

# UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

---

CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS  
BIOLÓGICAS Y AGROPECUARIAS  
DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS



**“ANÁLISIS DEL CRECIMIENTO ARBÓREO EN  
BOSQUES DE ENCINO SUBCADUCIFOLIOS DE  
LA SIERRA DE MANANTLÁN, MÉXICO”**

---

**T E S I S**  
PARA OBTENER EL TÍTULO DE  
LICENCIADO EN BIOLOGÍA  
P R E S E N T A  
CARLOS N. IBARRA CERDEÑA  
GUADALAJARA, JALISCO. MAYO 2001

---



# UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AGROPECUARIAS

COORDINACIÓN DE CARRERA DE LA LICENCIATURA EN BIOLOGÍA

COMITÉ DE TITULACIÓN

**C. CARLOS N. IBARRA CERDEÑA**  
**P R E S E N T E .**

Manifestamos a Usted que con esta fecha ha sido aprobado su tema de titulación en la modalidad de TESIS con el título "ANÁLISIS DEL CRECIMIENTO ARBÓREO EN BOSQUES DE ENCINO SUBCADUCIFOLIOS DE LA SIERRA DE MANANTLÁN, MÉXICO", para obtener la Licenciatura en Biología.

Al mismo tiempo le informamos que ha sido aceptado como Director de dicho trabajo al M.C. MIGUEL OLVERA VARGAS, y como asesora a la M.C. BLANCA LORENA FIGUEROA RANGEL.

**A T E N T A M E N T E**  
**" PIENSA Y TRABAJA "**

Las Agujas, Zapopan, Jal., 05 de abril del 2000

  
**DRA. MÓNICA ELIZABETH RIOJAS LÓPEZ**  
**PRESIDENTE DEL COMITÉ DE TITULACIÓN**

  
**DRA. ALMA ROSA VILLALOBOS ARÁMBULA**  
**SECRETARIO DEL COMITÉ DE TITULACIÓN**

c.c.p. M.C. MIGUEL OLVERA VARGAS.- Director del Trabajo.  
c.c.p. M.C. BLANCA LORENA FIGUEROA RANGEL.- Asesor del Trabajo.  
c.c.p. Expediente del alumno

MERL/ARVA/mam\*

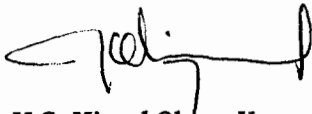
**C. DRA. MÓNICA ELIZABETH RIOJAS LÓPEZ**  
**PRESIDENTE DEL COMITÉ DE TITULACIÓN**  
**DE LA DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AMBIENTALES**  
**DE LA UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA**  
**P R E S E N T E**

Por medio de la presente, nos permitimos informar a Usted, que habiendo revisado el trabajo de tesis que realizó el pasante **CARLOS NAPOLEÓN IBARRA CERDEÑA** con el título "**ANÁLISIS DEL CRECIMIENTO ARBÓREO EN BOSQUES DE ENCINO SUBCADUCIFOLIOS DE LA SIERRA DE MANANTLÁN, MÉXICO**", consideramos que ha quedado debidamente concluido por lo que ponemos a su consideración el escrito final para autorización de impresión y en su caso programación de fecha de exámenes de tesis y profesional respectivos.

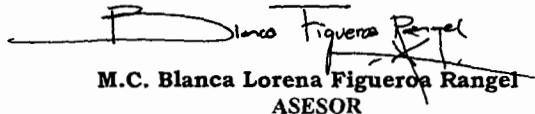
Sin otro particular, agradecemos de antemano la atención que se sirva brindar a la presente y aprovechamos la ocasión para enviarle un cordial saludo.

**A T E N T A M E N T E**

**Las agujas, Zapopan, Jal., a 3 de noviembre del 2000**

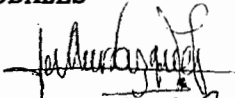


**M.C. Miguel Olvera Vargas**  
**DIRECTOR DE TESIS**



**M.C. Blanca Lorena Figueroa Rangel**  
**ASESOR**

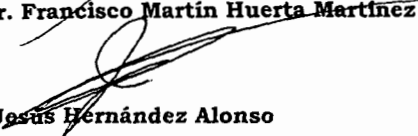
**SINODALES**



**Dr. José Antonio Vázquez García**



**P. Dr. Francisco Martín Huerta Martínez**



**Dr. Jesús Hernández Alonso**

## AGRADECIMIENTOS

En primer lugar voy mencionar a la Universidad de Guadalajara, institución en la que me formé y me sigo formando como estudiante y como aprendiz de investigación, donde aprendí y sigo aprendiendo técnicas, conceptos, trucos y mañas para esto de la biología y para esto de la vida en la academia (cosa que espero no tener nunca que dejar). No me queda más que agradecer al CUCBA por lo primero y al IMECBIO por la última fase de lo primero y todo el tiempo de lo segundo. También quiero agradecer especialmente a las autoridades del CUCBA, al Rector Salvador Mena y a las personas que integran la comisión de condonaciones, porque sin la condonación que me otorgaron me habría sido imposible llegar hasta aquí.

A Miguel y Blanca quienes me permitieron entrar en su proyecto, conocer y trabajar en dos comunidades impresionantes (en varios aspectos), El Terrero y Toxin y por permitirme hacer uso de una invaluable base de datos, por guiarme hasta llegar a este manuscrito, por su confianza, apoyo y comprensión les estoy altamente agradecido.

Al director del Instituto Manantlán, Luis Eugenio Rivera, por todo el apoyo institucional que hizo posible este trabajo, por su por su confianza cuando fue necesaria.

A los que colaboraron en este proyecto en las salidas de campo (Juan, Dunia y el Marcovich, a los tremendos españoletes Julio y el Enrique, por el día de los treintaitantos, por la excursión suicida que hicimos al Nevado). A Blanquita Morales por su ayuda con mis bases de datos en esas noches interminables (que de alguna manera terminaron), por su enorme paciencia en esos momentos difíciles. Y a Luis Ignacio Iñiguez por su asesoría extraoficial, por las discusiones, ideas, por el tiempo (aunque no fuera su tesista) pero sobre todo por su amistad y apoyo incondicional desde que llegué al Instituto. Al Normando very, very, very, very, very agradecido por el paro con el abstract.

A los sinodales de este trabajo, Martín Huerta, Antonio Vázquez, Jesús Hernández y Leticia Hernández por las observaciones de mi trabajo, por su disposición para evaluarlo.

A mis mejores maestros en mis tiempos del CUCBA, Luis Burgos, Fabio Cupul, Josefina Ramos (hasta donde estés Pina), Julio Sierra, y José Luis Navarrete y a los del IMECBIO (dentro y fuera de clase) Luis Ignacio Iñiguez, Angela Saldaña., Miguel Olvera, Eduardo Santana y Enrique Jardel.

Y le llega el turno a la banda (que no es propiamente un turno tampoco). A los "virus" con los que hicimos un grupo casi mágico, Sinuhé, Chavita, Carmelina, Ana Luisa, Diana y El Poncho. A los mexicanos piratas que se fueron al gringo pa' ser piashdis el Erick y el Enrico y su esposa La Marcelita. A Daniel Hernández y Juan Carlos Chacón por la pequeña familia que armamos, por los múltiples paros cuando estudiante terminal (que es casi lo mismo que una convalecencia). A la segunda familia el Juan Pablo (yo le digo enano pero eso se ve medio feo) y a Jorge (Griffin pa los cuates) quienes me bienvinieron en su casa por unas semanas y terminé viviendo ahí por el resto de los siglos, por todo lo que significa esa convivencia.

Mucha gente hizo que mi estancia en Autlán estuviera llena de momentos inolvidables, al Griffin, Juan Pablo, Pepe, Cintia Ayala, Cintia (la gueramorena), Hugo, Martín, Natalia, Norman, Paola, Deida, Irán, Ayari, Blanca, Tania (la Jata). A la brujita preciosa que me cambió la vida, a Malena por estos años irrepetibles. A Daniela (mi no-novia) especialmente porque su compañía ha sido fundamental, porque el tiempo con ella es el lugar donde quisiera quedarme. A todos ellos por ser amigos de tiempo completo, por las rarezas, excentricidades, excesos, por el apoyo psiquiátrico, por el financiero en algunas ocasiones. Sería imposible (y poco atinado) enumerar aquí las situaciones que recuerdo al lado de esta gente, por todas ellas y las que faltan, muchas gracias.

Este tipo de espacios suelen ser algo injustos por las omisiones que inevitablemente ocurren, a los que no menciono y sienten que tendrían que estar aquí se los agradezco también.

## DEDICATORIA

Este trabajo se lo dedico a mis papas Carlos y Janet, por su esfuerzo, por trabajar para nosotros horas extras toda la vida, pero sobre todo por la libertad que siempre me dieron, por que siempre pude elegir y porque siempre estuvieron allí para ayudarme a hacerlo, por la familia que tengo, porque yo quisiera formar una como la que ellos me dieron.

Y a mis hermanos, Mali y Alonso, porque son la base estructural de mi vida, porque me han ayudado en todo, porque los quiero.

...va para ustedes, con todo mi cariño.

Carlos.

Este trabajo fue realizado en el Instituto Manantlán de Ecología y Conservación de la Biodiversidad de la Universidad de Guadalajara con el apoyo del *Department for International Development* del Gobierno Británico mediante una beca para la realización de esta tesis dentro del Proyecto de Desarrollo Agroforestal de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán.

*"Ecosystems are not only more complex  
than we know, they are more complex  
than we can know".*

-Frank Egler.

...Pero intentarlo puede  
ser muy divertido.



## CONTENIDO

INDICE DE FIGURAS	iii
INDICE DE CUADROS	iv
RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	3
OBJETIVOS	5
ANTECEDENTES	6
Aspectos generales sobre el crecimiento de los árboles	6
Factores físicos que afectan el crecimiento	8
La competencia como un factor que afecta el crecimiento	9
La Sierra de Manantlán, situación especial	11
Los bosques de encino en la Sierra de Manantlán.	
El ejido El Terrero	13
Las técnicas de análisis multivariable, una herramienta para el estudio de las comunidad forestal	15
AREA DE ESTUDIO	18
Clima	18
Geología	19
Fisiografía	20
Vegetación	20
METODOLOGÍA	21
Origen del proyecto	21
Establecimiento y medición de sitios permanentes	22
Análisis de datos	23
RESULTADOS	28
Composición de especies, estructura y crecimiento de las especies bajo estudio	28
Clasificación	30
Bosque de <i>Quercus laurina</i>	35
Bosque de <i>Quercus castanea</i>	38

Bosque de <i>Quercus castanea</i> y <i>Q. crassipes</i>	40
Bosque de <i>Quercus crassipes</i>	42
Ordenación	44
DISCUSIÓN	49
CONCLUSIONES	56
LITERATURA CITADA	57
APENDICE I	68
APENDICE II	69

## INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Estrategia potencial de los árboles para el uso de agua y luz	7
Figura 2. Ubicación del ejido El Terrero	19
Figura 3. Abundancia de las especies registradas en los 46 sitios permanentes	31
Figura 4. Tasa de crecimiento relativo de las estudiadas	32
Figura 5. Presencia de especies en los 4 grupos obtenidos en la clasificación	33
Figura 6. Dendrograma de la clasificación	34
Figura 7. Distribución diamétrica del bosque de <i>Q. laurina</i>	36
Figura 8. Tasa de crecimiento relativo del bosque de <i>Q. laurina</i>	37
Figura 9. Distribución diamétrica del bosque de <i>Q. castanea</i>	39
Figura 10. Tasa de crecimiento relativo de las especies del bosque de <i>Q. castanea</i>	40
Figura 11. Distribución diamétrica del bosque de <i>Q. castanea</i> y <i>Q. crassipes</i>	41
Figura 12. Tasa de crecimiento relativo de las especies del bosque de <i>Q. castanea</i> y <i>Q. crassipes</i>	42
Figura 13. Distribución diamétrica del bosque de <i>Q. crassipes</i>	43
Figura 14. Tasa de crecimiento relativo de las especies del bosque de <i>Q. crassipes</i>	44
Figura 15. CCA de las especies y variables de sitio y de rodal	47
Figura 16. CCA de los sitios y las variables de sitio y de rodal	48
Figura 17. Esquema de la secuencia de grupos en torno a un gradiente de humedad y riqueza de especies	53

**INDICE DE CUADROS**

Cuadro 1. Descripción de las variables utilizadas en el CCA	27
Cuadro 2. Composición de especies con valores dasométricos	30
Cuadro 3. ANOVA de las variables cuantitativas de sitio y de rodal entre los grupos de TWINSpan	33
Cuadro 4. Índice de importancia de las especies abundantes en los grupos de TWINSpan	34
Cuadro 5. Índice de dominancia de Berger-Parker entre los estratos del dosel y los grupos de TWINSpan	35
Cuadro 6. Coeficientes canónicos y valores de $t$ de las variables de sitio y de rodal en los ejes 1 y 2 del CCA	45
Cuadro 7. Resumen de los resultados del CCA excluyendo a las especies raras	46

