456	5	0.096447
<i>Annona globiflora</i>	0.019091	1	0.075398

<i>Zengites pringlei</i>	0.229095	12	0.071314
<i>Vitis berlandieri</i>	0.095456	5	0.065973
Desconocida A	0.057274	3	0.060633
<i>Carya ovata</i>	0.019091	1	0.054978
<i>Peperomia rotundifolia</i>	0.133639	7	0.05215
<i>Passiflora</i> sp.	0.114548	6	0.036992
<i>Gibasis schiedeana</i>	0.114548	6	0.026311
<i>Smilacina paniculata</i>	0.114548	6	0.024347
<i>Polypodium</i> sp.	0.019091	1	0.015708
<i>Panicum</i> sp.	0.038183	2	0.012723
Desconocida B	0.019091	1	0.012252
<i>Smilax bona-nox</i>	0.019091	1	0.007854
<i>Rubus</i> sp.	0.019091	1	0.006283
<i>Gelsemium sempervirens</i>	0.038183	2	0.005105
<i>Meliosma oaxacana</i>	0.019091	1	0.005027

Parche 7. Características Estructurales.

Espece	Densidad (ind/m <sup>2</sup> )	Abundancia (no. ind.)	Cobertura/sp (m <sup>2</sup> )
<i>Gibasis schiedeana</i>	2.252098	263	28.20665
<i>Eupatorium schultzii</i>	1.104641	129	21.44066
<i>Eupatorium nubigenum</i>	0.119884	14	15.37786
<i>Cedrela odorata</i>	0.008563	1	6.659391
<i>Ternstroemia sylvatica</i>	0.025689	3	6.167261
<i>Nectandra</i> sp.	0.025689	3	5.783044
<i>Senecio lanicaulis</i>	0.196952	23	3.625476
<i>Pilea pubescens</i>	1.421476	166	3.204267
<i>Wimmeria concolor</i>	0.008563	1	3.048051
<i>Quercus sartorii</i>	0.025689	3	2.83513
<i>Psychotria graciliflora</i>	0.102757	12	2.825784
<i>Podocarpus reichei</i>	0.008563	1	2.764601
<i>Dahlia bippinnata</i>	0.077068	9	1.602683
<i>Rapanea myricoides</i>	0.025689	3	1.426283
<i>Clethra pringlei</i>	0.034252	4	0.933995
<i>Zengites pringlei</i>	0.171262	20	0.706937
<i>Urera caracasana</i>	0.025689	3	0.30819
<i>Oyedaea ovalifolia</i>	0.042816	5	0.302143
<i>Pavonia oblongifolia</i>	0.128447	15	0.150325
<i>Chione mexicana</i>	0.008563	1	0.137366
<i>Peperomia rotundifolia</i>	0.162699	19	0.127392
<i>Rubus</i> sp.	0.034252	4	0.111684
Desconocida C	0.025689	3	0.10972
<i>Trichilia havanensis</i>	0.025689	3	0.081917
<i>Liquidambar styraciflua</i>	0.008563	1	0.050265
<i>Smilacina paniculata</i>	0.017126	2	0.044689
<i>Hoffmania excelsa</i>	0.025689	3	0.040998

<i>Salvia compsostachys</i>	0.034252	4	0.030552
<i>Melampodium</i> sp.	0.008563	1	0.008247
<i>Passiflora</i> sp.	0.017126	2	0.00754
<i>Sedum</i> sp.	0.008563	1	0.007069
<i>Eupatorium</i> sp.	0.008563	1	0.002749
<i>Vitis berlandieri</i>	0.008563	1	0.001885



Parche 8. Características Estructurales.

Espece	Densidad (ind/m <sup>2</sup> )	Abundancia (no. ind.)	Cobertura/sp (m <sup>2</sup> )
<i>Eupatorium nubigenum</i>	0.349355	29	22.81857
<i>Gibasis schiedeana</i>	0.433683	36	15.00189
<i>Senecio lanicaulis</i>	0.180701	15	11.61258
<i>Eupatorium schultzii</i>	0.638477	53	8.686975
<i>Rapanea myricoides</i>	0.108421	9	4.624896
<i>Nectandra</i> sp.	0.024093	2	3.821747
<i>Ternstroemia sylvatica</i>	0.048187	4	3.052293
<i>Pilea pubescens</i>	1.023973	85	2.883432
<i>Cnidocolus multilobus</i>	0.03614	3	2.328706
Desconocida A	0.012047	1	1.257893
<i>Oyedaea ovalifolia</i>	0.084327	7	1.164039
<i>Peperomia rotundifolia</i>	0.457776	38	0.51475
<i>Cercis canadensis</i>	0.024093	2	0.458673
<i>Psychotria graciliflora</i>	0.156608	13	0.444928
<i>Cornus</i> spp.	0.012047	1	0.418774
<i>Senecio platanifolius</i>	0.048187	4	0.172395
<i>Rhamnus carolineana</i>	0.012047	1	0.093305
<i>Zengites pringlei</i>	0.03614	3	0.090792
<i>Phytolacca icosandra</i>	0.012047	1	0.090713
<i>Cedrela odorata</i>	0.012047	1	0.084823
<i>Arisaema macrospatum</i>	0.024093	2	0.062832
<i>Smilax moranensis</i>	0.024093	2	0.035657
Desconocida C	0.024093	2	0.033144
<i>Toxicodendron radicans</i>	0.024093	2	0.03118
<i>Clethra pringlei</i>	0.012047	1	0.02419
<i>Hoffmania excelsa</i>	0.012047	1	0.024033
<i>Govenia</i> sp.	0.012047	1	0.023562

<i>Smilacina paniculata</i>	0.024093	2	0.021677
<i>Phaseolus vulgaris</i>	0.03614	3	0.021127
<i>Gelsemium sempervirens</i>	0.012047	1	0.02042
<i>Dahlia bippinnata</i>	0.012047	1	0.014137
<i>Quercus germana</i>	0.012047	1	0.013352
<i>Quercus sartorii</i>	0.012047	1	0.010996
<i>Sapindus saponaria</i>	0.012047	1	0.010996
<i>Vitis berlandieri</i>	0.024093	2	0.009425
<i>Eupatorium sp.</i>	0.012047	1	0.007069
<i>Clematis dioica</i>	0.012047	1	0.006283
Desconocida B	0.012047	1	0.004398
<i>Passiflora sp.</i>	0.012047	1	0.004241
<i>Melothria guadalupensis</i>	0.012047	1	0.003848
<i>Turpinia occidentalis</i>	0.012047	1	0.003299

Parche 9. Características Estructurales.

Espece	Densidad (ind/m <sup>2</sup> )	Abundancia (no. ind.)	Cobertura/sp (m <sup>2</sup> )
<i>Ternstroemia sylvatica</i>	0.092421	9	10.50619
<i>Hoffmania excelsa</i>	2.80345	273	7.244041
<i>Liquidambar styraciflua</i>	0.010269	1	7.068583
<i>Podocarpus reichei</i>	0.051345	5	5.825455
<i>Quercus germana</i>	0.061614	6	5.460559
<i>Senecio lanicaulis</i>	0.061614	6	3.686345
<i>Gibasis schiedeana</i>	0.955022	93	3.396062
<i>Eugenia capuli</i>	0.041076	4	3.11646
<i>Rhynchospora aristata</i>	0.082152	8	2.871808
<i>Quercus sartorii</i>	0.369686	36	1.715074
<i>Eupatorium schultzei</i>	0.379955	37	1.139927
<i>Oyedeia ovalifolia</i>	0.266995	26	0.986067
<i>Peperomia rotundifolia</i>	1.19121	116	0.943342
<i>Clethra pringlei</i>	0.215650	21	0.887186
<i>Pilea pubescens</i>	0.400493	39	0.779429
<i>Psychotria graciliflora</i>	0.174574	17	0.632167
<i>Zengites pringlei</i>	0.256726	25	0.631539
<i>Rhamnus carolineana</i>	0.071883	7	0.628319
<i>Magnolia schiedeana</i>	0.041076	4	0.584493
<i>Rapanea myricoides</i>	0.133498	13	0.369373
<i>Urera caracasana</i>	0.041076	4	0.345104
<i>Hydrocotyle</i> sp.	0.32861	32	0.159043
<i>Nectandra</i> sp.	0.010269	1	0.124407
<i>Trichilia havanensis</i>	0.020538	2	0.073278
<i>Melothria guadalupensis</i>	0.041076	4	0.063146
<i>Ipomoea</i> sp.	0.010269	1	0.056077
<i>Phytolacca icosandra</i>	0.041076	4	0.053171

<i>Smilax bona-nox</i>	0.051345	5	0.043511
<i>Cestrum fasciculatum</i>	0.030807	3	0.034872
<i>Turpinia occidentalis</i>	0.010269	1	0.032515
<i>Smilax mexicana</i>	0.051345	5	0.029845
Desconocida B	0.010269	1	0.029845
<i>Smilacina paniculata</i>	0.010269	1	0.016022
<i>Smilax moranensis</i>	0.020538	2	0.014923
<i>Bignonia</i> sp.	0.030807	3	0.013509
<i>Bassoris macrophylla</i>	0.010269	1	0.012252
<i>Pavonia oblongifolia</i>	0.010269	1	0.011231
<i>Carya ovata</i>	0.010269	1	0.009896
<i>Eupatorium pycnocephalum</i>	0.010269	1	0.009503
<i>Vitis berlandieri</i>	0.020538	2	0.007854
<i>Sedum</i> sp.	0.010269	1	0.006362
<i>Passiflora</i> sp.	0.010269	1	0.005498
<i>Ichnanthus nemorosus</i>	0.010269	1	0.005498
Desconocida A	0.010269	1	0.005498
<i>Viola jalapensis</i>	0.010269	1	0.001571

Parche 10. Características Estructurales.

Espece	Densidad (ind/m <sup>2</sup> )	Abundancia (no. ind.)	Cobertura/s (m <sup>2</sup> )
<i>Eugenia capuli</i>	0.635126	49	23.90736
<i>Senecio lanicaulis</i>	0.985094	76	21.92745
<i>Rhamnus carolineana</i>	0.090732	7	18.00989
<i>Rapanea myricoides</i>	1.853532	143	15.99275
<i>Psychotria graciliflora</i>	1.309138	101	4.759984
<i>Ilex concolor</i>	0.103694	8	3.276917
<i>Ternstroemia sylvatica</i>	0.051847	4	2.852409
<i>Oyedaea ovalifolia</i>	0.077771	6	1.98046
<i>Hoffmania excelsa</i>	0.453662	35	1.586426
<i>Quercus sartorii</i>	0.73882	57	1.517625
<i>Gibasis schiedeana</i>	1.218406	94	1.150765
<i>Eupatorium schultzii</i>	2.022035	56	0.569885
<i>Rhynchospora aristata</i>	0.298121	23	0.557868
<i>Quercus germana</i>	0.129618	10	0.416104
<i>Phoebe bourgeauviana</i>	0.012962	1	0.316515
<i>Senecio chenopodioides</i>	0.012962	1	0.307876
<i>Heliocarpus Donnell-Smithii</i>	0.012962	1	0.219911
<i>Zengites pringlei</i>	0.116656	9	0.188731
<i>Valeriana seandeus</i>	0.077771	6	0.181506
<i>Cercis canadensis</i>	0.038885	3	0.157865
<i>Nectandra</i> sp.	0.025924	2	0.145142
<i>Cestrum</i> spp.	0.077771	6	0.144513
<i>Gelsemium sempervirens</i>	0.272197	21	0.142628
<i>Peperomia rotundifolia</i>	0.401815	31	0.140586
<i>Trichilia havanensis</i>	0.012962	1	0.116632
<i>Eupatorium pycnocephalum</i>	0.259235	20	0.111448
<i>Serjania</i> sp. 1	0.077771	6	0.099117

<i>Senecio platanifolius</i>	0.012962	1	0.094955
<i>Castilleja arvensis</i>	0.012962	1	0.089064
<i>Chione mexicana</i>	0.051847	4	0.076576
<i>Isochilus linearis</i>	0.025924	2	0.073985
<i>Quercus rysophylla</i>	0.168503	13	0.072728
<i>Eupatorium collinum</i>	0.012962	1	0.054664
<i>Carex polystachia</i>	0.012962	1	0.039741
<i>Smilax bona-nox</i>	0.064809	5	0.036364
<i>Pilea pubescens</i>	0.051847	4	0.029845
<i>Peperomia quadrifolia</i>	0.025924	2	0.027332
<i>Marsdenia macrophylla</i>	0.012962	1	0.025133
<i>Serjania sp. 2</i>	0.103694	8	0.023798
<i>Sapindus saponaria</i>	0.012962	1	0.02042
<i>Clethra pringlei</i>	0.051847	4	0.019635
<i>Phaseolus vulgaris</i>	0.025924	2	0.01508
<i>Meliosma oaxacana</i>	0.012962	1	0.014844
<i>Prunus serotina</i>	0.025924	2	0.013509
<i>Elephantopus mollis</i>	0.012962	1	0.013195
<i>Panicum sp.</i>	0.012962	1	0.008639
<i>Parthenocissus quinquefolia</i>	0.012962	1	0.008639
<i>Passiflora sp.</i>	0.025924	2	0.007461
<i>Desmodium sp.</i>	0.012962	1	0.004398
<i>Turpinia occidentalis .</i>	0.012962	1	0.003142
<i>Vitis berlandieri</i>	0.012962	1	0.001571

Parche 11. Características Estructurales.

Espece	Densidad (ind/m <sup>2</sup> )	Abundancia (no. ind.)	Cobertura/s (m <sup>2</sup> )
<i>Meliosma oaxacana</i>	0.134617	20	73.22479
<i>Ternstroemia sylvatica</i>	0.141348	21	66.06848
<i>Quercus sartorii</i>	0.275964	41	44.14809
<i>Podocarpus reichei</i>	0.053847	8	42.5286
<i>Senecio lanicaulis</i>	0.343273	51	31.25468
<i>Eugenia capuli</i>	0.127886	19	27.16841
<i>Turpinia occidentalis</i>	0.033654	5	22.67625
<i>Wimmeria concolor</i>	0.148078	22	16.80925
<i>Rhamnus carolineana</i>	0.121155	18	14.44064
<i>Eupatorium tamaulipanum</i>	0.201925	30	12.91312
<i>Rapanea myricoides</i>	0.733661	109	12.82186
<i>Cercis canadensis</i>	0.006731	1	9.619164
<i>Carya ovata</i>	0.026923	4	8.698442
<i>Nectandra sp.</i>	0.094232	14	7.757378
<i>Psychotria graciliflora</i>	1.117318	166	5.289264
<i>Ilex concolor</i>	0.16154	24	2.314961
<i>Rhynchospora aristata</i>	0.700007	104	1.938991
<i>Hoffmania excelsa</i>	0.141348	21	1.86053
<i>Liquidambar styraciflua</i>	0.006731	1	1.484716
<i>Quercus germana</i>	0.121155	18	1.238102
<i>Phoebe bourgeauviana</i>	0.013462	2	1.084635
<i>Gibasis schiedeana</i>	0.558659	83	1.073247
<i>Clethra pringlei</i>	0.074039	11	0.734347
Tejocote	0.033654	5	0.697512
<i>Oyedaea ovalifolia</i>	0.033654	5	0.466841
<i>Elephantopus mollis</i>	0.127886	19	0.463385
<i>Parthenocissus quinquefolia</i>	0.302888	45	0.352644

<i>Gelsemium sempervirens</i>	0.026923	4	0.324998
<i>Prunus serotina</i>	0.033654	5	0.300179
<i>Trichilia havanensis</i>	0.060578	9	0.206246
<i>Cestrum</i> spp.	0.026923	4	0.182212
<i>Smilax bona-nox</i>	0.08077	12	0.143728
<i>Berberis</i> sp.	0.020192	3	0.136345
<i>Peperomia rotundifolia</i>	0.235579	35	0.111055
<i>Carex polystachya</i>	0.013462	2	0.075869
<i>Sapindus saponaria</i>	0.013462	2	0.067544
<i>Pilea pubescens</i>	0.060578	9	0.066523
<i>Smilax moranensis</i>	0.040385	6	0.056627
<i>Quercus rysophylla</i>	0.013462	2	0.048066
Desconocida A	0.013462	2	0.046731
<i>Loeselia</i> sp.	0.026923	4	0.045396
<i>Smilax mexicana</i>	0.013462	2	0.033537
<i>Meliosma alba</i>	0.013461	2	0.02961
<i>Passiflora</i> sp.	0.026923	4	0.023012
<i>Rubus</i> sp.	0.006731	1	0.022619
<i>Smilacina paniculata</i>	0.006731	1	0.013195
<i>Vitis berlandieri</i>	0.006731	1	0.009425
<i>Chione mexicana</i>	0.006731	1	0.008796
<i>Zengites pringlei</i>	0.006731	1	0.007069
<i>Cornus</i> sp.	0.006731	1	0.005655
<i>Phaseolus vulgaris</i>	0.006731	1	0.005027



Parche 12. Características Estructurales.

