

69



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FES-Iztacala

297400

**INFLUENCIA DEL SUELO EN EL  
CRECIMIENTO DE CUATRO  
ESPECIES ARBOREAS A LO LARGO  
DE UN GRADIENTE SUCESIONAL DEL  
BOSQUE MESOFILO DE MONTAÑA ,  
SIERRA NORTE, OAXACA .**

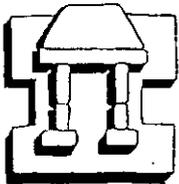
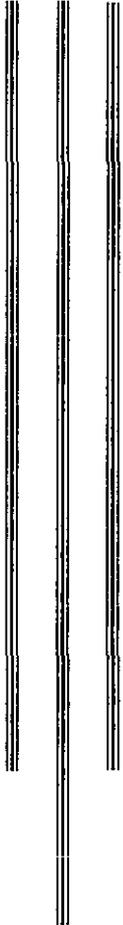
**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TITULO DE**

**B I O L O G O**

**P R E S E N T A:**

**VERONICA HERNÁNDEZ PÉREZ**



DIRECTOR DE TESIS: DR. RAFAEL F. del CASTILLO S.

TLALNEPANTLA, EDO. MEXICO

2001



Universidad Nacional  
Autónoma de México



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

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

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

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

El presente trabajo forma parte del proyecto BASES ECOLOGICAS PARA UN  
MANEJO SUSTENTABLE DEL BOSQUE MESOFILO DE MONTAÑA:  
BIOINDICADORES Y DINAMICA SUCESIONAL ANTE EL DISTURBIO .  
Se llevo acabo en el laboratorio de Genética y Ecología Vegetal del Centro de  
Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional Oaxaca  
del I.P.N, bajo la dirección del Doctor Rafael F. del Castillo S. gracias al apoyo  
y financiamiento de SIBEJ-06-014 Y DEPI-980031

*DEDICATORIA:*

*Para todos aquellos que como yo, saben que aún podemos construir un mundo mejor, y continúan en su lucha por conseguirlo, pero sobre todo, para aquellos que piensan que esto es imposible. pues deben saber que todo ser, es un gran poseedor de maravillas, y por tanto ser creador de bellezas aun inimaginables. Nuestro objetivo en la vida debe ser, conocer a ese ser maravilloso que vive dentro de nosotros.*

### *Agradecimientos:*

*Primero que a nadie quiero reiterar mi agradecimiento a mi Padre por todas las muestras de amor que me regala a cada instante, prueba de ello es el haber realizado este trabajo y darme la oportunidad de conocer a gente tan linda que de alguna manera a contribuido a mi formación tanto personal como profesional.*

*A mi familia por todo el amor y apoyo que siempre me da. A mi mama Teodora, a mi papa Epigmenio y a mis hermanos: Blanca, Epigmenio, Melina, Laura y Daniel, a mi tía Lucí y a mi abuelita.*

*A todas las personas que hicieron posible la realización de este trabajo. Entre ellas, mi Director de Tesis el Dr. Rafael F. del Castillo a quien agradezco todo el apoyo tanto económico como intelectual que me brindo.*

*A los integrantes del Laboratorio de Ecología vegetal y genética de poblaciones del CIIDIR- Oaxaca: A la M. C. Sonia Trujillo Argueta, a la Q. B. Angélica Bautista, al M. C. Nahum Sánchez Vargas y a Raúl Rivera por que de manera indirecta participaron en esta investigación.*

*En especial agradezco al Dr. Celerino Robles y del Dr. Jorge Sarquis, por su ayuda desinteresada en la revisión y comentarios sobre el escrito, pero sobre todo por brindarme su amistad.*

*Finalmente agradezco el apoyo de todos mis amigos con los que he compartido momentos alegres y difíciles: Juan, Martín, Manuel, Guillermo, Xavier, Lucí, Leti, Claudia, Marisol, Oswado, Vicente, Tere, Carlos, Eduardo, Marcos, Salvador, Alejandra, Lulu, Rossi y Maru, Gracias por su amistad.*

## INDICE

Resumen	1
I Introducción	3
Justificación	6
II Objetivos	
2.1. Objetivo general	7
2.2. Objetivos particulares	7
2.3. Hipótesis de trabajo	8
III Antecedentes	
3.1. Propiedades del suelo	9
3.2. Organismos del suelo	11
3.2.1. Relación microorganismos del suelo con las plantas	12
3.2.2. Importancia de los microorganismos del suelo	12
3.3. Sucesión	13
3.3.1. Los microorganismos del suelo y la sucesión	14
3.4. Bosque mesófilo de montaña	15
3.5. Evaluación de la respuesta de la planta al tipo de suelo	16
3.5.1. Nutrimentos	16
3.5.2. Crecimiento vegetal	17
3.6. Crecimiento como una respuesta diferencial a la captura de recursos	18
3.6.1. Relación raíz/vástago	19
3.7. Sobrevivencia	19
3.8. Sucesión, microorganismos y características físicas y químicas del suelo	20
IV Materiales y métodos	
4.1 Descripción del área de estudio	22
4.2. Cronosecuencias estudiadas	24
4.3. Sistemas de estudio	26

4.4. Trabajo de laboratorio	26
4.5. Descripción botánica de las especies estudiadas	
6.1.1. <i>Pinus chiapensis</i> (Mart.) Andresen	27
6.1.2. <i>Brunellia mexicana</i> Standl.	28
6.1.3. <i>Ilex pringlei</i> Standl	29
6.1.4 <i>Ternstroemia tepezapote</i> Shlechtendel & Chamisso in Linnaea	30
4.6. Procesamiento de datos	32
4.6.1. Biomasa total de la planta	32
4.6.2. Relación raíz/vástago	32
4.6.3. Porcentaje de sobrevivencia	32
4.6.4. Análisis estadístico	32
V Resultados	
5.1. Biomasa total de la planta	34
5.2. Relación raíz/vástago	45
5.3. Porcentaje de sobrevivencia	55
VI Discusión	64
VII Conclusiones	72
VIII Literatura citada	73

## INDICE DE TABLAS

1. Propiedades físicas y químicas del suelo de La Sierra de El Rincón, Oaxaca	23
2. Porcentaje de germinación de las seis especies estudiadas	36
3. ANOVA de biomasa total en <i>Pinus chiapensis</i>	38
4. ANOVA de biomasa total en <i>Brunellia mexicana</i>	40
5. ANOVA de la biomasa total en <i>Ilex pringlei</i>	42
6. ANOVA de la biomasa total en <i>Ternstroemia tepezapote</i>	44
7. ANOVA de la relación raíz/vástago en <i>Pinus chiapensis</i>	48
8. ANOVA de relación raíz/vástago en <i>Brunellia mexicana</i>	50
9. ANOVA de relación raíz/vástago en <i>Ilex pringlei</i>	52
10. ANOVA de relación raíz/vástago en <i>Ternstroemia tepezapote</i>	54
11. ANOVA de sobrevivencia en <i>Pinus chiapensis</i>	57
12. ANOVA de sobrevivencia en <i>Brunellia mexicana</i>	59
13. ANOVA de sobrevivencia en <i>Ilex pringlei</i>	61
14. ANOVA de sobrevivencia en <i>Ternstroemia tepezapote</i>	63

## INDICE DE FIGURAS

1. Mapa de ubicación de las parcelas de vegetación	25
2. Biomasa total en <i>Pinus chiapensis</i>	37
3. Biomasa total en <i>Brunellia mexicana</i>	39
4. Biomasa total en <i>Ilex pringlei</i>	41
5. Biomasa total en <i>Ternstroemia tepezapote</i>	43
6. Relación raíz/vástago en <i>Pinus chiapensis</i>	47
7. Relación raíz/vástago en <i>Brunellia mexicana</i>	49
8. Relación raíz/vástago en <i>Ilex pringlei</i>	51
9. Relación raíz/vástago en <i>Ternstroemia tepezapote</i>	53
10. Supervivencia en <i>Pinus chiapensis</i>	56
11. Supervivencia en <i>Brunellia mexicana</i>	58
12. Supervivencia en <i>Ilex pringlei</i>	60
13. Supervivencia en <i>Ternstroemia tepezapote</i>	62

## RESUMEN

Los ecosistemas terrestres sufren cambios direccionales a través del tiempo que, en conjunto, constituyen la sucesión ecológica. Tales cambios involucran a la composición y estructura de la vegetación y a las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo. De hecho, las interacciones suelo-planta son determinantes en la sucesión. Uno de los componentes más importantes del suelo son sus microorganismos, pues participan en la descomposición de la materia orgánica, en el ciclo de nutrimentos y en la nutrición mineral de las plantas. Estos también cambian durante la sucesión y, por su importancia en los ecosistemas, es de esperarse que jueguen un papel crucial en este proceso. Cuando la vegetación original de los ecosistemas es destruida, empieza a desarrollarse en ellos un tipo de sucesión llamada secundaria. En virtud de que gran parte de las acciones humanas involucran alteraciones drásticas en los ecosistemas, el estudio de este proceso es fundamental para proponer acciones de manejo, restauración y conservación. Muy poco es lo que se sabe de la sucesión secundaria en numerosos ecosistemas mexicanos. Algunos de ellos, notables por su gran biodiversidad, como lo es bosque mesófilo de montaña, están cambiando rápidamente como consecuencia de perturbaciones humanas. En la Sierra Norte de Oaxaca, existe un mosaico de etapas sucesionales de este bosque que facilitan el estudio de la sucesión. Estudios en proceso realizados en estas etapas han mostrado que las propiedades del suelo cambian durante la sucesión secundaria de este bosque y que la vegetación presenta cambios drásticos en su composición y estructura. Sin embargo, no sabemos si los cambios observados en el suelo están influenciando al proceso de la sucesión y, de ser así, de qué manera.

Como una exploración preliminar para indagar estas interrogantes, en el presente estudio se analizó la respuesta en crecimiento, sobrevivencia y distribución de recursos de la planta al vástago y a la raíz de especies que se desarrollan en etapas iniciales (*Pinus chiapensis* y *Brunellia mexicana*), intermedias (*Ilex pringlei*) y avanzadas (*Ternstroemia tepezapote*) de la

sucesión de un bosque mesófilo de montaña bajo condiciones de invernadero y riego controlado. Con el fin de tratar de separar la influencia de los organismos del suelo de otras propiedades del suelo, se comparó también la respuesta de estas plantas en suelos esterilizados y no esterilizados. Después de 200 días a partir del trasplante, las plantas fueron cosechadas y se registro su biomasa en peso seco, la relación raíz/vástago y el porcentaje de sobrevivencia para cada tratamiento. En general, se encontró que todas las especies tuvieron su mayor desempeño en suelos no estériles, y una menor proporción raíz-vástago, en suelos no estériles, lo que sugiere que la presencia de los microorganismos del suelo es fundamental para el desarrollo de las plantas. Más aún, en el caso de *Brunellia mexicana*, ésta no se pudo desarrollar en suelos no estériles. Algunas especies como *Ilex pringlei* y *Brunellia mexicana* tuvieron su mejor desempeño en las etapas donde se esperaría hubiera un mayor establecimiento de plántulas en condiciones naturales, lo que sugiere que los cambios del suelo durante la sucesión pudieran contribuir a explicar la abundancia de estas plantas. *Pinus chiapensis*, en cambio, no mostró diferencias de crecimiento entre suelos de diferentes etapas sucesionales, aunque si mostró cambios en la asignación de recursos hacia la raíz. Su presencia en etapas iniciales en condiciones naturales puede deberse a su tolerancia a bajos niveles de nitrógeno y a sus requerimientos de luz. Por su parte, *Ternstroemia tepezapote*, representativa de estadios más avanzados de la sucesión, tuvo su mejor desempeño en suelos de terrenos de cultivo y de acahual,. Así, nuestros resultados indican que plantas de diferentes estadios sucesionales responden de manera diferente a los cambios en el suelo, aunque no siempre lo hacen en consistencia con lo que se esperaría si este fuera el factor más importante para explicar los cambios de vegetación observados en la sucesión. Por consiguiente, los cambios en el suelo son un elemento importante para explicar los cambios sucesionales, pero una comprensión más cabal de este fenómeno requiere la consideración de otros factores ecológicos.

## I INTRODUCCION

El suelo es la región que sustenta la vida vegetal en la mayor parte de los ecosistemas terrestres y del cual las plantas obtienen soporte mecánico y muchos de sus nutrimentos. Químicamente el suelo contiene una gran cantidad de sustancias que no se encuentran en los estratos más profundos de la corteza terrestre. El suelo también es uno de los sitios más dinámicos en interacciones biológicas en la naturaleza, pues en él se realizan la mayor parte de reacciones bioquímicas involucradas en la descomposición de la materia orgánica, la intemperización de las rocas y la nutrición de las plantas (Ortega, 1978; Alexander, 1980).

El suelo está formado por cinco componentes principales: materia mineral, agua, aire, materia orgánica y organismos vivos (Alexander, 1980). En la fracción mineral se encuentran partículas de una gran variedad de tamaño, que se clasifican con base en sus dimensiones y que dará como consecuencia las propiedades físicas del suelo como es la textura, la estructura, el espacio poroso y la densidad del suelo (Gavante, 1979). En general, la composición química de los suelos es muy variable e importante ya que determina la fertilidad del mismo (Alexander, 1980).

La porción orgánica e inorgánica del suelo tiene un efecto notable sobre el componente biológico del suelo debido a su influencia sobre la disponibilidad de nutrimentos, aireación y retención de agua. La acción de los microorganismos de la rizósfera contribuye a la estimulación de la germinación de las semillas y del enraizamiento, al incremento en el suministro y disponibilidad de nutrimentos, mejora de la estructura del suelo y a la protección de la planta frente a tensiones bióticas y abióticas (Barea y Olivares, en prensa), aún es muy poco lo que se sabe del papel que estos organismos juegan en algunos ecosistemas.

La dinámica de los ecosistemas esta fuertemente influenciada por la actividad microbiana del suelo, dado que en los ciclos biogeoquímicos intervienen

los microorganismos. Estos modifican las características edáficas, e influyen, de manera determinante, en la composición y estructura de las comunidades vegetales. Las relaciones entre plantas y el suelo dependen de la actividad de los microorganismos como formadores de suelo, degradadores de materia orgánica o por su participación en las transformaciones de energía o nutrientes, y de una relación más estrecha en donde las plantas aportan requerimientos nutrimentales para los microorganismos y éstos contribuyen al crecimiento de la planta.

La importancia de los microorganismos en ambientes naturales deriva de su ubicuidad, diversidad y, sobre todo, de su gran espectro de actividades ya antes mencionadas que, en la mayoría de los casos repercuten en las plantas superiores con los cuales comparten un determinado hábitat. Cuando se introducen plantas en el sistema la situación de los microorganismos cambia drásticamente, ya que las plantas son las principales suministradoras de substratos energéticos al suelo (Barea y Azcón 1982).

Los cambios experimentados por los ecosistemas a lo largo del tiempo ecológico en un espacio dado constituyen el proceso de sucesión, (Glenn-Lewin et al. 1992). Durante este proceso, las agrupaciones vegetales pueden ir pasando por distintos estados hasta llegar a un estado más o menos estable (climácico). En el caso de la sucesión primaria, las condiciones iniciales son la atmósfera y la roca; pero la actividad de los microorganismos la flora y la fauna, controlados por el clima son los que determinan las características finales del suelo (Margalef, 1974). En el caso de la sucesión secundaria, existe un suelo que fue ocupado previamente por vegetación, pero por, causa de un disturbio, humano o natural, esta vegetación fue eliminada. El suelo desprovisto de vegetación es sujeto a una serie de colonización de plantas que da origen al proceso de sucesión secundaria. Durante este proceso el mismo suelo se transforma por acción de los colonizadores (Connell y Slatyer, 1977).

Desde el punto de vista práctico el estudiar la sucesión secundaria puede ayudar a predecir las tendencias hacia donde se pueden dirigir los ecosistemas por la intervención humana (Requena, 1996). Bajo esta perspectiva, el estudio de

la sucesión es una herramienta indispensable para el diseño de programas racionales de ecosistemas y para su restauración o conservación.

El bosque mesófilo de montaña, una de las comunidades más importantes en cuanto a riqueza florística, que ocupa menos del 0.1 % del territorio nacional, aproximadamente 20,000 km<sup>2</sup> y en ella habitan de manera exclusiva o preferente el 10 % (cerca de 2,5000 especies), del total de la flora mexicana. Rzedowski (1996) estima que este bosque presenta 30 % de especies endémicas para México, y más o menos el 60% si se toma como referencia a México junto con la parte de América Central que abarca hasta el norte de Nicaragua. El estado de Oaxaca cuenta con la mayor superficie del bosque mesófilo de montaña; sin embargo, y a pesar de su importancia biológica, hidrológica y económica es una de las comunidades vegetales más amenazadas de nuestro país debido a la actividad antropogénica, cada vez más intensa (Williams-Linera 1992 y del Casillo 1998). A pesar de esta problemática, muy poco es lo que se sabe de la dinámica de estos bosques ante el disturbio.

Estudios recientes señalan que las propiedades físicas y químicas del suelo cambian durante la sucesión del bosque mesófilo de montaña de la región del Rincón, Sierra Juárez Oaxaca (Bautista y del Castillo en prensa). Así mismo, las tasas de mineralización de nitrógeno cambian: la amonificación se incrementa con la sucesión, mientras que la nitrificación disminuye (Velazquez, 2000). Lo anterior sugiere que las plantas están respondiendo de manera diferente a dicho proceso y que, posiblemente, se presenten cambios microbiológicos en el suelo a lo largo del proceso de sucesión del bosque mesófilo de montaña que podría manifestarse en el desempeño de las especies vegetales. El presente trabajo forma parte de un proyecto cuya finalidad es proporcionar las bases ecológicas para un manejo sustentable del bosque mesófilo de montaña. Específicamente la presente investigación tiene como propósito conocer si los cambios detectados en el suelo durante el proceso de sucesión, se ven reflejados en la biomasa total de la planta, distribución de asimilados y sobrevivencia de especies vegetales, de diferentes etapas sucesionales.