## RESUMEN

Este estudio abarcó aspectos sobre la composición, estructura y dinámica del dosel de los bosques subcaducifolios de encino de Cerro Grande, al sudeste de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán en el occidente de México. El objetivo general fue describir el comportamiento de las especies del bosque de encino subcaducifolio de Cerro Grande utilizando la relación entre la tasa de crecimiento relativo (TCR) y los factores que definen al hábitat forestal. Utilizamos una matriz de 44 sitios permanentes remedidos en un periodo de 7 años con variables de sitio y de rodal. Se realizó una clasificación numérica por medio de TWINSpan y un análisis de correspondencia canónica en CANOCO, utilizando la TCR de los individuos con  $DN \geq 5$  cm. Se encontraron 27 especies arbóreas pertenecientes a 17 familias. Las especies con mayor área basal fueron *Quercus crassipes*, *Q. laurina*, *Q. candicans* y *Q. rugosa*. *Q. crassipes* fue la especie con la mayor densidad seguida por *Ternstroemia lineata*. Las TCR más altas se registraron en la familia PINACEAE. Entre los encinos *Q. laurina* y *Q. rugosa* tuvieron las TCR más altas, *Q. crassipes* tuvo los menores incrementos a nivel de género. Por medio de la clasificación se obtuvieron 4 grupos con diferente patrón de crecimiento, dominados cada uno por *Q. laurina* (grupo 1), *Q. castanea* (grupo 2), *Q. castanea* y *Q. crassipes* (grupo 3) y *Q. crassipes* (grupo 4). La estructura a nivel de grupo estuvo definida por las especies más importantes. Se observaron diferencias intra e interespecíficas en el patrón de crecimiento con respecto a la posición en el dosel. Las variables explican el 52% de la varianza y la correlación entre las especies y las variables fue alta (eje 1= 0.954 y eje 2= 0.859). La prueba de permutación de Montecarlo indica que la relación entre las variables no se debió al azar. El eje 1 (VP= 0.65) estuvo relacionado con la altitud, apertura del dosel, estado de madurez y aprovechamiento maderable. El eje 2 (VP= 0.28), con la apertura del dosel, ausencia de aprovechamiento, aprovechamiento maderable y área basal. En general las especies estudiadas presentaron TCR relativamente bajas, posiblemente, la naturaleza Kárstica de Cerro Grande que ocasiona una baja retención de agua origina un estrés hídrico que repercute sobre el crecimiento. Con respecto a las diferencias en las TCR a nivel de estratos del dosel, encontramos que las especies presentan diferentes niveles de tolerancia a la sombra dependiendo de su estado de desarrollo y de las condiciones de sitio. Este trabajo contribuye al conocimiento de la ecología de las especies locales de los bosques de encino y puede aportar información útil que ayude a fortalecer el programa de manejo forestal que actualmente se desarrolla en esta localidad.

**Palabras claves:** Bosque de encino, Sierra de Manantlán, Tasas de crecimiento relativo, TWINSpan, CCA, apertura del dosel, tolerancia a la sombra, altitud.

## ABSTRACT

Oak mixed forest composition, structure and dynamics of the south eastern region of the Sierra Manantlan Biosphere Reserve (west central Mexico) were analyzed. The relationship between relative growth rate (RGR) and habitat defining factors was used to understand the behavior of species in this type of vegetation. Site and stand variables were analyzed using CCA and TWINSpan in 44 permanent plots over a 7-year period for trees  $\geq 5$  cm DBH. 27 species in 17 families were found. *Quercus crassipes*, *Q. laurina*, *Q. candicans* and *Q. rugosa* were the species with the largest basal area followed by *Ternstroemia lineata*. Highest RGR were found for the family PINACEAE. Oaks with highest RGR were *Q. laurina* and *Q. rugosa* while *Q. crassipes* had the lowest RGR in this group. TWINSpan analysis produced 4 groups dominated by *Q. laurina*, *Q. castanea*, *Q. castanea* and *Q. crassiceps*, and *Q. crassipes*. Diametric distribution in each group was established by the most important species. Intra and interspecific differences in growth rate with respect to canopy position were observed. Habitat variables explained 52% of the variance and the correlation between species and variables was high (axis 1 = 0.954; axis 2 = 0.859). Montecarlo permutation test indicates non-random relationship among variables. Axis 1 (eigenvalue = 0.65) was related to altitude, canopy openness, maturity and harvesting type. Axis 2 (eigenvalue = 0.28) was related to canopy openness, lack of harvest, harvesting type and basal area. Water stress related low RGR was observed in most species probably as a consequence of karstic soils in the region. With reference to differences in RGR among canopy levels, different tolerance levels were found depending on the species canopy position and site conditions. This study is a contribution to the understanding of the ecology of local species of oak mixed forest and may provide important information to the forest management program currently implemented in the area.

**Key words:** Oak-mixed forest, Sierra de Manantlán, RGR, TWINSpan, CCA, canopy openness, shade tolerance, altitude.

## INTRODUCCIÓN

El crecimiento de las plantas vasculares es un efecto de la interacción de dos fuerzas opuestas. Un componente positivo, manifestado mediante la expansión de un individuo, representa la tendencia innata hacia la multiplicación exponencial. Este componente está asociado con el potencial biótico, la actividad fotosintética, la absorción de nutrimentos, el metabolismo constructivo, el anabolismo, etcétera. Por otro lado existe un componente antagonico que representa las restricciones impuestas por factores externos (competencia, recursos limitados, respiración y estrés) e internos (mecanismos autoreguladores y edad). Aquellos factores que afectan adversamente el crecimiento de un individuo han sido definidos como resistencia ambiental, metabolismo destructivo, catabolismo y respiración (Zeide, 1993). No obstante la importancia que tiene la investigación con miras a entender las interacciones que ocurren entre los factores relevantes sobre el crecimiento de los árboles (Shugart y Urban, 1989; Forsythe y Loucks, 1972), este campo ha sido pobremente desarrollado, abarcando en la mayoría de los casos solo a especies holárticas como el caso de las coníferas o a especies de plantaciones forestales con fines comerciales.

Tradicionalmente el crecimiento de árboles individuales se ha expresado indistintamente ya sea por su incremento en diámetro o por su incremento en área basal (West, 1980). De hecho, en la mayoría de estudios sobre crecimiento la decisión para usar uno u otro parámetro se da aparentemente de manera arbitraria. No obstante, para casos particulares parece existir una diferencia relevante entre ambos. Bella (1971), encontró una mayor correlación entre varios índices de competencia y el incremento en el área basal de los árboles que entre estos índices y el incremento en diámetro. En este sentido, entre dos árboles que presenten el mismo incremento diamétrico, el que tenga el mayor

diámetro inicial tendrá el mayor incremento en área basal, esto significa que la variación entre los incrementos en área basal está dada por su variación en el diámetro inicial (West, 1980), debido a que los árboles acumulan en el fuste una gran cantidad de tejidos no productivos que se convierten en mayores determinantes del crecimiento que las diferencias en el incremento anual (Brand y Magnussen, 1988), ante este hecho, el uso del incremento en diámetro ofrece una ventaja cuando se trata de comparar la dinámica de individuos de distintos tamaños en función de variables externas. Para estos objetivos el análisis de crecimiento se puede realizar a través del uso de una herramienta analítica que permite comparar individuos con distintos tamaños iniciales y diferentes períodos de muestreo, esto es, la tasa de crecimiento relativo (TCR). Este índice representa la tasa de cambio en tamaño por unidad de tamaño, eliminando de esta manera el efecto de la dimensión inicial del individuo sobre su crecimiento (Buchman y Benzie, 1987; Brand *et al*, 1987; Brand y Magnussen, 1988).

El manejo adecuado de los recursos forestales maderables de un área requiere de una evaluación y análisis de la dinámica de crecimiento de las especies implicadas en el manejo, este aprovechamiento también debe estar ligado a un registro periódico de la respuesta de las especies (crecimiento y mortalidad), al manejo de la densidad, composición de especies y estructura de los rodales. El ejido El Terrero, al suroeste de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, cuenta desde 1995 con un programa de manejo forestal (PMF) diseñado para mantener el aprovechamiento maderable de sus bosques. Sin embargo, este PMF fue elaborado con base en hipótesis generales a falta de información más detallada de la dinámica de los ecosistemas forestales del área (Jardel *et al.*, 1997). Este trabajo se plantea con el fin de determinar, por medio del registro periódico del incremento, las diferentes tasas de crecimiento de las especies forestales latifoliadas y definir la contribución relativa que tiene



cada una en la recuperación del rodal, así como identificar el nivel de respuesta que estas tienen en condiciones particulares del hábitat. Esta información será muy útil para diseñar una estrategia silvícola enfocada a unidades de manejo más específicas, con condiciones particulares de estructura y dinámica.

## OBJETIVOS

### General

- Describir el comportamiento de las especies del bosque de encino subcaducifolio de Cerro Grande utilizando la relación entre la tasa de crecimiento relativo con los factores que definen al hábitat forestal.

### Particulares

- Realizar una clasificación numérica del bosque de encino con base en las tasas de crecimiento relativo y la composición de especies con el fin de definir tipos de comunidades que presenten patrones de crecimiento relativamente homogéneos.
- Identificar los atributos del hábitat relacionados con las tasas de crecimiento relativo de las especies que conforman los bosques de encino en la meseta de Cerro Grande.

## ANTECEDENTES

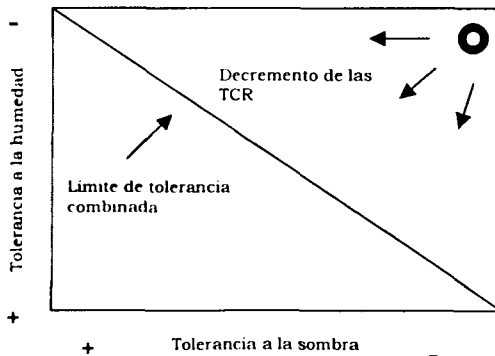
### Aspectos generales sobre el crecimiento de los árboles

Las plantas vasculares requieren luz, nutrimentos minerales y agua como los recursos más esenciales para su crecimiento. Las plantas que están limitadas en su disponibilidad de luz deben asignar más energía al crecimiento del tronco y producción de hojas, reduciendo la asignación de recursos a la construcción de raíces; de modo inverso, una planta cuya limitación está dada por la falta de recursos del suelo, tendrá que asignar más recursos a la fabricación de raíces que al crecimiento en altura (Tilman, 1988; Gleeson y Tilman, 1992). Aunque la mayoría de las plantas superiores tienen cualitativamente similares requerimientos de recursos esenciales (Chapin *et al*, 1987), estas difieren en su estrategia para asignar dichos recursos a tres funciones principales: reproducción, supervivencia y crecimiento (Bazzaz *et al*, 1987). Debido a que la cantidad y calidad de los recursos tienen una amplia variación (Chapin *et al*, 1987), cada individuo debe responder a las condiciones particulares de su hábitat por lo que la asignación de recursos varía dentro y entre poblaciones, pero especialmente entre especies (Bazzaz *et al*, 1987). Partiendo de la idea que en las comunidades vegetales, la luz (Osmond *et al*, 1987; Tilman, 1988; King, 1990; Pacala *et al*, 1994) y el agua (Schulze *et al*, 1987) son dos de los recursos que más afectan la estructura, distribución y abundancia de las especies, Smith y Houston (1989) resumieron las consecuencias de las implicaciones del uso simultáneo de estos dos recursos por un individuo en las siguientes premisas:

1. Una planta que tiene una alta tasa fotosintética y crece rápidamente bajo condiciones de alta luminosidad es incapaz de sobrevivir a bajos niveles de luz (intolerancia a la sombra), inversamente, una planta que

es capaz de crecer a bajos niveles de luz es incapaz de responder a niveles superiores de luz lo que repercute en una baja tasa de crecimiento y fotosíntesis bajo condiciones de saturación de luz.

2. Una planta que puede crecer rápidamente en altos niveles de humedad es incapaz de sobrevivir en condiciones de sequía (intolerante a limitaciones de agua); reciprocamente, una planta adaptada a sobrevivir en condiciones de estrés hídrico (tolerante a limitaciones de agua) es incapaz de crecer rápidamente en lugares con abundante agua
3. La tolerancia a la sombra y a la aridez son interdependientes y están inversamente correlacionadas. Las adaptaciones que permiten a una planta crecer a bajos niveles de luz restringen su habilidad para sobrevivir en condiciones secas; inversamente, las adaptaciones que permiten la sobrevivencia bajo condiciones de estrés hídrico reducen la habilidad de las plantas para crecer en niveles reducidos de luz; en conclusión, los árboles no pueden ser tolerantes a bajos niveles de ambos recursos.



**Figura 1** Estrategia potencial de los árboles para el uso de agua y luz. La mayor tasa de crecimiento se encuentra en la esquina superior derecha donde la tolerancia a la sombra y sequía son mínimas; el crecimiento decrece con el incremento de la tolerancia a bajos niveles de luz y/o agua. (Tomado de Smith y Houston, 1989).

La consecuencia de estas premisas se representa en la figura 1 donde se observa una relación inversa entre las tasas de crecimiento y la tolerancia a bajos niveles de suministro de luz o agua, encontrándose las mayores tasas de crecimiento en plantas con el mayor grado de intolerancia a bajos niveles de irradiación y humedad (Houston, 1994).