Espece	Densidad (ind/m <sup>2</sup> )	Abundancia (no. ind.)	Cobertura/s (m <sup>2</sup> )
<i>Eugenia capuli</i>	0.167259	16	44.93247
<i>Eupatorium nubigenum</i>	0.261342	25	28.1881
<i>Rapanea myricoides</i>	0.48087	46	26.18133
<i>Clethra pringlei</i>	0.19862	19	17.51611
<i>Rhamnus carolineana</i>	0.062722	6	17.04942
<i>Quercus sartorii</i>	0.240435	23	13.49275
<i>Turpinia occidentalis</i>	0.031361	3	8.259169
<i>Meliosma oaxacana</i>	0.062722	6	8.10311
<i>Gibasis schiedeana</i>	1.327619	127	4.609816
<i>Psychotria graciliflora</i>	0.815388	78	3.599794
<i>Podocarpus reichei</i>	0.020907	2	3.34988
<i>Cnidocolus multilobus</i>	0.020907	2	3.326632
<i>Cercis canadensis</i>	0.020907	2	1.780812
<i>Cestrum</i> spp.	0.229981	22	1.540637
<i>Wimmeria concolor</i>	0.041815	4	1.526186
<i>Senecio lanicaulis</i>	0.041815	4	1.369263
<i>Oyedaea ovalifolia</i>	0.229981	22	1.151708
<i>Berberis gracilis</i>	0.031361	3	0.696491
<i>Nectandra</i> sp.	0.052268	5	0.349659
<i>Clematis dioica</i>	0.240435	23	0.331595
<i>Pilea pubescens</i>	0.39724	38	0.318872
<i>Peperomia rotundifolia</i>	0.606314	58	0.246144
<i>Quercus germana</i>	0.062722	6	0.179071
<i>Smilax bona-nox</i>	0.125444	12	0.151739
Desconocida A	0.020907	2	0.122522
<i>Marsdenia macrophylla</i>	0.010454	1	0.080111
<i>Serjania</i> sp.	0.08363	8	0.072492

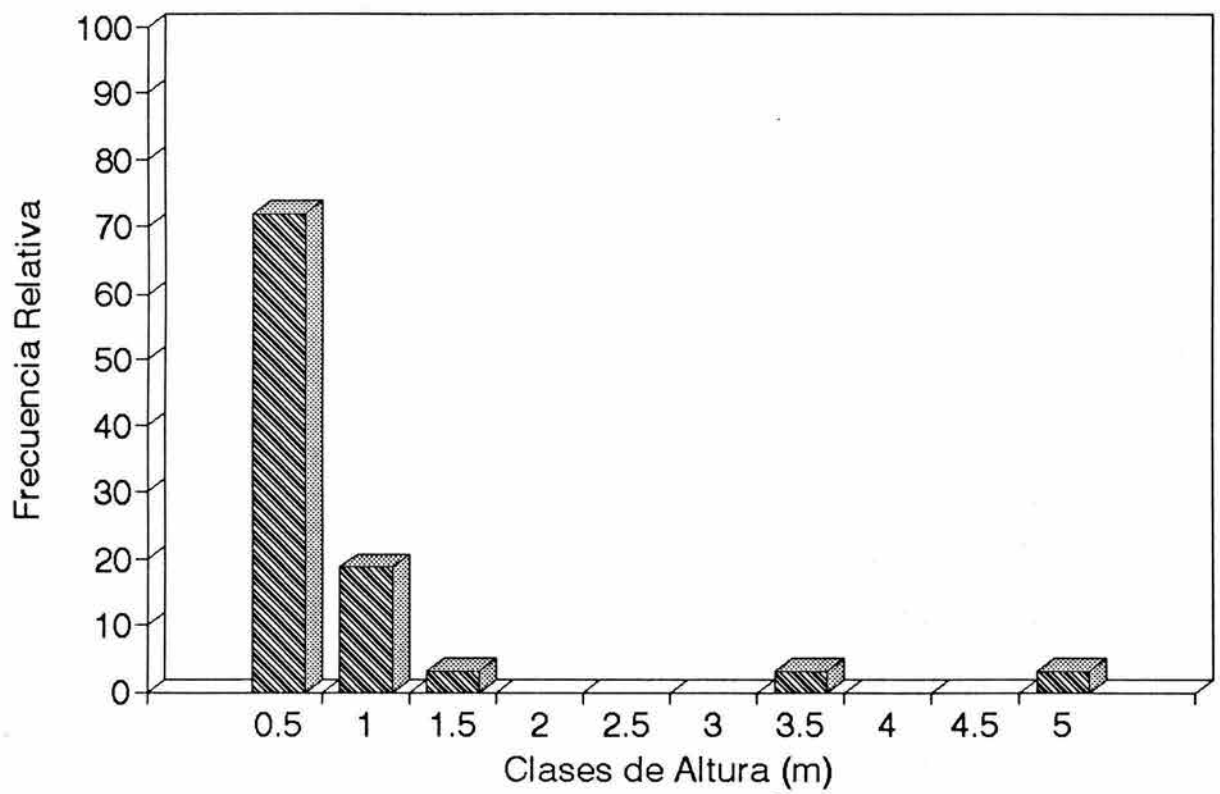
<i>Solanum</i> sp.	0.010454	1	0.070686
<i>Trichilia havanensis</i>	0.031361	3	0.057491
<i>Ilex discolor</i>	0.031361	3	0.043354
<i>Magnolia schiedeana</i>	0.010454	1	0.041548
<i>Parthenocissus quinquefolia</i>	0.062722	6	0.041076
<i>Eupatorium schultzii</i>	0.010454	1	0.033929
<i>Smilax mexicana</i>	0.052268	5	0.025368
<i>Desmodium</i> sp.	0.08363	8	0.021991
<i>Smilacina paniculata</i>	0.010454	1	0.020028
<i>Prunus serotina</i>	0.010454	1	0.015394
<i>Eupatorium pycnocephalum</i>	0.020907	2	0.013352
<i>Hoffmania excelsa</i>	0.020907	2	0.01186
<i>Passiflora</i> sp.	0.052268	5	0.010289
<i>Zengites pringlei</i>	0.031361	3	0.009896
<i>Pavonia oblongifolia</i>	0.010454	1	0.009503
<i>Chione mexicana</i>	0.010454	1	0.009503
<i>Rubus</i> sp.	0.010454	1	0.009503
<i>Smilax moranensis</i>	0.020907	2	0.006754
<i>Vitis berlandieri</i>	0.010454	1	0.003927
<i>Bignonia</i> sp.	0.010454	1	0.001571
<i>Gelsemium sempervirens</i>	0.010454	1	0.0011

### APENDICE III.

ESTRUCTURAS POBLACIONALES POR ESPECIE Y POR PARCHE, PARA AQUELLAS ESPECIES QUE PRESENTARON UNA ABUNDANCIA  $\geq$  A 30 INDIVIDUOS EN LOS SITIOS EN FASE DE CONSTRUCCION.