## *Justificación*

Con base en todo lo anterior se puede decir que existe una estrecha relación entre el suelo y el desarrollo de las plantas, y que los microorganismos del suelo participan en dicha relación, ya sea de manera directa o indirecta. Sin embargo, desde el punto de vista de la sucesión de las comunidades vegetales, son muy pocas las investigaciones en las que se incluyen estos tres componentes. La presente investigación es una contribución al conocimiento de dicho proceso, es decir conocer de manera indirecta la influencia de las propiedades físicas, químicas y microbiológicas del suelo en el crecimiento de cuatro especies vegetales nativas de diferentes etapas sucesionales del bosque mesófilo de montaña de la sierra de El Rincón, Oaxaca

## II OBJETIVOS

### 2.1. OBJETIVO GENERAL

Contribuir al conocimiento de la dinámica del bosque mesófilo de montaña a través del estudio de los efectos de las diferencias que el suelo presenta a lo largo de un gradiente sucesional, en el desempeño de cuatro especies vegetales nativas seleccionadas, de esta comunidad vegetal.

### 2.2. OBJETIVOS PARTICULARES:

Analizar el crecimiento de cuatro especies arbóreas del bosque mesófilo de montaña cuya abundancia sugiere selectividad por alguna etapa seral, bajo condiciones de invernadero.

Analizar el efecto de las propiedades físicas, químicas y microbiológicas del suelo sobre el crecimiento de cuatro especies de árboles representativas de diferentes estadios sucesionales de un bosque mesófilo de montaña, en condiciones de invernadero.

### 2.3. HIPOTESIS DE TRABAJO:

- Si las características físicas químicas y microbiológicas del suelo son determinantes en la sucesión entonces:
- Los cambios detectados en las propiedades físicas y químicas del suelo durante la sucesión secundaria del bosque mesófilo montaña deben reflejarse en el desempeño de las plantas.
- El mejor desempeño de las plantas se detectará en los suelos donde estas plantas crecen de manera natural.
- Si las características en la microbiota del suelo cambian en los procesos de sucesión, estos cambios se verán reflejados en el desempeño de las plantas.

### III ANTECEDENTES

El término suelo se refiere al material exterior, de la superficie terrestre, un estrato característicamente diferente del lecho rocoso subyacente. Un cierto número de factores caracteriza esta región de la corteza terrestre. Es la región en la que se sustenta la vida vegetal y de la cual las plantas obtienen soporte mecánico y muchos de sus nutrimentos. Químicamente, el suelo contiene sustancias orgánicas que no se encuentran en los estratos más profundos (Alexander, 1980).

El suelo es una mezcla de sólidos orgánicos e inorgánicos, agua, aire y organismos. Todas estas fases se afectan unas a otras: las reacciones de los sólidos afectan la calidad del aire y el agua, el aire y el agua meteorizan los sólidos, y los microorganismos catalizan muchas reacciones que toman lugar en los suelos (Ortega, 1978).

#### *3.1. Propiedades del suelo:*

La abundancia y distribución de los componentes del suelo determinan las propiedades que lo caracterizan. La proporción relativa en la que se encuentran las partículas minerales agrupadas de acuerdo con su tamaño define la propiedad llamada composición mecánica o textura del suelo. La textura influye sobre diversas características de éste, como la velocidad de infiltración de agua, la magnitud de su retención en el interior del suelo, la facilidad o dificultad para el laboreo y para el intercambio gaseoso, e influye también sobre la fertilidad, sobre todo por la cantidad y tipo de arcillas que posea.

El modo en que las partículas individuales del suelo se agrupan formando agregados estables se llama estructura. Las características del suelo influidas por la estructura son: movimiento del agua (infiltración y drenaje) y del aire, penetrabilidad de las raíces y resistencia a la operatividad de los trabajos de labranza (Donahue et al., 1977).

La densidad del suelo se expresa como su cantidad de masa por unidad de volumen. Conociendo la densidad del suelo es posible estimar la proporción del suelo que ocupa el espacio poroso. La porción total del espacio poroso es importante porque está relacionada con el contenido de agua y de aire del suelo (Gandoy, 1981).

Una de las propiedades químicas fundamentales y que más influencia tiene sobre el comportamiento general del suelo es la relación ácido-base. Esta propiedad se expresa como el valor pH, el cual refleja la actividad del ion  $H^+$  en una solución acuosa (Bonner y Varner, 1976). Los efectos del pH sobre el crecimiento vegetal son mayoritariamente indirectos, pues es de sobra conocida la influencia que ejerce sobre la disponibilidad de nutrimentos y sobre la actividad de muchos grupos microbianos que afectan el desarrollo de las plantas (Cambell, 1987).

Un fenómeno importante del suelo es el intercambio iónico que ocurre a nivel de la superficie de los coloides del suelo, tanto minerales como orgánicos, y los iones presentes en la solución del suelo (Fassbender y Bornemisza, 1987). Se estima que la mayor parte de los nutrimentos aprovechables para las plantas (hasta el 99 %) se encuentran adsorbidas a las superficies coloidales, en el suelo y de ahí pasan, paulatina y continuamente, a la solución del suelo, de donde las raíces de las plantas y el micelio micorrícico los absorben (Donahue, et al., 1977; Cox y Atkins, 1979).

Finalmente, aunque las actividades microbianas y el importante papel de las superficies coloidales logran, en momentos determinados, establecer las condiciones de equilibrio, es el componente sólido mineral el que en último término controla el nivel de los nutrimentos en la solución del suelo, a través de las reacciones químicas a las que se está sometido (disolución, hidrólisis, carbonatación, óxido-reducción, las actividades microbianas del suelo y la formación de complejos; Bolt y Bruggenwert, 1978; Ford, 1984).

### 3.2. Organismos del suelo

El suelo es un medio donde se desarrolla la vida de innumerables especies de organismos. En él se encuentran, según su tamaño desde las microscópicas hasta las especies de roedores o reptiles que, mediante variadas actividades, modifican las condiciones del suelo y, como consecuencia, su capacidad productiva (Robles, 1999).

Una clasificación muy general de los organismos del suelo atiende a su tamaño, es en este sentido como se mencionaran en este trabajo, con especial énfasis en la microflora y macroflora del suelo.

La macroflora esta conformada por el gran número de plantas vasculares terrestres. El sistema radical de ésta es la parte que habita el suelo y la que interactúa con el resto de los habitantes del mismo. La porción aérea tiene capital importancia para el suelo cuando toda o parte de su biomasa es depositada sobre la superficie del suelo e inicia el proceso de descomposición de la materia orgánica (Gallardo et al., 1995; Huang y Shoenau, 1997). El volumen de suelo afectado por las raíces de las plantas y su actividad se conoce con el término de rizósfera. La actividad metabólica de las raíces provoca cambios físicos y, sobre todo, químicos en la rizósfera que afectan a todos los organismos que habitan en ella (Kirlew y Bouldin, 1987; Berthelin et al., 1991; Kirk et al., 1993). Algunas propiedades del suelo son afectadas por el crecimiento y actividad de las raíces, sobre todo la formación de agregados y el drenaje subterráneo (Goss, 1987).

En el suelo habita una comunidad diversa y compleja de algas, bacterias y hongos. Estos microorganismos, junto con los virus y los componentes de la microfauna (amibas, artrópodos, flagelados, nemátodos, etc.), forman la microbiota del suelo (Cambell, 1987). La actividad y diversidad de la microbiota, además de condicionar la fertilidad del suelo, determina la estabilidad y funcionamiento de los ecosistemas naturales y agrosistemas. La diversidad microbiana es esencial para garantizar los ciclos de los nutrimentos y los fenómenos de descomposición de material vegetal en cualquier ecosistema terrestre. Pues en un gramo de suelo pueden existir decenas de millones de microorganismos (Requena, 1996, Barea y Olivares, en prensa)

### 3.2.1. *Relación microorganismos del suelo con las plantas*

Desde el punto de vista de sus relaciones con la planta, los microorganismos del suelo pueden ser saprófitos, parásitos o mutualistas. Los saprófitos utilizan, en vida libre, compuestos orgánicos procedentes de residuos animales, vegetales o microbianos. Los parásitos infectan órganos de la planta y son causa de enfermedades (Barea, 1998).

Los mutualistas, colonizan las raíces de las plantas donde encuentran compuestos carbonados, benefician el desarrollo y nutrición de la planta aportándole nutrimentos minerales. En este tipo de simbiosis, se ha llegado a un grado de especialización tal, que existe obligatoriedad e interdependencia: aunque puedan vivir separados, determinadas actividades fisiológicas sólo pueden llevarlas a cabo en simbiosis. Las simbiosis mutualistas son las responsables de la fijación de nitrógeno (asociación de plantas con bacterias) y de absorción de fósforo (asociación de plantas con hongos micorrízicos)(Barea, 1998).

### 3.2.2. *Importancia de los microorganismos del suelo*

Son múltiples los beneficios que aportan los microorganismos del suelo a la planta; Así, de manera indirecta participan en: (1) el reciclado de nutrimentos minerales, 2) producción de sustancias que inciden en el desarrollo de la planta, como: ácidos orgánicos quelantes; y enzimas, 3) modificación de las propiedades físico-químicas del suelo. (pH, potencial redox, etc.), 4) la utilización de formas de nutrientes como dadores y aceptores de electrones y, 5) la producción de sustancias fitoactivas como: fitohormonas- (auxinas, giberelinas, citoquininas, etileno y ácido abscísico), vitaminas, aminoácidos, enzimas y producción de algunas sustancias fitotóxicas. De manera directa, algunos microorganismos tienen que ver con la germinación y el enraizamiento, además de proteger al vegetal frente a tensiones de diversa índole (Azcón Aguilar y Barea, 1992).

### 3.3. Sucesión

Al fenómeno de cambio de los diferentes tipo de vegetación, a través de las escalas del tiempo ecológico y del espacio se la denomina sucesión (Glenn-Lewin et al., 1992). De acuerdo con las características previas a la colonización de plantas en un área dada, la sucesión puede dividirse en primaria y secundaria, la sucesión primaria se desarrolla en áreas donde no ha existido vegetación previa, por ejemplo, un lugar donde un volcán ha hecho erupción y, por tanto, no existe ningún tipo de vida ni sustrato edáfico. En contraste, la sucesión secundaria es la serie de cambios en la vegetación que se presenta después de que un disturbio (resultado de perturbaciones naturales y/o humanas) ha destruido la vegetación original pero existe sustrato edáfico y especies de plantas en estado latente como: semillas, bulbos, raíces. etc.. Ejemplos de sucesión secundaria son los cambios en la vegetación que suceden después del abandono de tierras agrícolas o del paso de un huracán (Connell y Slatyer, 1977).

La primera teoría formal de la sucesión ecológica fue propuesta por Clements (1916) quien consideró que la sucesión es un proceso direccional del desarrollo de la comunidad vegetal que comprende cambios en su diversidad y composición florística y que culmina en una etapa estable denominada clímax. Sin embargo, los cambios en la diversidad biológica de un ecosistema no sólo se deben a lo que puede observarse a nivel comunitario. Drury y Nisbet (1973) definen a la sucesión como secuencias temporales o espaciales de plantas y/o animales, donde las diferencias de secuencias sucesionales se deben simplemente a un gradiente ambiental al cual se han adaptado las plantas. Por tanto, los cambios a nivel individual como tasas de crecimiento, tasas de sobrevivencia, competencia por espacio, luz, nutrimentos, entre otros, determinan en gran medida el rumbo de la sucesión y estos cambios pueden traer como resultado diferentes tipos de vegetación aparentemente estables (Peet y Christensen, 1980).

Dentro de esta línea de investigación encontramos las aportaciones de Pickett (1976), Noble y Slatyer (1980), quienes se dedicaron a entender la historia de vida de las especies y sus atributos vitales (edad de la primera reproducción,

longevidad, tamaño de la semilla, viabilidad, etc.) para predecir el cambio sucesional (Peet y Christensen 1980, Glenn-Lewin 1992).

Connell y Slatyer (1977), propusieron tres modelos para explicar el proceso sucesional: facilitación, tolerancia e inhibición. En el primero, las especies pioneras llegan al sitio y modifican las condiciones ambientales haciéndolo adecuado para la entrada de otras especies, en el modelo de tolerancia, las especies tardías logran establecerse en presencia o no de las pioneras, lo que determina su permanencia son sus bajos niveles de recursos para poder sobrevivir y reproducirse, y en el modelo de inhibición, que es el mecanismo por el cual las especies tardías no pueden llegar al estado adulto en presencia de las tempranas.

Sin embargo, la sucesión es un fenómeno complejo, que depende de la interacción de todos los atributos bióticos y abióticos que contribuyen al cambio sucesional tales como: historia de vida de los organismos colonizadores, tipo de perturbación, competencia, suelo y clima) en las que los organismos responden diferencialmente tanto en una escala de tiempo ecológico como evolutivo (Pickett, 1976).

### *3.3.1. Los microorganismos del suelo y la sucesión*

La degradación de ecosistemas naturales que se manifiesta en la pérdida de la cubierta vegetal o en el descenso de la productividad agrícola, está relacionada con cambios importantes en la calidad del suelo. Ello incluye la pérdida de la estructura, incremento de la erosión, carencia de nutrimentos asimilables y materia orgánica, así como un descenso en la cantidad, diversidad y actividad de los própagulos microbianos capaces de colonizar la rizósfera.

Los microorganismos del suelo son un indicador muy sensible para detectar la contaminación o degradación de ecosistemas; ya que su diversidad, en particular, es afectada incluso ante cambios o perturbaciones leves (Barea y Olivares, en proceso) Sin embargo, aún faltan investigaciones que permitan conocer el papel que la microbiota del suelo ejerce a nivel ecológico para el desarrollo de las plantas.

### 3.4. Bosque mesófilo de montaña

El bosque mesófilo de montaña engloba a una serie de comunidades vegetales que se caracterizan por prosperar en lugares en que prevalece un clima húmedo y a la vez fresco; equivale a lo que algunos autores de habla inglesa denominan "cloud forest", término que se ha traducido también al español como bosque nublado, selva nublada, bosque de neblina y bosque nebuloso, siendo un bosque bastante heterogéneo desde el punto de vista fisonómico dado que las especies dominantes varían ampliamente de un lugar a otro (Rzedowski, 1996). Entre sus características más generalizadas destacan la abundancia y diversidad de epífitas y de trepadoras leñosas y también de pteridofitas en general, que, en su conjunto, llegan a formar parte importante de la biomasa vegetal.

En México, el bosque mesófilo de montaña ocupa una superficie bastante reducida y fragmentada, dadas las condiciones ambientales que requiere para su desarrollo. Se calcula que ocupa entre el 0.5 y 1 % del territorio nacional. Sin embargo, representa el 10 % de la riqueza florística calculada para todo el país lo que significa que este tipo de vegetación es mucho más diverso por unidad de superficie que cualquier otro en el territorio de la república (Rzedowski, 1996).

En el bosque mesófilo de montaña de la Sierra de El Rincón, resultados preliminares han mostrado que la fertilidad del suelo, tiende a ser muy baja, particularmente en cationes intercambiables y fósforo aprovechable. Por otra parte a medida que la edad del bosque avanza los suelos tienden a ser más ácidos, mientras que el contenido de aluminio intercambiable, fósforo aprovechable y materia orgánica aumentan (Bautista y del Castillo en prensa). Estos datos sugieren que la fertilidad y la microbiota del suelo, cambian durante la sucesión y por lo tanto podrían influir en el crecimiento, establecimiento y desarrollo de las plantas y ser estos cambios determinantes en los procesos de sucesión. Sin embargo, no se tiene conocimiento de ningún estudio en bosque mesófilo de montaña que aporte información sobre el papel de las relaciones suelo-planta en el crecimiento de las especies vegetales y en su dinámica sucesional en esta comunidad vegetal.

### 3.5. Evaluación de la respuesta de la planta al tipo de suelo

Una vez que las semillas agotan sus reservas nutritivas, durante la germinación, el establecimiento de la nueva planta depende de los recursos que encuentre en el medio principalmente: luz, CO<sub>2</sub>, agua y nutrientes. La deficiencia o el exceso de éstos afecta negativamente a la planta. La respuesta que éstas tienen ante los recursos del medio se manifiesta entre otros factores en: a) cambios en sus tasas de crecimiento, b) cambios en sus probabilidades de sobrevivencia, y c) cambios en la asignación de recursos a las diferentes partes de la planta, por ejemplo hacia la parte aérea o hacia la raíz.

#### 3.5.1. Nutrientes

Uno de los recursos fundamentales para el desarrollo de las plantas son los nutrientes, los cuales son tomados por las plantas mediante procesos de difusión y transporte activo principalmente (Herrera et al., 1978).

Los nutrientes son clasificados en micro y macronutrientes en función de la cantidad que las plantas requieren. Los segundos son de gran relevancia para las plantas ya que intervienen en diversos procesos fisiológicos y muchos de ellos se encuentran en cantidades limitadas. Se considera que el fósforo, nitrógeno, potasio, calcio y magnesio, conforman a los nutrientes más importantes, mientras que dentro de los micronutrientes están el hierro, manganeso, aluminio, cobre, zinc, boro, sodio y molibdeno (Hale y Orcutt, 1987).

Todos estos nutrientes se encuentran en forma de iones disueltos en el agua del suelo. Estos son tomados por la raíz y transportados hacia la planta (Jenny, 1980).