## Factores físicos que afectan el crecimiento

El crecimiento de la vegetación forestal está influenciado por un amplio rango de interacciones que ocurre entre los factores de sitio (Wenger, 1984; Nyland, 1996). El sitio se define como el complejo de condiciones fisiográficas, climáticas y edáficas que caracterizan un área forestal y que eventualmente determinan la capacidad de una especie para producir madera (Spurr y Barnes, 1982; Wenger, 1984; Davis y Johnson, 1987; Oliver y Larson, 1990; Philip, 1994). La fisiografía determina las condiciones microclimáticas y el movimiento de agua (Barnes *et al.*, 1982), lo que a su vez tiene una fuerte relación con la distribución y el incremento del área basal en la vegetación (Hack y Goodlett en McNab, 1989). En este sentido, Hannah (1968), encontró que para bosques de encino, la calidad del sitio aumenta de geoformas convexas hacia geoformas cóncavas. La exposición también ha sido identificada como una variable de sitio que tiene interés en los estudios sobre crecimiento de árboles, ya que esta tiene un efecto directo sobre el fotoperíodo de un área particular, sin embargo puede tener diferentes efectos dependiendo de qué factores se incluyen en el estudio (Stage, 1976). Asimismo, otros estudios han encontrado correlaciones muy cercanas entre las comunidades del dosel con variables topográficas y del suelo (McLeod en McNab, 1990). La influencia del suelo puede ser inferida de las condiciones climáticas y geomorfológicas ya que ésta determina el potencial de minerales, el tamaño de la partícula, y la composición química de un área, mientras que el clima gobierna fuertemente la tasa de

erosión y percolación y por esto la disponibilidad de nutrientes, la textura del suelo y la cantidad de materia orgánica. Algunos atributos del suelo como la profundidad de materia orgánica y cantidad de hojarasca, son indicadores de calidad del sitio y están altamente correlacionados con la altura de los árboles (Gilmore *et al.*, 1968).

El entendimiento de las interacciones entre estos factores y la vegetación permitiría anticipar las respuestas de las especies a las condiciones del suelo (Oliver y Larson, 1990). Por ejemplo, se ha encontrado que en altas elevaciones disminuyen las tasas de crecimiento de las plantas como una consecuencia de las bajas temperaturas, que tiene a su vez una relación directa sobre la velocidad de reincorporación de nutrimentos en el suelo (Heaney y Proctor en Vázquez y Givnish, 1998a). Paccala *et al* (1994), demostraron que el crecimiento está fuertemente influenciado por la disponibilidad de luz en el estado juvenil de especies arbóreas, en contraste, no encontraron relaciones entre el crecimiento y la disponibilidad de agua, aunque no se concluye que el agua no sea un recurso limitante parece estar subordinado en importancia a la cantidad y calidad de la luz, de hecho, King (1990), considera a la competencia por luz como el factor primario responsable en la evolución y mantenimiento de la forma de vida arbórea.

## **La competencia como un factor que afecta el crecimiento**

El bosque es un complejo ecosistema cuya estructura y desarrollo comprende varios factores. En el dosel, los individuos compiten con sus vecinos por espacio, nutrimentos y humedad, aquellos árboles que sobreviven a un año deben repetir el mismo proceso de supervivencia anualmente antes de sucumbir a la competencia, senescencia y otros factores externos (Buchman *et al*, 1983). En este sentido se han encontrado relaciones inversas entre la densidad de árboles y el

incremento diamétrico (Outcalt, 1986), así como relaciones directas entre la densidad y la mortalidad (Bella y Gál, 1996), ambos procesos como un resultado de la competencia.

En ecología se clasifican las interacciones de acuerdo a sus efectos sobre las tasas de crecimiento poblacional, de esta manera, la competencia está definida por dos poblaciones que tienen un efecto negativo entre ellas, la competencia puede darse dentro de una población (intraespecífica) o entre diferentes especies (interespecífica). Conceptualmente, la competencia por los recursos puede ocurrir por explotación o interferencia (De Jong, 1976). La competencia por interferencia incluye varias estrategias con las cuales una especie aumenta su capacidad competitiva suprimiendo, matando o usando otras formas de obstrucción para que el competidor no tenga acceso al recurso. La competencia por explotación ocurre cuando un individuo o especie utiliza un recurso limitante y de esta manera restringe su uso a otro organismo (Levine, 1976; De Jong, 1976; Gotelli, 1998). Si una especie es afectada más por la presencia de otra especie que por la presencia de individuos intraespecíficos, entonces la competencia es considerada como interferencia. En el tipo de competencia por explotación más común entre plantas, si las habilidades competitivas son desiguales, el competidor inferior es afectado más por la presencia de individuos interespecíficos, no obstante, el competidor superior será afectado más por la presencia de individuos intraespecíficos (Aarssen, 1983). En el caso de que dos especies sean competitivamente iguales pero una alcanzara el dosel más rápidamente que el promedio, la oportunidad de estar en una posición competitivamente superior en ese dosel se vería claramente aumentada para esa especie (Vandermeer y Granzow de la Cerda, 1997). Entre plantas, la competencia casi siempre es difusa (Bazzaz, 1991) lo cual implica que muchas especies compiten entre sí en distintas dimensiones (Begon *et al*, 1996), es decir, en una comunidad con varias especies que

compiten por los recursos, las habilidades competitivas de cada una dependen de su posición dentro de los gradientes ambientales (Tilman, 1993). La competencia entre árboles a nivel rodal envuelve dos tipos de interacciones. En un extremo las interacciones competitivas pueden ocurrir como una consecuencia a la caída de un árbol grande que ocasiona la apertura de un claro de grandes dimensiones, en estas condiciones se da una liberación del crecimiento desencadenándose un reclutamiento episódico; en otro extremo las interacciones competitivas pueden ocurrir en un escenario de reclutamiento regular con bajas tasas de crecimiento en bosques incoetáneos debido a la dominancia de árboles pequeños tolerantes a la sombra (Shugart, 1984). El proceso de competencia también ha sido descrito como “simétrico” o “asimétrico” y en “unidireccional” o “bidireccional”. En la competencia, un proceso simétrico implica que cuando la disponibilidad de un recurso es menor que los requerimientos de la población, todos los individuos toman una parte del recurso proporcional a su tamaño, cuando existe alguna desviación en la repartición proporcional del recurso se da un proceso competitivo asimétrico. La competencia bidireccional ocurre cuando ante un recurso escaso todas las plantas en una población están afectadas en algún grado independientemente de su tamaño. Cuando las plantas más grandes afectan el crecimiento de sus vecinas más pequeñas y estas no afectan el crecimiento de las grandes, se dice que la competencia tiene un sentido unidireccional (Brand y Magnussen, 1988). La competencia asimétrica se da principalmente cuando la luz es un recurso limitante para el crecimiento, sin embargo aparentemente la competencia por los recursos del suelo es simétrica (Silvertown y Lovett-Doust, 1993).

## **La Sierra de Manantlán, situación especial**

Declarada en 1987 como Reserva de la Biósfera (RBSM), los principales argumentos para la conservación de este macizo montañoso son su gran

diversidad biológica tanto de especies como de comunidades y la particular mezcla de especies que debido a las condiciones de transición biogeográfica ocurren en esta región. El proyecto de la RBSM pretende integrar la conservación y el aprovechamiento racional de los recursos naturales bajo una perspectiva de desarrollo social, en la cual la actividad forestal incluyendo a la silvicultura, la agroforestería, la ordenación de cuencas y la conservación, juega un papel central (Jardel *coord.*, 1992). El esquema de manejo de las reservas de la biosfera está basado en un sistema de ordenamiento territorial regido por la Ley General del Equilibrio Ecológico y Protección al Ambiente en donde el área se subdivide en zonas núcleo dedicadas a la conservación mediante la protección estricta, estas áreas están rodeadas de zonas de amortiguamiento donde se plantean modelos de aprovechamiento dentro de una perspectiva de manejo integral de los recursos naturales y desarrollo social sostenible (IMECBIO, 2000).

La RBSM protege cerca de 140 000 ha. de diferentes tipos de vegetación entre los cuales resalta por su importancia el bosque de encino. Este tipo de vegetación cubre aproximadamente el 27% de la superficie forestal de la Reserva, equivalente a unos 35,000 ha de bosques caducifolios y subcaducifolios (Vázquez *et al.*, 1995). Los bosques de encino caducifolios, (400-1500 msnm.) están caracterizados por árboles de hasta 15 m. de altura en los que las especies más frecuentes son *Quercus castanea*, *Q. glaucescens*, *Q. magnifolia* y *Q. rugosa*; mientras que los bosques de encino subperenifolios (sobre los 1500 msnm.) están representados por árboles que alcanzan de 25 a 30 m. donde se encuentran *Quercus crassipes*, *Q. candicans*, *Q. acutifolia* y *Q. laurina*, principalmente (Cuevas *et al.*, 1997).



## Los bosques de encino en la Sierra de Manantlán. El ejido El Terrero

Los bosques de encino son claramente identificados como uno de los ecosistemas forestales más importantes en México debido a su extensión (Zavala, 1991), valor de uso (Benz *et al.*, 1994) y hábitat para flora y fauna silvestre (Flores y Gerez, 1994). El género *Quercus* se caracteriza por tener un amplio rango de adaptación, pudiéndose encontrar en zonas templadas, subtropicales, tropicales y semidesérticas como especies dominantes o complementarias asociadas a otras especies arbóreas (Hernandez *et al.*, 1992).

En la Sierra de Manantlán se encuentra uno de los bosques de encino más diversos del país con una de las concentraciones más ricas del género *Quercus* en un área relativamente pequeña (Vázquez *et al.*, 1995). Estructuralmente considerado como uno de los bosques de encino mejor conformados a escala nacional (Olvera *com. pers.*), los bosques de encino húmedos de la Sierra de Manantlán (ubicados sobre los 1500 msnm) presentan un notable parecido con el bosque mesófilo de montaña (Challenger, 1998), condición particularmente demostrada en el territorio boscoso del ejido El Terrero donde las perturbaciones antrópicas han gobernado fuertemente los patrones de la vegetación, favoreciendo a través de la corta selectiva la dominancia de los encinos sobre los pinos con el consecuente establecimiento de especies características de bosque mesófilo en el sotobosque (Olvera, 1995) dando como resultado un hábitat en el que interactúan elementos de origen holártico (*Fraxinus*, *Arbutus*, *Pinus*, *Prunus*, *Alnus*, *Cornus*, *Quercus* y *Garrya*) y tropical (*Ternstroemia*, *Xilosma*, *Zinowiewia* y *Oreopanax*) (Olvera, 1995; Figueroa y Olvera, 2000a; Figueroa y Olvera, 2000b) lo que a su vez ha originado un ecosistema con una alta complejidad de patrones y procesos.

Entre los aspectos ecológicos más relevantes que sugieren la dinámica sucesional de los bosques de encino del ejido El Terrero se encuentra por un lado, la tolerancia a la sombra de las especies latifoliadas con un comportamiento interespecífico diferencial de donde se derivan las actuales condiciones de reemplazo, observándose una baja repoblación de encinos bajo su dosel en favor de especies más tolerantes (Figuroa, 1995; Olvera y Figuroa, 1998; Figuroa y Olvera, 2000a; Figuroa y Olvera, 2000b; Saldaña, 2001), y por otro lado, una marcada asociación con ciertos atributos fisiográficos como la altitud, la topografía y la exposición que mantienen un mosaico de riqueza y abundancia de las especies en la zona (Santiago y Jardel, 1993; Figuroa, 1995; Vazquez y Givnish, 1998a; Figuroa y Olvera, 2000b).

De acuerdo al análisis de Olvera (1995) y Jardel y Moreno (1995), los encinares estudiados del ejido El Terrero son en su mayoría, representativos de bosques jóvenes mixtos con una densidad moderada caracterizados por un sesgo en la frecuencia de tamaños hacia diámetros pequeños en forma de "J" invertida, demostrando una estructura diamétrica típica de rodales incoetáneos. En la RBSM, este tipo de vegetación ha sido considerado como el hábitat más importante para un gran número de especies con valor de uso para las poblaciones rurales (Benz *et al*, 1994). En el ejido El Terrero un estudio etnobotánico más detallado resaltó la importancia del bosque de encino como una comunidad con un alto valor de utilidad para la extracción de leña, madera y plantas medicinales (Benz *et al*, 1996).

## Las técnicas de análisis multivariable, una herramienta para el estudio de las comunidades forestales

Los métodos cuantitativos en el análisis de comunidades ofrecen muchas ventajas a los ecólogos ya que pueden ser usados para encontrar respuestas a preguntas inexplicables por los métodos informales (Gauch, 1982). En este sentido, los métodos multivariados de Curtis, Whittaker y Goodall constituyen la base fundamental en el origen de un concepto moderno de comunidad (Allen y Hoekstra, 1992). Los análisis multivariados son herramientas matemáticas que operan simultáneamente con un grupo de variables que afectan cierto patrón de la comunidad (Gauch, 1982; Zavala, 1986), estos métodos están diseñados para eliminar la subjetividad en la descripción de las asociaciones bióticas, ya que los datos se seleccionan por sí mismos sin que el investigador introduzca ninguna idea preconcebida acerca de qué especies tienden a estar relacionadas entre sí o sobre las variables ambientales que muestran una correlación más intensa con la distribución de las especies (Begon *et al*, 1996). Entre los métodos multivariados más utilizados en la ecología de comunidades están los métodos de ordenación y clasificación; estos dos grupos metodológicos tienen la meta común de organizar los datos con el objetivo de describir, discutir, entender y manejar a las comunidades, sin embargo operan bajo una estructura lógica distinta lo que les confiere una estrategia de análisis particular (Gauch, 1982).