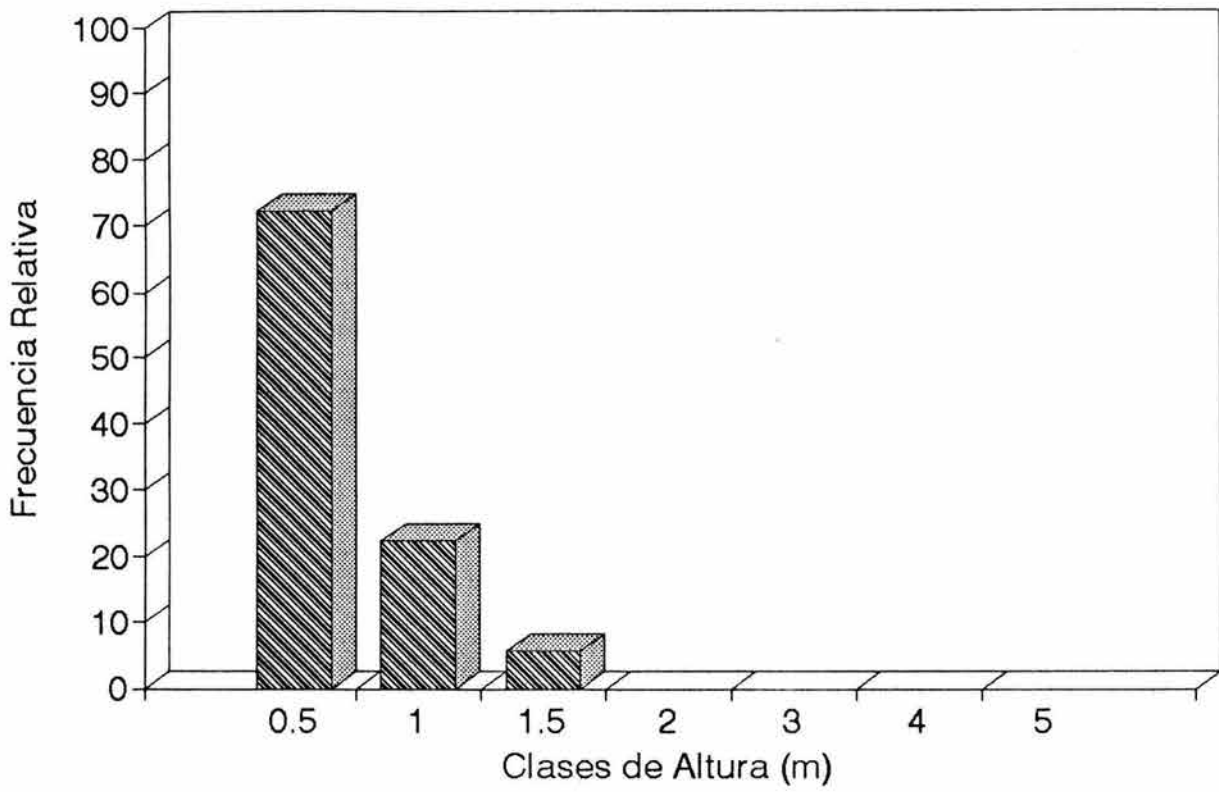
# Quercus germana

Parche 2, n=32



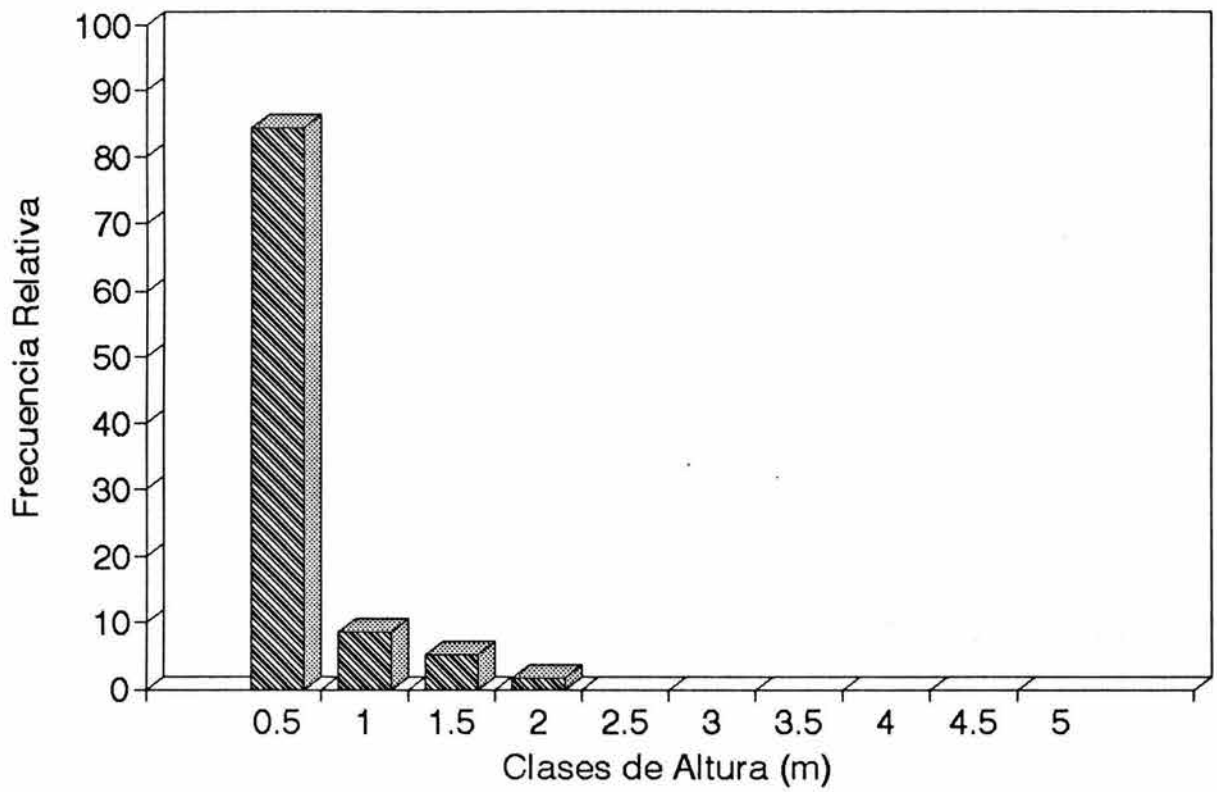
# Quercus sartorii

Parque 9, n=36



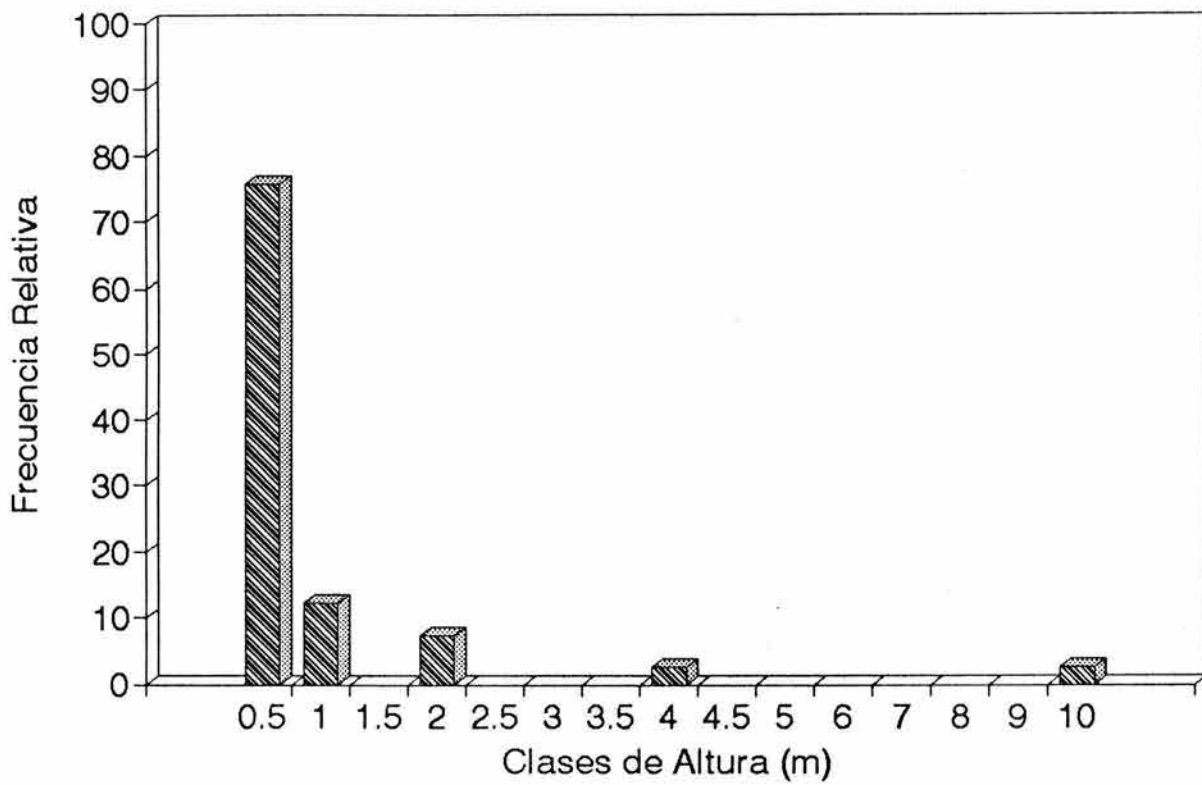
# Quercus sartorii

Parche 10, n=57



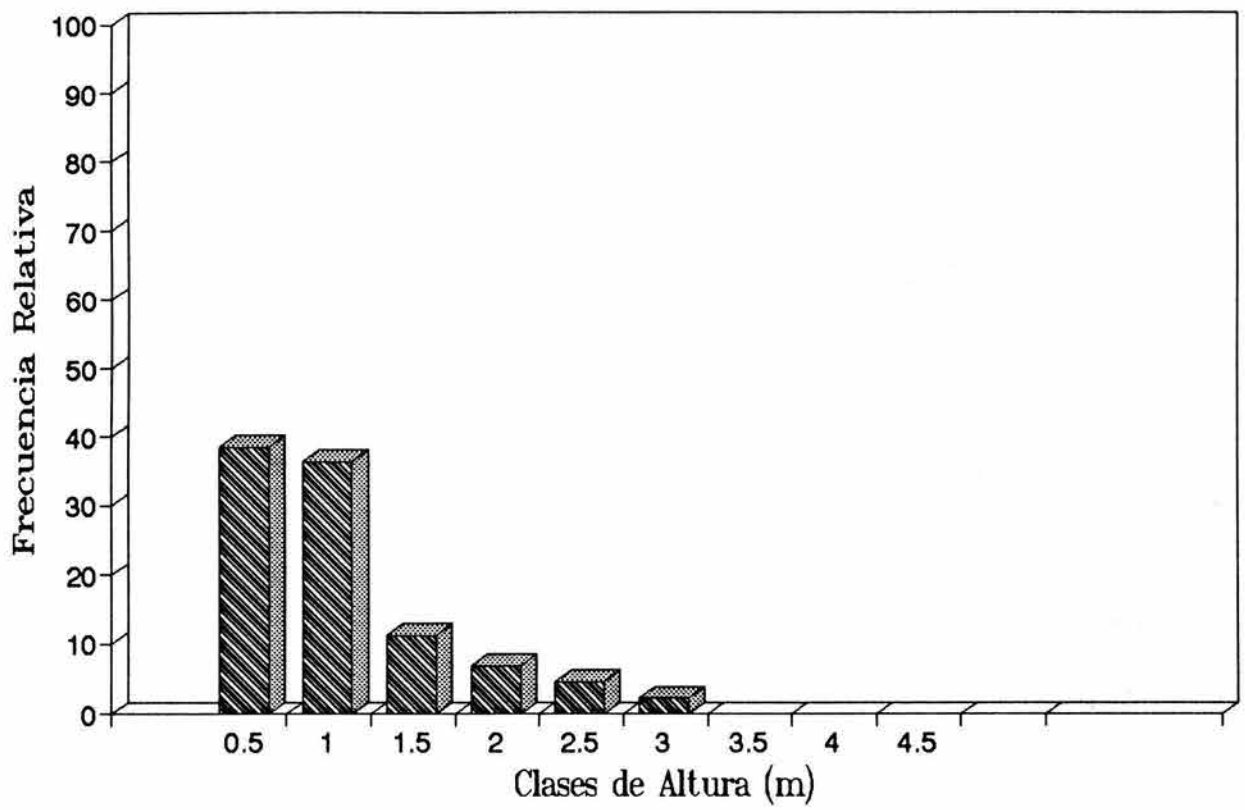
# Quercus sartorii

Parche 11, n=41



# Clethra pringlei

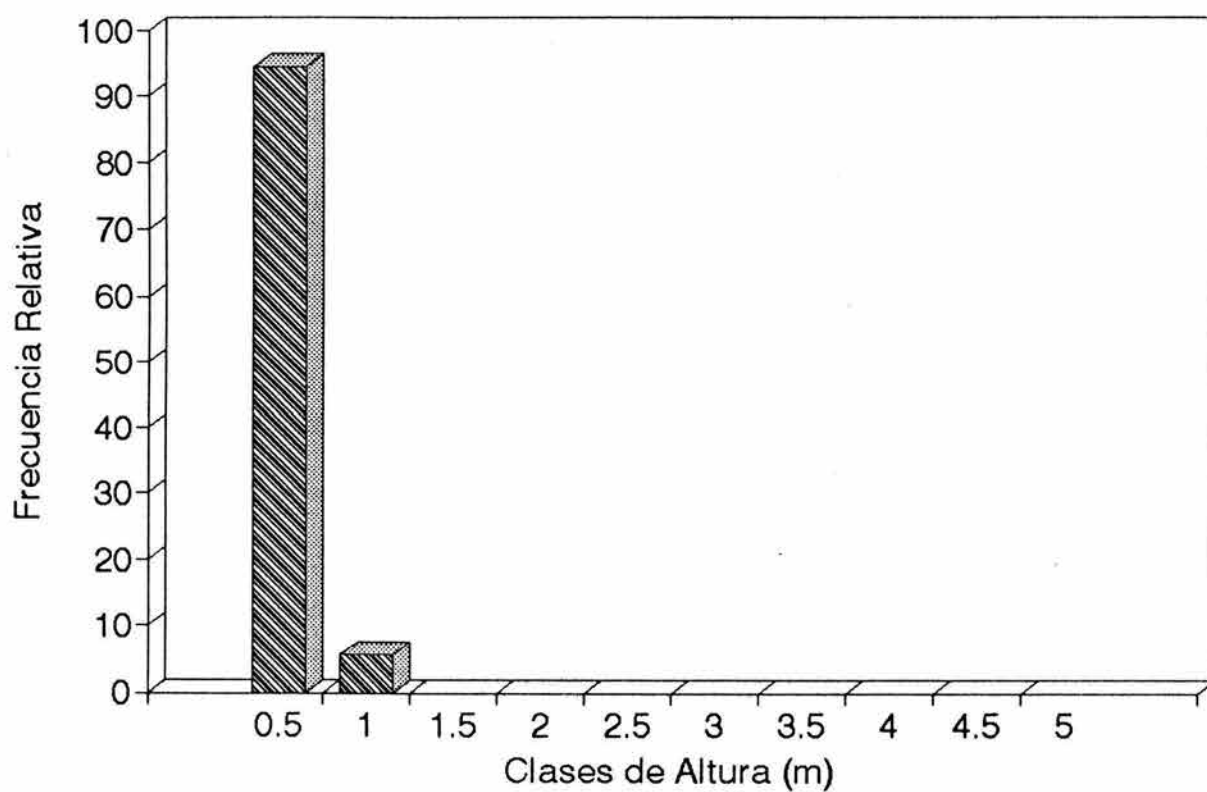
Parche 5, n=44





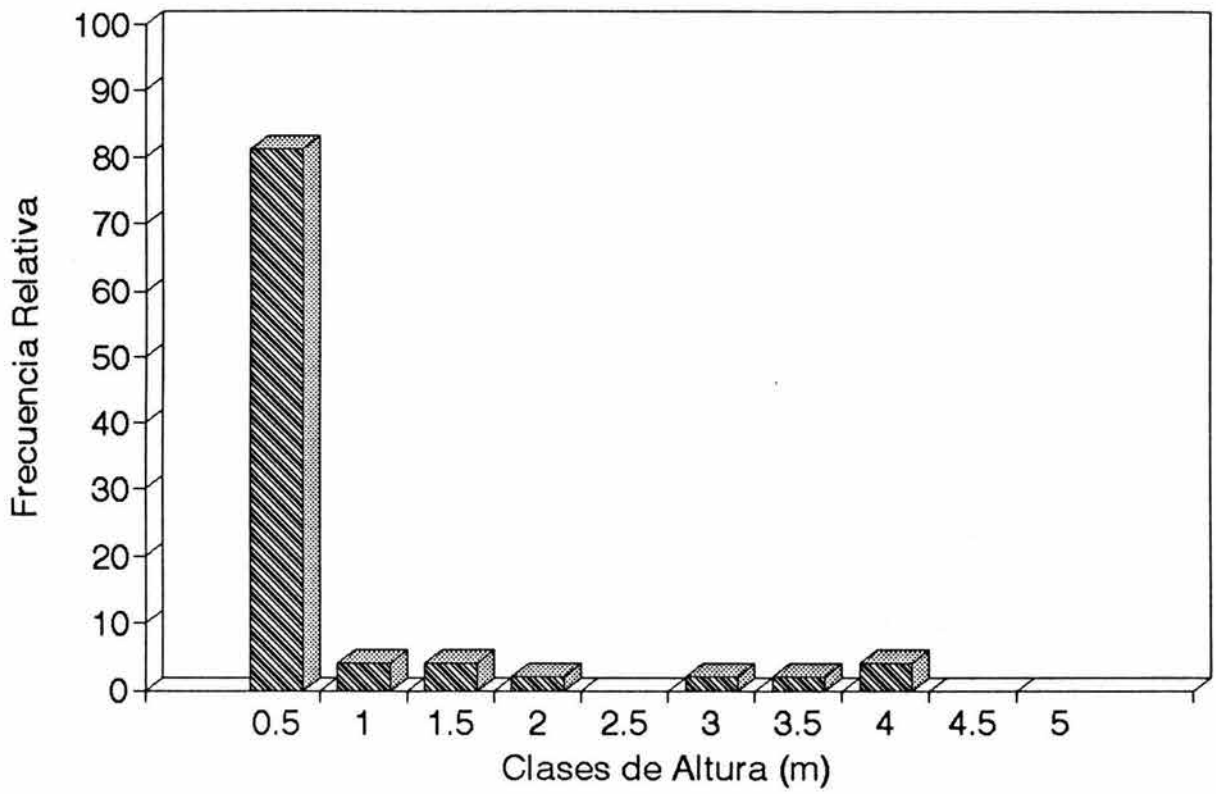
# Rapanea myricoides

Parche 2, n=71



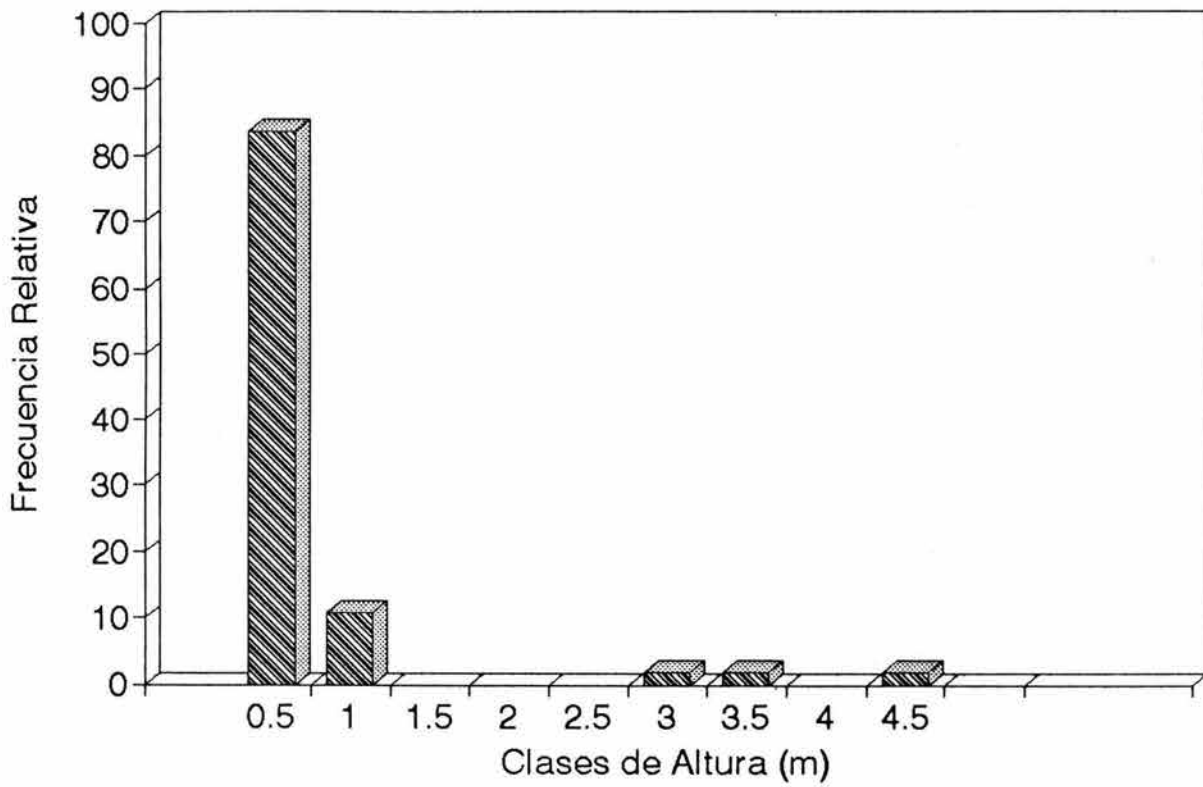
# Rapanea myricoides

Parque 3, n=48



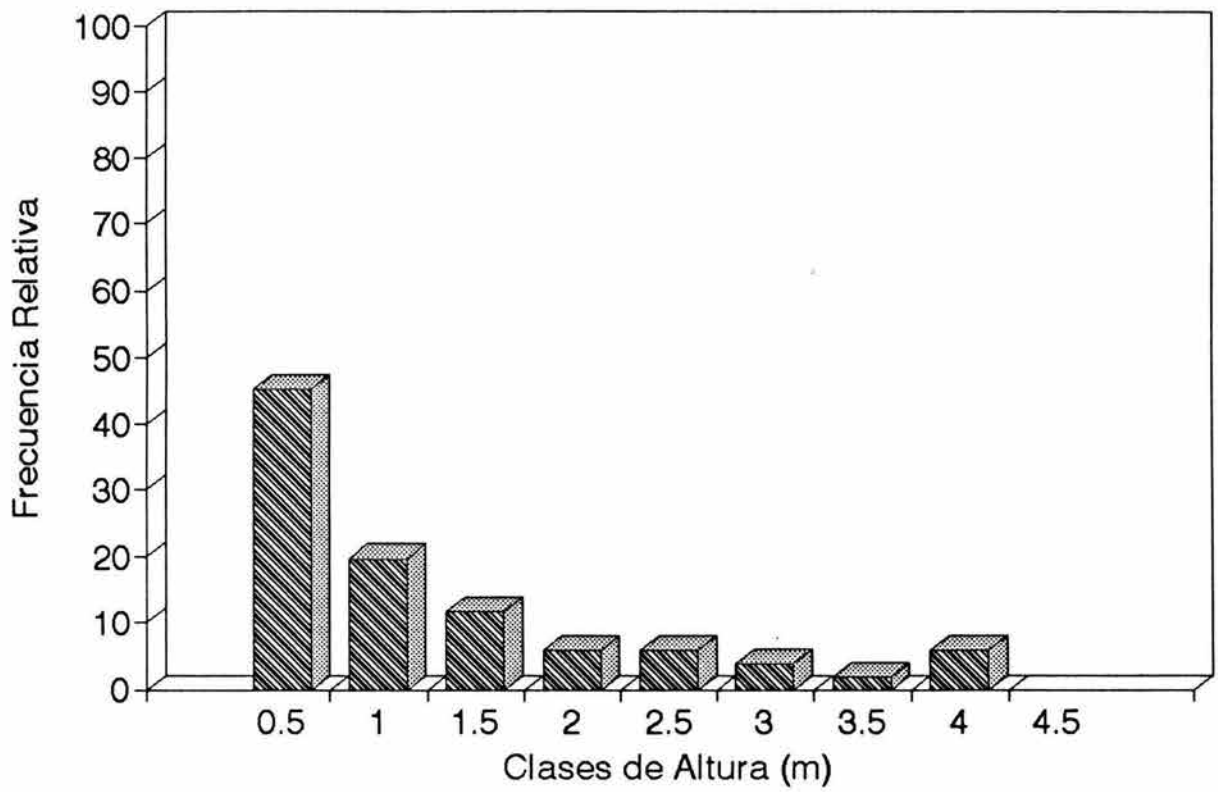
# Rapanea myricoides

Parche 5, n=55



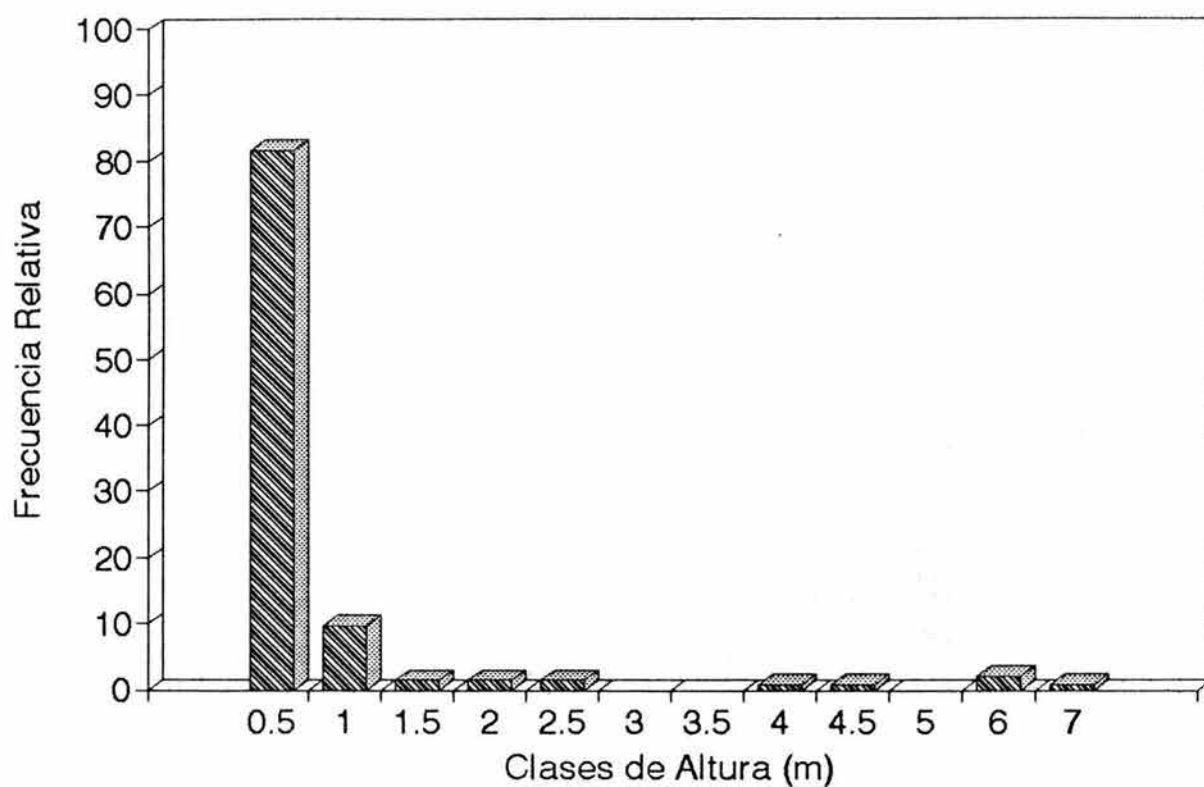
# Rapanea myricoides

Parche 6, n=51



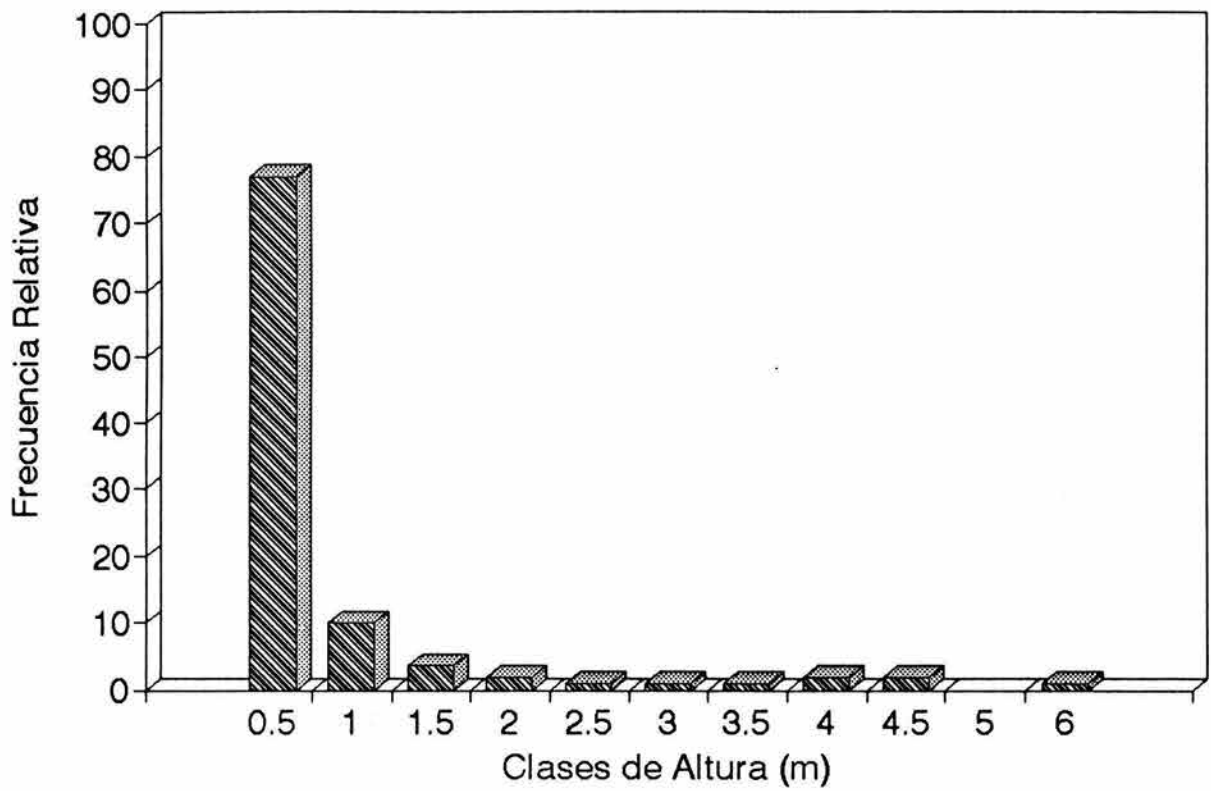
# Rapanea myricoides

Parche 10, n=142



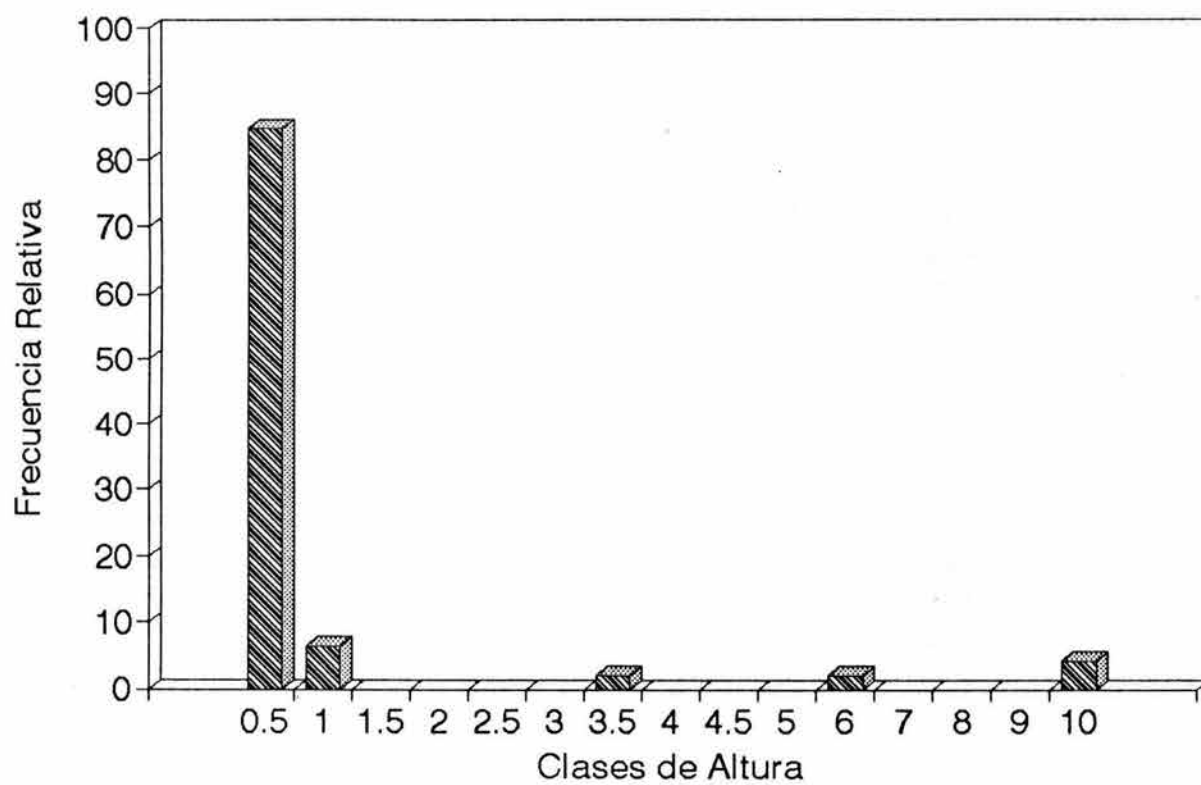
# Rapanea myricoides

Parche 11, n=109



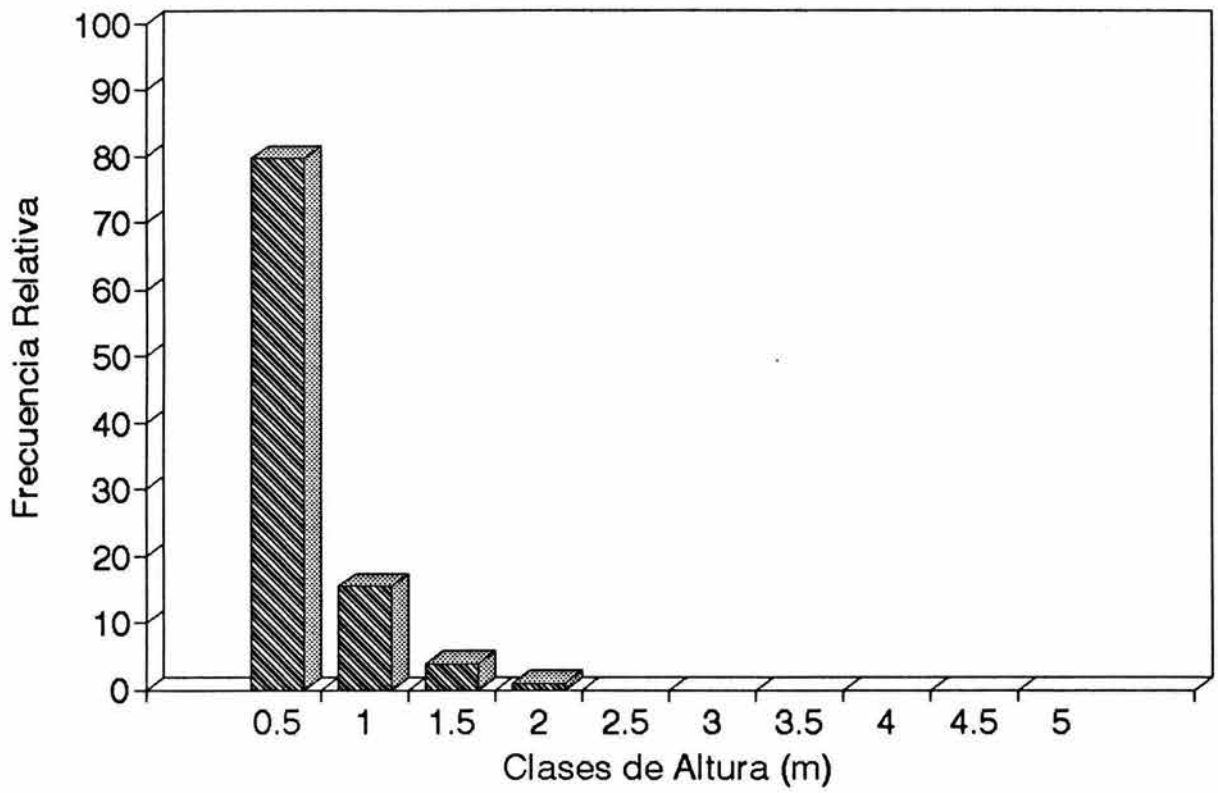
# Rapanea myricoides

Parche 12, n=46



# Psychotria graciliflora

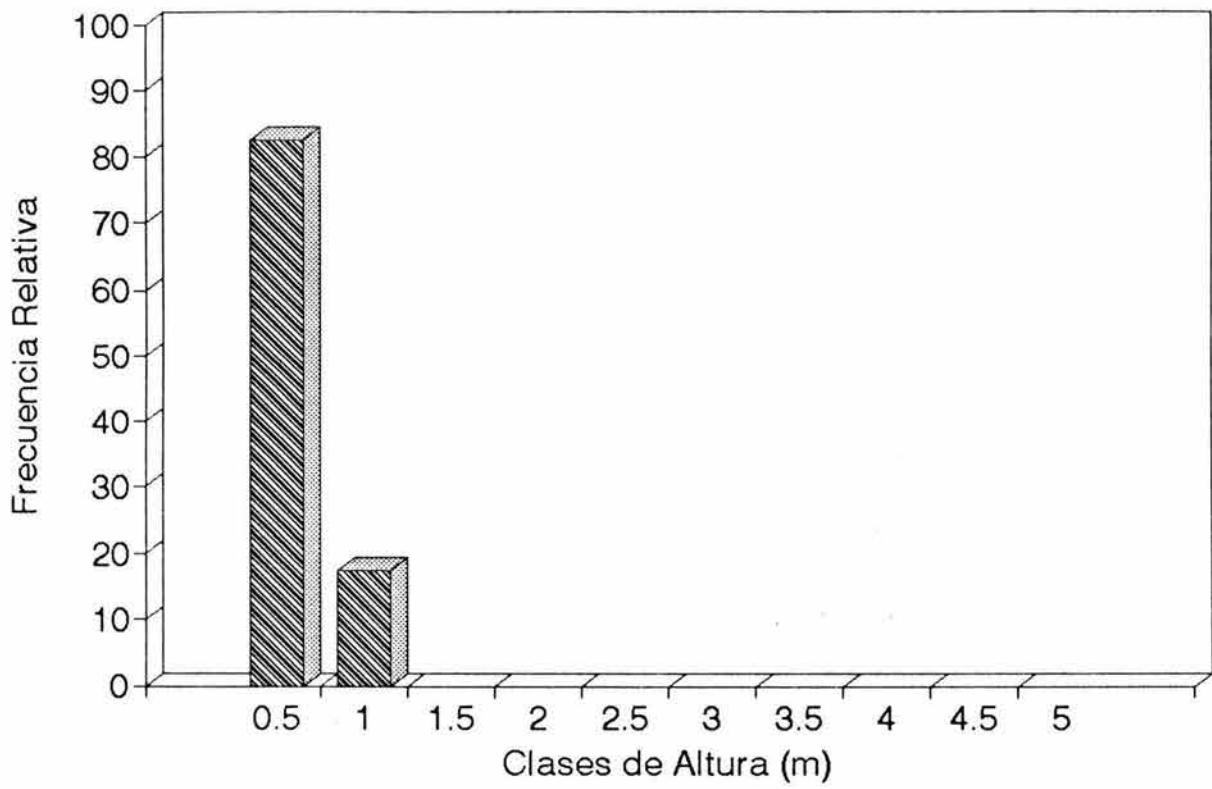
Parche 2, n = 103