En la naturaleza, la disponibilidad de nutrientes varía significativamente de un lugar a otro. Chapin (1991) clasifica a los factores que afectan la disponibilidad de nutrientes en efectos directos e indirectos. Dentro de los efectos directos se encuentran: el material parental, la disponibilidad de agua en el suelo y la acidez del suelo que determinarán directamente las proporciones de minerales que estarán disponibles para las plantas. Sin embargo, otros factores como el clima, la topografía, la vegetación, los microorganismos y el tiempo, modifican la relación

entre el material parental y la disponibilidad de nutrimentos (Chapin et al., 1980, Chapin, 1991, Margalef, 1974).

Los efectos indirectos que afectan la disponibilidad de nutrimentos en la naturaleza engloban el lixiviado de los nutrimentos y la caída y calidad de hojarasca que es la única fuente de recuperación de nutrimentos. La calidad y cantidad de hojarasca determina de manera indirecta la cantidad de nutrimentos que un suelo puede tener (Vitousek, 1984; Chapin, 1988).

De acuerdo con lo anterior, los hábitats pueden ser clasificados en ricos y pobres en función de la cantidad de nutrimentos disponibles que presenten (Chapin, 1980; Hale y Orcutt, 1987). Es importante mencionar, que los nutrimentos no se encuentran distribuidos uniformemente en el suelo. Más bien, están repartidos en paquetes, lo que conduce a pensar que en ambientes ricos la probabilidad de hallar uno de estos paquetes es mucho mayor que en ambientes pobres (Hale y Orcutt, 1987).

La mayor parte de los nutrimentos existen en la naturaleza en forma mineral y de materia orgánica, pero generalmente en estado inaprovechable para las plantas; y se vuelven disponibles mediante la intemperización de los minerales y la descomposición de la materia orgánica (Aguilera y Martínez, 1986).

### 3.5.2. *Crecimiento vegetal*

Aunque el crecimiento vegetal es un concepto utilizado ordinariamente, no es fácil establecer una definición de crecimiento; sin embargo muchos autores lo han referido al resultado de un incremento en tamaño, masa, peso, altura o volumen característico de los seres vivos (Evans, 1963; Hunt, 1975, 1977, 1978). El crecimiento vegetal constituye el resultado de un conjunto de procesos fisiológicos que están ocurriendo simultáneamente en el individuo como la fotosíntesis, la respiración, la absorción y el transporte de nutrimentos, la reubicación de fotosintatos, y el estado hídrico de la planta.

Iriarte (1987) menciona que los primeros estudios de crecimiento de plantas se realizaron con el fin de optimizar el rendimiento agrícola y que éstos sentaron las bases del análisis de crecimiento, nombre genérico que se le ha dado al

conjunto de métodos de estudio y análisis para evaluar el crecimiento de las plantas.

Uno de los parámetros utilizado para este análisis de crecimiento es la biomasa total de la planta la cual representa el peso seco de material vegetal en un determinado tiempo (Hunt, 1978).

El análisis de crecimiento considera otros parámetros, como tasa relativa de crecimiento, tasa neta de asimilación, la tasa de unidad foliar, ya que la tasa de crecimiento de la planta depende simultáneamente de la eficiencia de sus hojas como productoras de nuevo material y de la cantidad de hojas de la planta.

### *3.6. Crecimiento como una respuesta diferencial a la captura de recursos*

La mayoría de las plantas vasculares tienen la posibilidad de responder ante cambios en los recursos, debido a que son capaces de llevar a cabo ajustes plásticos en el tamaño, distribución y morfología de sus órganos (Crick y Grime, 1987; Grime et al., 1986; Jackson y Caldwell, 1989; Cambell et al., 1991). En las plantas esta plasticidad puede manifestarse como cambios en la reasignación interna de los recursos, que pueden relacionarse con patrones de asignación de materia seca entre la parte aérea y la parte subterránea (Aung, 1974; Bloom et al., 1985; Crick y Grime, 1987, Grime et al., 1986). Una manera de evaluar la plasticidad es mediante el análisis de crecimiento, el cual permite dilucidar las relaciones entre los mecanismos que controlan el crecimiento ya que considera los cambios en ciertos componentes del crecimiento que podrían afectar la producción de materia seca (Evans, 1963; Grime y Hunt, 1976; Grime, Crick y Rincon, 1986), cambios que pueden manifestarse como incrementos en los parámetros medidos (Hunt, 1978).

Actualmente, se ha sugerido que la posibilidad de las plantas para modificar el tamaño y distribución de sus órganos origina diferencias entre ellas que son determinantes para explicar cómo es que las diferentes especies pueden capturar los recursos en hábitats heterogéneos (Bradshaw et al., 1965; Grime, 1979; Grime et al., 1986; Huston y Smith, 1987; Tilman, 1988).

La mayoría de los trabajos relacionados con la respuesta de las plantas ante las variaciones de nutrimentos se han enfocado al estudio de la respuesta de las plantas ante condiciones de infertilidad, fertilidad y adición de nutrimentos tanto en condiciones naturales como en condiciones controladas. Entre los trabajos que se tienen al respecto se encuentran entre otros los realizados por Davison (1964); Grime (1977); Chapin (1980).

### 3.6.1. *Relación raíz/vástago*

La tasa de adquisición de nutrimentos depende de entre otros factores de la superficie de la raíz. La relación raíz/vástago llamada también proporción de masa de raíz, generalmente aumenta cuando la planta crece en condiciones limitantes de nutrimentos (o de agua). (Lamber et al., 1998). Esta adaptación es importante particularmente para aquellos iones que se difunden lentamente en el suelo como el fosfato.

### 3.7. *Sobrevivencia*

Las comunidades vegetales no son permanentes a través del tiempo, siempre existe cambio en él numero de especies y de individuos dentro de ellas (Lang y Knight 1983, Turner 1990). La sobrevivencia de los individuos de una especie depende de su capacidad para resistir los cambios bióticos y abióticos del ambiente. En una comunidad vegetal frecuentemente la mortalidad es ocasionada por fenómenos climáticos como sequía, huracanes, deslaves, inundaciones, etc. (Foster 1988, Streng et al. 1989). Sin embargo, las etapas de plántulas y juvenil de las especies arbóreas se ven mayormente afectadas por fenómenos físicos como caída de árboles y ramas (Brokaw 1985, Martínez-Ramos 1985, Lieberman et al. 1985, Clark y Clark 1989), otros riesgos son ocasionados por actividad biótica. herbivoría, enfermedades, parasitismo y depredación (Augspurger 1984, Denslow 1987): La tasa de mortalidad en las etapas tempranas del crecimiento es alta y puede ser diferente para cada sitio y especie (Bazzaz y Pickett 1980, Augspurger y Kelly 1984, Brokaw 1987, Lieberman et al. 1985, Denslow 1987, Lieberman y Lieberman 1987).

### 3.8. Relación sucesión, microorganismos y características físicas y químicas del suelo

No tenemos conocimiento de trabajos sobre la interacción de suelo-planta asociados con el proceso de sucesión vegetal en bosque mesófilo de montaña y los estudios en otros tipos de bosques tropicales o subtropicales no son comunes. Entre ellos destaca el de Janos (1980) quien estudio la influencia de las micorrizas en la sucesión tropical, donde encontró que el estado de la actividad de las micorrizas puede ser virtualmente eliminado después de un disturbio; y sugiere que la actividad de la micorriza se incrementa durante la sucesión, asociada con los cambios de vegetación, partiendo de especies de plantas no micorrizicas, seguida de especies de plantas facultativas hasta llegar a especies de plantas micorrizicas obligadas. Huante, et al. (1993), evaluaron el efecto de la micorriza vesiculo-arbuscular en el crecimiento de cuatro especies de arboles del bosque tropical deciduo de México, y concluyeron que las especies de estadios avanzados de la sucesión del bosque, son más dependientes de las micorrizas que las especies vegetales de estadios tempranos. Así mismo observan que la infección micorrizica contribuye a un aumento en la producción de biomasa, tasa relativa de crecimiento y área foliar. Bever (1994) evaluó las interacciones evolutivas entre cuatro plantas y la comunidad microbiológica del suelo de una comunidad vegetal. La diferenciación de las comunidades del suelo fue medida de manera indirecta, a través de la supervivencia, fenología, crecimiento y relación raíz/vástago de las plantas, bajo condiciones de invernadero. Este autor observó que las plantas presentaban menor crecimiento cuando se desarrollan en suelos provenientes de lugares donde la planta crece de manera natural, por lo que sugiere se presenta un tipo de retroalimentación negativa entre los microorganismos del suelo y las plantas estudiadas.

Entre los trabajos sobre la relación suelo-planta se pueden mencionar los de Compton y Boone (2000), quien concluye que la nitrificación esta fuertemente influenciada por el uso que se le da al suelo, y que la practica de la agricultura disminuye el contenido de nutrientes de los suelos. Knops y Tilman (2000)

Utilizando dos métodos para determinar la dinámica del nitrógeno y del carbono, concluyeron que la práctica de la agricultura resulta en una pérdida de 75 % de N de suelo y 89 % de C, después del abandono de un terreno. Utilizando un modelo matemático, estos autores estiman que se requieren 180 años para el N y 230 años para el C, para la recuperación de este suelo.

Huante, et. al, (1995) compararon la respuesta que tienen en su crecimiento árboles representativos de estadios tempranos y de estadios avanzados de bosque tropical caducifolio, para cuatro concentraciones de fósforo y observaron que las especies de estadios tempranos son más eficientes en el uso de fósforo, aún cuando este se encuentra en bajas concentraciones. Huante et. al (1995) estudiaron la asimilación de nutrientes, de 34 especies de árboles del bosque tropical caducifolio, bajo dos concentraciones diferentes y encontraron que todas las especies estudiadas respondieron de manera diferente en cuanto a la asimilación y tolerancia de las condiciones de nutrientes, lo que refleja la capacidad plástica que cada especie presenta. Katherin et. al, (1995) En su estudio sobre la variación espacial y disponibilidad de nitrógeno en tres estadios sucesionales de vegetación, sugieren que los patrones de variación espacial en los cambios del nitrógeno del suelo a lo largo del proceso de sucesión de la comunidad vegetal, reflejen cambios en la composición de las especies y en el tamaño de cada individuo, en esta comunidad. Tilman (1986) en un experimento en invernadero utilizando plantas y suelos (con diferentes concentraciones de nitrógeno) de diferentes estadios sucesionales, encontró que el nitrógeno del suelo se incrementa significativamente, años después de un disturbio y que la biomasa y la altura de las plantaciones está fuertemente relacionado con el nitrógeno que se encuentra en el suelo. Por otra parte, este autor apoya la hipótesis de que las especies de estadios sucesionales tempranos son dominantes en campos que han sido abandonados por que son más competitivas en cuanto a la asimilación de nitrógeno, por lo que crecen más rápido aún en bajas concentraciones de nitrógeno a diferencia de las especies de estadios sucesionales avanzados.

## IV MATERIALES Y METODOS

### *4.1. Descripción del área de estudio*

El área de estudio se encuentra ubicada en la región de El Rincón, Sierra Norte del Estado de Oaxaca, entre los paralelos 17°15'10" y 17°15' latitud N y los meridianos 95°15' y 96°15' longitud W. Políticamente pertenece a los distritos de Villa Alta e Ixtlán de Juárez. La topografía es montañosa, con altitudes que van desde los 1500 m.s.n.m. hasta los 3000 m.s.n.m.. El clima que presenta es semicálido húmedo a templado, con una precipitación media de 1500 a 2000 mm anuales. La temperatura media es de 20 a 22 grados centígrados. El tipo de sustrato geológico pertenece a esquistos del Cretácico. Conforme a la clasificación de Eerwin Raisa (1964) se encuentra ubicada en la provincia fisiografica de la Sierra Madre del Sur. Se caracteriza por ser un terreno predominantemente montañoso, esta Sierra queda en la porción oriental, el macizo serrano acusa una dirección noroeste-sureste. Esta Sierra ha sido considerada también como una prolongación de la Sierra Madre Oriental, las corrientes de agua de esta región pertenecen a la vertiente del Golfo de México, la red de drenaje es de mediana densidad. Por su génesis, el área se encuentra constituida por relieves de montañas complejas plegadas y falladas (INEGI, 1970). Con respecto a las propiedades físicas y químicas del suelo, este muestra profundos cambios asociados con el proceso de la sucesión secundaria. La materia orgánica, el pH, los niveles de nitrógeno total, así como el aluminio intercambiable tienden a aumentar al avanzar la sucesión. Los elevados niveles de aluminio sugieren problemas de toxicidad o adaptaciones de las plantas nativas para esos niveles. El fósforo aprovechable en los suelos es muy bajo, y tiende a aumentar con la edad del bosque. Los cationes intercambiables, sodio, potasio, calcio y magnesio, son muy bajos y, como consecuencia de una baja capacidad de intercambio catiónico, como se observa en el Tabla 1 (Bautista y del Castillo en prensa).

Tabla 1. Características físicas y químicas de los suelos de El Rincón (valores medios). Tomado de Bautista y del Castillo (en prensa)

VARIABLE	ETAPA I*	ETAPA II*	ETAPA III*	ETAPA IV*	ETAPA V*
M. O. (%)	7.3	8.1	6.9	8.2	12.2
C (%)	4.25	4.7	4.05	4.74	7.1
N (%)	0.3557	0.3354	0.3381	0.3655	0.625
pH en H <sub>2</sub> O	5.53	4.65	4.42	4.13	4.1
Al int cmol(+)Kg <sup>-1</sup>		1.41	2.11	2.13	1.54
ClC cmol(+)Kg <sup>-1</sup>	11.1987	10.2	12.5	16.6	18.6
Na cmol(+)Kg <sup>-1</sup>	0.02624	0	0.0069	0.0011	0.0076
K cmol(+)Kg <sup>-1</sup>	0.315	0.1058	0.0892	0.1659	0.1079
Ca cmol(+)Kg <sup>-1</sup>	1.2368	0.0811	0.2002	0.1026	0.1575
Mg cmol(+)Kg <sup>-1</sup>	0.7107	0.0738	0.0826	0.0699	0.0457
P (μg/g)	0.043	0.0035	0.0109	0.0105	0.0135
Arena (%)	63.6	51.04	41.2	49.8	41.72
Arcilla (%)	16.4	18.6	17.62	13.5	17.8
Limo (%)	20	30.4	41.2	36.7	40.5

Etapa I = Terreno de cultivo, etapa II = 15 años, etapa III = 45 años, etapa IV = 75 años, etapa V = más de 100 años. \* Valores aproximados.

Por su estructura y composición florística, El Rincón se podría ubicar entre los bosques mesófilos superiores (*upper montane rain forest*, Grady; 1995). Sin embargo, por su altitud, este bosque quedaría ubicado dentro de los bosques mesófilos bajos. Estos resultados coinciden con los registrados en Tamaulipas por Puig (1976) y pueden ser consecuencia de un efecto compensatorio de la latitud por la altitud, pues los bosques mesófilos de México presentan la distribución más septentrional de este tipo de vegetación (Blanco, en prensa).

#### 4.2. Cronosecuencias estudiadas

Dado que el bosque mesófilo de montaña de El Rincón presenta un mosaico de etapas sucesionales que van desde campos de cultivo, acahuales (aproximadamente de 15 años a partir del abandono), bosques incipientes (aproximadamente de 45 años), bosques jóvenes (aproximadamente de 75 años) y bosques maduros ( $\geq$  100 años), se estudio una cronosecuencia, la cual se encuentra ubicada en las cercanías de Tanetze de Zaragoza (La laguna) ( $17^{\circ} 22'27''$  N,  $96^{\circ}16'52''$  W) con una altitud media de 1900 m. y San Juan Juquila de Vijanos (Tarantulas) ( $17^{\circ} 20'15''$  N,  $96^{\circ}17'18''$  W) con una altitud de 2000 m.s.n.m.