### *Clasificación o Análisis de conglomerados*

Este enfoque es uno de los métodos multivariados más difundidos en el estudio de la ecología: el rearrreglo de las matrices de los datos de las

especies y sitios seguidos por la definición de tipos de comunidad, cada uno caracterizado por una distintiva combinación de especies. El análisis de clasificación es un modo explícito de identificar grupos a partir de datos crudos y ayuda a encontrarles una estructura a esos datos. Sin embargo, a pesar de que a veces los datos tengan una estructura continua, el análisis de conglomerados puede imponer una estructura de grupo, por esta razón, una distribución continua puede ser arbitrariamente dividida dentro de un sistema discontinuo de tipos de clases. Los objetivos de la clasificación son: (1) proveer información sobre la ocurrencia de especies (estructura interna de los datos); (2) establecer tipos de comunidad para estudios descriptivos (sintaxonomía y mapeo); y (3) detectar relaciones entre comunidades y el ambiente por medio del análisis de los grupos formados por el análisis de conglomerados con respecto a las variables ambientales (análisis externo) (Jongman *et al*, 1987).

Existen varios tipos de análisis de clasificación, estos se basan en diferentes ideas sobre el concepto de “grupo” (Jongman *et al*, 1987; Kent y Coker, 1992):

1. Divisivos o aglomerativos; los métodos divisivos comienzan con la población total de individuos y progresivamente la dividen en grupos más pequeños, la división cesa cuando cada grupo está representado por un único individuo o cuando se predetermina alguna regla de interrupción, la idea fundamental en este método es que grandes diferencias podrían prevalecer sobre diferencias más pequeñas (la estructura global de un grupo determina los subgrupos). Los métodos aglomerativos comienzan con cada individuo y estos son combinados formando grupos más grandes, con este método, la semejanza local prevalece sobre las grandes diferencias.

2. Jerárquicos o no jerárquicos; las técnicas jerárquicas asumen que los resultados pueden ser demostrados como un dendrograma, estos métodos han sido muy difundidos debido a que los dendrogramas establecen claramente diferentes niveles de semejanza o diferencia. En ecología, uno puede pensar que ciertas diferencias son más importantes que otras y por lo tanto podrían prevalecer, éstas diferencias podrían tener el mayor nivel jerárquico; los métodos no jerárquicos no imponen una estructura jerárquica en los datos y los resultados se expresan en forma de una constelación.
3. Monotéticos o politéticos; en los métodos monotéticos, las divisiones son hechas con base en un atributo, desarrollado en 1960 por Williams y Lambert con el nombre de análisis de asociación, este método ha sido prácticamente discontinuado; en la actualidad, los métodos más usados son los métodos politéticos, en los cuales el proceso de clasificación se realiza con todos los datos disponibles.

### *Ordenación*

Un problema fundamental en la ecología de comunidades es descubrir como una multitud de especies responden ante factores externos (Ter Braak, 1987a). Los datos típicos referentes a esta pregunta están usualmente expresados en dos matrices: (1) una matriz de ocurrencia o abundancia de especies sobre una serie de sitios y (2) y una matriz de datos sobre un número de variables ambientales medidas en los mismos sitios (Ter Braak, 1986). El resultado de la ordenación en dos dimensiones (dos ejes), es un diagrama en el cual los sitios están representados por puntos en un espacio bi-dimensional. El objetivo de la ordenación es arreglar los puntos de manera tal que los más cercanos entre si correspondan a sitios que son semejantes entre sí en cuanto al atributo que se está analizando (por ejemplo, composición de especies), en

contraste, los puntos más lejanos representarían sitios con una mayor desigualdad en las características estudiadas. (Jongman *et al*, 1987).

## ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en los bosques del ejido El Terrero localizado en la meseta de Cerro Grande en el sureste de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán entre los estados de Jalisco y Colima. Las coordenadas geográficas de Cerro Grande son 19° 24'32" y 19° 31'02" de latitud Norte y 104° 01'09" y 103° 57'44" de longitud Oeste (Figura 2). La mayor parte de este ejido se localiza en la zona de amortiguamiento de la Reserva, pero cuenta también con una zona de conservación de Bosque Mesófilo de Montaña, ubicada en la zona núcleo Cerro Grande, una de las tres zonas núcleo de la RBSM.

## Clima

De acuerdo a la clasificación de Köppen, el clima en la región es del tipo templado-subhúmedo. La temperatura media anual registrada en la estación meteorológica de El Terrero fluctúa entre 12 a 18° C. En los meses más fríos la temperatura desciende hasta -3° C y la temperatura del mes más caliente llega hasta 22° C. En el área están bien definidas dos estaciones, seca y lluviosa; anualmente, la cantidad de lluvia asciende a los 1650 mm., en los meses de Julio a Septiembre, extendiéndose con frecuencia hasta Octubre. En la estación seca se observan las temperaturas más altas (Abril y Junio), siendo Mayo el mes más caliente; las temperaturas más bajas se alcanzan durante el invierno (Diciembre a Febrero) (Martínez *et al.*, 1991).

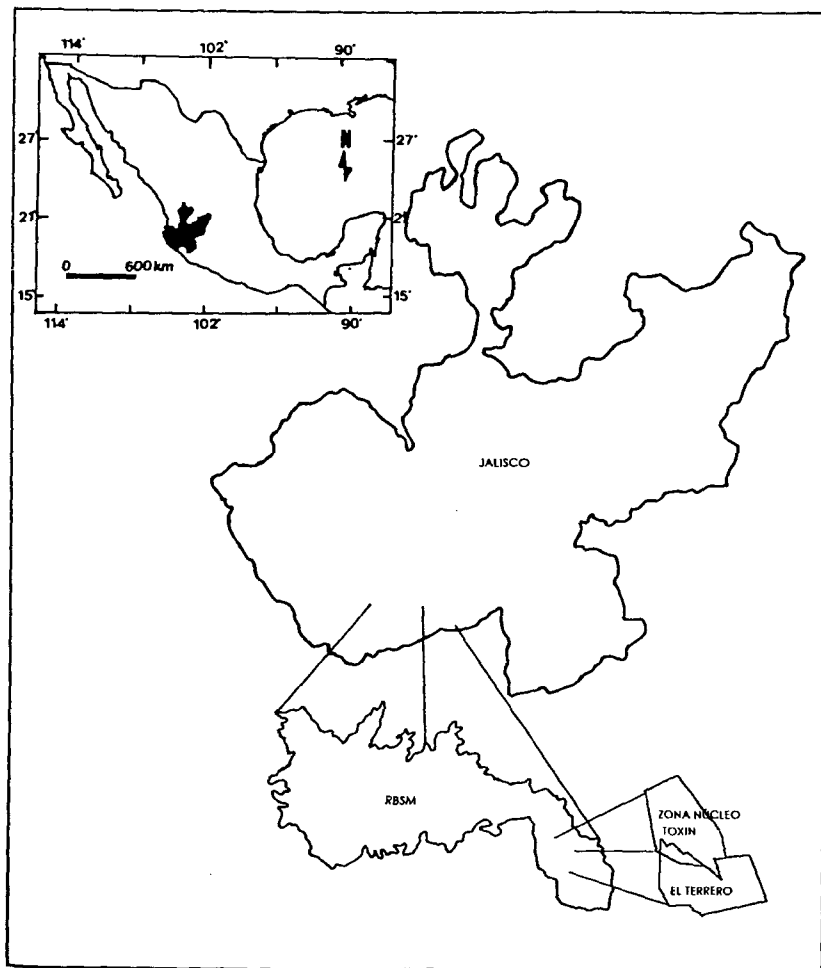


Figura 2. Ubicación del ejido El Terrero dentro de los terrenos la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán

## Geología

El material Geológico corresponde a calizas arrecifales de la formación Morelos (caliza y dolomita interestratificadas), originadas en el Cretácico (Lazcano, 1988). Los suelos de la parte alta de Cerro Grande han sido

clasificados en mapas edáficos 1:50 000 por CETENAL (1976). Estos suelos son en su mayor parte Andosoles, seguidos en un menor porcentaje por Cambisoles y Luvisoles. La superficie de la meseta está excesivamente drenada y no presenta una estratificación textural.

## Fisiografía

Cerro Grande está caracterizado por depresiones, dolinas y formaciones kársticas; aparentemente la interacción entre estos factores topográficos y geológicos impide la acumulación de agua en la superficie favoreciéndose la infiltración de la precipitación hacia el subsuelo, por este motivo, Cerro Grande no presenta cauces de aguas superficiales, excepto algunos arroyos intermitentes en las laderas bajas (Olvera, 1995).

## Vegetación

Los tipos de vegetación presentes en el área de estudio son: Bosque de Encino, Bosque de Pino, Bosque de Pino-Encino, Bosque de Oyamel, Bosque Mesófilo de Montaña y Vegetación secundaria (Rzedowski, 1978). Las principales especies encontradas en la zona son: *Quercus crassipes* H. et B.; *Q. castanea* Nee; *Q. candicans* Nee; *Q. rugosa* Nee; *Q. laurina* H. et B.; *Q. obtusata* H. et B. *Pinus leiophylla* Schl. et Cham.; *P. montezumae* Lambert; *P. pseudostrobus* Lindl; *Abies religiosa* (H.B.K.) Schl. et Cham. y *A. religiosa* var. *emarginata* Lock et Martinez; *Ternstroemia lineata* DC. ssp. *lineata*; *Arbutus xalapensis* (H.B.K.); *Fraxinus uhdei* (Wenzig); *Oreopanax xalapensis* (H.B.K.); *Garrya laurifolia* Hartweg ex Benth; *Prunus serotina* ssp. *capuli* McVaugh; *Styrax argenteus* y *Alnus jorullensis*, además de una gran variedad de especies herbáceas y arbustivas. El género *Quercus* representa al género más conspicuo de Cerro Grande, sin embargo raramente forma rodales puros aunque se encuentra dominando el dosel en la mayoría de los bosques; está muy asociado con el bosque mesófilo de



montaña en el que se encuentran principalmente especies como *Q. laurina* y *Q. candicans*.

Los bosques de encino no son homogéneos y entre ellos se pueden observar distintos patrones espaciales tanto en composición de especies como en estructuras. Si bien estos patrones están relacionados con el tipo de suelo, la topografía y las perturbaciones, se han detectado al menos cuatro tipos de asociaciones ecológicas de encinos asociadas a un gradiente de humedad (Olvera, 1995).

## MÉTODOLOGÍA

### Origen del proyecto

El proyecto general titulado "Silvicultura de Encinos" en el cual está inmerso el presente trabajo, se inició en 1988. Mediante el levantamiento de 70 sitios temporales de muestreo de dimensiones variables (FAB 10), se realizó un diagnóstico preliminar sobre el estado silvícola en que se encontraban estos ecosistemas forestales (tamaños diamétricos, condición estructural, composición estructural, composición de especies, estado de la regeneración). Posteriormente ante la necesidad de contar con información más detallada y continua que pudiera ser utilizada para formular alternativas de manejo que concuerden con las condiciones particulares del área de estudio (Byrne, 1993; Olvera *et al*, 1996), se decidió iniciar con el establecimiento de un sistema de sitios permanentes, lo cual ha sido considerado como el mejor método para precisar el crecimiento en un periodo pasado o para predecir el crecimiento en un periodo futuro (Bickford, 1954). De esta manera se continuó en 1991 con el inventario forestal a través del establecimiento de 32 sitios permanentes circulares de 500 m<sup>2</sup> cada uno; éstos se establecieron sobre rodales monoespecíficos de *Quercus crassipes*, así como en rodales de *Quercus*

*castanea* mezclados con otras especies de latifoliadas, principalmente de bosque mesófilo de montaña. En 1994 se continuó con el inventario forestal mediante el establecimiento de 28 sitios permanentes adicionales, estos últimos fueron establecidos principalmente en rodales dominados por *Q. candicans*, *Q. rugosa* y *Q. laurina*. Durante ésta última etapa se remidieron los 32 sitios establecidos en 1991. En un último inventario forestal realizado en entre 1998 y 1999 se establecieron 45 nuevos sitios permanentes y se remidieron los 60 sitios ya establecidos, de tal manera que actualmente y bajo, este esquema de muestreo, se cuenta con un sistema de 105 sitios permanentes.

### **Establecimiento y medición de sitios permanentes**

Los sitios permanentes son parcelas circulares de 500 m<sup>2</sup> (12.6 m de radio), establecidos en grupos de tres unidades formando un triángulo equilátero con 100 m de lado (preferentemente), aunque debido a la naturaleza fragmentada de los bosques en la zona de estudio esto no siempre fue posible, por lo que en algunas ocasiones se extendió la distancia entre sitios a 150 m. esta agrupación se realizó con el fin de tener una mejor representación de las condiciones del rodal. Con el fin de llevar un registro sistematizado de la dinámica arbórea, todos los árboles con DN  $\geq$  5cm fueron numerados utilizando una marca de silicona orientada hacia el centro del sitio. En cada sitio se registraron las siguientes variables: tipo de vegetación, altitud, geofoma, exposición, pendiente y topografía (para mayor detalle sobre la metodología de campo consultar Olvera *et al.* 1996). Cada individuo se determinó a nivel de especie registrándose además el DN (1.3 m.) y la posición que ocupaba cada individuo en el dosel, esto se realizó en dos categorías: (1) estrato superior y (2) estrato inferior.