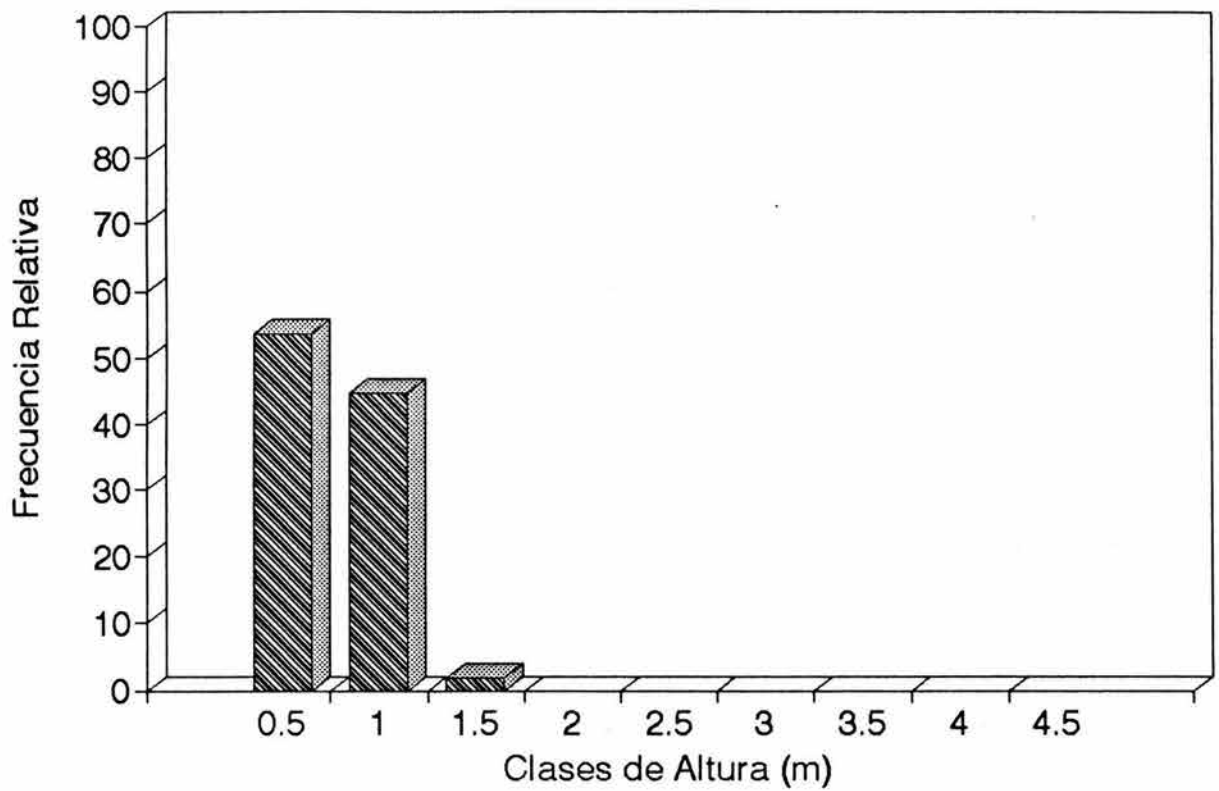
# Psychotria graciliflora

Parque 3, n=57



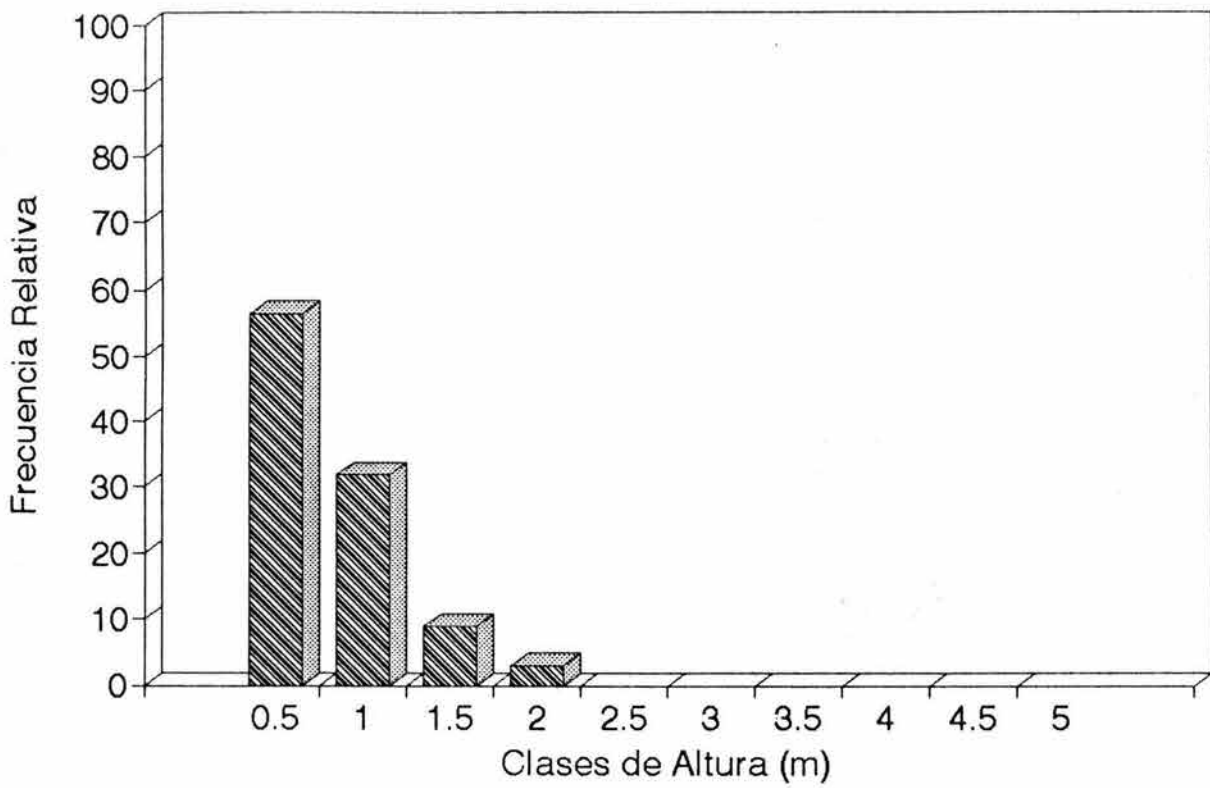
# Psychotria graciliflora

Parche 6, n=56



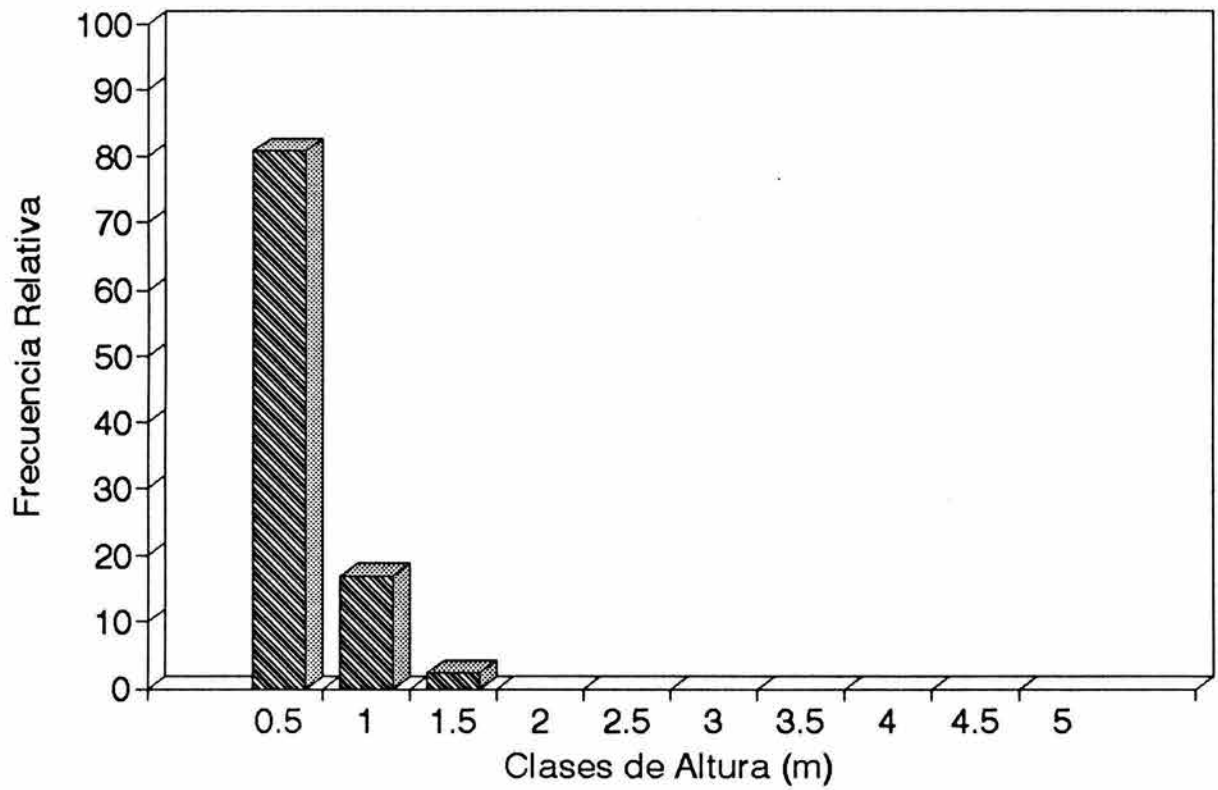
# Psychotria graciliflora

Parche 10, n=101



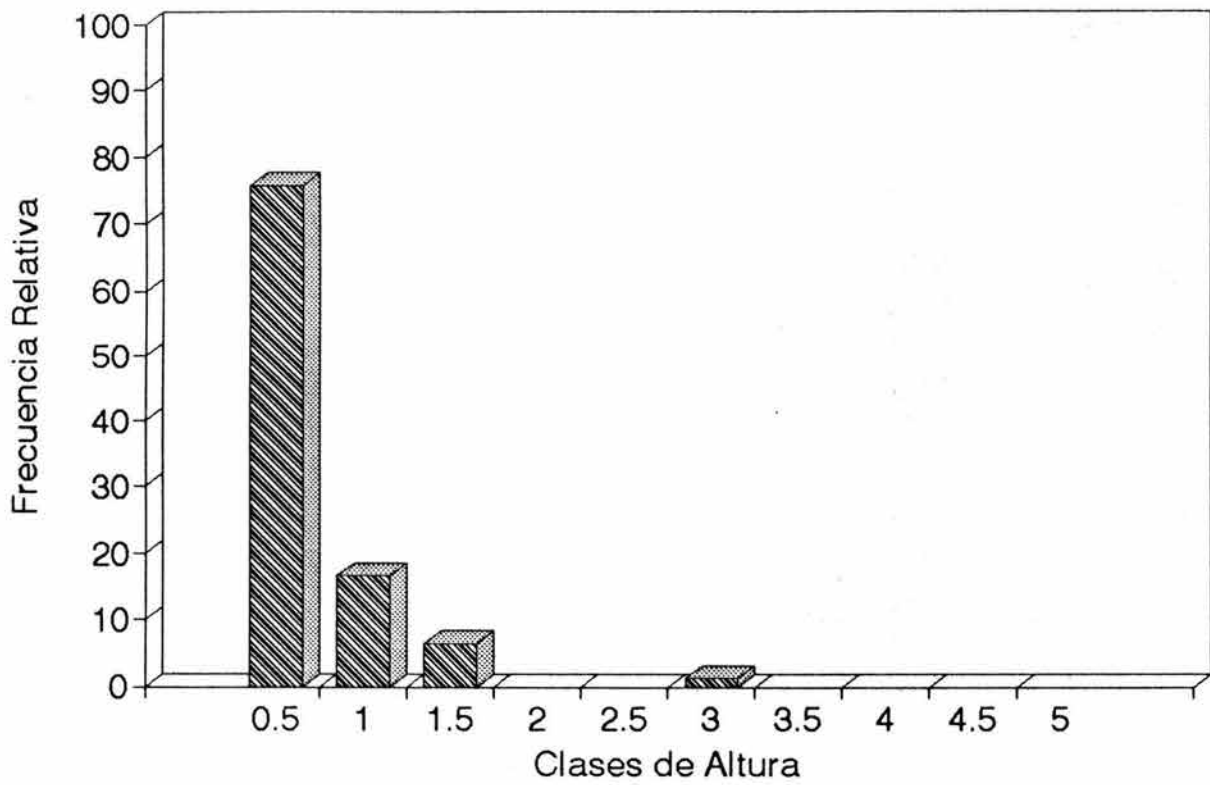
# Psychotria graciliflora

Parche 11, n=166



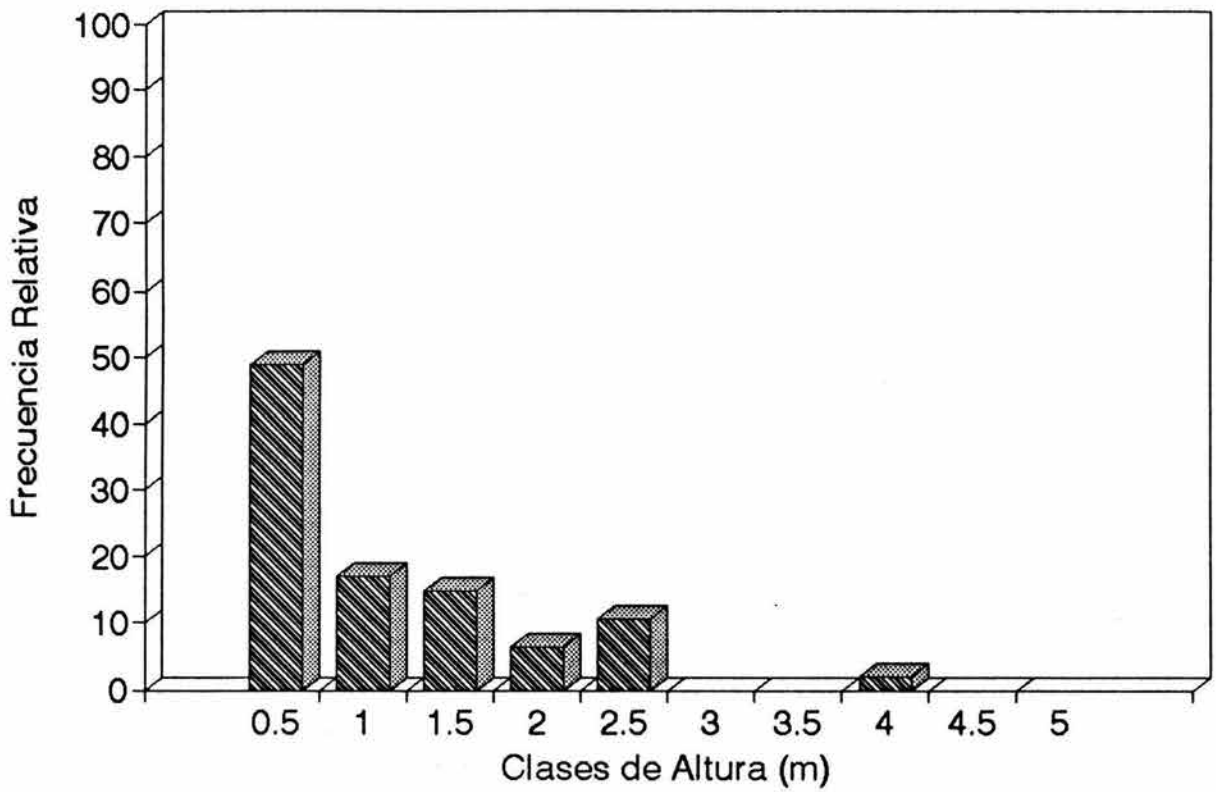
# Psycotria graciliflora

Parche 12, n=78



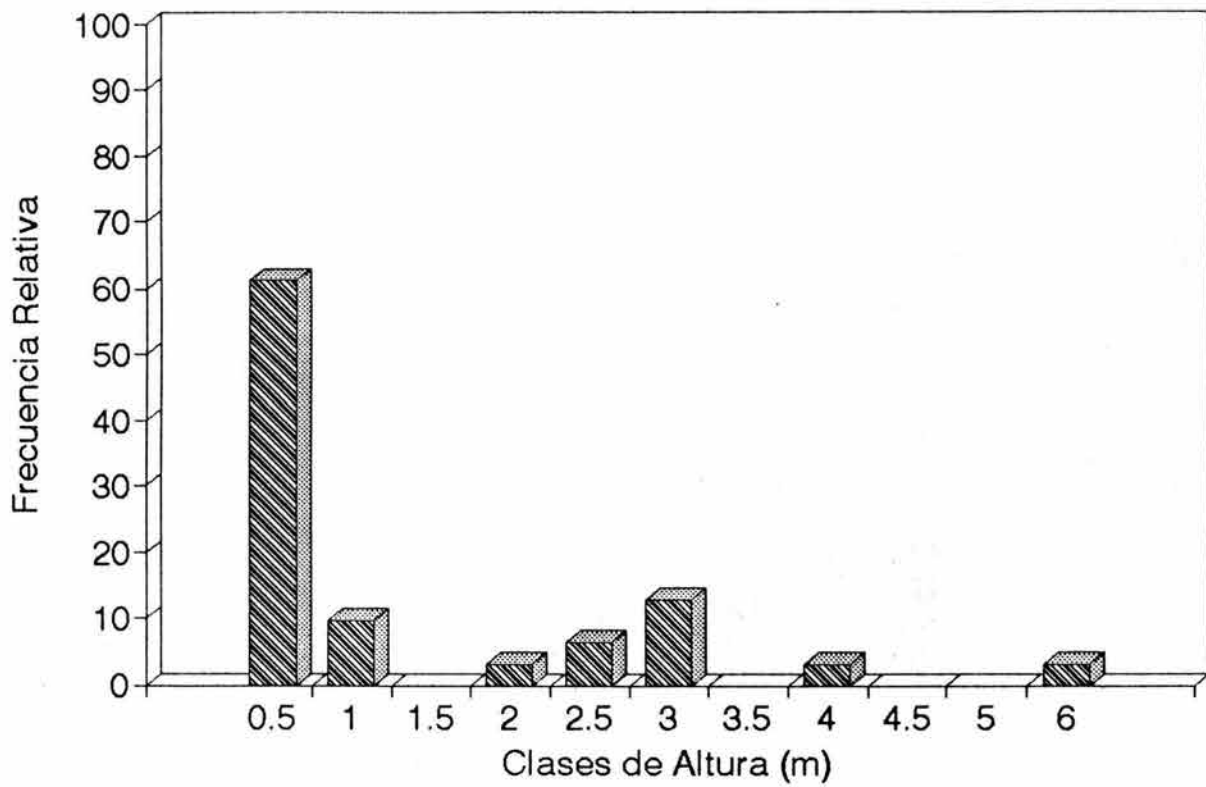
# Eugenia capuli

Parche 2, n=47



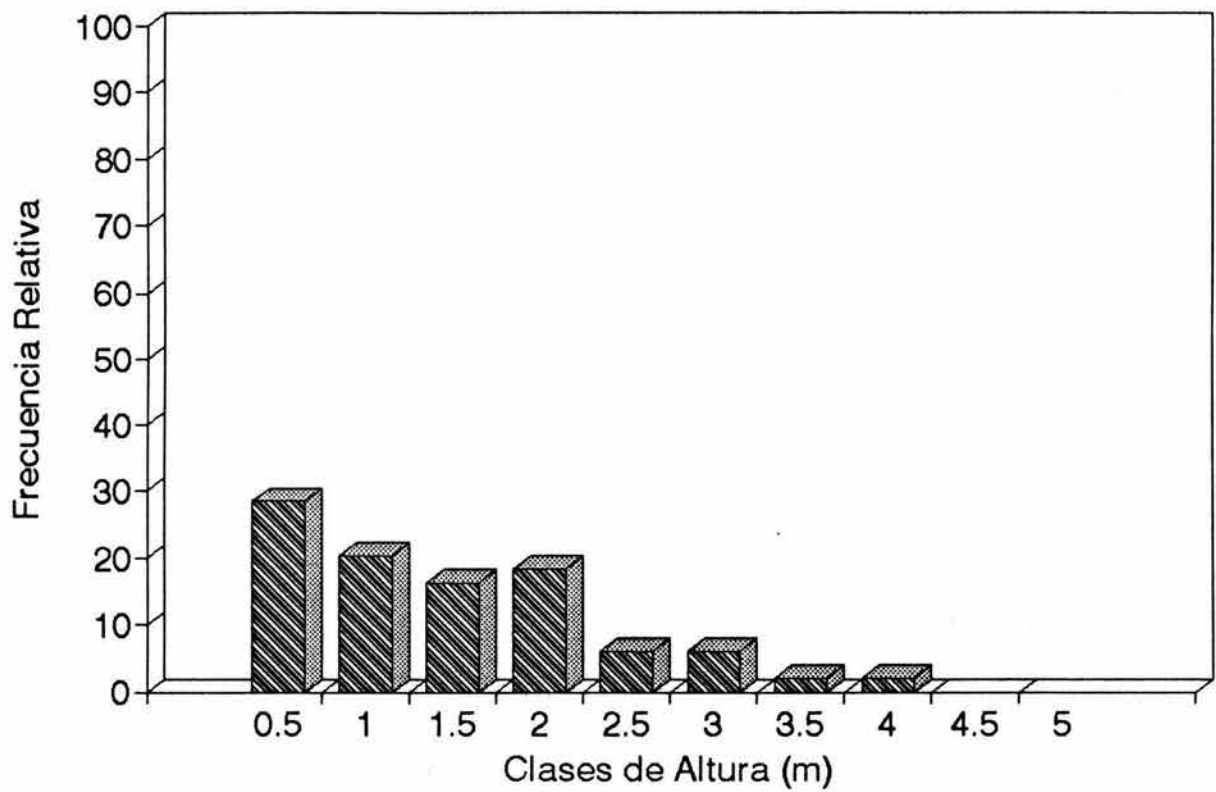
# Eugenia capuli

Parche 4, n=31



# Eugenia capuli

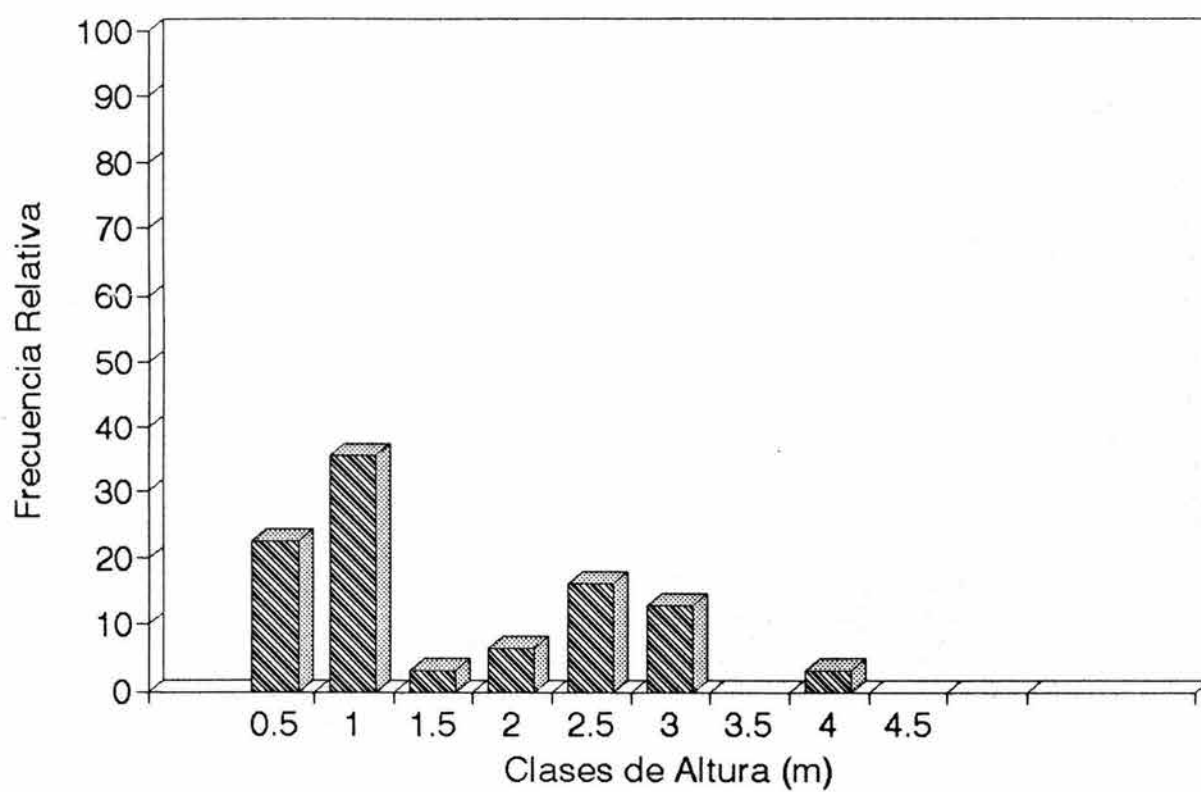
Parche 10, n=49





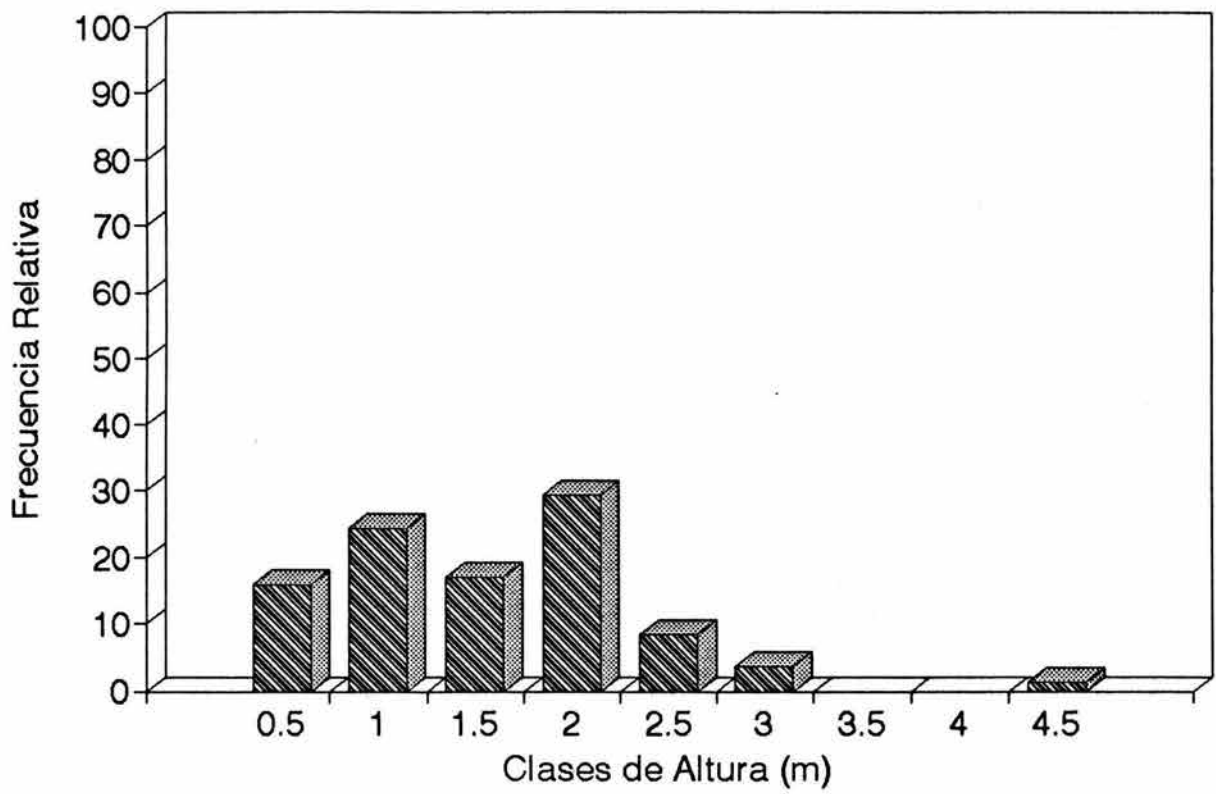
# Senecio lanicaulis

Parche 5, n=31



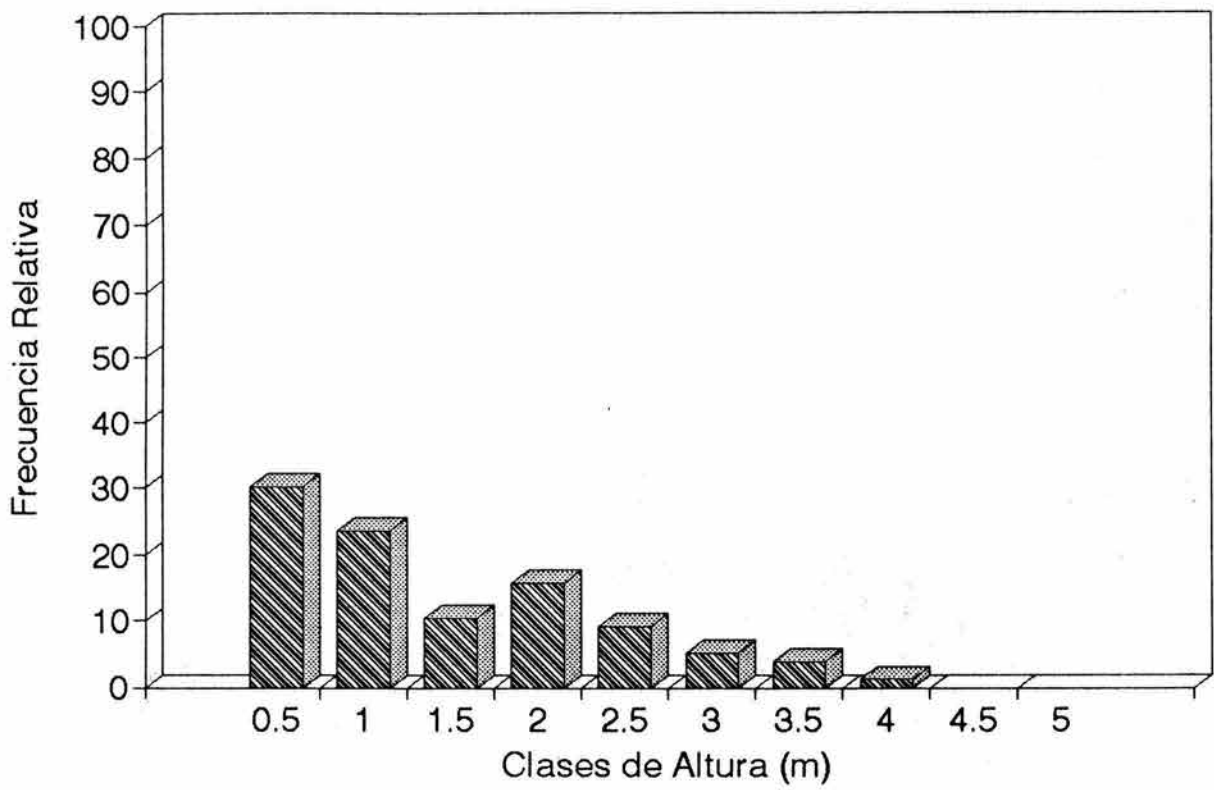
# Senecio lanicaulis

Parche 6, n=82



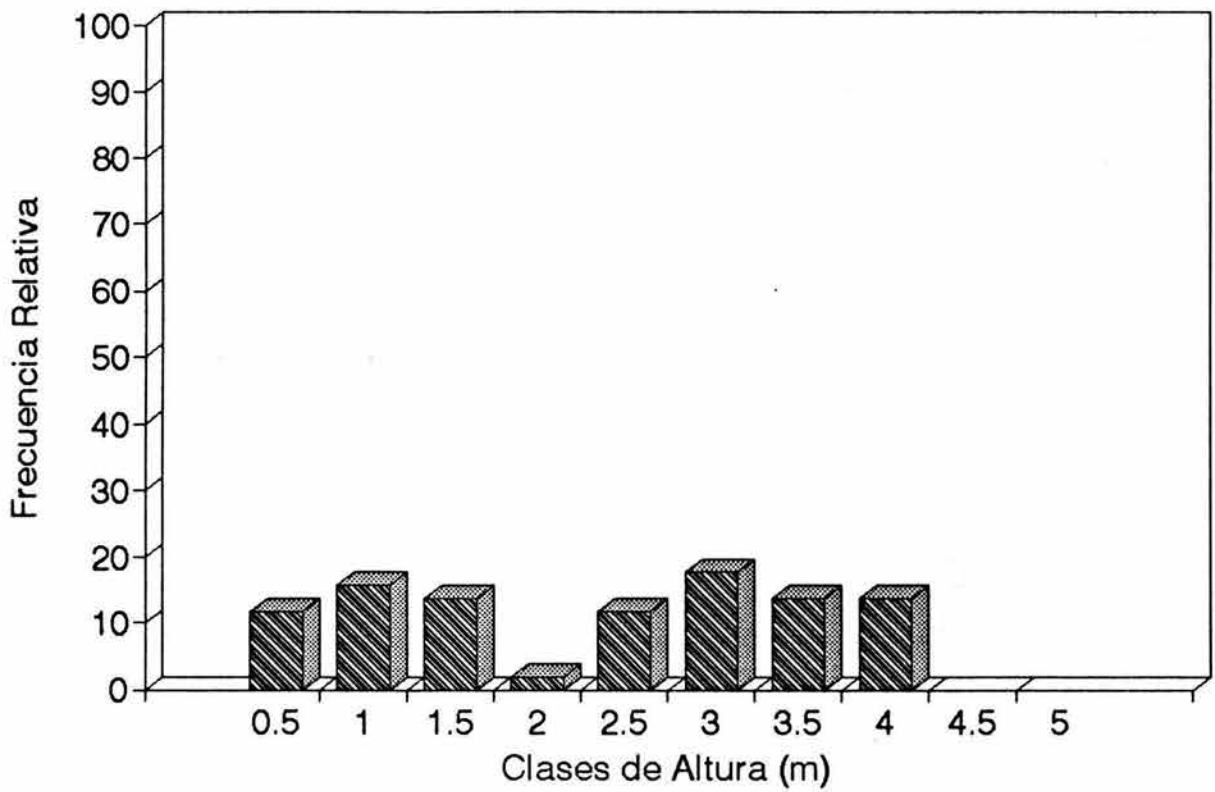
# Senecio lanicaulis

Parche 10, n=76



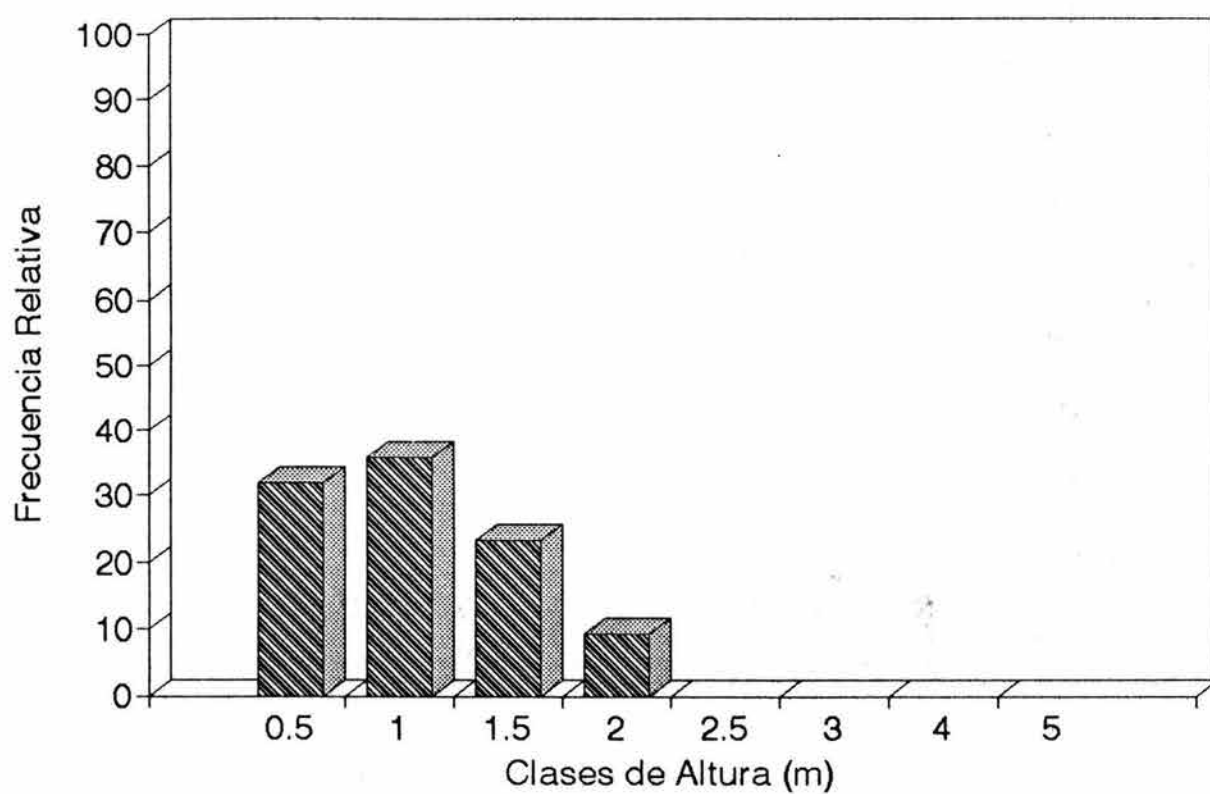
# Senecio lanicaulis

Parche 11, n=51



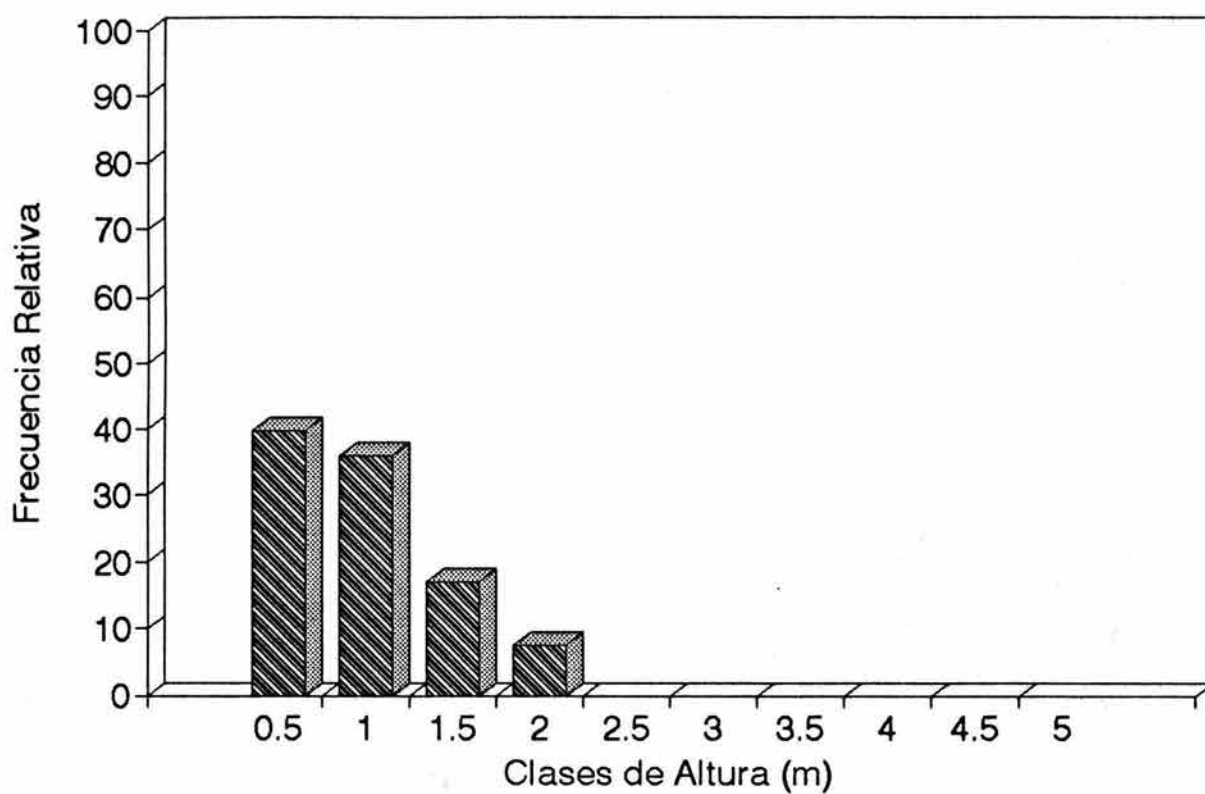
# Eupatorium schultzii

Parche 7, n=129