Esta cronosecuencia presenta características ambientales similares. La cronosecuencia estuvo compuesta por cuatro parcelas de 0.1 ha con una edad aproximada de 15 (acahual), 45 (bosque incipiente) 75 (bosque joven) y 100 años (bosque maduro) a partir de su abandono. Todas ellas fueron usadas previamente con fines agrícolas (maíz de temporal) y un terreno dedicado a la agricultura de temporal, que se designó como la parcela uno con cero años de edad. Así, en total se tuvieron cinco parcelas de vegetación (Figura 1). La edad del bosque fue estimada a partir de la edad de los árboles de *Pinus chiapensis* presentes en los sitios de estudio. Este árbol es uno de los primeros colonizadores después del disturbio en la zona del Rincón a la altitud donde predominaba originalmente el bosque mesófilo de montaña (del Castillo et al., 1995). Para esto se midió el diámetro a la altura de pecho, de todos los árboles de *P. chiapensis* dentro de las parcelas, y se les extrajo una muestra de fuste con un taladro de Pressler. Las muestras se fijaron en monturas de madera, se lijaron y se cuantificó el número de

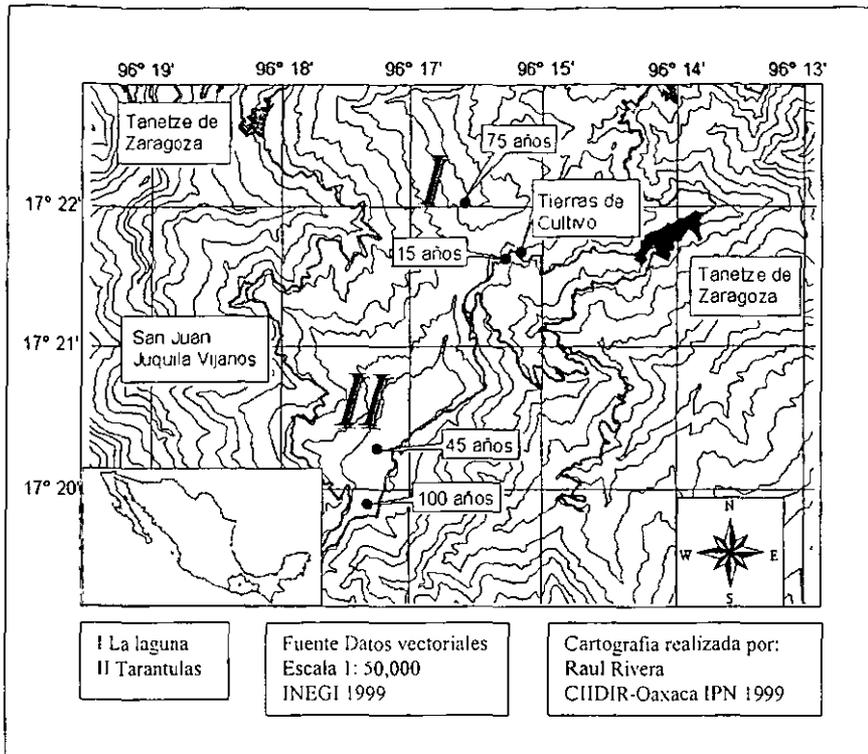


Fig 1. Mapa de ubicación de las parcelas de vegetación del bosque mesófilo de montaña de la Sierra del El Rincón Oaxaca.

anillos no falsos con un microscopio estereoscópico, a fin de estimar la edad del árbol. A la edad obtenida se le añadió el tiempo medio que tarda un árbol en alcanzar la altura de 1.30 m (aproximadamente en siete años, del Castillo et al., 1998), también se consideró la estructura y composición florística del bosque mesófilo de montaña, donde Blanco, (en prensa), muestra que las especies abundantes para cada etapa fueron: *Liquidambar macrophylla*, *Pinus chiapensis*, *Brunellia mexicana* y *Quercus sapotifolia* (15 y 45 años); *Clethra kenoyeri*, *Phyllonoma laticuspis*, *Rapanea jurgensenii* e *Ilex pringlei* (75 y 45 años), *Osmanthus americana*, *Quetzalia occidentalis*, *Persea americana*,

***Ternstroemia tepezapote*** y ***Weinmannia pinnata*** (>100 años) (Blanco, en proceso).

Al ser la edad de las parcelas aproximada, de aquí en adelante se les denominara etapa uno a la de campo de cultivo; etapa dos; a la de 15 años, etapa tres, a la de 45 años, etapa cuatro; a la de 75 años y etapa 5; a la de 100 años.

#### 4.3. *Sistemas de estudio*

Solo se tomaron muestras superficiales del suelo, pertenecientes a los horizontes O y A, pues en ellos es donde se desarrollan las raíces de las plántulas recién establecidas.

Estudios preliminares sobre las propiedades físicas y químicas del suelo de El Rincón muestran que a medida que la edad del bosque avanza la tasa de mineralización cambia: la amonificación se incrementa con la sucesión y la nitrificación disminuye (Velázquez, 2000). La cantidad de materia orgánica y niveles de nitrógeno total se incrementa, así como el Aluminio intercambiable. Por otro lado, la fertilidad del suelo es muy baja, particularmente en fósforo aprovechable y cationes intercambiables (Na, K, Ca y Mg) y como consecuencia la capacidad de intercambio catiónico es baja. El pH tiende a ser más ácido (Bautista y del Castillo en prensa).

Los frutos fueron colectados de las cinco parcelas de vegetación previamente seleccionadas, suponiendo que cada parcela pertenece a una etapa sucesional diferente del bosque mesófilo de montaña.

Se colectaron frutos de por lo menos diez individuos de ***Pinus chiapensis*** (Mart.) Andresen, ***Brunellia mexicana*** Standl, ***Ilex pringlei*** Standl, ***Ternstroemia tepezapote*** Schlechtendel & Chamisso in Linnaea. ***Osmantus americana*** (L.) Benth & Hook y ***Rapanea myricoides*** (Schldl.) Lundell, en el periodo comprendido de octubre de 1998 a febrero de 1999.

#### 4.4. *Trabajo de laboratorio:*

Tanto la obtención de las semillas de los frutos como las pruebas de escarificación, germinación y crecimiento de plántulas para las especies antes

citadas; así como el tratamiento y análisis de las muestras de suelo fueron realizadas en el invernadero del CIIDIR-Oaxaca (Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional Oaxaca del Instituto Politécnico Nacional), Las muestras de suelo se secaron y tamizaron a fin de homogeneizar el sustrato.

El proceso de escarificación de las semillas colectadas se llevó a cabo con ácido sulfúrico 0.5 N para todas las especies, excepto *Pinus chiapensis*. Las pruebas de germinación se realizaron en el invernadero, en cajas de petri. Se seleccionaron las especies con base en: a) disponibilidad de semillas, b) porcentajes de germinación altos y c) que mostraran selectividad por alguna etapa sucesional. A continuación se presenta la descripción botánica de las cuatro especies seleccionadas, ya que de las otras dos (*Osmantus americana* (L) Benth & Hook y *Rapanea myricoides* (Schldl.) Lundell) no se logró su germinación.

#### 4.5. Descripción botánica de las especies seleccionadas

##### 4.5.1. *Pinus chiapensis* (Mart.) Andresen

División: PINOPHYTA (Gimnospermas).

Subdivisión: PINOPHYTA.

Clase: Coniferopsida (Coníferas)

Orden: Coniferales

Familia: PINACEAE

Género: *Pinus*

Especie: *Pinus chiapensis*.

Descripción botánica: *Pinus chiapensis* es un pino blanco (subgénero Haploxylon de la sección Cembra, como todos los pinos de dicha sección este pino tiene 5 acículas con vaina decidua, el umbo de los conos femeninos es terminal y la semilla tiene un ala bien desarrollada (Perry, 1991). Probablemente inmigró a México desde Norte América en los periodos glaciares del Pleistoceno por lo que su distribución geográfica actual es aparentemente relictual. (Donahue et al. 1991.

El origen y las relaciones filogenéticas de este pino inciertas. Pudo haberse originado en Centro América y ahí emigrar a México. O quizás durante las glaciaciones emigró hacia el sur en México y Guatemala donde ha permanecido como reservorio cuando las glaciaciones se retiraron de esas regiones (Perry, 1991; Donahue et al., 1991; del Castillo et al., 1995).

Mas aún, la IUCN (1989) considera a *P. chiapensis* como vulnerable y la Secretaria de Desarrollo Social (1994) la ha catalogado como una especie que requiere de protección especial. Estudios recientes de vegetación indican que esta especie es representativa de estadios sucesionales tempranos del bosque mesófilo de montaña de la Sierra del Rincón, Oaxaca (del Castillo, 1996).

#### 4.5.2. *Brunellia mexicana* Standl.

División: MAGNOLIOPHYTA.

Clase: MAGNOLIOPSIDA (Dicotiledóneas)

Subclase: Rosidae.

Orden: Rosales

Familia: Brunelliaceae.

Género: *Brunellia*

Especie: *Brunellia mexicana*.

Nombre común: Cedrillo, hule blanco (Huehuetenango).

Descripción botánica: Pequeños árboles de 6 m de alto o más, algunos hasta más de 30 m de alto, con ramas gruesas, las ramas juveniles son glabras grandes y alejadas, las hojas 11-17, pequeñas, pecioladas, oblongas o ablongo lanceoladas, 6-14 cm de longitud y de 2-4.5 cm de ancho acuminada o largo acuminada, oblicuas en la base y redondeadas sin punta muy aserradas, de color verde intenso y glabras en el haz, envez verde claro. El envez del juvenil usualmente glauco, velutinoso, piloso, algunas veces glabro en el eje. El raquis muchas veces matizado de rojo o rosa. Paniculas de casi 15 cm. de ancho, denso y con muchas flores. Flores largas, pedunculadas, brácteas densamente

tomentosas, pedicelos de 4-7 mm de longitud, caliz lobado oblongo-ovado de 2.5 mm de longitud, tomentulosos, carpelos de los frutos de 4 a 5 comprimidos de 5 mm de longitud, densamente tomentosos. Semillas de 2 mm de longitud, castaño obscuro.

De bosques mixtos, húmedos o lluviosos, que presenten una altitud de 1300-3000 m.

Distribución: Se distribuye en el Sur de México y en Guatemala. Según Rzedowski (1996) la familia Brunelliaceae crece preferentemente en bosque mesófilo de montaña y estudios de vegetación en la Sierra de El Rincón, Oaxaca, sugieren que esta especie es representativa de etapas serales iniciales del bosque mesófilo de montaña.

#### 4.5.3. *Ilex pringlei* Standl

División: MAGNOLIOPHYTA.

Clase: MAGNOLIOPSIDA (Dicotiledóneas).

Subclase: Rosidae.

Orden: Celastrales.

Familia: Aquifoliaceae.

Género: *Ilex*

Especie: *Ilex pringlei* Standl

Descripción botánica: Bracteos pubescentes o glabras, hojas ovadas o elípticas de 4 a 6 cm de largo, redondeada en la base, acuminada abruptamente en el apice, lustrosas, poco espinuladas. Pistilos pedicelados de 5 a 9 mm de longitud. Flores de 6 a 7 repartidas, frutos globosos de 6 mm de diámetro, con seis semillas muy resistentes y lisas. Inflorescencias fasciculadas, solamente en la parte superior son solitarias.

Estudios de vegetación en la Sierra de El Rincón indican que esta especie se desarrolla en estadios sucesionales intermedios del Bosque mesófilo de montaña (Blanco, en prensa).

#### 4.5.4. *Ternstroemia tepezapote* Shlechtendel & Chamisso in Linnaea

División: MAGNOLIOPHYTA.

Clase: MAGNOLIOPSIDA (Dicotiledóneas).

Subclase: Dilleniidae.

Orden: Theales.

Familia: Theaceae.

Género: *Ternstroemia*

Especie: *Ternstroemia tepezapote* Shlechtendel & Chamisso in Linnaea

Descripción botánica: Ramas grises verticiladas, hojas coriáceas oblongo-ovadas o ovadas de 7-13 cm de largo y 3-4 cm de ancho, ápice obtuso o redondeado, frecuentemente redondeado acuminado, atenuado en la base, margen entero o delgadamente crenulado, sobrevoluto, la vena media por encima caniculada, venas inconspicuas en ambas superficies, peciolo de 0.7-1 cm de longitud, pedicelos 1.5-2.5 cm de longitud, 3mm. Margen glandular denticular, cáliz lobado imbricado desigual, los otros lóbulos suborbiculares de 8 mm de largo y ancho, el margen glandular denticulado, el interior de los lóbulos ampliamente ovado y subelíptico de 9 mm de longitud y 6 mm de ancho, apiculado, todo el margen escarioso. Pétalos lanceolados ovados de 8 mm. de longitud y 4 mm de ancho, ápice agudo, unido estrechamente a la mitad de su largo, 50 estambres biseriados de 4.5-5.5 mm de longitud, los filamentos de 1.0-1.5 mm de longitud un poco complicado, unido a la base de la corola, las anteras de 2.5-3.0 mm de longitud. Ovario aplanado y embonado de 1.5-2.0 de longitud. 3 mm de diámetro, dos celdas, cada celda con 4 o 5 lóbulos, estilo 6-7 cm de longitud, estigma puntiforme, fruto cónico o subcónico de 1-2 cm de longitud y de 1.0-1.5 de diámetro.

Esta especie se desarrolla en estadios sucesionales más avanzados del bosque mesófilo de montaña en la Sierra de El Rincón, Oaxaca (Blanco, en prensa).

Una vez seleccionadas las especies, se pusieron a germinar entre 300 y 400 semillas en cajas de germinación en suelo estéril y bajo condiciones de invernadero a una temperatura promedio de 25°C, en donde se mantuvieron hasta la aparición de las primeras hojas verdaderas. Posteriormente, se llevó a cabo el trasplante a bolsas de plástico negro (de 22 cm de largo y 12 cm de ancho, previamente perforadas para facilitar la aireación) en suelo de las cinco parcelas (procedentes de terrenos de cultivo y de bosque de aproximadamente 15, 45, 75 y más de 100 años de edad) con su correspondiente testigo (suelo estéril), el suelo se esterilizó en autoclave a una temperatura de 125° C y una presión de 20 P. Se formaron lotes de 20 plántulas por tratamiento (estéril y no estéril); es decir, por cada especie y etapa sucesional (tierra de cultivo, de bosque de 15, 45, 75 y más de 100 años). El criterio para establecer la distribución de plántulas en el invernadero fue al azar, tratando de tener la mayor distancia posible entre tratamientos.

Las plántulas se regaron diario a capacidad de campo. Para evitar posibles interferencias por el agua de riego que se utilizó, ésta se trató con un suavizador para eliminar las sales disueltas y posteriormente se llevó a punto de ebullición durante 15 minutos para destruir a los microorganismos que se pudieran encontrar.

Para evaluar la diferencia en cuanto a crecimiento de las plántulas de las especies utilizadas, (dependiendo del tipo de suelo en que se desarrolló la planta: estéril, no estéril y edad del suelo, e interacción entre ambos factores) se efectuaron dos cosechas (inicial y final). La cosecha inicial se llevó a cabo el día del trasplante; y la cosecha final a los 200 días después del trasplante. Después de cada cosecha, las plántulas se separaron en parte aérea (hojas y tallo) y parte subterránea (raíz) colocándolas en cajas de aluminio, las cuales se llevaron a peso constante a una temperatura de 80°C. Este material vegetal se pesó en una balanza analítica.

## 4.6. Procesamiento de datos

### 4.6.1. Biomasa total de la planta

Con los datos de peso seco total al inicio de experimento y el peso final al termino del experimento se determino la biomasa total de la planta (Evans, 1963), mediante la siguiente fórmula:

$$C = W_f - W_i$$

donde  $W_i$  es el peso seco al inicio del experimento y  $W_f$  es el peso seco al termino del experimento

### 4.6.2. Relación raíz/vástago

Para conocer la distribución de la biomasa de las plántulas se consideraron las porciones de la biomasa de la raíz y la porción de la parte aérea (tallos y hojas). La fórmula de calculo de este parámetro es la siguiente (Evans 1963; Hunt 1978):

$$\text{Relación raíz/vástago} = \text{peso seco de raíz} / \text{Peso seco de tallo y hojas}$$

### 4.6.3. Porcentaje de sobrevivencia

Para determinar el porcentaje de sobrevivencia de cada especie se utilizó la siguiente fórmula:

$$\text{Sobrevivencia} = 100 \times N_f / N_i$$

Donde  $N_f$  es el número de individuos al final del experimento y  $N_i$  es el número de individuos al inicio del experimento.

### 4.6.4. Análisis estadístico

Una vez obtenidos los valores de biomasa de la planta, la relación raíz/vástago y la sobrevivencia se realizó el análisis de varianza (ANOVA).

Para ello se empleo el siguiente modelo estadístico, por especie:

$$Y = \text{Int} + E + T + E*t$$

Donde Y es la variable de respuesta (*biomasa de la planta (C), sobrevivencia, relación raíz/vástago*)

*Int*= intercepto o media general.

*E*= etapa sucesional.

*T*= tratamiento de esterilización o testigo sin esterilizar

*E\*t* =interacción etapa sucesional por tratamiento de esterilización.

A fin de examinar con mayor detalle los efectos asociados con la edad del bosque se descompuso este factor en tres componentes: lineal, cuadrático y cúbico. Para ello se manejo esta variable como una escala ordinal pues, como ya se mencionó anteriormente no conocemos exactamente la edad de los sitios donde se tomaron las muestras de suelo; sin embargo, sabemos que los suelos de la etapa cinco corresponden a suelos de bosque más viejos que los de la etapa cuatro y estos a su vez más viejos que los de la etapa tres y así sucesivamente (ver por ejemplo Siegel 1980). Un comportamiento lineal significativo indicaría que la propiedad evaluada tiende a incrementarse o disminuir de manera lineal a lo largo de la etapa estudiada, los comportamientos cuadráticos o cúbicos revelarían la existencia de una tendencia curvilínea con un máximo (o un mínimo) (componente cuadrático), o un máximo y un mínimo (componente cúbico). Estos, sin embargo no tienen que estar necesariamente dentro del intervalo de valores de tiempo usado. Una interacción significativa, significaría que los cambios en la respuesta observada de la planta con respecto al tipo de suelo está condicionada por el tratamiento que se le dio a éste (esterilizado o sin esterilizar)

## V RESULTADOS

De las seis especies seleccionadas sólo *Pinus chiapensis*, *Brunellia mexicana*, *Ilex pringlie* y *Ternstroemia tepezapote* fueron empleadas, debido a que de las semillas de *Osmantus americana* y *Rapanea myricoides* no se tuvo germinación. En la Tabla 2 se observa el porcentaje de germinación obtenido para cada especie. En general, las cuatro especies estudiadas respondieron de manera diferente a los tratamientos tanto en su biomasa total (C) como en la relación raíz/tallo (*r/v*) y porcentaje de sobrevivencia.

### 5.1. Biomasa total de la planta (C)

Con base en el análisis estadístico *Pinus chiapensis* fue la única especie que no tuvo diferencias significativas, para la biomasa tanto para el factor edad como para el proceso de esterilización (Tabla 3). En la figura 2 se puede ver como la biomasa presenta un comportamiento más o menos constante para las diferentes edades del bosque, así como para el proceso de esterilización. Así mismo, *Pinus chiapensis* fue la especie que tuvo la menor biomasa de todas las especies estudiadas.

Para las especies *Brunellia mexicana*, *Ilex pringlie* y *Ternstroemia tepezapote*, la mayor biomasa se registró en suelos sin esterilizar provenientes de bosques jóvenes. De ellas, *B. mexicana* fue la que presentó la mayor biomasa, seguida de *I. pringlie* y, por último, *T. tepezapote*.