## Análisis de datos

Se calculó la tasa de crecimiento relativo para cada individuo de acuerdo a la siguiente ecuación (Buchman *et al*, 1987; Archer *et al*, 1988; Brand y Magnussen, 1988; Wang *et al.*, 1998):

$$\text{TCR} = \ln(y_1/y_{1-1})/t_2-t_1$$

Donde **TCR** es la tasa de crecimiento relativo, **y<sub>1</sub>** es el diámetro actual expresado en milímetros, **y<sub>1-1</sub>** es el diámetro previo y, **t<sub>2</sub>-t<sub>1</sub>** es la diferencia en tiempo expresada en años entre la primera y la última medición. La tasa de crecimiento se calculó en milímetros pero debido a los bajos resultados obtenidos para cada especie fue preciso multiplicar este resultado por 100, con este procedimiento se lograron números enteros con lo cual se facilitó su comprensión y manejo en análisis posteriores. A partir de la TCR se obtuvo la media ponderada por especie, esto se realizó porque como se mencionó anteriormente, el crecimiento de los árboles está determinado por su posición en el dosel, así, la media ponderada recupera la media de una población estratificándola con respecto a un factor indicado, en este caso la clase silvícola (suprimido, intermedio, codominante y dominante) utilizada como factor del crecimiento. También se obtuvo la media aritmética de la TCR así como la media aritmética del incremento absoluto  $[(y_1 - y_{1-1}) / t_2 - t_1]$ ; Archer *et al*, 1988] y se aplicó una prueba Tukey de comparaciones múltiples entre estas tres expresiones del crecimiento diamétrico con el propósito de identificar posibles diferencias estadísticamente significativas, con este procedimiento se seleccionó la variable cuantitativa de la vegetación apta para ser utilizada en análisis posteriores.

## Clasificación

Con el fin de conocer las relaciones existentes entre las especies (TCR) y los sitios se utilizó el paquete de análisis estadístico TWINSpan (**T**wo **W**ay **I**ndicator **S**pecies **A**nalysis), una técnica de clasificación jerárquica politética divisiva (Hill, 1979) que debido a su calidad (Gauch y Whittaker, 1981) ha sido ampliamente utilizada en estudios de ecología y fitosociología (McNab *et al*, 1999; Vázquez y Givnish, 1998b; Jongman *et al*, 1987). Esta técnica construye inicialmente una clasificación de los sitios y después usa dicha clasificación para obtener una agrupación de las especies de acuerdo a sus preferencias ecológicas. Posteriormente ambas clasificaciones son utilizadas juntas para obtener una tabla ordenada de dos salidas que expresa las relaciones sinecológicas de las especies de una manera resumida (Hill, 1979). La actividad básica de TWINSpan es hacer una dicotomía, es decir, divide a los sitios en grupos por bipartición repetida y después hace lo mismo con las especies con el objetivo de identificar una dirección en la variación de los datos por medio del método de promedio recíproco, RA (por sus siglas en inglés **R**eciprocal **A**veraging).

En este análisis de clasificación utilizamos la TCR como parámetro de la vegetación. Debido a que no se encontraron diferencias significativas entre la media ponderada y la media aritmética se decidió utilizar la última ya que la media ponderada es una hiperrelativización de la tasa de crecimiento, la media se obtuvo por  $(\text{especie/sitio}) \cdot 100$ . Con base en un histograma de frecuencias de la TCR fueron definidos nueve niveles de corte:

1. Para denotar la ausencia de una especie en algún sitio
2. Para los decrementos. La matriz fue modificada reemplazando los valores negativos de TCR por 0.0001

3. Para representar a los casos en los que no se presentan crecimientos. Se remplazó en la matriz  $TCR = 0$  por 0.001
4. Para  $TCR > 0.07$
5. Para  $TCR > 1.01$
6. Para  $TCR > 2.01$
7. Para  $TCR > 3.01$
8. Para  $TCR > 4.01$
9. Para  $TCR > 6.01$

Posteriormente se realizó una ANOVA (SPSS para Windows, versión 7.5) entre las variables cuantitativas de sitio y de rodal de los grupos obtenidos en la clasificación al segundo nivel de división.

Cada grupo se describió en términos de su composición de especies complementado con el índice de dominio el cual es un parámetro que relaciona la frecuencia con las tasas de crecimiento relativo utilizando a los niveles de corta de la clasificación como una expresión del crecimiento (van der Maarel *et al*, 1987), también se utilizó el índice de dominancia de Berger-Parker (IBP; Magurran, 1988; Gordon y Hamilton, 1994), este es un índice utilizado para reconocer a la especie más abundante en la comunidad, el valor más alto (IBP=1) indica que la especie considerada tiene una dominancia absoluta, lo que constituiría a una comunidad monoespecífica y conforme el valor se va reduciendo va aumentando la riqueza de especies; en este trabajo fue utilizado para comparar dentro de grupos la diversidad del estrato inferior del dosel con la del estrato superior del mismo y la diversidad de estos entre los grupos. Se describe también la estructura diamétrica, comportamiento de la comunidad (tasa de crecimiento relativo) con respecto a su posición en el dosel [superior, agrupando las clases silvícolas dominante y codominante e inferior, incluyendo a las clases silvícolas intermedio y suprimido; Olvera *et al.*,

1996], y el comportamiento de las especies más representativas (frecuencia > 5%) de cada grupo en función, también, de su posición en el dosel.

### *Ordenación*

Para explorar las relaciones entre las TCR y variables externas específicas (cuadro 1) usamos una técnica de ordenación directa ampliamente utilizada en la ordenación de comunidades vegetales (Jackson y Somers, 1991; Palmer, 1993; Kent y Coker, 1995) disponible en el paquete electrónico CANOCO (**CAN**onical **C**ommunity **O**rdination; ter Braak, 1987), el Análisis de correspondencia canónica (CCA). Para dilucidar las relaciones entre las variables de sitio y de rodal con las tasas de crecimiento, este procedimiento usa una ecuación canónica lineal con múltiples variables dependientes e independientes, el coeficiente canónico está determinado a través de la máxima correlación entre el grupo de variables dependientes (TCR de cada especie) y el grupo de variables independientes (variables de sitio y de rodal) (Ludwing y Reynolds, 1988). Los signos y la magnitud relativa de las relaciones dentro de los grupos (correlaciones entre variables ambientales comunes y los dos primeros ejes ambientales) y los coeficientes canónicos (coeficientes de regresión de las variables ambientales), formaron la base para estimar la importancia relativa (valores absolutos de  $t$  de los coeficientes de correlación  $\geq 2.1$ ;  $gl=n-q-1>18$ ;  $\alpha=0.05$ ) de cada variable como factores de crecimiento en las comunidades de encinos. La mayor magnitud en los valores de las variables (por ejemplo, flechas más grandes) denota mayor importancia en la variación de la distribución de los datos y el ángulo entre las flechas refleja las intercorrelaciones entre las variables, el ángulo entre una flecha y su eje es, así mismo, una representación de su grado de correlación (ter Braak, 1987; Wassen *et al*, 1990; Kent y Coker, 1992 Elliot *et al*, 1999).

Cuadro 1. Descripción de las variables utilizadas en el análisis de correspondencia canónica (CCA).

VARIABLE	UNIDAD	RANGO	DESCRIPCION
<i>siti</i>			
Altitud	m	2050-2350	Medida con un altímetro THOMMEN CLASIC en 1994
Pendiente	%	0-75	Registrado con un clinómetro SUUNTO en 1994
Exposición	Azimut	0°-345°	Tomada en 1994 utilizando una brújula SUUNTO
Geoforma	Nominal	0-6	Forma del terreno:(0) parteaguas, (1) meseta, (2) ladera inferior, (3) ladera media, (4) ladera superior, (5) bajo y (6) dolina
Topografía	Nominal	1-2	Características del relieve: (1) regular y (2) irregular
<i>red</i>			
Aprovechamiento	Nominal	1-2 a-e	Tipo de aprovechamiento forestal del que está siendo objeto el sitio bajo estudio: (0) sin aprovechamiento; (1) aprovechamiento maderable; (2) aprovechamiento no maderable: (a) hoja,; (b) flor; (c) fruto; (d)hojarasca; y (e) carbón.
Madurez	Nominal	3 y 4	Indica el estado de desarrollo que presenta el estarto superior del bosque: (3) joven reproductivo, árboles mayores de 20 cm de DN co producción de conos y semillas; (4) maduro, diámetros mayores a 40 cm generalmente arboles vigorosos cuyas yemas apicales están en crecimiento
Densidad	ind/ha	220-1960	Numero de individuos por sitio en 1994, extrapolado a ha
Area basal	m2/ha	18.54-55.35	Calculada para los datos de 1994 en cada sitio y extrapolada a ha
Diámetro	mm	50-1160	Registrado en los individuos adultos con diámetro mayor o igual a 50mm en 1991, 1994, 1997 y 1999 utilizando una cinta diametrica
Apertura de dosel	%	0.5-22.51	En 1994 se tomaron ocho fotografías hemisféricas por sitio en cuadros separados por 2 m dispuestos en forma de cruz utilizando una cámara CANON Ti70 con un lente ojo de pescado CANON de 7.5mm/5.6. Las fotos fueron escaneadas y analizadas por medio del programa HEMIPHOT (ter Steege, 1994). Los valores de cada sitio son un promedio de los ocho cuadros.

Cada flecha o centroide representa una dirección o eje en el diagrama, la posición de una especie sobre el eje ambiental puede ser determinada extendiendo una línea perpendicular desde sus coordenadas hasta el eje ambiental, esta distancia indica el valor relativo del promedio ponderado de esta especie con respecto a un eje ambiental particular. Se aplicó la prueba de permutación de Montecarlo para probar estadísticamente que el poder de ordenación de las especies a lo largo de los gradientes ambientales es mayor de lo que podría atribuirse al azar (ter Braak, 1987)

## RESULTADOS

### Composición de especies, estructura y crecimiento de las especies bajo estudio

En los 46 sitios permanentes analizados se encontraron 27 especies de plantas vasculares arbóreas pertenecientes a 17 familias. Las familias con el mayor número de especies fueron FAGACEAE (6) y PINACEAE (4), mientras que el resto de familias estuvieron representadas como máximo con dos especies (Cuadro 2).

En el cuadro 2 se presenta una descripción de las variables dasométricas de interés silvícola (Pardé y Bouchon, 1994) para todas las especies en los 46 sitios permanentes analizados, en donde podemos observar que las especies con los mayores tamaños diamétricos fueron *Oreopanax xalapensis* y *Quercus rugosa*, mientras que las especies cuyos individuos tuvieron los menores diámetros fueron *Perrottetia longistylis*, *Ternstroemia lineata*, *Prunus serotina* y *Xilosma flexuosum*. Como se verá más adelante (figuras 7, 9, 11 y 13), la estructura diamétrica de los bosques bajo estudio estuvo esencialmente compuesta por individuos



relativamente pequeños. Las especies que ocuparon el mayor espacio en el área de estudio fueron *Quercus crassipes*, *Q. laurina*, *Q. candicans*, *Q. castanea*, *Q. rugosa* y *Q. obtusata*, respectivamente; de hecho, la suma del área basal para el género *Quercus* representó el 63 % del área basal total en el espacio muestral, contrastando fuertemente con especies como *Abies religiosa* var. *religiosa*, *Cornus excelsa*, *Symplocos citrea*, *Xilosma flexuosum*, *Perrottetia longistylis* y *Lippia* sp. que tuvieron los valores de área basal más bajos llegando solamente entre ellas a sumar el 2% en los sitios permanentes. *Quercus crassipes* fue la especie con la mayor densidad en los rodales, seguida por *Quercus obtusata* y *Ternstroemia lineata*; si bien la densidad de *Q. obtusata* es alta, esta especie fue encontrada exclusivamente en un sitio por lo que en realidad resulta ser una especie muy poco frecuente. Entre las especies con la menor densidad podemos mencionar a *A. religiosa* var. *religiosa*, *Carpinus* sp, *Zinowiewia concinna* y *Xilosma flexuosum*.

En la figura 3 se muestra la abundancia de las especies en los sitios permanentes, en donde *Quercus crassipes* y *Ternstroemia lineata* fueron las especies con los valores más altos en este atributo, mientras que *Abies religiosa* var. *emarginata*, *Carpinus* sp., *Lippia* sp., *Perrottetia longistylis*, *Xilosma flexuosum* y *Zinowiewia concinna* estuvieron presentes en menor número.

Las tasas de crecimiento relativo para todas las especies en los 46 sitios permanentes se presentan en la figura 4. Las especies de la familia Pinaceae tuvieron el mayor incremento diamétrico por año, mientras que en el resto de las especies la TCR fue menor a  $0.025 \text{ mm.año}^{-1}$ , los encinos (Fagaceae) presentaron cierta homogeneidad intraespecífica en el crecimiento, excepto *Q. crassipes* que tuvo el menor incremento entre los encinos. Solo dos especies tuvieron una TCR negativa, *Ilex brandegeana* y *Cornus excelsa*.