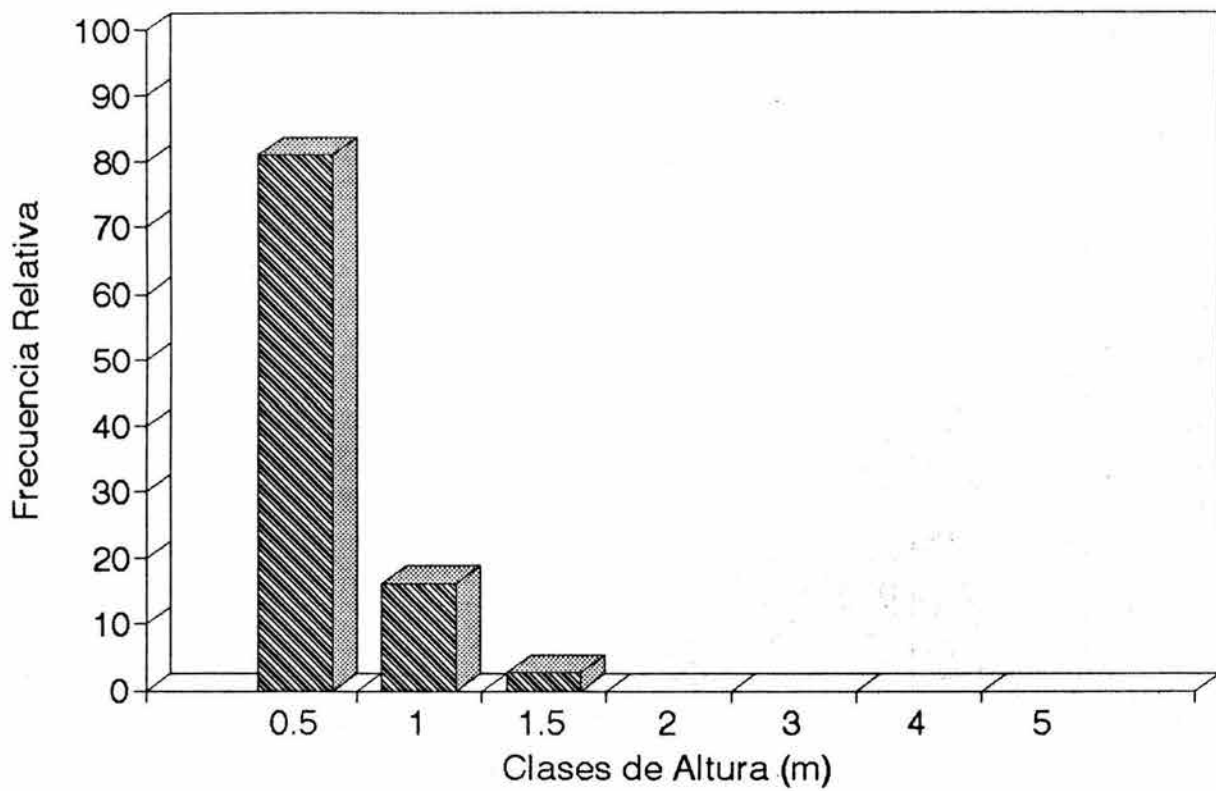
# Eupatorium schultzii

Parche 8, n=53



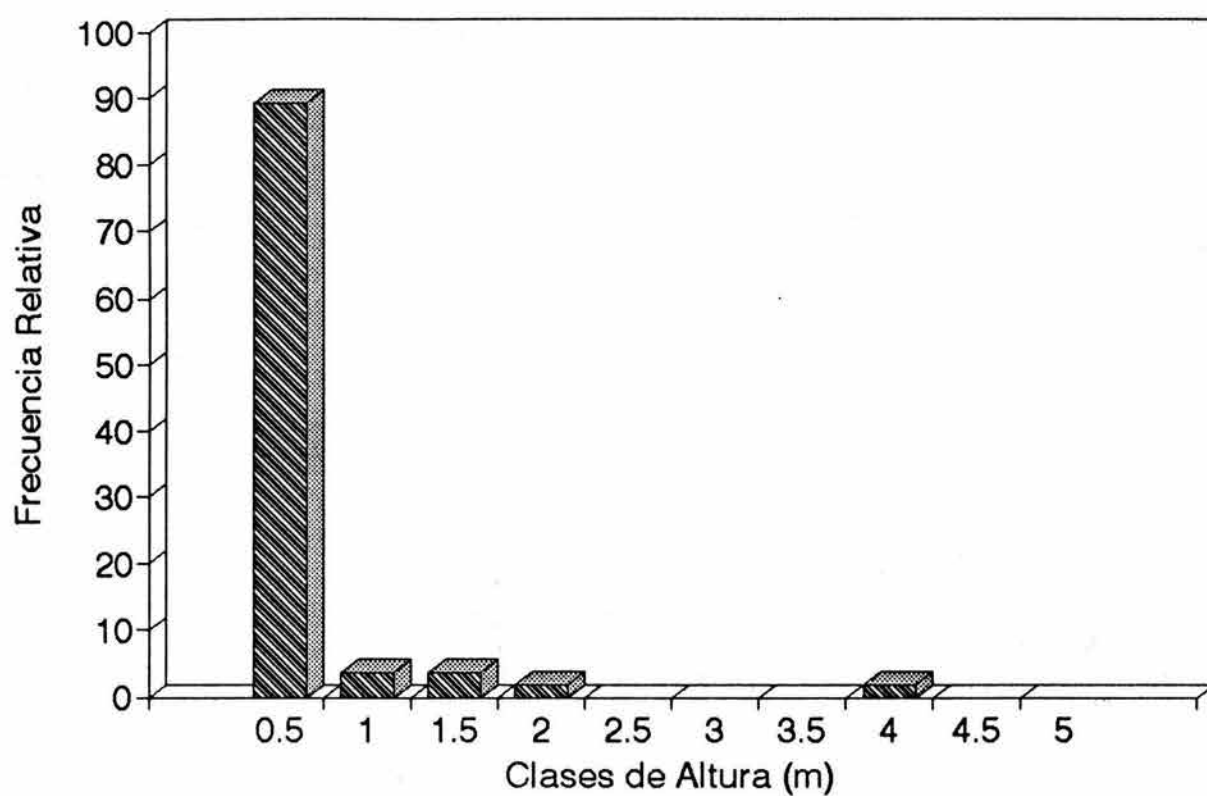
# Eupatorium schultzii

Parche 9, n=37



# Eupatorium schultzii

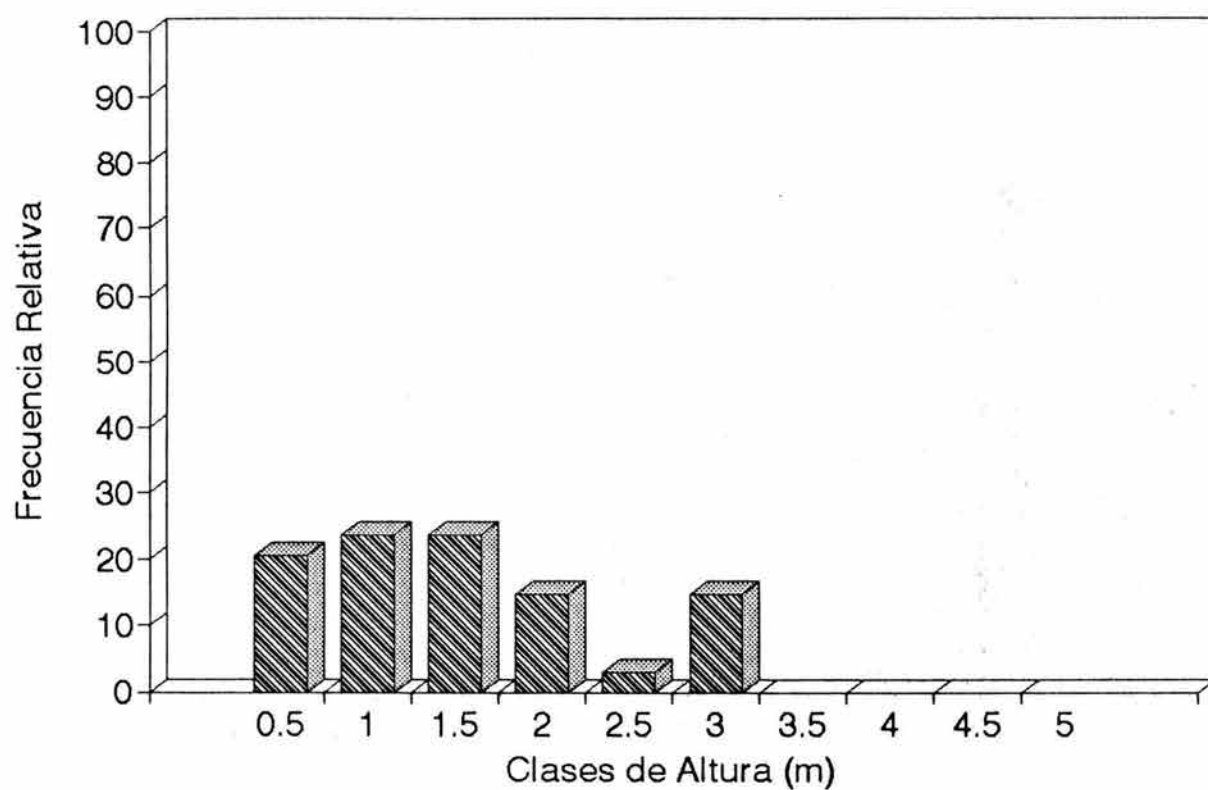
Parque 10, n=56





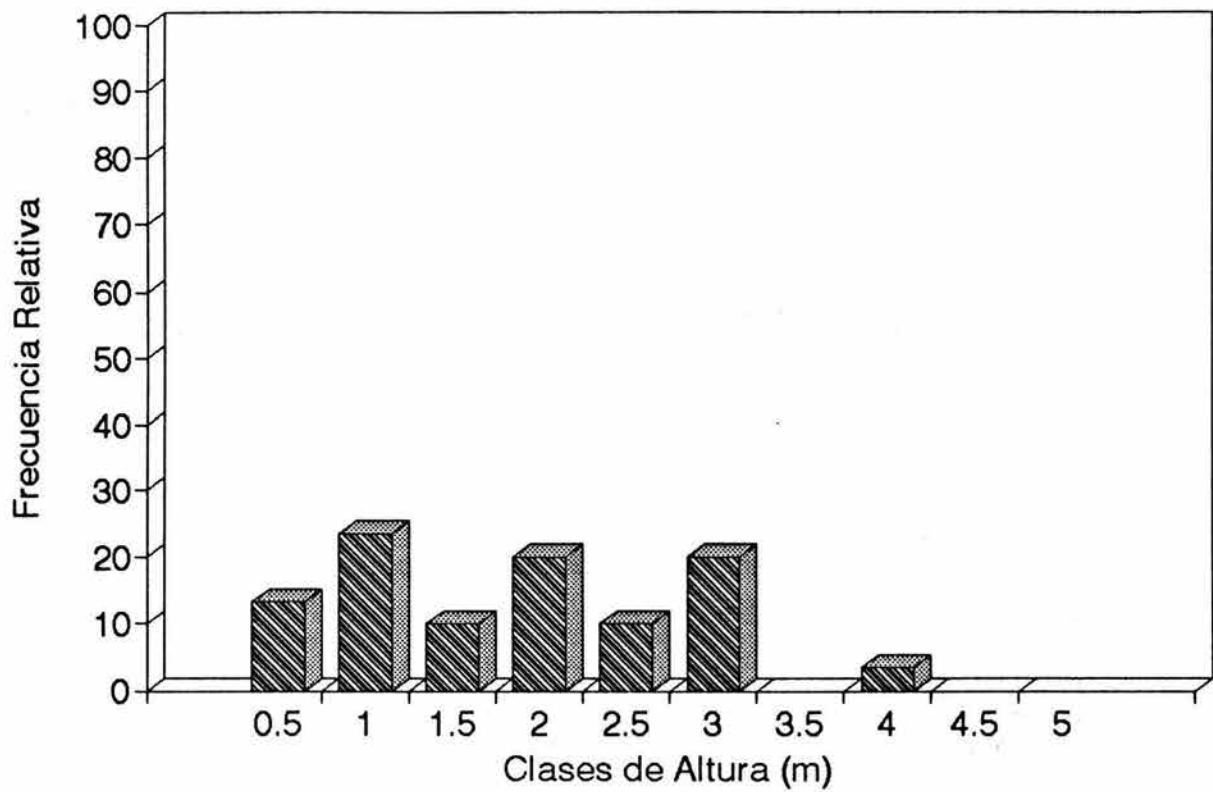
# Eupatorium nubigenum

Parque 3, n=34



# Eupatorium tamaulipanum

Parche 11, n=30



#### APENDICE IV

Lista Florística de las Especies Registradas en las Parcelas del Bosque Maduro (Puig *et al.* 1987) y en los Acahuals (Reyes y Breceda 1985) del Bosque Mesófilo de Montaña de Tamaulipas, México. El sitio en donde se presentan las especies se abrevia como: B, bosque y A, Acahual.

Familias y Especies	Sitio
<b>Acanthaceae</b>	
<i>Aphelandra</i> sp.	A
<i>Justicia fulvicoma</i> Schlecht.	A
<i>Pseuderanthemum alatum</i> (Nees) Radlk.	A
<b>Aceraceae</b>	
<i>Acer skutchii</i> Rehder	B
<b>Amaranthaceae</b>	
<i>Iresine celosia</i> L.	A
<i>Amaranthus hybridus</i> L.	A
<b>Amaryllidaceae</b>	
<i>Bomarea acutifolia</i> Herb.	B
<i>Bomarea hirtella</i> (H.B.K.)	A