En particular, para *B. mexicana* sólo se tienen registrados los valores para el tratamiento sin esterilizar, ya que en suelos que recibieron el proceso de esterilización, no se desarrollaron las plántulas, y todas ellas murieron durante la primera semana de iniciado el experimento.

Con base en el análisis de varianza, *B. mexicana* mostró una tendencia cuadrática, altamente significativa con respecto a la edad (Tabla 4), con un mínimo en los suelos de bosques jóvenes (etapa 3) (Fig. 3).

Como ya se mencionó, la mayor biomasa para *I. pringlei* se registró en suelos sin esterilizar; sin embargo, esta variable varió en función de la edad y del proceso de esterilización, pero el efecto entre estos dos factores no fue independiente (tabla 5). Esto es, hubo una interacción significativa entre ambas variables. En suelos no estériles, la biomasa tuvo un máximo en suelos de acahual (etapa II), a partir del cual ésta disminuyó para alcanzar un mínimo en suelos de bosques jóvenes y maduros (etapa IV y V respectivamente). En suelos estériles en cambio, la biomasa en general tendió a incrementarse con la edad del sitio a partir del abandono. En particular la etapa de bosque maduro fue donde la biomasa fue máxima (figura 4).

Al igual que *Ilex pringlei*, la biomasa de *Ternstroemia tepezapote* varió con relación a la edad del bosque y al proceso de esterilización. El efecto entre ambos factores no fue independiente. Como en *Ilex pringlei*, los valores más altos de biomasa se obtuvieron en suelos no estériles para cada edad particular. El efecto de la edad dependió del tratamiento que se le dió al suelo como lo evidencia la interacción significativa. En ambos tratamientos la biomasa fue mayor en suelos derivados de etapas serales incipientes (etapa I y II suelos no estériles; etapa 2 suelos estériles) y tendió a disminuir, de manera más o menos lineal hacia etapas avanzadas. Aunque en suelos estériles, la biomasa tuvo un máximo en suelos de acahual y un mínimo en suelos de campo de cultivo (Tabla 6, fig. 5)

Tabla 2. Porcentaje de germinación de especies seleccionadas que crecen en el bosque mesófilo de montaña de la Sierra Norte, de El Rincón, Estado de Oaxaca.

Especie	Germinación (%)
<i>Brunellia mexicana</i>	48
<i>Ilex pringlei</i>	80
<i>Pinus chiapensis</i>	70
<i>Ternstroemia tepezapote</i>	80

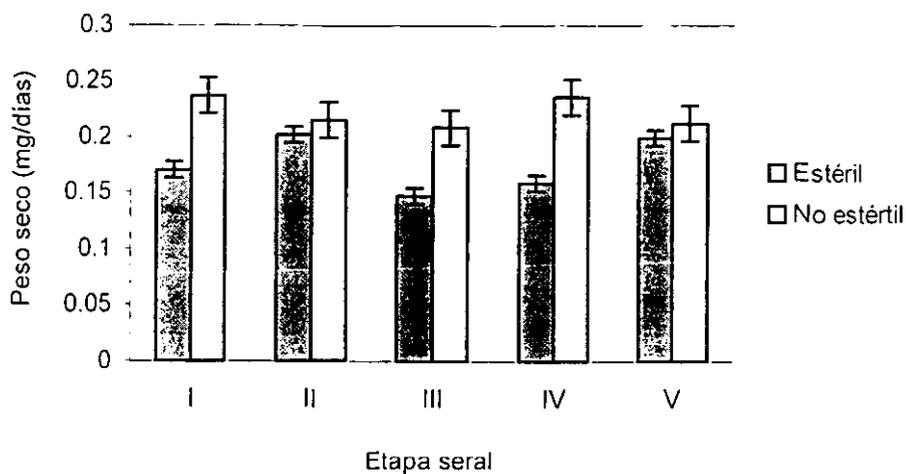


Fig. 2. Biomasa total de *Pinus chiapensis* (media  $\pm$  error estándar) en suelo estéril y no estéril de bosque mesófilo de montaña de diferentes estadios sucesionales bajo condiciones de invernadero.

Tabla 3. Análisis de varianza de la biomasa total ( C ) de *Pinus chiapensis* en condiciones de invernadero en suelo estéril y no estéril de bosque mesófilo de montaña de diferentes edades y tierra de cultivo.

<i>Análisis de varianza</i>				
Fuente	g. l.	S. C.	C. M.	F
Modelo	9	0.1036	0.0115	0.65 <i>n. s.</i>
Edad	4	0.0175	0.0043	0.25 <i>n. s.</i>
Tratamiento del suelo	1	0.0802	0.0802	4.51 <i>n. s.</i>
Edad* Tratamiento del suelo	4	0.0324	0.0081	0.46 <i>n. s.</i>
Error	170	3.020	0.0177	
Total	179	3.124		

*n. s.* No significativo

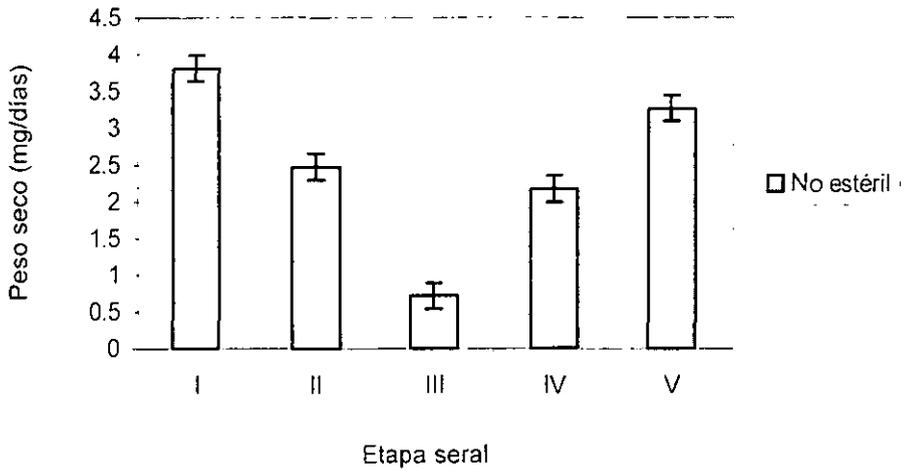


Fig. 3. Biomasa total de *Brunellia mexicana* (media  $\pm$  error estándar) en suelo no estéril de bosque mesófilo de montaña de diferentes estadios sucesionales bajo condiciones de invernadero.

Tabla 4. Análisis de varianza de la biomasa total ( C ) de *Brunellia mexicana* en condiciones de invernadero en suelo no estéril de bosque mesófilo de montaña de diferentes edades y tierra de cultivo,

a) Análisis de varianza

Fuente	g. l.	S. C.	C. M.	F
Modelo (Edad)	4	39.13	9.78	8.87 ***
Error	50	55.11	1.1	
Total	54	94.24		

b) Estimación de parámetros

Parámetro	Valor estimado	Error estandar	T para la H <sub>0</sub>
Edad (Lineal)	0.3911	0.998	-1.39 n.s
Edad (Cuadrático)	8.0744	1.371	5.89***
Edad (Cúbico)	0.8260	0.9	0.92 n. s.

\*\*\*  $P < 0.0001$ , n. s. No significativo.

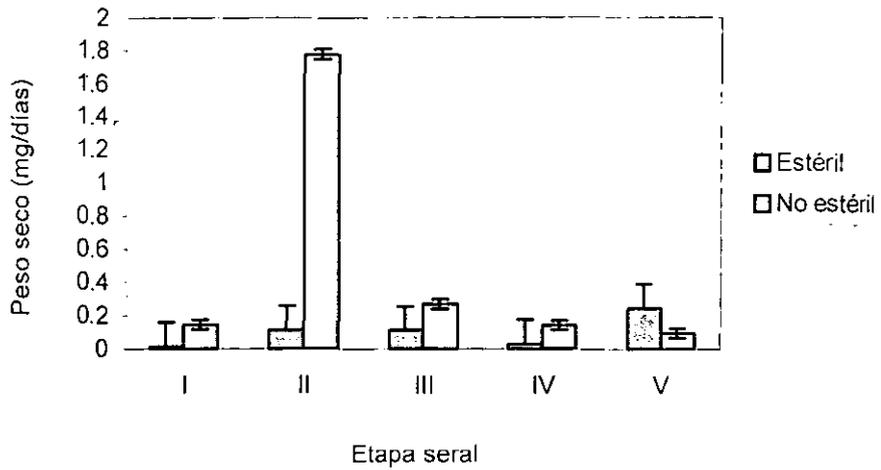


Fig. 4. Biomasa total de *Ilex pringlei* (media  $\pm$  error estándar) en suelo estéril y no estéril de bosque mesófilo de montaña de diferentes estadios sucesionales bajo condiciones de invernadero.

Tabla 5. Análisis de varianza de la biomasa total ( C ) de *Ilex pringlei* en condiciones de invernadero en suelo estéril y no estéril de bosque mesófilo de montaña de diferentes edades y tierra de cultivo.

a) Análisis de varianza

Fuente	g. l.	S. C.	C. M.	F
Modelo	9	40.446	4.49	10.9***
Edad	4	12.96	3.2	7.8***
Tratamiento de suelo	1	2.394	2.394	5.8**
Edad X Tratamiento del suelo	4	12.7	3.18	7.72***
Error	88	36.27	0.4	
Total	97	76.72		

b) Estimación de parámetros

Parámetro	Valor estimado	Error estandar	T para la Ho
Edad (Lineal)	-0.6781	0.6409	-1.06 n. s.
Edad (Cuadrático)	-0.9079	0.7381	-1.23 n. s.
Edad (Cúbico)	-1.1013	0.4408	-2.5 *
Edad(lineal) X Tratamiento del suelo	-1.0613	0.6285	-1.69 n. s.
Edad (Cuadrático) X Tratamiento del suelo	-1.2911	0.7983	-1.62
Edad (Cúbico) X Tratamiento del suelo	-1.4845	0.4863	-3.05**

\*\*\*  $P < 0.0001$ , \*\*  $P < 0.01$ , \*  $P < 0.05$ , n. s. No significativo

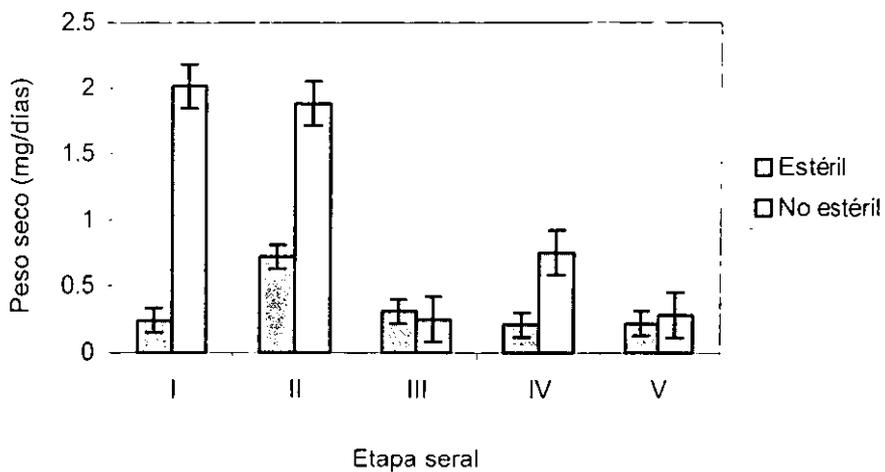


Fig. 5. Biomasa total de *Ternstroemia tepezapote* (media  $\pm$  error estándar) en suelo estéril y no estéril de bosque mesófilo de montaña de diferentes estadios sucesionales bajo condiciones de invernadero.

Tabla 6. Análisis de varianza de la biomasa total ( C ) de *Ternstroemia tepezapote* en condiciones de invernadero en suelo estéril y no estéril de bosque mesófilo de montaña de diferentes edades y terreno de cultivo.

a) Análisis de varianza

Fuente	g. l.	S. C.	C. M.	F
Modelo	9	45.98	5.1	16.62 ****
Edad	4	17.79	4.44	7.65 ****
Tratamiento del suelo	1	9.08	9.08	15.62 ***
Edad X Tratamiento del suelo	4	9.51	2.38	4.09 **
Error	89	51.7	0.5813	
Total	98	97.7		

b) Estimación de parámetros

Parámetro	Valor estimado	Error estandar	T para la Ho
Edad (Lineal)	-2.569	0.6440	-3.99 ****
Edad (Cuadrático)	0.4175	0.7723	0.54 n s
Edad (Cúbico)	-1.0120	0.5178	-1.95 *
Edad (lineal) X Tratamiento del suelo	-3.2656	0.6620	-4.93 ****
Edad (Cuadrático) X Tratamiento del suelo	-0.2783	0.8007	-0.27 n. s.
Edad(Cúbico) X Tratamiento del suelo	-1.7079	0.5084	-3.36 ***

\*\*\*\*  $P < 0.0001$ , \*\*\*  $P < 0.001$ , \*\*  $P < 0.01$ , \*  $P < 0.05$ , n. s. No significativo.

### 5.3. Relación raíz/vástago

Este factor varió considerablemente para cada especie y etapa sucesional. Sin embargo, aunque el mínimo varió dependiendo de la especie, éste siempre se obtuvo en suelos no estériles y, excepto por *Pinus chiapensis* y *Brunellia mexicana*, los valores más altos se obtuvieron en suelos de etapas avanzadas tanto estériles como no estériles.

La relación raíz/vástago de *P. chiapensis* varió significativamente con respecto a la edad, el proceso de esterilización y la interacción entre ambos factores, tanto la edad como la interacción entre factores registraron un comportamiento lineal y cuadrático significativo (Tabla 7). En términos generales, los valores para la  $r/v$  en suelo no esterilizado fueron menores a los obtenidos en suelo esterilizado, excepto por el máximo registrado en suelo de acahual (etapa II). En suelo no estéril, la  $r/v$  se mantiene más o menos constante, en todas las edades, pero en suelos de acahual (etapa II) tuvo un máximo, lo que explica el comportamiento curvilíneo obtenido para la edad. En suelo estéril la  $r/v$  de *P. chiapensis* tendió a aumentar a partir de los suelos de bosques jóvenes (etapa 4), para tener un máximo en suelos de bosques maduros (etapa V) (Figura 6).

*Brunellia mexicana* en su relación raíz/vástago en general tendió a disminuir con la edad del bosque, lo que queda evidenciado en el análisis estadístico obtenido que muestra un efecto lineal negativo altamente significativo (Tabla 8). El máximo para este factor se registró en suelo de acahual (etapa II) y el mínimo en suelo de bosque maduro (etapa V) (Figura 7) Pero en sí tuvo un comportamiento muy semejante al de *P. chiapensis* en suelo no estéril.

La relación raíz/vástago de *Ilex pringlei* tuvo diferencias significativas tanto para la edad como para el tratamiento del suelo. Obteniendo un comportamiento curvilíneo complejo lineal y cuadrático significativo para la edad del bosque. Estadísticamente no se encontró interacción entre el factor edad y el proceso de esterilización para esta especie (Tabla 9). Así la  $r/v$  en suelo estéril y no estéril, en general, tendió a aumentar conforme avanza la edad del bosque. Los valores más altos para la  $r/v$  para ambos tratamientos del suelo se obtuvieron bosques

maduros (etapa V). Los valores mínimos de la  $r/v$  para suelos esterilizados se registraron en suelos de acahual, de bosques incipientes y de bosques jóvenes (etapas II, III y IV), en el caso de los suelos no esterilizados, el mínimo se registró en suelos de campo de cultivo (etapa I) (Figura 8).

La relación raíz/vástago de *T. tepezapote* varió en función de la edad y el proceso de esterilización, pero el efecto de ambos factores no fue independiente. Dicha interacción presentó una tendencia curvilínea compleja con efectos significativos lineales, cuadráticos y cúbicos (Tabla 10). En ambos tipos de suelo hubo un mínimo en etapas intermedias y el valor máximo se encontró en suelo de bosque de edades avanzadas, pero el máximo en suelo no estéril fue más elevado que el máximo de suelos esterilizados. En general la  $r/v$  en suelo estéril fue mayor a la registrada en suelo no estéril, excepto por el máximo registrado en suelo no estéril de la etapa 5 (Figura 8).

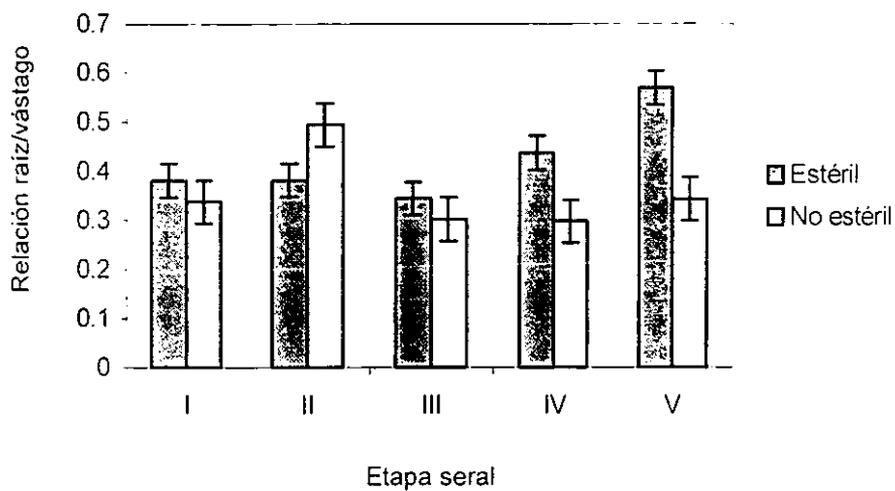


Fig. 6. Relación raíz/vástago de *Pinus chiapensis* (media  $\pm$  error estándar) en suelo estéril y no estéril de bosque mesófilo de montaña de diferentes estadios sucesionales bajo condiciones de invernadero.