Cuadro 2. Composición de especies en los 46 sitios permanentes con sus respectivos valores dasométricos

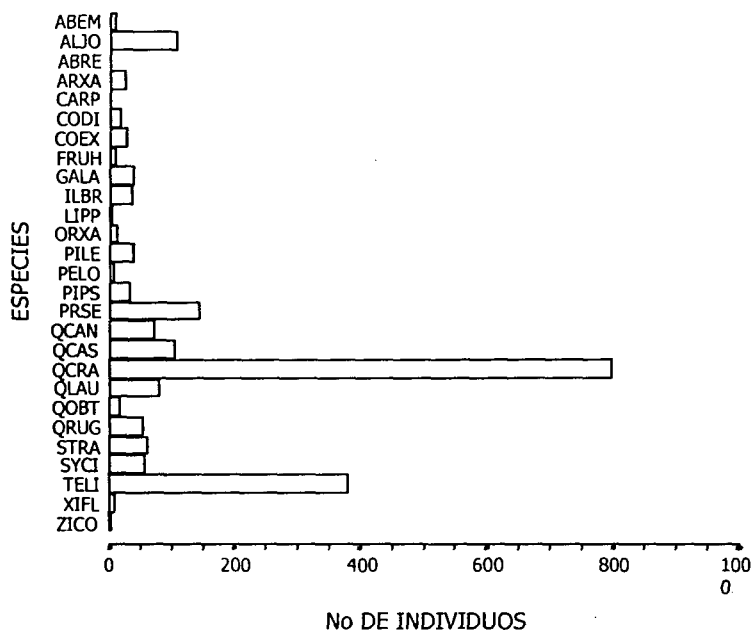
ESPECIE	FAMILIA	DIAMETRO	AREA BASAL	DENSIDAD
		cm $\pm$ ic	m <sup>2</sup> .ha <sup>-1</sup>	Ind.ha <sup>-1</sup>
<i>Abies religiosa</i> var. <i>emarginata</i>	PINACEAE	13.05 $\pm$ 9.01	1.35	53.33
<i>Abies religiosa</i> var. <i>religiosa</i>	PINACEAE	11	0.19	20.00
<i>Alnus jorullensis</i> subsp. <i>lutea</i>	BETULACEAE	18.22 $\pm$ 1.65	3.38	106.00
<i>Arbutus xalapensis</i>	ERICACEAE	14.55 $\pm$ 3.37	1.17	53.33
<i>Carpinus</i> sp.	BETULACEAE	31.5	1.56	20.00
<i>Comarostaphylis discolor</i>	ERICACEAE	14.01 $\pm$ 2.21	1.68	100.00
<i>Cornus excelsa</i>	CORNACEAE	13.06 $\pm$ 1.94	0.8	50.00
<i>Fraxinus uhdei</i>	OLEACEAE	31.39 $\pm$ 6.21	3.01	36.00
<i>Garrya laurifolia</i>	GARRYACEAE	25.65 $\pm$ 3.84	3.31	52.86
<i>Ilex brandegeana</i>	AQUIFOLIACEAE	21.26 $\pm$ 2.69	3.43	82.50
<i>Lippia</i> sp.	VERBENACEAE	13.05 $\pm$ 0.1	0.54	40.00
<i>Oreopanax xalapensis</i>	ARALIACEAE	40.2 $\pm$ 11.31	4.98	32.00
<i>Perrottetia longistylis</i>	CELASTRACEAE	6.6 $\pm$ 1.53	0.28	80.00
<i>Pinus leiophylla</i>	PINACEAE	27.04 $\pm$ 4.72	3.76	49.33
<i>Pinus pseudostrobus</i>	PINACEAE	18.61 $\pm$ 2.67	3.38	120.00
<i>Prunus serotina</i>	ROSACEAE	10.11 $\pm$ 0.9	1.85	178.75
<i>Quercus candicans</i>	FAGACEAE	29.9 $\pm$ 5	8.9	83.53
<i>Quercus castanea</i>	FAGACEAE	25 $\pm$ 3.7	8.44	108.42
<i>Quercus crassipes</i>	FAGACEAE	16.9 $\pm$ 0.8	21.8	637.60
<i>Quercus laurina</i>	FAGACEAE	22.5 $\pm$ 4.8	13.67	177.78
<i>Quercus obtusata</i>	FAGACEAE	15.1 $\pm$ 4.49	7.72	320.00
<i>Quercus rugosa</i>	FAGACEAE	30.9 $\pm$ 5.5	8.12	75.714
<i>Styrax ramirezii</i>	STYRACACEAE	11.2 $\pm$ 1.3	1.3	110.91
<i>Symplocos citrea</i>	SYMPLOCACEAE	15.9 $\pm$ 2.6	0.2	74.6
<i>Ternstroemia lineata</i>	THEACEAE	9.4 $\pm$ 0.5	2.87	329.56
<i>Xilosma flexuosum</i>	FLACOURTIACEAE	10.6 $\pm$ 3.8	0.25	23.33
<i>Zinowewia concinna</i>	CELASTRACEAE	22.8 $\pm$ 5.8	0.83	20.00

ic= Intervalo de confianza

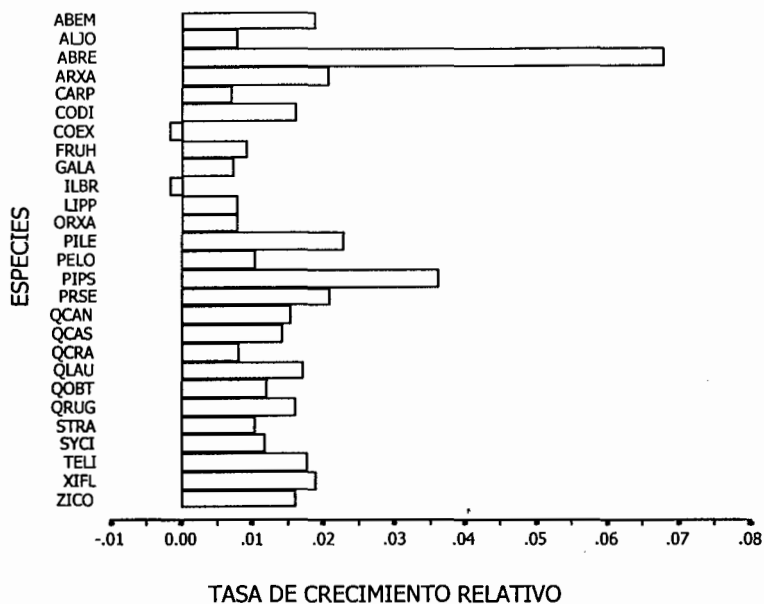
## Clasificación

La agrupación de sitios fue definida al segundo nivel de división puesto que en el siguiente nivel de división quedaban algunos grupos compuestos por solo uno o dos sitios lo que para nuestros objetivos resultaba inoperante en la búsqueda de patrones. Se realizaron dos rutinas, incluyendo y excluyendo a las especies raras, pero debido a que estas especies no contribuyeron en la formación de grupos se optó por analizar

una matriz excluyente (ANEXO I), aunque sí se consideraron las especies raras en la descripción de cada grupo (ANEXO II).



**Figura 3.** Abundancia de las especies registradas en los 46 sitios permanentes. ABEM: *Abies religiosa* var. *emarginata*, ALJO: *Alnus jorullensis*, ABRE: *Abies religiosa* var. *religiosa*, ARXA: *Arbutus xalapensis*, CARP: *Carpinus* sp., CODI: *Comarostaphylis discolor*, COEX: *Cornus excelsa*, FRUH: *Fraxinus uhdei*, GALA: *Garrya laurifolia*, ILBR: *Ilex brandegeana*, LIPP: *Lippia* sp., ORXA: *Oreopanax xalapensis*, PILE: *Pinus leiophylla*, PELO: *Perrottetia longistylis*, PIPS: *Pinus pseudostrobus*, PRSE: *Prunus serotina*, QCAN: *Quercus candicans*, QCAS: *Q. castanea*, QCRA: *Q. crassipes*, QLAU: *Q. laurina*, QOBT: *Q. obtusata*, QRUG: *Q. rugosa*, STAR: *Styrax ramirezzi*, SYCI: *Symplocos citrea*, TELI: *Ternstroemia lineata*, XIFL: *Xilosma flexuosum*, ZICO: *Zinowiewia concinna*.



**Figura 4.** TCR de cada una de las especies presentes en los 46 sitios permanentes. El código de las especies está explicado en la figura 3.

Entre las condiciones de sitio y de rodal, la altitud, la apertura del dosel, la densidad y el área basal fueron diferentes entre los grupos obtenidos (Cuadro 3). La composición de especies fue diferente en los sitios, encontrándose especies con una frecuencia mayor al 5% que solo estuvieron presentes en uno de los grupos hasta especies que se les encontró en dos o tres de los grupos (figura 5). Las especies indicadoras que definen los 4 tipos de comunidades a partir del índice de importancia de van der Maarel modificado para los datos de crecimiento (Cuadro 4), se presentan en el dendrograma con el número de sitios que forman a cada uno de los grupos (figura 6).

Cuadro 3. Valores medios de las variables cuantitativas de sitio y de rodal en cada grupo y resultados de la ANOVA entre los grupos (diferentes letras indican diferencias significativas).

GRUPOS	1	2	3	4	P
<b>VARIABLES DE SITIO</b>					
Altitud	2208 <sup>a</sup>	2170 <sup>ab</sup>	2114 <sup>b</sup>	2305 <sup>c</sup>	***
Pendiente	33	33.58	31.2	30.69	n.s.
Azimut	201.55	155.08	156.2	139.44	n.s.
<b>VARIABLES DE RODAL</b>					
Apertura del dosel	4.95 <sup>a</sup>	9.45 <sup>bc</sup>	17.02 <sup>c</sup>	6.32 <sup>ab</sup>	***
Densidad	845.45 <sup>ab</sup>	783.33 <sup>a</sup>	832 <sup>a</sup>	1206.67 <sup>b</sup>	**
Area Basal	30.18 <sup>ab</sup>	31.19 <sup>ab</sup>	27.47 <sup>a</sup>	38.39 <sup>b</sup>	*

\* $P < 0.05$ ; \*\* $P < 0.01$ ; \*\*\* $P < 0.001$ ; n.s. no significativo

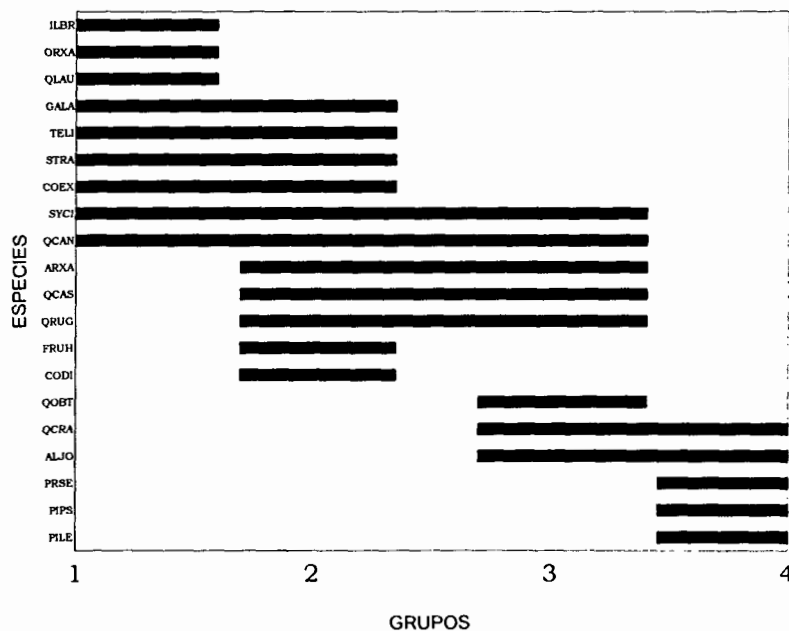


Figura 5. Presencia de las especies con frecuencia  $\geq$  al 5% en los grupos formados por TWINSpan. Los códigos de las especies son los mismos que los presentados en la figura 3.

Cuadro 4. Índice de importancia (modificado de van der Maarel *et al*, 1987) de las especies abundantes dentro de los cuatro grupos obtenidos en TWINSpan. En negritas los valores más altos por comunidad.