<b>Anacardiaceae</b>	
<i>Rhus radicans</i> L.	A
<b>Annonaceae</b>	
<i>Annona globiflora</i> Schlecht.	
<b>Apocynaceae</b>	
<i>Tabernaemontana alba</i> Mill.	A
<i>Tabernaemontana chrysocarpa</i> Blake	A
<i>Vinca major</i> L.	A
<b>Aquifoliaceae</b>	
<i>Ilex discolor</i> Hemsl.	A, B
<b>Araceae</b>	
<i>Arisaema macrospatum</i> Benth.	B
<i>Syngonium podophyllum</i> Schott	A
<b>Araliaceae</b>	
<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planch.	A, B

<b>Arecaceae</b>		
	<i>Chamaedorea</i> sp.	A, B
<b>Asclepiadaceae</b>		
	<i>Asclepias curassavica</i> L.	A
	<i>Cynanchum kunthii</i> (Decaisne) Standl.	A
	<i>Gonolobus uniflorus</i> H.B.K.	A
	<i>Marsdenia macrophylla</i> H. et B.	A, B
<b>Aspleniaceae</b>		
	<i>Asplenium</i> sp.	B
<b>Asteraceae</b>		
	<i>Baccharis trinervis</i> (Lam.) Pers.	A
	<i>Bidens pilosa</i> L.	A
	<i>Bidens squarrosa</i> H.B.K.	A
	<i>Bidens</i> sp.	A
	<i>Calyptocarpus vialis</i> Less.	A
	<i>Conyza bonariensis</i> (L.) Cronq.	A
	<i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronq.	A
	<i>Dahlia</i> sp.	A