Tabla 7. Análisis de varianza para la relación raíz/vástago (r/v) de *Pinus chiapensis* en condiciones de invernadero en suelo estéril y no estéril de bosque mesófilo de montaña de diferentes edades y terreno de cultivo.

a) Análisis de varianza

Fuente	g. l.	S. C.	C. M.	F
Modelo	9	499578.3	55508.7	6.99 ****
Edad	4	192608.4	48152.1	6.07 ****
Tratamiento del suelo	1	80867.5	80867.5	10.19 ***
Edad X Tratamiento del suelo	4	145957.6	36489.4	4.6 ***
Error	170	1349247.7	7936.7	
Total	179	1848826		

b) Estimación de parámetros

Parámetro	Valor estimado	Error estándar	T para la Ho
Edad (Lineal)	115.02	51.7	2.23 *
Edad (Cuadrático)	125.4	62.42	2.01 *
Edad (Cúbico)	-28.4	43.6	-0.65 n. s.
Edad (lineal) X Tratamiento del suelo	161.42	55.9	2.89 **
Edad (Cuadrático) X Tratamiento del suelo	171.8	60.5	2.84 **
Edad (Cúbico) X Tratamiento del suelo	18	44.5	0.40 n. s.

\*\*\*\*  $P < 0.0001$ , \*\*\*  $P < 0.001$ , \*\*  $P < 0.01$ , \*  $P < 0.05$ , n. s. No significativo.

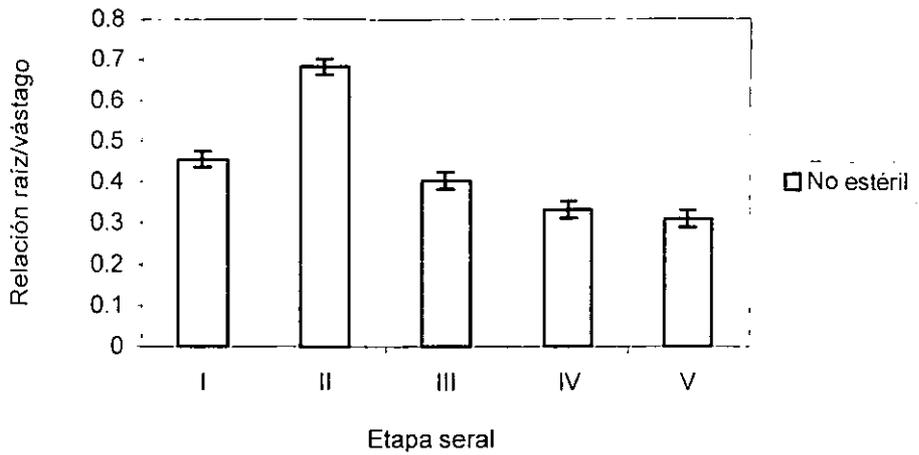


Fig. 7. Relación raíz/vástago de *Brunellia mexicana* (media ± error estándar) en suelo no estéril de bosque mesófilo de montaña de diferentes estadios sucesionales bajo condiciones de invernadero.

Tabla 8. Análisis de varianza de la relación raíz/vástago ( $r/v$ ) de *Brunellia mexicana* en condiciones de invernadero en suelo no estéril de bosque mesófilo de montaña de diferentes edades y de tierra de cultivo.

a) Análisis de varianza				
Fuente	g. l.	S. C	C. M	F
Modelo (Edad)	4	12863.6	3215.9	13.3 ***
Error	65	15713.9	241.75	
Total	69	28577.5		

b) Estimación de parámetros			
Parámetro	Valor estimado	Error estandar	T para la Ho
Edad (Lineal)	-81.2	11.9	-6.84 ***
Edad (Cuadrático)	-15.3	18.3	0.84 n. s.
Edad (Cúbico)	-20.99	12.4	-1.70 n. s.

\*\*\*  $P < 0.0001$ , n s. No significativo.

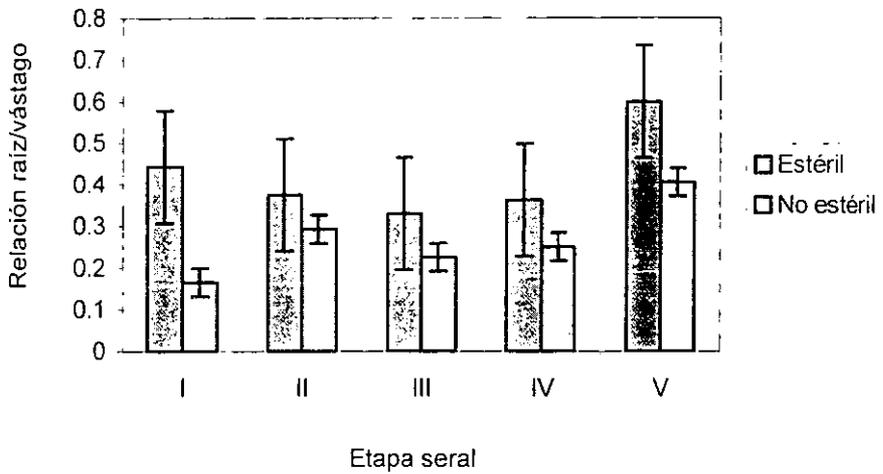


Fig. 8. Relación raíz/vástago de *Ilex pringlei* (media  $\pm$  error estándar) en suelo estéril y no estéril de bosque mesófilo de montaña de diferentes estadios sucesionales bajo condiciones de invernadero.

Tabla 9. Análisis de varianza de la relación raíz/vástago (*r/v*) de *Ilex pringlei* en condiciones de invernadero en suelo estéril y no estéril de bosque mesófilo de montaña de diferentes edades y terreno de cultivo.

a) Análisis de varianza

Fuente	g. l.	S. C.	C. M.	F
Modelo	9	422195.98	46910.7	5.37 ****
Edad	4	150513	37628.3	4.31 **
Tratamiento del suelo	1	200793.5	200793.5	22.98 ****
Edad X Tratamiento del suelo.	4	23742.6	5935.6	0.68 n. s.
Error	89	777687.5	8738.1	
Total	98	1199863.5		

b) Estimación de parámetros

Parámetro	Valor estimado	Error estandar	T para la Ho
Edad (Lineal)	203.1	93.3	2.18 *
Edad (Cuadrático)	216.6	107.4	2.02 *
Edad (Cúbico)	38.3	64.1	0.60 n. s.

\*\*\*\*  $P < 0.0001$ , \*\*\*  $P < 0.001$ , \*\*  $P < 0.01$ , \*  $P < 0.05$ . n. s. No significativo.

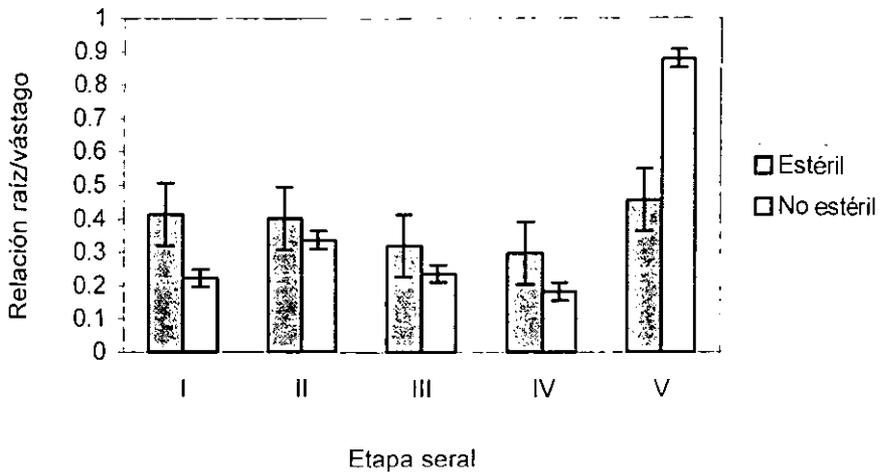


Fig. 9. Relación raíz/vástago de *Ternstroemia tepezapote* (media  $\pm$  error estándar) en suelo estéril y no estéril de bosque mesófilo de montaña de diferentes estadios sucesionales bajo condiciones de invernadero.

Tabla 10. Análisis de varianza para la relación raíz/vástago (r/v) de *Ternstroemia tepezapote* en condiciones de invernadero en suelo estéril y no estéril de bosque mesófilo de montaña de diferentes edades y terreno de cultivo.

a) Análisis de varianza

Fuente	g. l.	S. C.	C. M.	F
Modelo	9	389452	432772.5	4.79****
Edad	4	155588.97	38897.2	4.31**
Tratamiento del suelo	1	65528.7	65528.7	7.25**
Edad X Tratamiento del suelo	4	85816	21454.1	2.37**
Error	90	813011.6	9033.5	
Total	99	1202463.7		

b) Estimación de parámetros

Parámetro	Valor estimado	Error estandar	T para la Ho
Edad (Lineal)	235.2	79.7	2.95*
Edad (Cuadrático)	284.2	95.7	2.97**
Edad (Cúbico)	149.7	64.4	2.33*
Edad (lineal) X Tratamiento del suelo	294.1	81.7	3.6***
Edad (Cuadrático) X Tratamiento del suelo	343.1	99.5	3.45***
Edad (Cúbico) X Tratamiento del suelo	208.6	63.3	3.3***

\*\*\*\*  $P < 0.0001$ , \*\*\*  $P < 0.001$ , \*\*  $P < 0.01$ , \*  $P < 0.05$ .

#### 5.4. Porcentaje de sobrevivencia

*Pinus chiapensis*, *Brunellia mexicana* y *Ternstroemia tepezapote*, no mostraron diferencias estadísticamente significativas en su porcentaje de sobrevivencia (Tablas 11, 12 y 14)(Figuras 10, 11 y 13).

La única especie que presentó diferencias significativas para esta variable y, específicamente, para el factor microbiota fue *I. pringlei*. Los análisis revelan que en esta especie en términos generales, en los suelos no esterilizados, la tasa de sobrevivencia fue mayor que en los suelos esterilizados (Tabla 13). Así, los máximos valores se registraron en suelos no estériles, con excepción del mínimo obtenido en suelos de bosques incipientes (etapa III), el máximo valor para esta variable se presentó en suelo de acahual (etapa II). Para el tratamiento estéril, el mínimo se registró en suelo de campo de cultivo (categoría I) y su máximo en suelo de bosque joven (etapa IV) (Fig. 11). En lo que respecta a la edad e interacción entre ambos factores no se registraron diferencias estadísticamente significativas ni se observó alguna tendencia en particular para esta variable.

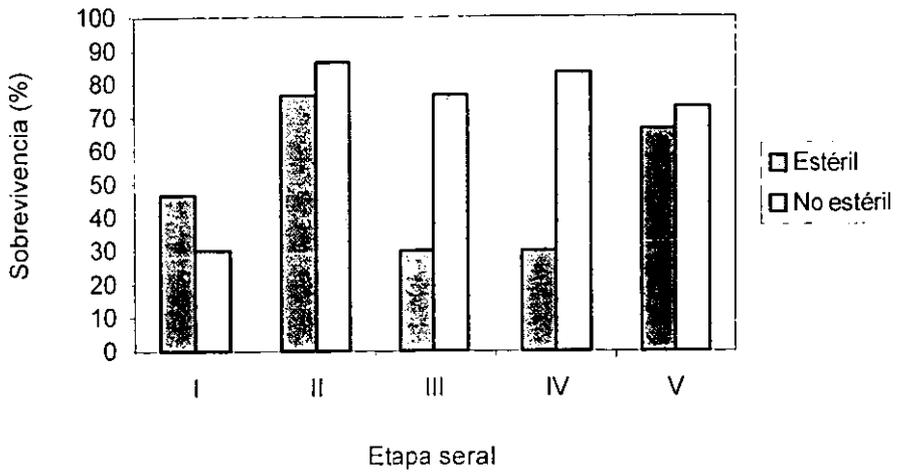


Fig. 10. Porcentaje de sobrevivencia de *Pinus chiapensis* en suelo estéril y no estéril de bosque mesófilo de montaña de diferentes estadios sucesionales bajo condiciones de invernadero.

Tabla 11. Análisis de varianza del porcentaje de sobrevivencia en *Pinus chiapensis* en condiciones de invernadero, en suelo estéril y no estéril de bosque mesófilo de montaña de diferentes edades y terreno de cultivo.

Análisis de varianza				
Fuente	g. l.	S. C.	C.M.	F
Modelo	7	18519	2645.6	0.72 n. s.
Edad	3	4198.8	1339.6	0.38 n. s.
Tratamiento del suelo	1	5547	5547	1.5 n. s.
Edad X Tratamiento del suelo	3	6226.23	2075.4	0.56 n. s.
Error	2	7398	3699	
Total	9	25917		

*n. s. No significativo.*

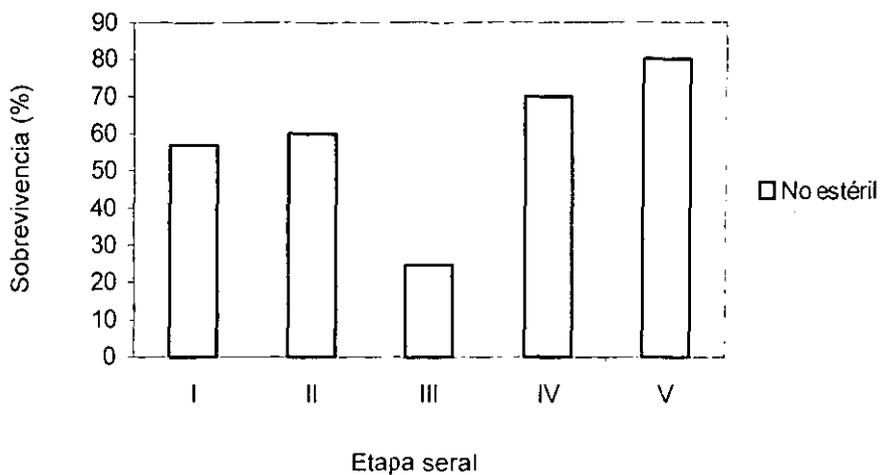


Fig. 11. Porcentaje de sobrevivencia de *Brunellia mexicana* en suelo no estéril de bosque mesófilo de montaña de diferentes estadios sucesionales bajo condiciones de invernadero.

Tabla 12. Análisis de varianza del porcentaje de sobrevivencia en *Brunellia mexicana* en condiciones de invernadero en suelo no estéril de bosque mesófilo de montaña y de tierra de cultivo.

<i>Análisis de varianza</i>				
Fuente	g. l.	S. C	C. M	F
Modelo (Edad)	3	191.7	63.9	33.32 n. s.
Error	1	1.92	1.92	
Total	4	193.62		

*n s.* No significativo.

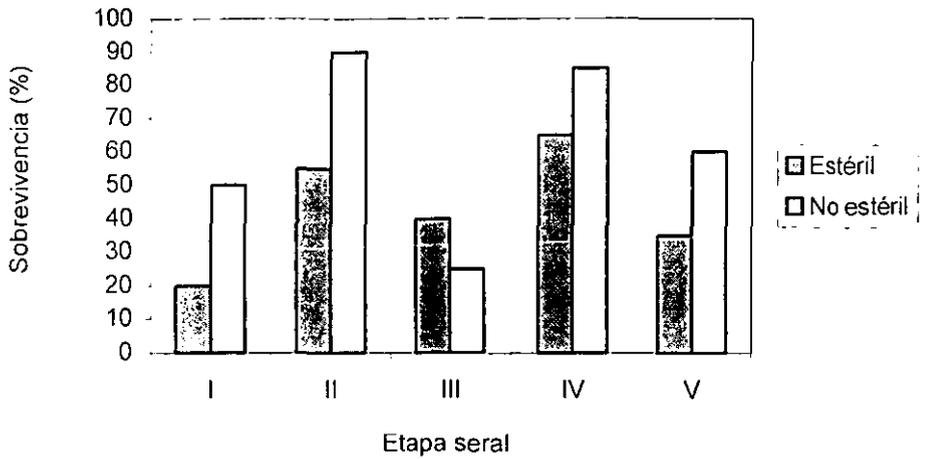


Fig. 12. Porcentaje de sobrevivencia de *Ilex pringlei* en suelo estéril y no estéril no estéril de bosque mesófilo de montaña de diferentes estadios sucesionales bajo condiciones de invernadero.

Tabla 13. Análisis de varianza del porcentaje de sobrevivencia en *Ilex pringlei* en condiciones de invernadero en suelo estéril y no estéril de bosque mesófilo de montaña de diferentes edades y terreno de cultivo.

<i>Análisis de varianza</i>				
Fuente	g. l.	S. C.	C.M.	F
Modelo	7	17465.3	2495	33.47 *
Edad	3	11195.9	3731.9	50.06 n. s.
Tratamiento del suelo	1	3188.9	3188.9	42.78 *
Edad X Tratamiento del suelo.	3	5114.6	1704.9	22.87 n. s.
Error	2	149.1	74.5	
Total	9	17614.4		

\*  $P < 0.05$ . n. s. No significativo.