TIPO DE COMUNIDAD	1	2	3	4
NÚMERO DE SITIOS	11	12	5	18
<i>Alnus jorullensis</i>	0	0	0.4	1.05
<i>Arbutus xalapensis</i>	0	0.75	1.2	0.17
<i>Cornus excelsa</i>	0.64	0.33	0	0
<i>Fraxinus uhdei</i>	0	0.83	0	0
<i>Garrya laurifolia</i>	0.82	0.5	0	0.11
<i>Ilex brandegiana</i>	0.55	0	0	0
<i>Oreopanax xalapensis</i>	0.73	0	0	0
<i>Pinus leiophylla</i>	0.09	1.17	0	1.28
<i>Pinus pseudostrobus</i>	0	0	1.2	1.11
<i>Prunus serotina</i>	0.09	0	1.2	2.56
<i>Quercus candicans</i>	1.09	1.42	1.2	0
<i>Quercus castanea</i>	0.09	1.83	1.8	0.22
<i>Quercus crassipes</i>	0	0.17	1.4	1.28
<i>Quercus laurina</i>	1.55	0	0	0
<i>Quercus obtusata</i>	0	0	0.4	0
<i>Quercus rugosa</i>	0.18	1.42	0.6	0.39
<i>Styrax ramirezii</i>	0.91	0.83	0	0
<i>Simplocos citrea</i>	0.73	0.58	0.8	0
<i>Temstroemia lineata</i>	1.55	2.25	0	0
<i>Xilosma flexuosum</i>	0.27	0.92	0	0

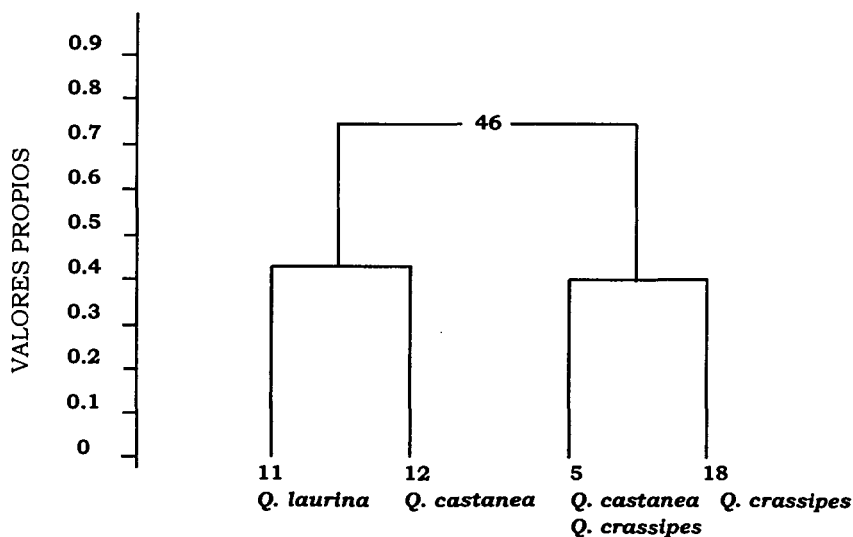


Figura 6. Dendrograma de la clasificación obtenida en TWINSpan, demostrando las especies que definen a los grupos así como el número de sitios que los componen.

Cuadro 5. Índice de dominancia de Berger-Parker (IBP). En el dosel se consideraron todas las observaciones dentro de las clases silvícolas dominante y codominante, y para el sotobosque se consideró a intermedios y suprimidos. Este valor indica la proporción con que las especies mencionadas bajo la tabla ocurren en su comunidad. Para nuestros objetivos solo reporta el IBP de la especie con el valor más alto dentro de su comunidad.

GRUPO	INDICE DE BERGER-PARKER* (IBP)			
	1	2	3	4
<b>ESTRATO</b>				
Dosel	0.29 <sup>c</sup>	0.26 <sup>a</sup>	0.33 <sup>ab</sup>	0.78 <sup>b</sup>
Sotobosque	0.52 <sup>d</sup>	0.58 <sup>d</sup>	0.43 <sup>b</sup>	0.67 <sup>b</sup>
<sup>a</sup> <i>Quercus castanea</i>	IBP=N <sub>max</sub> /N			
<sup>b</sup> <i>Quercus crassipes</i>	N <sub>max</sub> : Abundancia de especie dominante			
<sup>c</sup> <i>Quercus laurina</i>	N: Total de individuos de todas las especies			
<sup>d</sup> <i>Temstroemia lineata</i>	* la magnitud del IBP indica la dominancia			

### Bosque de *Quercus laurina*

Los sitios que componen esta comunidad se encuentran en un rango altitudinal que va desde los 2150 hasta los 2350 msnm ( $\mu= 2208$ ), predominando las exposiciones NW. En este grupo, los sitios presentan los valores de apertura del dosel más bajos ( $\mu= 4.95$ ) y una densidad moderada ( $\mu= 845.45$  arb/ha) (Cuadro 3).

Este grupo estuvo compuesto por 17 especies (ANEXO II), de las cuales, la más abundante fue *Temstroemia lineata*, seguida por *Quercus laurina*. Estas dos especies presentaron también los valores más altos del índice de importancia (cuadro 4). Entre las especies con frecuencia > al 5%, *Q. laurina*, *Ilex brandegeana* y *Oreopanax xalapensis* fueron exclusivas para este grupo. (figura 5). El índice de dominancia de Berger-Parker (IBP; cuadro 5) define a *Q. laurina* como la especie que domina el estrato superior del dosel, mientras que *T. lineata* fue la especie dominante en el estrato inferior. Las especies menos abundantes fueron *Abies religiosa* var. *emarginata*, *Cornus excelsa*, *Oreopanax xalapensis*, *Pinus leiophylla*,

*Prunus serotina*, *Q. castanea*, *Q. crassipes*, *Q. rugosa*, *Xilosma flexuosum* y *Zinowiewia concinna*.

La estructura de este grupo es propia de rodales secundarios mixtos en donde la mayor frecuencia de individuos se presentó en las primeras categorías de tamaño formando lo que se conoce como distribución diamétrica de "J" invertida (Meyer, 1952; figura 7). En esta comunidad fueron muy escasos los árboles grandes y entre estos, *Q. laurina* y *Q. candicans* están mejor representados con individuos de hasta 90 cm de diámetro. *A. religiosa*, *Garrya laurifolia*, *Oreopanax xalapensis* y *Symplocos citrea* también presentan individuos grandes (40-60 cm) pero en escasa frecuencia. La distribución diamétrica específica solo se muestra para las especies que corresponden con el valor del IBP (cuadro 5), en esta gráfica

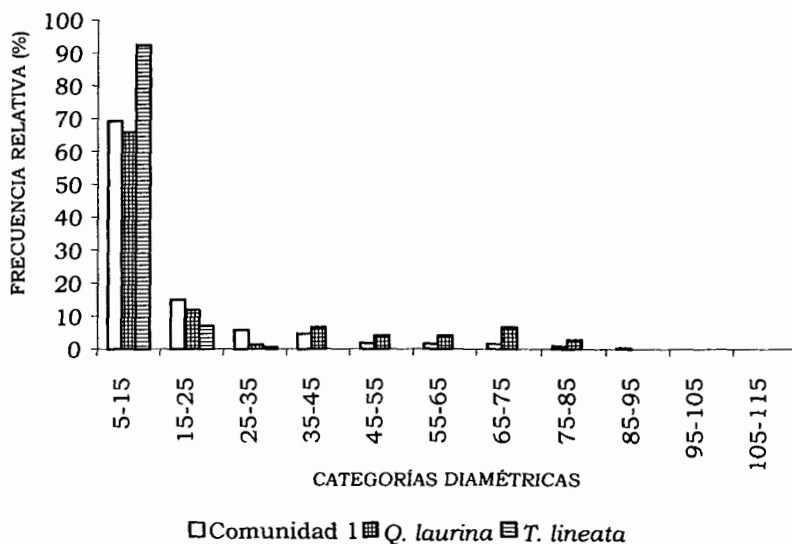


Figura 7. Distribución diamétrica de la comunidad I y de las especies con el IBP más alto para esta comunidad (Cuadro 5).



(figura 7) se observa que *Q. laurina* y *T. lineata* tienen un patrón estructural similar a lo anteriormente expuesto para el grupo en general, sin embargo mientras que *Q. laurina* posee individuos en todas las categorías diamétricas (hasta la categoría 85-95), *T. lineata* ocurre casi exclusivamente en las dos primeras, aunque más del 90% de sus individuos tienen menos de 15 cm de diámetro.

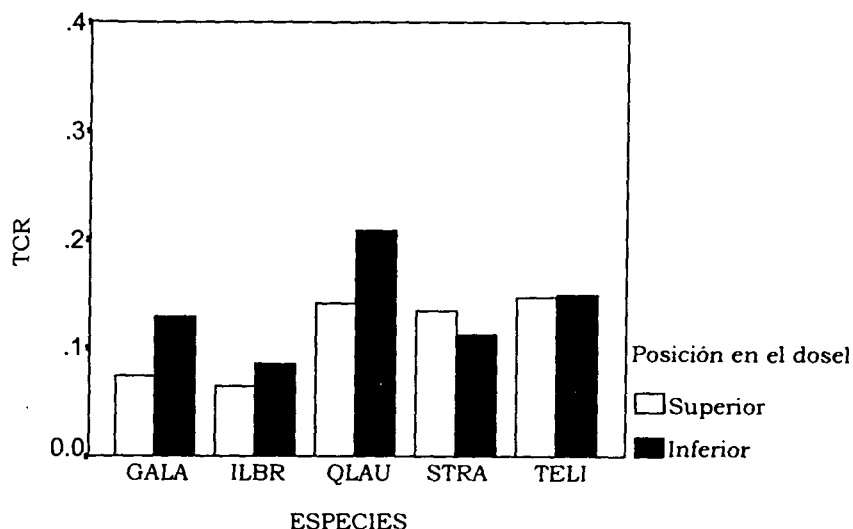


Figura 8. Tasa de crecimiento relativo con respecto a la posición que los individuos ocupan en el dosel. Se presentan las especies con frecuencia mayor al 5%.

La mayoría de las especies en esta comunidad tuvieron una TCR más alta en el estrato inferior del dosel, excepto *Styrax ramirezzi* que presenta un patrón inverso y *T. lineata* que no tuvo diferencias en los estratos superior e inferior. *Q. laurina* presentó las TCR más altas en esta comunidad seguida por *T. lineata*

### **Bosque de *Quercus castanea*.**

Los sitios que formaron el bosque de *Quercus castanea*, se distribuyeron altitudinalmente desde 2050 hasta los 2250 msnm ( $\mu= 2170$ ), los sitios variaron en su exposición de SE a SW, la apertura del dosel tuvo un valor medio de 9.45 y la densidad, el valor más bajo de los cuatro grupos ( $\mu=783.33$ ) (Cuadro 3).

Esta comunidad estuvo formada por 19 especies de árboles, siendo la comunidad con la mayor riqueza específica (ANEXO II). Al igual que en el Bosque de *Quercus laurina*, *Ternstroemia lineata* sigue siendo la especie más abundante, seguida por *Q. castanea* y *Q. rugosa*, los valores del índice de importancia más altos corresponden a *T. lineata* y *Q. castanea* (cuadro 4). Esta es la comunidad con la mayor heterogeneidad específica en el dosel (bajo valor del IBP), sin embargo el IBP del dosel corresponde a *Q. castanea* y del sotobosque a *T. lineata* (Cuadro 5). De las especies con frecuencia > al 5% (11 especies), *Fraxinus uhdei* y *Comarostaphylis discolor* fueron especies exclusivas de esta comunidad (Figura 5)

Este grupo tiene una estructura muy similar al grupo anterior, las especies con los diámetros más grandes son *Q. rugosa*, *Q. castanea* y *Q. candicans* llegando hasta 70 cm. Especies menos abundantes como *Arbutus xalapensis*, *Fraxinus uhdei* y *Pinus leiophylla* tienen algunos individuos grandes llegando hasta los 50 cm de diámetro. Se presenta la estructura diamétrica de las especies dominantes tanto del dosel como en el sotobosque, *Q. castanea* y *T. lineata*, respectivamente (figura 9); *Q. castanea* presenta una distribución diamétrica relativamente uniforme hasta la clase de 45-55 cm, mientras tanto, *T. lineata* tiene una distribución sesgada hacia la clase más pequeña con casi el 90% de sus individuos dentro de la clase de 5-15 cm.

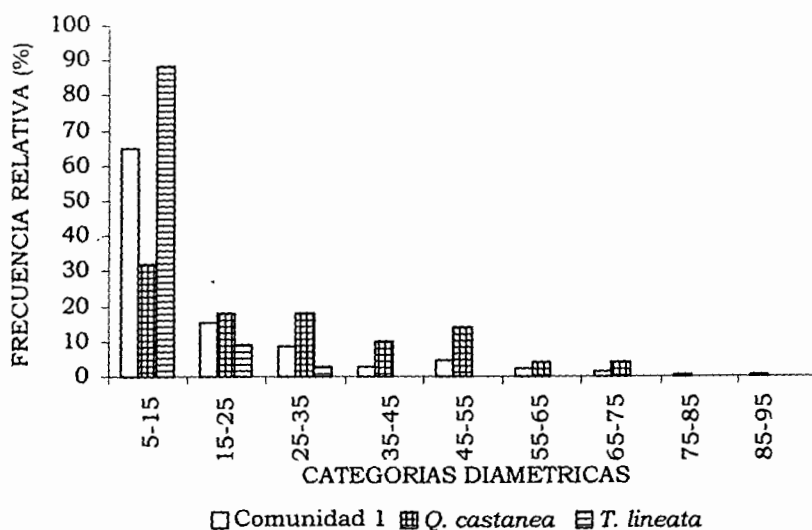


Figura 9. Estructura diamétrica del bosque de *Q. castanea* y de las especies con el IBP más alto en el estrato superior (*Q. castanea*) y en el estrato inferior (*T. lineata*).