	<i>Elephantopus mollis</i> H.B.K.	A, B
	<i>Eupatorium areolare</i> DC.	A
	<i>Eupatorium collinum</i> DC.	A
	<i>Eupatorium hospitale</i> Rob.	A
	<i>Eupatorium morifolium</i> Mill.	A
	<i>Eupatorium odoratum</i> L.	A
	<i>Eupatorium pycnocephalum</i> Less.	A
	<i>Eupatorium</i> sp.	B
	<i>Galinsoga parviflora</i> Cav.	A
	<i>Gnaphalium attenuatum</i> DC.	A
	<i>Gnaphalium semiamplexicaule</i> var. <i>undulatifolium</i> Klatt acah.	A
	<i>Gnaphalium</i> sp.	A
	<i>Hymenostephium cordatum</i> (Hook. & Arn.) Blake.	A
	<i>Jaegeria hirta</i> (Lag) Lees.	A
	<i>Melampodium divaricatum</i> (Rich in Pers.) DC.	A
	<i>Melampodium perfoliatum</i> (Cav.) H.B.K.	A
	<i>Mikania cordifolia</i> (L.F.) Willd.	A
	<i>Oyedaea ovalifolia</i> A. Gray.	A, B
	<i>Perityle</i> sp.	A
	<i>Schistocarpha eupatorioides</i> (Frenzl) O. Kuntze.	A
	<i>Senecio confusus</i> Britten.	A
	<i>Senecio</i> sp.	A, B
	<i>Sonchus oleraceus</i> L.	A
	<i>Tagetes filifolia</i> Lag.	A
	<i>Tagetes</i> sp..	A
<b>Berberidaceae</b>		
	<i>Berberis gracilis</i>	B
<b>Betulaceae</b>		
	<i>Ostrya virginiana</i> Mill.	B