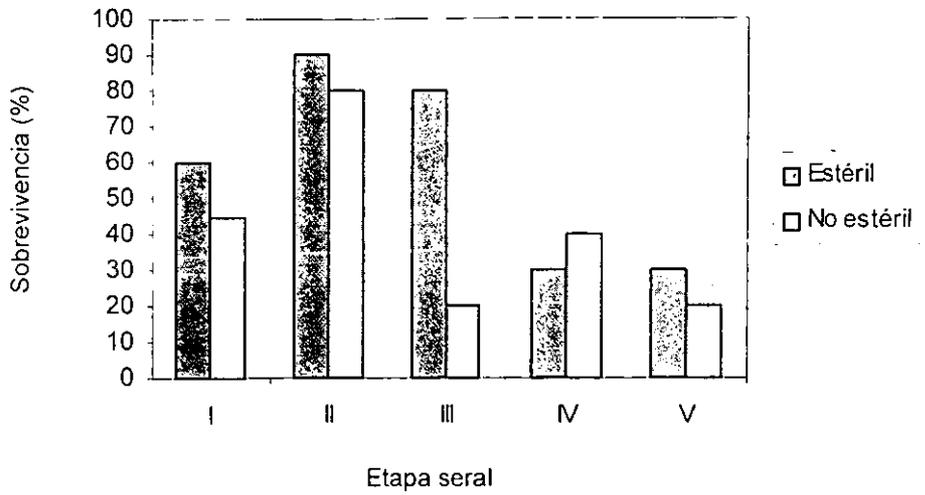


Fig. 13. Porcentaje de sobrevivencia de *Ternstroemia tepezapote* en suelo estéril y no estéril no estéril de bosque mesófilo de montaña de diferentes estadios sucesionales bajo condiciones de invernadero.

Tabla 14. Análisis de varianza del porcentaje de sobrevivencia de *Ternstroemia tepezapote* en condiciones de invernadero en suelo estéril y no estéril de bosque mesófilo de montaña de diferentes edades y terreno de cultivo

<i>Análisis de varianza</i>				
Fuente	g. l.	S. C.	C.M.	F
Modelo	7	20404	2914.9	1.37 n. s.
Edad	3	10426	3475.4	1.6 n. s.
Tratamiento del suelo	1	3200	3200	1.5 n. s.
Edad X Tratamiento del suelo	3	7168.6	289.5	1.12 n. s.
Error	2	4244		
Total	9	24648		

*n. s. No significativo.*

## VI DISCUSION

El presente estudio mostró que los cambios que ocurren en el suelo a lo largo de la sucesión son detectadas por las plantas, al presentar respuestas diferentes en su crecimiento (biomasa), asignación de recursos y tasa de sobrevivencia. Por consiguiente, se puede concluir que los cambios en las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo a lo largo del proceso de sucesión secundaria, del bosque mesófilo de montaña pueden afectar el desempeño de las plantas que en él habitan. Es posible, por tanto, que estos cambios expliquen, parcialmente, las variaciones en composición y estructura de la vegetación que se detectaron en estos bosques durante el proceso de sucesión secundaria. Así por ejemplo, *Ilex pringlei*, una especie que en estado adulto es común en etapas serales intermedias (Blanco, en prensa), tuvo la mayor biomasa en suelos no estériles de acahual, que es donde se esperaría que las plántulas tuvieran su mejor desempeño si el suelo es determinante de los cambios detectados en la sucesión para esta especie. Lo mismo sucedió en *Brunellia mexicana*, pues la mayor biomasa se obtuvo en suelos de campo de cultivo que es donde las plántulas se desarrollan normalmente, al ser un árbol pionero. Sin embargo, en condiciones de invernadero, en suelos de las etapas avanzadas esta especie también mostró una alta biomasa. En este caso, es posible que en condiciones naturales, otro factor intervenga para explicar su ausencia en etapas avanzadas. Por ejemplo, la luz, pudiera contribuir a explicar estos resultados ya que su disponibilidad es menor en los bosques maduros que en etapas iniciales. En condiciones naturales, esta especie sólo se encontró a orillas de camino, sitios perturbados y acahuales lo que sugiere requerimientos elevados de luz (observación personal). Así, estos resultados sugieren el involucramiento de varios factores para explicar la dinámica sucesional del bosque mesófilo de montaña.

En el caso de *T. tepezapote*, esta especie respondió al tipo de suelo en su biomasa, pero no en la dirección esperada. Se esperaría que las plántulas tuvieran

su mejor desempeño en suelos de etapas jóvenes e incipientes. Nuestros resultados sugieren que el factor determinante que excluye a *T. tepezapote* de acahuales y bosques incipientes no es el suelo. En este caso, posiblemente sea luz, ya que esta especie se establece predominantemente en condiciones sombreadas de bosque maduro, en tanto que los acahuales y los bosques incipientes son sitios más abiertos. En condiciones naturales, posiblemente esta especie crezca en bosques de edades avanzadas, no porque las condiciones edáficas permitan un mejor desarrollo, sino por su capacidad para tolerar condiciones edáficas y de sombra de etapas avanzadas.

La presencia de *Ilex pringlei* y *T. tepezapote*, en etapas serales intermedias y avanzadas en condiciones naturales, son consistentes con el modelo de tolerancia de Connell y Slatyer (1977). Según este modelo, las especies que logran establecerse en etapas avanzadas son las más tolerantes. A este respecto, la tolerancia de estas especies, en particular la de *T. tepezapote*, se puede deber no solo a su capacidad de tolerar condiciones bajas de luz sino también pH del suelo más ácido, bajas cantidades de cationes intercambiables (Ca, K, Na y Mg) y niveles elevados de aluminio intercambiable, pues este ion es tóxico para las plantas (Salisbury, 1978) y tiende a incrementarse hacia etapas serales avanzadas en el bosque mesófilo de El Rincón (Bautista y del Castillo en prensa).

Por su parte, *P. chiapensis* mostró una biomasa que se mantuvo más o menos constante en los suelos estériles y no estériles de las diferentes edades del bosque. Si el suelo fuese determinante para explicar su distribución natural a lo largo de la cronosecuencia, debería presentar una mayor biomasa en suelos de campo de cultivo y en acahuales. En suelo de bosque maduro, por otra parte, su biomasa debería ser menor. Por ello, es posible que para esta especie, las propiedades del suelo no sean las más importantes en la determinación de su abundancia. Esta conclusión es consistente con lo reportado por Lichter (2000) en sucesión de dunas de Michigan. Al analizar los diferentes factores que afectan a la sucesión, este autor concluye que otros factores tales como la colonización y la dispersión de semilla, las condiciones favorables de agua y la baja densidad de

roedores contribuyen al establecimiento de *Pinus* y *Quercus*. En el caso de *P. chiapensis*, el factor determinante sería la luz. Los pinos se ubican dentro del grupo de las plantas heliófilas, ya que requieren un alto porcentaje de luz solar directa, para alcanzar su óptimo crecimiento. Además, las semillas de pinos cuentan con pocas reservas de nutrimentos, por lo que requieren que su radícula alcance rápidamente el suelo mineral y las plántulas requieren un buen aporte de luz para poder desarrollarse (Patiño, 1974).

Por otro lado, es importante mencionar que aunque en el campo forestal se tiene documentado que las Pinaceas son mutualistas obligadas de los hongos micorrizicos. En los resultados, obtenidos no mostraron diferencias en la biomasa para los tratamientos del suelo (estéril y no estéril), al respecto se puede decir que muy posiblemente esta dependencia micorrizica se manifieste en etapas de desarrollo más avanzadas, por lo que tal vez no se haya observado dicho comportamiento en esta investigación. El hongo de la micorriza representa una demanda adicional de carbono para la planta hospedera, de manera que los beneficios del mutualismo no son inmediatos. Al inicio del desarrollo de las plantas micorrizadas, esta demanda de carbono por parte del hongo, parece rebasar los beneficios de esta asociación para la planta. (Allen, 1993).

Si bien, *Brunellia mexicana* y *Pinus chiapensis* en condiciones de invernadero pueden desarrollarse en suelos de las diferentes etapas serales, en condiciones naturales es posible que su crecimiento se inhiba por la presencia de otras especies en este caso más tolerantes a la sombra, al aluminio y, posiblemente, a otros factores como podrían ser las limitaciones en nutrimentos.

El comportamiento observado en *Pinus chiapensis* y *Brunellia mexicana* parece acorde con el modelo de inhibición de Connell y Slatyer (1977). Este modelo predice que las especies que se establecen en estas etapas pioneras logran establecerse gracias a sus bajos requerimientos de recursos para poder sobrevivir y reproducirse; sin embargo, estas especies son menos competitivas en cuanto a captación de recursos (en este caso luz o nutrimentos). Así, en lo general, en esta investigación se encontró que ambas especies crecieron en las diferentes etapas serales en condiciones de invernadero, pero en condiciones

naturales posiblemente otros factores ambientales sean determinantes, como la competencia interespecifica, en donde estas especies pudieran ser menos eficientes en la explotación de recursos. En apoyo a este postulado destaca el hecho de que *P. chiapensis* fue la especie de menor crecimiento de todas las estudiadas por lo tanto cabría esperar tuviera menor capacidad competitiva.

Por su parte, *Brunellia mexicana* fue la especie que presentó la mayor biomasa en peso seco de todas las especies analizadas. Los conceptos clásicos de sucesión son consistentes con nuestros resultados, pues predice que las especies de estadios iniciales presentan un rápido crecimiento. *Brunellia mexicana* es una especie representativa de estadios tempranos. Sin embargo, *P. chiapensis* es una especie pionera, pero tuvo la biomasa más baja de todas las especies estudiadas, con este concepto *P. chiapensis* no cumple lo propuesto con el modelo de sucesión. La baja biomasa observada en *P. chiapensis* es consistente con lo reportado por Becker (2000), quien concluye que las coníferas presentan una menor TRC con respecto a los árboles de angiospermas estudiadas. En particular, los pinos son especies adaptadas a estadios sucesionales tempranos y que se establecen rápidamente aun en suelos pobres, gracias a sus bajos requerimientos nutrimentales; además poseen mayor resistencia a la sequía que las plántulas de otros árboles (Richardson y Bond, 1991). Lo que apoya el comportamiento registrado para *P. chiapensis*, es decir, que el suelo no es determinante para el crecimiento de esta especie.

El presente estudio muestra que diferentes soluciones adaptativas pueden ser efectivas para un establecimiento exitoso en etapas sucesionales iniciales. Así *Pinus chiapensis* parece tener éxito en dichas etapas por sus bajos requerimientos nutrimentales. En cambio *Brunellia mexicana* parece ser efectiva por su rápido crecimiento en condiciones abiertas

Una mayor asignación de recursos hacia la raíz con respecto a la asignada al vástago, ha sido consistentemente asociada a condiciones de bajos niveles de fertilidad del suelo (P.j. Huante et al., 1995<sub>b</sub>). La menor asignación de recursos a la raíz en suelos no esterilizados sugiere que la microbiota del suelo influye de manera positiva en el desempeño de las plantas, en concordancia con lo

observado por Cambell (1987). Así, en suelos no estériles, es posible que los microorganismos faciliten la adquisición de recursos del suelo. De hecho, es posible que las micorrizas, expliquen estos resultados, dado que esta asociación simbiote entre los hongos micorrizicos y las raíces de las plantas forman una extensión de la raíz proporcionando una mayor superficie de absorción. Esto permite una mayor captación de recursos para las plantas, y puede resultar particularmente benéfico en suelos ácidos como los del bosque mesófilo del Rincón. En condiciones ácidas, los nutrimentos son más difíciles de absorber por las plantas, y en este tipo de suelos preferentemente prosperan los hongos micorrizicos. Una mayor relación  $r/v$  en suelos estériles que en suelos no estériles ha sido observada en otros estudios como el de Bever (1994).

*Pinus chiapensis* mantuvo más o menos constante su biomasa total en tratamientos de suelo estéril y no estéril probablemente a costa de distribuir sus recursos de manera diferente según la edad del bosque. Esta plasticidad en la asignación de recursos a raíces y vástago, posiblemente permita una mayor capacidad de respuesta a variaciones edáficas del ambiente. Resultados similares han sido observados por otros autores como Grime et al, (1986), Crick y Grime, (1987), Jackson y Caldwell, (1989); y Cambell et al. (1991).

*Brunellia mexicana*, al igual que *P. chiapensis*, al ser representativas de bosque de acahual, en suelo no estéril asignaron menos recursos a raíz en suelos de campo de cultivo. Similarmente, *Ternstroemia tepezapote*, al ser representativa de bosques maduros, se esperaba entonces que en la etapa de bosque joven registrara la menor  $r/v$ , comportamiento consistente con lo observado. Por su parte, *I. pringlei* de igual manera presentó un comportamiento semejante al observado en campo, ya que ésta especie al ser abundante en suelo de bosques incipientes, se esperaba que presentara una menor asignación de recursos a la parte subterránea en suelos de acahual, lo cual en general si se observó. Lo anterior sugiere que la microbiota del suelo en las cuatro especies arriba mencionadas proporcionó beneficios su crecimiento, en los suelos de donde son nativos. Sin embargo, lo anterior no es consistente con lo reportado por Bever (1994), quien encontró tasas de crecimiento reducidas cuando las plantas

crecían en suelos inoculados con esporas de sus suelos de origen, que con esporas de suelos de otras especies. Este tipo de comportamiento puede explicarse por una retroalimentación negativa en la que los organismos, al tener ciclos de vida más cortos, pueden evolucionar más rápidamente que las plantas hospederas y obtener así un mayor beneficio de ellas. Esto a costa de un menor desempeño para los hospederos.

En general, en lo que respecta a la influencia de la microbiota del suelo sobre el crecimiento de las especies vegetales utilizadas en esta investigación fue benéfico para las cuatro especies estudiadas, pues fue en suelos no estériles donde se obtuvieron los valores más altos para la biomasa y para la relación raíz/vástago y se sugiere, se realicen estudios más minuciosos sobre composición y función de los microorganismos del suelo en ecosistemas naturales y, específicamente, en este caso en el bosque mesófilo de montaña de la Sierra del Rincón Oaxaca.

Con lo que respecta a los valores obtenidos en suelo estéril en la biomasa total de las plantúlas (valores más bajos que en suelo no estéril) y la  $r/t$  (valores más altos que en suelo no estéril) debe considerarse que, conforme avanza la edad del bosque, se dan cambios químicos a nivel del suelo, tales como el hecho de que el pH tiende a ser más ácido. Esto trae consigo que ciertos nutrientes se encuentren menos disponibles y en menor cantidad para las plantas, entre los que se encuentra el calcio (Ca), potasio (K) y magnesio (Mg) elementos fundamentales para el crecimiento de las plantas (Salisbury, 1978). Por otro lado, algunos elementos como el aluminio en condiciones ácidas tienden a ser tóxicos para las plantas (Salisbury, 1978). Por lo tanto, estas especies deben desarrollar mecanismos que les permitan su crecimiento en dichas condiciones, como es el incremento en la raíz, o bien cambios metabólicos para inhibir la acción de los elementos tóxicos. Por otro lado, la ausencia de microbiota en el suelo que proporcione una mayor asimilación y disponibilidad de nutrientes a la planta contribuye con el bajo desempeño de la planta y en la mayor producción de raíces como una estrategia de adaptación a dichas condiciones, lo que parece acentuarse más en suelos de bosque maduro

En cuanto al porcentaje de sobrevivencia y, con base en los resultados obtenidos para *I. pringlei* se puede decir que la microbiota del suelo influye de manera positiva en las especies desde las etapas tempranas de su desarrollo, ya que fue en presencia de éstos donde la sobrevivencia fue mayor. Además, como ya se menciono, fue en presencia de estos donde se obtuvieron los valores más altos para la biomasa total de la planta, y los menores para la r/v. Cabe señalar que esta variable no registró diferencias significativas, para las demás especies, posiblemente porque los análisis con dicha variable tuvieron poca potencia, dado que el porcentaje de sobrevivencia se derivó del conjunto de todas las plantas de cada tratamiento por tratarse de una variable categórica. Esto redujo considerablemente los grados de libertad del error, a diferencia de las otras dos variables evaluadas donde cada dato se obtuvo de cada planta individual.

Con base en todo lo anterior, se puede decir que el proceso de sucesión no sólo significa el simple cambio en la composición de especies de plantas en el tiempo, sino también cambios en las propiedades del suelo y microorganismos que se presentan después de disturbio (Campbell, 1987; Allen, 1993). Las especies deben responder a dichas variaciones o, en su defecto ser remplazadas por otras mejor adaptadas a los cambios que este sufriendo el ambiente en este proceso. En particular, en esta investigación se observó que los microorganismos del suelo, pueden influir en diferentes grados de manera favorable en las especies vegetales, y que éstos son indispensables (de manera directa o indirecta) para el desarrollo y establecimiento de las plantas, dado que fue en suelo no esterilizado donde se presentó el mejor desarrollo de las especies. Entre microorganismos y plantas parece existir un proceso de autorregulación que controla el número o la actividad de los individuos, para el continuo funcionamiento y equilibrio de la comunidad vegetal, proceso ya conocido en el campo de la ecología, en donde también se deben considerar los cambios físicos químicos y biológicos del suelo, puesto que son determinantes para el crecimiento de las plantas (Margalef, 1974).

Por último, si bien los microorganismos del suelo en lo general proporcionan beneficios a las plantas, en cuestiones de sucesión aun faltan más investigaciones al respecto, ya que probablemente la microbiota de suelo sea otro factor que

contribuya a favorecer el proceso de sucesión. Este tipo de mutualismo ejerce presiones en huéspedes y hospederos, cuyo resultado final podría ser la permanencia o el cambio de las especies vegetales a través del tiempo.

## VII CONCLUSIONES

En general *Pinus chiapensis*, *Brunellia mexicana*, *Ilex pringlei* y *Ternstroemia tepezapote* respondieron de manera diferente a las condiciones del suelo (edad y microbiota), lo que indica que los cambios en las propiedades físicas, químicas y microbiológicas del suelo a lo largo de la sucesión, pueden afectar el desempeño de las plantas y alterar, por lo tanto el curso de este proceso.

La microbiota del suelo influyó de manera positiva en el crecimiento de las cuatro especies vegetales empleadas. Al incrementar la tasa relativa de crecimiento, reducir la asignación de recursos a la raíz y aumentar la sobrevivencia (esto último en el caso de *I. pringlei*).

Las especies estudiadas mostraron plasticidad fenotípica en cuanto a la asignación de sus recursos a la raíz a al vástago en respuesta a los diferentes tipos de suelo y a la presencia de microorganismos del suelo.