Bignoniaceae		
	<i>Pithecoctenium crucigerum</i> (L.) A. Gentry	A
Boraginaceae		
	<i>Tournefortia hirsutissima</i> L.	A
	<i>Cynoglossum amabile</i> Stapf & Drumm.	A
Cannaceae		
	<i>Canna indica</i> L.	A
Caprifoliaceae		
	<i>Lonicera</i> aff. <i>prolifera</i> (Kirchn)	A
Caryophyllaceae		
	<i>Arenaria lanuginosa</i> (Michx.)	A
	<i>Stellaria ovata</i> Willd. ex. Schlecht	A
	<i>Stellaria</i> sp.	A
Celastraceae		
	<i>Wimmeria concolor</i> Schlecht. et. Cham.	A, B
Clethraceae		
	<i>Clethra pringlei</i> S. Wats.	A, B
Commelinaceae		
	<i>Commelina diffusa</i> Burm.	A
	<i>Gibasis schiedeana</i> (Kunth) D.R. Hunt	A
	<i>Tripogandra</i> aff. <i>palmeri</i> (Rose) Woodson	B
Convolvulaceae		
	<i>Ipomoea indica</i> var. <i>variabilis</i> (Schlecht. & Cham.)	A
	<i>Ipomoea purpurea</i> (L.) Roth	A
Cornaceae		
	<i>Cornus disciflora</i> DC.	B
	<i>Cornus excelsa</i> HBK.	B
Cucurbitaceae		
	<i>Sicyos galeottii</i> Cogn.	A
Cyperaceae		
	<i>Cyperus esculentus</i> L.	A
	<i>Cyperus seslerioides</i> H.B.K.	A
Dioscoreaceae		
	<i>Dioscorea convolvulacea</i> Schlecht. & Cham.	A
Ebenaceae		
	<i>Diospyros riojae</i> Gómez-Pompa	B

<b>Euphorbiaceae</b>	
<i>Acalypha avensis</i> Poepp. & Endl.	A
<i>Bernardia interrupta</i> (Scgkecgt.) Muell.	A, B
<i>Cnidoscolus multilobus</i> (Pax.) I.M. Johnston	A, B
<i>Drypetes lateriflora</i> Krug. et. Urb.	A
<i>Gymnanthes longipes</i> Muell. Arg.	A
<i>Phyllanthus</i> sp.	A
<b>Fagaceae</b>	
<i>Quercus germana</i> Cham. et Schlecht.	A, B
<i>Quercus sartorii</i> Liebm.	A, B
<i>Quercus xalapensis</i> H. et B.	B
<b>Flacourtiaceae</b>	
<i>Xylosma panamense</i> Turcz.	A
<b>Geraniaceae</b>	
<i>Geranium</i> sp.	A
<b>Gesneriaceae</b>	
<i>Archimenes pedunculata</i> Benth.	A
<b>Hamamelidaceae</b>	
<i>Liquidambar styraciflua</i> L.	A, B
<b>Juglandaceae</b>	
<i>Carya ovata</i> var. <i>mexicana</i> Manning	B
<i>Juglans mollis</i> Engelm.	B
<b>Labiatae</b>	
<i>Hyptis mutabilis</i> (Rich.) Brig.	A
<i>Salvia tiliifolia</i> Vahl.	A
<i>Stachys agraria</i> Cham. & Schlecht.	A
<b>Lauraceae</b>	
<i>Litsea</i> sp.	A
<i>Nectandra saguinea</i> Rottb.	A, B
<i>Phoebe bourgeauviana</i> Mez.	A
<b>Leguminosae</b>	
<i>Acacia angustissima</i> (Mill.) Kuntze	A, B
<i>Calliandra portoricensis</i> (Jacq.) Bentham	A
<i>Cercis canadensis</i> L.	A, B
<i>Cologania hirta</i> Rose	A
<i>Crotolaria sagittalis</i> L.	A
<i>Desmodium canescens</i> (L.) DC.	A
<i>Desmodium nudiflorum</i> (L.L.) DC.	A
<i>Desmodium psilophyllum</i> Schlecht.	B
<i>Harpalyce arborescens</i>	B
<i>Leucaena pulverulenta</i> (Schlecht.) Benth.	A
<i>Lonchocarpus rugosus</i> Benth.	A
<i>Phaseolus coccineus</i> L.	A

<i>Phaseolus vulgaris</i> L.	A
<i>Senna guatemalensis</i> Donn. Smith.	A
<i>Trifolium</i> sp.	A
<i>Zornia reticulata</i> Sm.	A
<b>Liliaceae</b>	
<i>Smilax cordifolia</i> H. et B.	B
<i>Smilax mexicana</i> Griseb. ex Kunth.	A
<i>Smilax moranensis</i> Mart. & Gal.	A
<i>Smilax</i> aff. <i>bona-nox</i> L.	A, B
<b>Loganiaceae</b>	
<i>Buddleia cordata</i> H.B.K.	A
<i>Gelsemium sempervirens</i>	A
<b>Magnoliaceae</b>	
<i>Magnolia schiedeana</i> Schlecht.	B
<b>Malpighiaceae</b>	
<i>Bunchosia</i> sp.	A
<i>Malpighia glabra</i> L.	A
<b>Malvaceae</b>	
<i>Abutilon purpusii</i> Standl.	A
<i>Anoda cristata</i> (L.) Schlecht.	A
<i>Malvaviscus arboreus</i> Cav. var. <i>drummondii</i> (T. & G.) Schery	A
<i>Pavonia spinifex</i> Cav.	A, B
<i>Robinsonella</i> sp.	A, B
<i>Sida</i> sp.	A
<b>Marantaceae</b>	
<i>Maranta arundinacea</i> L.	A
<b>Meliaceae</b>	
<i>Cedrela odorata</i> L.	A
<i>Trichilia havanensis</i> Jacq.	A
<b>Menispermaceae</b>	
<i>Cissampelos pareira</i> L.	A
<b>Moraceae</b>	
<i>Ficus lapathifolia</i> (Liebm.) Miq.	A
<i>Morus celtidifolia</i> H.B.K.	A, B
<i>Trophis recemosa</i> (L.L) Urban	A
<b>Myrsinaceae</b>	
<i>Rapanea myricoides</i> (Schlecht. & Cham.) Berg.	A, B
<b>Myrtaceae</b>	
<i>Eugenia capuli</i> (Schlecht. & Cham.) Berg.	A, B

Nyctaginaceae		
	<i>Mirabilis jalapa</i> L.	A
Onagraceae		
	<i>Oenothera rosea</i> Ait.	A
Oxalidaceae		
	<i>Oxalis corniculata</i> L.	A
Papaveraceae		
	<i>Bocconia frutescens</i> L.	A
Passifloraceae		
	<i>Passiflora porphyretica</i> var. <i>angustata</i> Killip	A
	<i>Passiflora pulchella</i> H.B.K.	A
Phytolaccaceae		
	<i>Phytolacca</i> sp.	A
Piperaceae		
	<i>Piper aduncum</i> L.	A
	<i>Piper amalago</i> L.	A
	<i>Piper umbellatum</i> L.	A
	<i>Peperomia blanda</i> (Jacq.) H.B.K.	A, B
	<i>Peperomia collocata</i> Trel.	B
Poaceae		
	<i>Digitaria ciliaris</i> (Retz) Koel.	A
	<i>Leersia</i> sp.	A
	<i>Oplismenus hirtellus</i> (L.) Beauv.	A
	<i>Oplismenus setarius</i> (Lam.) Roem. et Schult	B
	<i>Panicum</i> aff. <i>maxium</i> Jacq.	A
	<i>Panicum</i> aff. <i>repens</i> L.	A
	<i>Panicum</i> sp.	A
	<i>Paspalum</i> spp.	A
	<i>Rhynchelytrum repens</i> (Willd.) Hubb.	A
	<i>Setaria geniculata</i> (Lam.) Beauv.	A
Podocarpaceae		
	<i>Podocarpus reichei</i> Buch et Gray	B
Polygalaceae		
	<i>Monnina</i> sp.	A
Polypodiaceae		
	<i>Athyrium filix-femina</i> (L) Roth	A
	<i>Blechnum occidentale</i> L.	A
	<i>Polypodium cupreolepis</i> A.M. Evans	A, B
	<i>Tectaria</i> aff. <i>heracleifolia</i> (Willd.) Underw	A
	<i>Thelypteris</i> sp.	A



Ranunculaceae		
	<i>Clematis dioica</i> L.	A, B
Rhamnaceae		
	<i>Colubrina greggii</i> S. Wats.	A
	<i>Rhamnus carolineana</i> Watt.	A, B
Rosaceae		
	<i>Acaena elongata</i> L.	A
	<i>Crataegus mexicana</i> Moc. et. Sesse.	A
	<i>Fragaria mexicana</i> Schl.	A
	<i>Prunus brachybotrya</i> Zucc.	A
	<i>Prunus persica</i> (L.) Stokes	A
	<i>Prunus rhamoides</i> Koehne	A
	<i>Prunus serotina</i> Ehreimb.	A, B
	<i>Prunus</i> sp.	B
	<i>Rubus</i> sp.	A
Rubiaceae		
	<i>Borreria laevis</i> (Lamb.) Griseb.	A
	<i>Chiococca pachyphylla</i> Wernham	A
	<i>Chione mexicana</i> Standley	A, B
	<i>Galium</i> sp.	A
	<i>Hamelia patens</i> Jaquin var. <i>patens</i> T.S. Elias.	A
	<i>Hoffmannia konzattii</i> Rob.	A
	<i>Hoffmannia strigillosa</i> Hemsl.	B
	<i>Psychotria fruticetorum</i> Stand.	A
	<i>Psychotria erythrocarpa</i> Schlecht.	B
	<i>Randia aculeata</i> L.	A
	<i>Randia laetevirens</i> Standl.	B
Rutaceae		
	<i>Zanthoxylum</i> aff. <i>pringlei</i> S. Wats.	A, B
Sabiaceae		
	<i>Meliosma oaxacana</i> Standley	A, B
	<i>Meliosma alba</i> (Schlecht.) Walp.	B
Sapindaceae		
	<i>Cupania glabra</i> Swartz	A
	<i>Sapindus saponaria</i> L.	A, B
	<i>Serjania</i> spp	A, B
Schrophulariaceae		
	<i>Castilleja arvensis</i> Cham. & Schlecht.	A
	<i>Maurandya erubescens</i> (D. Donn) Gray.	A
	<i>Russelia subcoriaceae</i> Robins & Seaton	A
Solanaceae		
	<i>Cestrum laxum</i> Benth.	A
	<i>Cestrum</i> sp.	A
	<i>Physalis melanocystis</i> (Robinson) Bitter	A

<i>Solanum aculeatissimum</i> Jacq.	A
<i>Solanum amictum</i> Morie	A
<i>Solanum apendiculatum</i> H.B.K.	A
<i>Solanum diphyllum</i> L.	A
<i>Solanum lanceifolium</i> Jacq.	A
<i>Solanum nigrescens</i> Mart. & Gal.	A
<i>Solanum nigrum</i> L.	A
<i>Solanum</i> spp	A
Staphyleaceae	
<i>Turpinia occidentalis</i> (Swartz) Donn.	A, B
Sterculiaceae	
<i>Byttneria aculeata</i> Jacq.	A
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	B
Taxaceae	
<i>Taxus globosa</i> Schlecht.	B
Theaceae	
<i>Ternstroemia sylvatica</i> Schl. et. Cham.	A, B
Tiliaceae	
<i>Tilia houghii</i> Rose	B
Ulmaceae	
<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume.	A
Umbelliferae	
<i>Hydrocotyle umbellata</i> L.	B
Urticaceae	
<i>Myriocarpa cordifolia</i> Liebm.	A
<i>Pilea glabra</i> s. Wats.	A
<i>Pilea pubescens</i> Liebm. Danck.	A, B
Valerianaceae	
<i>Valeriana sorbifolia</i> H.B.K.	A
Verbenaceae	
<i>Lantana frutilla</i> Moldenke	A
<i>Lantana trifolia</i> L.	A
<i>Lippia hypoleia</i> Briq.	A
<i>Verbena bipinnatifida</i> Nutt.	A
<i>Verbena carolina</i> L.	A
Violaceae	
<i>Viola jalapensis</i> Becker	A

Vitaceae

<i>Parthenocissus quinquefolia</i> (L.) Planch.	A
<i>Vitis berlandieri</i> Planch.	A, B
<i>Vitis tiliifolia</i> Hum. & Bonpl. ex. Roem. & Schultz.	A

---

## APENDICE V

Especies vegetales (118) registradas en sitios maduros, en sitios en fase de construcción y en acahuales del bosque mesófilo de montaña, agrupadas en función de su tipo de fruto.

---

### TIPO DE FRUTOS Y ESPECIES

---

#### I. FRUTOS CARNOSOS

##### Drupa

*Cissampelos pareira*  
*Cornus* sp.  
*Eugenia capuli*  
*Ilex discolor*  
*Meliosma alba*  
*Meliosma oaxacana*  
*Nectandra sanguinea*  
*Nectandra* sp.

*Phoebe bourgeauviana*  
*Prunus serotina*  
*Prunus* sp.  
*Psychotria graciliflora*  
*Rapanea myricoides*  
*Rhamnus carolineana*  
*Tournefortia hirsutissima*  
*Trema micrantha*

##### Baya

*Arisaema macrospatum*  
*Berberis gracilis*  
*Cestrum laxum*  
*Cestrum* spp  
*Dendropanax arboreus*  
*Dyospiros riojae*  
*Hamelia patens*  
*Hoffmannia* spp  
*Parthenocissus quinquefolia*  
*Passiflora incarnata*  
*Passiflora* spp  
*Peperomia quadrifolia*  
*Peperomia rotundifolia*  
*Physalis melanocystis*  
*Phytolacca icosandra*  
*Piper amalago*

*Piper umbellatum*  
*Randia aculeata*  
*Randia laetevirens*  
*Sapindus saponaria*  
*Smilax bona-nox*  
*Smilax mexicana*  
*Smilax moranensis*  
*Smilax subpubescens*  
*Solanum aculeatissimum*  
*Solanum diphyllum*  
*Solanum nigrum*  
*Solanum* spp  
*Syngonium podophyllum*  
*Vitis berlandieri*  
*Vitis tiliifolia*  
*Xylosma panamense*

##### Baya Agrupada

*Annona globiflora*

##### Carnoso

*Podocarpus reichei*

##### Conocarpus

*Fragaria mexicana*

Pepo

*Melothria guadalupensis*

*Sicyos galeottii*

II. FRUTOS SECOS

Cápsula

*Arenaria lanuginosa*  
*Bernardia interrupta*  
*Bocconia frutescens*  
*Bomarea hirtella*  
*Borreria laevis*  
*Byttneria aculeata*  
*Clethra pringlei*  
*Cnidioscolus multilobus*  
*Commelina diffusa*  
*Chione mexicana*  
*Gelsemium sempervirens*  
*Gibasis schiedeana*

*Ipomoea purpurea*  
*Heliocarpus donnell-smithii*  
*Liquidambar styraciflua*  
*Oxalis corniculata*  
*Pithecoctenium crucigerum*  
*Smilacina paniculata*  
*Stellaria ovata*  
*Ternstroemia sylvatica*  
*Trichilia havanensis*  
*Turpinia occidentalis*  
*Salvia compositachys*

Sámara

*Serjania* spp

*Wimmeria concolor*

Vaina

*Acacia angustissima*  
*Cercis canadensis*  
*Cologania hirta*  
*Desmodium canescens*

*Harpalyce arborescens*  
*Lonchocarpus rugosus*  
*Phaseolus vulgaris*  
*Trifolium* sp.

Folículo

*Gonolobus uniflorus*  
*Marsdenia macrophylla*

*Sedum* sp.  
*Zanthoxylum pringlei*

Cariópside

Poaceae

Multidrupa

*Morus celtidifolia*

*Rubus* sp.

Aguenio

*Bidens squarrosa*  
*Clematis dioica*  
*Conyza bonariensis*  
*Cyperus esculentus*  
*Elephantopus mollis*  
*Eupatorium nubigenum*  
*Eupatorium pycnocephalum*  
*Eupatorium schultzii*

*Eupatorium* spp  
*Gnaphalium attenuatum*  
*Oyedaea ovalifolia*  
*Pilea pubescens*  
*Rhynchospora aristata*  
*Senecio lanicaulis*  
*Senecio platanifolius*  
*Valeriana sorbifolia*

Nuez

*Carya ovata*  
*Quercus germana*

*Quercus risophylla*  
*Quercus sartorii*

Folículo agregado  
*Magnolia schiedeana*

Esquizocarpo  
*Acer skutchii*  
*Robinsonella sp.*

*Pavonia sp.*

Utrículo  
*Iresine celosia*

---

DONACION



BIBLIOTECA  
CENTRO DE ECOLOGIA

RECIBIDO  
ENE. 16 1995

ACL  
134D  
1994




BIBLIOTECA  
CENTRO DE ECOLOGIA

# UNAM

## FECHA DE DEVOLUCION

El lector se obliga a devolver este libro antes del vencimiento de préstamo señalado por el último sello.

29. VII. 95		15 ABR. 1996
10 ABR. 2000		
 UNIVERSIDAD NACIONAL AVENIDA DE MEXICO		