El desempeño de las plantas fue solo parcialmente consistente con lo que se esperaría, si el suelo fuese el único determinante en el proceso sucesional. Por lo tanto los cambios sucesionales en el bosque mesófilo de montaña pueden estar influidos por cambios en las propiedades del suelo, pero, desde luego, éstos no son suficientes para explicar la compleja dinámica sucesional de este tipo de ecosistemas.

## VIII LITERATURA CITADA

- Aguilera, C. M. y R. Martínez. 1986. Relación agua, suelo planta atmósfera. 3ra edición. Universidad Autónoma de Chapingo. Chapingo, México.
- Alexander, M. 1980. Microbiología del suelo. 2da edición. Editorial AGT. Editor S.A.
- Allen, M. F. 1993. The ecology of mycorrhiza. Cambridge University Press. Cambridge.
- Ausgspurger, C. K. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance light-gaps and pathogens. *Ecology*. 65:1705-1712.
- Ausgspurger, C. K & Kelly K. C. 1984. Pathogen mortality of tropical tree-seedling experimental studies of the effects of dispersal distance . Seedling density and lighth conditions. *Oecologia*. Berlin 61:211-217.
- Aung, L. M. 1974. Root-shoot relationships. In: Carso, E. W. (Ed) The plant root and its environment University Press. Virginia. 21-61.
- Azcon-Aguilar, C y J. M. Barea. 1992. Interaction between mycorrhizal fungi and other rizosphere microorganisms. En M. F. Allen (ed) Mycorrhizal functioning: an integrative plant-fungal process. Chapman and Hal. New York. Pp: 163-198.
- Barea, J. M. y C. Azcón-Aguilar. 1982. La rizosfera: Interacciones microbio-planta. Unidad de Microbiología. Estación Experimental del Zaidin, C.S.I.C. Granada, España. *Anales de Edafología y Agrobiología*. XLI, (7-8): 1515-1532.
- Barea, J. M. 1998. Biología de la rizosfera. *Investigación y ciencia*. N. 256. Pp: 74-81.
- Barea, J.M. y J. Olivares. En proceso. Manejo de las propiedades biológicas del suelo. Departamento de Microbiología del Suelo y Sistemas Simbióticos. Estación Experimental del Zaidin. CSIC. Granada, Spain.
- Bautista, A. C. y R. F. del Castillo. En preparación. Cambios en las propiedades

del suelo a lo largo de un gradiente sucesional en un bosque mesófilo de montaña de la Sierra Norte de Oaxaca.

- Bazzaz, F. A. & Pickett, S. T. A. 1980. Physiological ecology, disturbance and ecosystem recovery. The potentials and limitations of Ecosystem. Analysis. (Ed by E. D. Schulza & H. Zwolfer), pp:1-44. Springer-Verlag, New York.
- Becker P. 2000. Competition in the generation niche between conifers and angiosperms: Bond's slow seedling hypothesis. *Functional Ecology* 14: 402-412.
- Berthelin, J.; C. Leyval; F. La Heurte & P. De Giudici. 1991. Involvement of roots and rhizosphere microflora in the chemical weathering of soil minerals. En D. Atkinson (ed.) *Plant root growth: an ecological perspective*. Blackwell Scientific Publications. Oxford. Pp: 187:200.
- Bever, J. D. 1994. Feedback between plants and their soil communities in an old field community. *Ecology*. 75(7): 1965-1977.
- Blanco, M. M. A. En prensa. Estudio de la sucesión en el bosque mesofilo de montaña en el Rincón, Sierra Norte de Oaxaca.
- Bloom, A. J.; F. S. Chapin; H. A. Mooney. 1985. Resource limitation in plants an economic analogy. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 363-392.
- Bolt, G. H. & M.G.M. Bruggenwert (eds). 1978. *Soil Chemistry. A. Basic Elements*. Elsevier Scientific. Amsterdam.
- Bonner, J. & J. E. Varner (eds). 1976. *Plant Biochemistry*. Academic Press-New York.
- Bradshaw, A.D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in genetics*. 13: 115-155.
- Brokaw, N. V. L. 1985. Treefalls, regrowth and community structure in tropical forest. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. (Ed by S. T. A. Pickett and P. S. White)pp. 52-69. Academic Press, New York
- Brokaw, N. V. L. 1987. Gap phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. *Ecology*. 75:9-20.
- Campbell, R. 1987. *Ecología microbiana*. Editorial LIMUSA, México, D.F.
- Campbell, B. P.; J. P. Grime & J. M. Mackey. 1991. A trade-off between scale and

- precision in resource foraging. *Oecologia*.
- Clark, D. B. & Clark, D. A. 1989. The role of physical damage in the seedling mortality regime of neotropical rain forest. *Oikos*. 55:255-230.
- Clements, F. E. 1916. Plant succession: An analysis of the development of vegetation. Carnegie. Ins. Washington Pub. 242 p.
- Compton JA, Boone RD. 2000. Long-term impacts of agriculture soil carbon and nitrogen in New England forest. *Ecology* 81:2314-30.
- Connell J. H. & R. O. Slatyer. 1977. Mechanism of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist*. III: 1119-1144.
- Cox, G. W. & M. D. Atkins. 1979. Agricultural Ecology. An analysis of world food production systems. W. H. Freeman and Co. San Francisco.
- Crick, J. C.; Grime, J. P. 1987. Morphological plasticity and mineral nutrient capture in two herbaceous species of contrasted ecology. *New Phytol* 107:403-414.
- Chapin, F. S. III. 1980. The mineral nutrition wild plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 233-260.
- Chapin, F. S. III. 1988. Ecological aspects of plants mineral nutrition. *Adv. Miner. Nutr.* 3: 161-391.
- Chapin, F. S. III. 1991. Effects of multiple environmental stress on nutrient availability and use. In: Mooney, H. A.; W. E. Winner & E. J. Pen (Eds) *Responses of plants to multiple stress physiological ecology series*. Academic Press, San Diego. U. S. A. 67-68.
- Davison, R. L. 1964. Effects of soil nutrients and moisture on root/shoot ratios in *Lolium perenne* L. and *Trifolium repens* L. *Ann. Bot.* 33: 571-577.
- del Castillo, R.F. 1996. Aspectos autoecológicos de *Pinus chiapensis*. In Garduño LL, Chavarría GV, Magdaleno PL, Pérez IM, Eds. *Memorias del 2do. Coloquio Regional de Investigación, Ciencias exactas y Naturales; 1996 Jun 7; Toluca, Estado de México. Universidad del Estado de México. P 63-8.*
- del Castillo, Acosta S. C. y Nahum S. V. (.1995. Estudio ecológico de *Pinus chiapensis* en el estado de Oaxaca. CIIDIR IPN Oaxaca.

- del Castillo, R. F., Acosta S. C., Aguilar S. R., Bautista C. A., Munn X. E., Rivera G. R., Blanco, M. A. 1998. Biología de la conservación de un bosque mesófilo de montaña: florística, etnobotánica y aspectos ecológicos. Informe técnico. Sistema de Investigación Benito Juárez, CONACyT e IPN.
- Denslow, J. S. 1980. Gap partitioning among tropical rain forest trees. *Biotropica*. 12 (Supplement)47-55.
- Denslow, J. S. 1987. Tropical rain forest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 18:431-451.
- Donahue, R. L.; R. W. Miller y J. C. Shickluna. 1977. Soils. An introduction to soils and plant growth. Prentice-Hall. Inc. Englewood Cliffs, N.J.
- Donahue, J. K., W. S. Drovak y E. A. Gutiérrez. 1991. The distribution, Ecology and gene conservation of *Pinus ayacahuite* and *Pinus chiapensis* in Mexico and Central America and Mexico Coniferus Resources Cooperative (CAMCORE) Bull. On Tropical Forestry. 8: 1-28.
- Drury, W. H. & I. C. T. Nishet. 1973. Succession. *J. Arnold Arbor Harvard University*. 54:331-368.
- Evans, L. T. 1963. Environmental control of plant growth. Academic Press, New York and London, XVII+449.
- Fassbender, H. W. & E. Bornemisza. 1987. Química de suelos con énfasis en suelos de América Latina. Editorial IICA. San José, Costa Rica.
- Ford, I. N. 1984. Dinámica mineral en el suelo. Departamento de suelos. Universidad Autónoma de Chapingo. Chapingo, México.
- Foster, D. R. 1988. Species and stand response to catastrophic wind in central New England, U.S.A. *Journal of Ecology*. 76:135-151.
- Gallardo, J.F.; I. Santa Regina; A. F. Harrison & D. M. Howard. 1995. Organic matter and nutrient dynamics in three ecosystems of the Sierra de Bejar mountains (Salamanca province, Spain). *Acta Oecológica*. 16: 447:459.
- Gandoy B. W. 1981. Curso practico de física de suelos. Departamento de suelos. Universidad Autónoma de Chapingo. Chapingo, México.
- Gavante, S. A. 1979. Física de suelos. Principios y aplicaciones. Editorial LIMUSA. México, D.F.

- Glenn-Lewin, D. C., Peet, K.R. & Veblen, T.T. 1992. Population and community biology series 11. Plant succession, theory and prediction. 1<sup>a</sup> edition. Chapman & Hall: 1:38.
- Goss, M. J. 1987. The specific effects of roots on the regeneration of soil structure. En G. Monnier & M. J. Goss (eds.) Soil compaction and regeneration. Commission of the European Communities Brussels.
- Grime, J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants in its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am. Nat.* III: 1169-1194.
- Grime, J. P. 1979. Plant strategies and vegetation process. John Wiley and sons (eds). Great Britain.
- Grime, J. P. & R. Hunt. 1976. Relative growth rate: its rates and adaptive significance in a local flora. *J. Ecol.* 63: 393-422.
- Grime, J. P.; J. C. Crick & J. E. Rincon. 1986. The ecological significance of the plasticity. In: Jennings, D. H. & A. Trewavas (eds) Plasticity in plants. Cambridge University Press. Cambridge. 7-29 p.
- Hale, M. G. & D. M. Orcutt. 1987. The physiology of plants under stress. New York.
- Herrera, R.; H. Jordan & E. Medina. 1978. Amazon ecosystem their structure and functioning with particular emphasis on nutrients. *Interciencia.* Vol 3(4): 223-232.
- Huang, W. Z. & J. J. Shoenau. 1997. Mass loss measurements and statistical models to predict decomposition of leaf litter in a boreal aspen forest. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 28: 863-874.
- Huante, P, E. Rincon. & Allen E. B. 1993. Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizae on seedling growth of four tree species from the tropical deciduous forest in Mexico. *Mycorrhiza.* 2: 141-145.
- Huante, P, E. Rincon. & I. Acosta. 1995. Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in Mexico. *Functional ecology.* 9:849-858.
- Huante, P, E. Rincon. & Chapin III. 1995. Response to phosphorus of contrasting successional tree-seedling species from the tropical deciduous forest of

- Mexico. *Functional Ecology*. 9,760-766.
- Hunt, R. 1975. A method of estimating root efficiency. *Journal of applied Ecology* 10:157-164.
- Hunt, R. 1977. Plant growth analysis: further applications of a recent curve-fitting program. *Journal of applied Ecology* 11:297-307.
- Hunt, R. 1978. *Plant growth analysis*. Arnold. London 375.
- Huston, M. & T. Smith. 1987. Plant succession: life history and competition. *Am. Nat.* 130: 603-610.
- INEGI. 1970. Carta: geológica y uso de suelos y vegetación. Oaxaca. Escala 1. 250,000. México.
- Iriarte-Vivar, S. 1987. Análisis de crecimiento y plasticidad fenotípica de plantulas de tres especies arbóreas de una selva alta perennifolia. Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM.
- IUNC. 1989. Conifers of conservation importance, a preliminary world list. IUNC-Botanic Gardens Conservation Secretariat. 21 pp.
- Jacson, R. B. & M. M. Caldwell. 1989. The liming and degree of root proliferation in the fertile soil microsites for three cold desert perennials. *Oecologia*. 81: 149-153.
- Janos D. P. 1980. Mycorrhizae influence tropical succession. *Biotropica* 12: 56-64.
- Jenny, H. 1980. Soil genesis with ecological perspectives. *Ecological Studies*. Vol. 37. New York: Springer-Verlag.
- Katherine L. Gross, Kurtis P. and Andrew J.B. 1995. Spatial variation in nitrogen availability in three successional plant communities. *Journal of Ecology*. 83: 357-367.
- Kirk, G. J. D.; C. M. M. Begg & J. L. Solivas. 1993. The chemistry of the lowland rice rhizosphere. *Plant and soil*. 155/156:83-86.
- Kirlew, P. W. & D. R. Bouldin. 1987. Chemical properties of the rhizosphere in an acid subsoil. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 51:128:132.
- Knops JMH, Tilman D. 2000. Dynamics of soil nitrogen and carbon accumulation for 61 years after agricultural abandonment. *Ecology* 61:88-98.
- Lambers, H., F. Stuart, Chapin III & Thijs L. Pons. 1998. Plant physiological

- Ecological. Pp: 299-351.
- Lang, G. E. & Kninght, D. H. 1983. Tree growth, mortality, recruitment and canopy gap formation during a 10 -year period in a tropical moist forest. *Ecology*. 64:1075-1080.
- Lichter J. 2000. Colonization constraints during primary sussesion un coastal Lake Michigan. *Juornal of Ecology* 88: 825-839.
- Lieberman, D. & Lieberman, M. 1987. Forest tree growth and dynamics at La Selva Costa Rica (1969-1982). *Journal of Tropical Ecology*. 3:347-358.
- Lieberman, D., Lieberman, M., Hartshorn, G. & Peralta, R. 1985. Mortality patterns and stand turnover rates in wet tropical fores in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*. 73:915-924.
- Margalef. 1974. *Ecología*. Editorial OMEGA. España.
- Martinez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los arboles tropicales y regeneración natural de Selvas altas perennifolias. *Investigaciones Sobre la Regeneración de Selvas Altas de Veracruz, México*. Vol II (Ed. By A. ómez-Pompa & S. Del Amo). Pp:191-239. INIREB- Alhambra, México.
- Noble, I. R. & R. O. Slatyer. 1980. The use of vital attributes to predic successional changes in plant communities sujet to recurrent disturbances vegetation. 43: 131-140.
- Ortega, T. E. 1978. *Química de suelos*. Departamento de suelos. Universidad Autónoma de Chapingo. Chapingo, México.
- Patiño, V. F. 1974. Efectos del fotoperiodo en el crecimiento vegetativo de *Pinus patula* Schl. Et Cham. y *Pinus montezumae* lamb.
- Peet, R. K. & N. L. Christensen. 1980. Succession. an evolutionary interpretation *Am. Nat.* 110: 107-119.
- Perry P. J. 1991. *The Pines of Mexico and Central America*. Timber Press Portland Oregon E.U.A.
- Pickett, S. T. A. 1976. Sucession: an evolutionary interpretation. *Am. Nat.* 110:107-119.
- Requena, S. N. 1996. Explotación de la biodiversidad microbiana (hongos de la micorriza arbuscular-Rhizobium-Rizobacterias) en un ecosistema

- mediterráneo desertificado, dirigida a una estrategia de revegetación. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. Universidad de Granada, España.
- Richardson D. M. & W. J. Bond. 1991. Determinants of plant distribution: evidence from pine invasions. *American Naturalist* 137: 639-668.
- Robles, P. C. 1999. Modificación en las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo en respuesta a la actividad de organismos simbióticos y rizosféricos en el contexto de una agricultura sostenible. Tesis Doctoral. Escuela Técnica Superior de Ingenieros Agrónomos. Departamento de Química y análisis agrícola. Universidad Politécnica de Madrid, España.
- Rzedowski, J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta botánica*. 35: 25-44.
- Salsbury B. Frank, Ross W. Cleon. 1978. *Plant physiology*. 2ª edición, Wadsworth Publishing Company, Incorporation.
- Secretaría de Desarrollo Social. 1994. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL/94, que determina las especies de flora y fauna silvestres terrestres y acuáticas, raras, endémicas, amenazadas, en peligro de extinción y sujetas a protección especial. *Diario oficial de la federación, México*. D. F. 16 de mayo de 1994.
- Siegel, S. 1980. *Estadística no paramétrica*. Editorial TRILLAS, México, D. F.
- Standley, P. C. 1923. *Trees and Shrubs of México*. (Oxalidaceae-Turneraceae). Vol. 23, part 3. Smithsonian Institution United States National Museum, Contributions from the United States National Herbarium.
- Standley, P. C. 1946. *Flora de Guatemala*. Vol. 24. Part. IV. Chicago Natural History Museum.
- Streng, D. R. Glitzenstein, J. S. And Harcombe, D. A. 1989. Woody seedling dynamics in an east Texas floodplain forest. *Ecological Monographs*. 59:177-204.
- Tilman, D. 1986. Nitrogen-limited growth in plants from different successional stages. *Ecology* 67:555-63.
- Tilman, D. 1988. *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*. Princeton University Press. Princeton. New Jersey, U.S.A.

- Turner, I. M. 1990. Tree seedling growth and survival in a Malaysian rain forest. *Biotropica*. 22:155-159.
- Velázquez Aragón A. 2000. Mineralización del nitrógeno en suelo de bosque mesófilo de montaña en la región de El Rincón de Sierra Norte de Oaxaca. Tesis Licenciatura. Escuela de Ciencias Químicas. Universidad Autónoma Benito Juárez, Oaxaca de Juárez, Oaxaca.
- Vitousek, P. 1984. Nutrient cycling and the control of litter production in tropical forest. *Ecology* 65(1): 285-298.
- Willian, Linera L. G. 1992. Ecología del paisaje del Bosque mesófilo en el centro de Veracruz. *Ciencia y Desarrollo* 105.133-138