En el bosque de *Q. castanea*, las especies presentaron un patrón de crecimiento en función de su posición en el dosel. Las mayores TCR se presentaron en el estrato inferior del dosel, excepto para el caso de *Styrax ramirezii*, que presentó un mayor incremento diamétrico en el estrato superior del dosel. Los individuos de *Q. rugosa* en el estrato inferior presentaron las TCR más altas de la comunidad. Inversamente a lo observado en el bosque de *Q. laurina*, en este tipo de hábitat, *T. lineata* presentó diferencias en las TCR de los árboles entre los estratos superior e inferior, comportándose de manera similar a las otras especies presentes en este grupo. las TCR para este tipo de hábitat fueron superiores a las observadas en el bosque de *Q. laurina* (Figura 10)

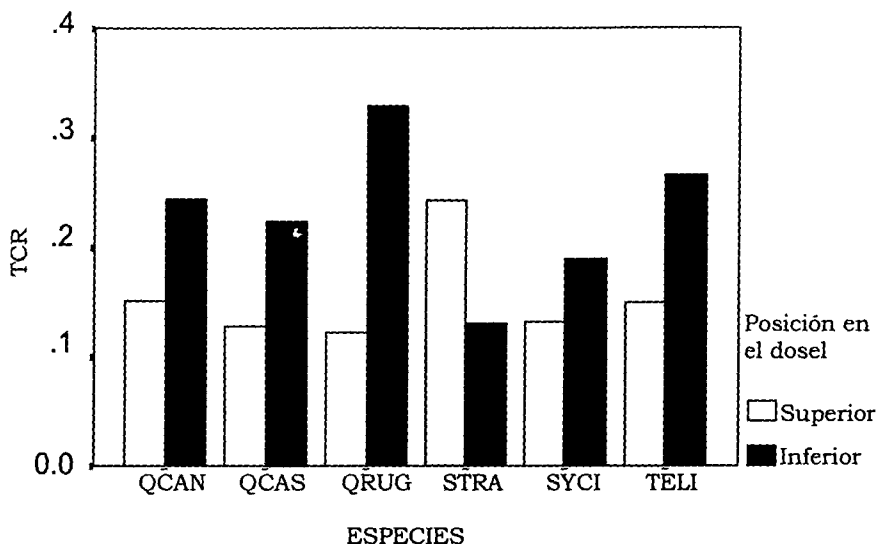


Figura 10. Tasa de crecimiento relativo con respecto a la posición que los individuos ocupan en el dosel. Se presentan las especies con frecuencia mayor al 5%.

### Bosque de *Quercus castanea* y *Q. crassipes*

Los sitios de este grupo estuvieron distribuidos en la cota de los 2100 msnm y estuvieron presentes en todas las exposiciones. En este grupo es donde se presentó la mayor apertura del dosel con un valor medio de 17.02 %, el valor promedio de la densidad fue de 832 arb/ha.

Este grupo estuvo compuesto por 8 especies (ANEXO II), sin embargo solo las especies *Q. castanea*, *Q. crassipes*, *Q. candicans* y *Q. obtusata*, tuvieron una frecuencia mayor al 5%. Esta comunidad estuvo dominada por el género *Quercus* tanto en el dosel como en el sotobosque. *Q. crassipes*, *Q. castanea* y *Q. candicans* fueron las especies más abundantes y de estas *Q. castanea* presentó el mayor índice de importancia seguido por *Q. crassipes* (cuadro 4). El dosel superior está dominado equitativamente por *Q. crassipes* y *Q. castanea*; el dosel inferior

por *Q. crassipes* (Cuadro 5). *Q. obtusata* fue la única especie exclusiva de este grupo (figura 5).

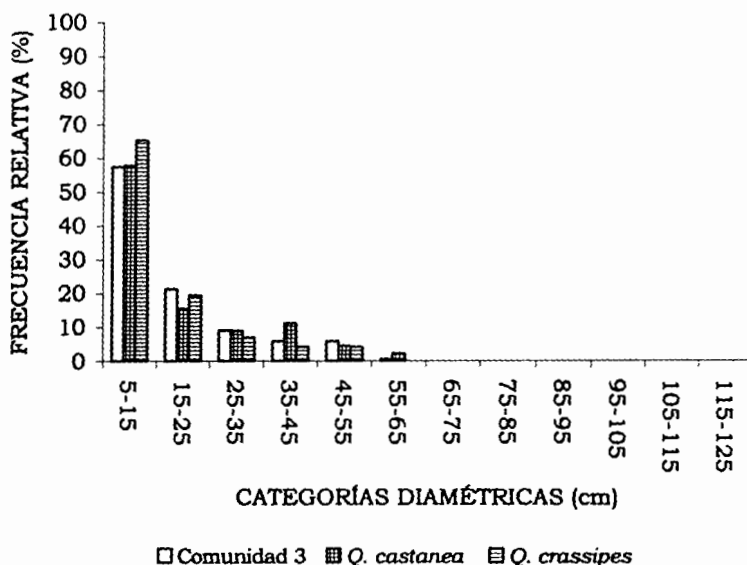


Figura 11. Estructura diamétrica de la comunidad 3 y de las especies dominantes tanto en el dosel superior como inferior (cuadro 5).

Esta comunidad se caracterizó por tener una distribución diamétrica en forma de "J" invertida (figura 11). Las especies dominantes tuvieron una frecuencia de individuos grandes muy similar, no obstante *Q. crassipes* presentó un mayor número de árboles en las categorías inferiores que *Q. castanea*, lo que la hace la especie más abundante en el estrato inferior del dosel (figura 11) En esta comunidad, la estructura diamétrica de las especies dominantes influyeron notablemente en la estructura diamétrica general.

En la figura 12 se presentan las TCR las especies con frecuencia mayor al 5%. Los individuos de *Q. castanea* en el estrato inferior mostraron el mayor incremento seguidos de los individuos de *Q. obtusata*

en el mismo estrato. Las TCR de todas las especies excepto *Q. crassipes*, fueron más altas en el estrato inferior del dosel

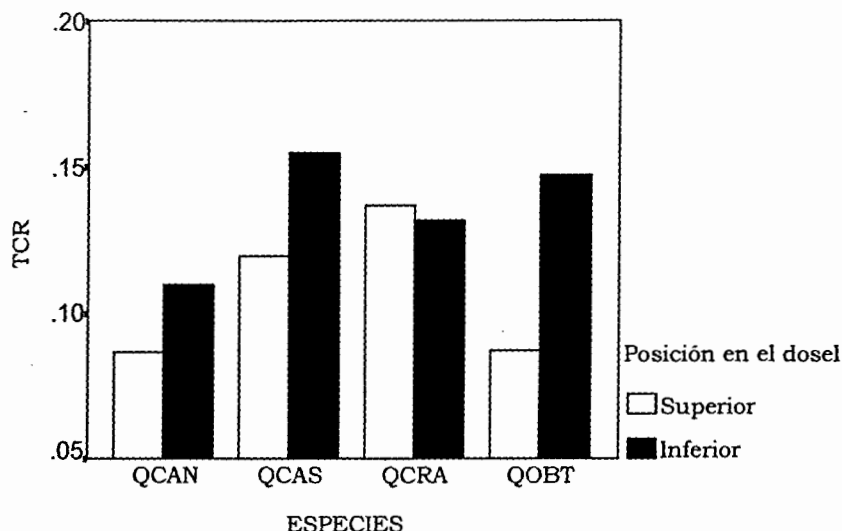


Figura 12. Tasa de crecimiento relativo con respecto a la posición que los individuos ocupan en el dosel en el bosque de *Q. castanea* y *Q. crassipes*. Se presentan las especies con frecuencia mayor al 5%.

### Bosque de *Quercus crassipes*

Esta comunidad presentó el mayor número de sitios (figura 6), los cuales se distribuyeron uniformemente en la cota de los 2300 msnm, siendo la comunidad que ocurre a mayor elevación. Se presentaron todas las exposiciones pero principalmente NW-NE. La densidad de esta comunidad la más alta con respecto a los otros tres grupos, con un valor medio de 1026.67 ind/ha y un promedio de área basal de 38.39 m<sup>2</sup>/ha., la apertura del dosel presentó un valor medio de 6.32% (cuadro 3).

Este grupo estuvo compuesto por ocho especies, de las cuales *Pinus pseudostrobus*, *P. leiophylla* y *Prunus serotina* fueron exclusivas para esta comunidad. En este grupo *Q. crassipes* fue la especie dominante con casi

el 70 % de representatividad. A pesar de que *Prunus serotina* es la especie con el índice de dominio más alto (cuadro 4), este índice está más influenciado por las TCR que por la frecuencia (ANEXO I), sin embargo el índice de dominancia de Berger-Parker corresponde a *Q. crassipes* tanto en el estrato superior como inferior del dosel (cuadro 5).

La estructura diamétrica del grupo en general y la estructura de *Q. crassipes* no presentó discrepancias. La estructura diamétrica de esta comunidad en forma de "J" invertida, estuvo marcadamente determinada por la de *Q. crassipes* (figura 13).

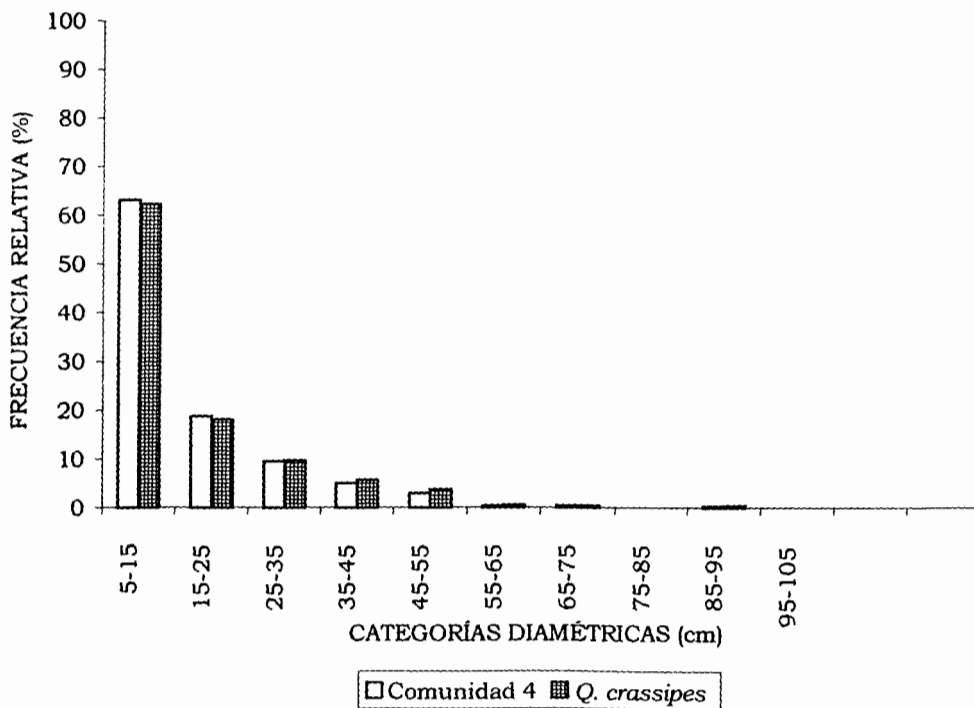


Figura 13. Estructura diamétrica de la comunidad 4 y de la especie dominante tanto en el dosel superior como en el dosel inferior (cuadro 5).

En esta comunidad no se presentó un patrón de crecimiento como en las comunidades anteriormente descritas. Solo *Alnus jorullensis* presentó un comportamiento diferencial con respecto a su posición en el dosel, los individuos del estrato inferior de esta especie tuvieron una TCR mucho más alta que los del estrato superior. *Prunus serotina* presentó el mayor incremento en este grupo y no demostró diferencias en el crecimiento de acuerdo a su posición, lo mismo ocurrió con *Q. crassipes*, aunque esta especie presentó los menores incrementos de la comunidad (figura 14), incluso con respecto al bosque de *Q. castanea* y *Q. crassipes* (figura 12).

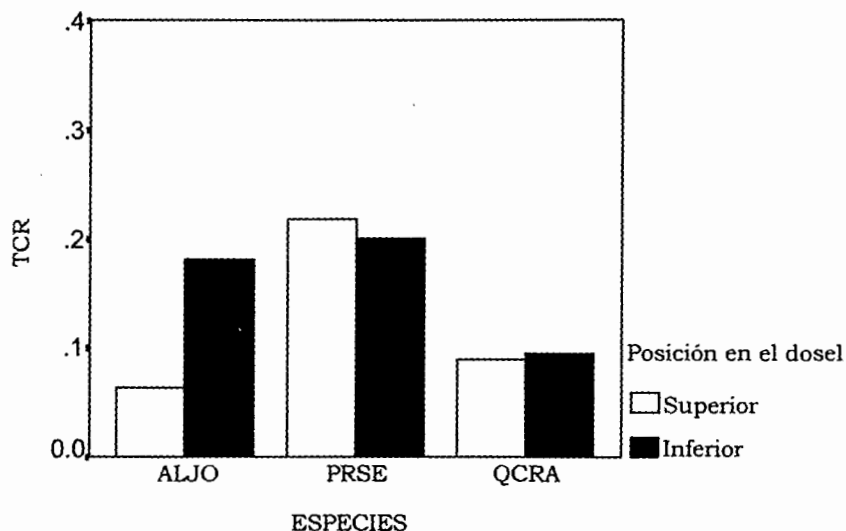


Figura 14. Tasa de crecimiento relativo de las especies con frecuencia > al 5% en el bosque de *Q. crassipes*. SE presentan las TCR con respecto a la posición que ocupan los individuos en el dosel.

## Ordenación

El análisis de correspondencia canónica corrobora los resultados de agrupación obtenidos en TWINSpan. En este análisis se exploran las relaciones entre los sitios y las especies con las variables de sitio y de rodal registradas en el muestreo. El eje 1 (VP=0.6537) estuvo asociado



principalmente a la altitud, apertura del dosel, estado de madurez y aprovechamiento maderable ( $p > 0.05$ ). Por su parte el eje 2 ( $VP = 0.2846$ ) estuvo relacionado con la apertura del dosel, ausencia de aprovechamiento, aprovechamiento maderable y área basal (Cuadro 6). La prueba de permutación de Montecarlo para el eje 1 ( $p = 0.01$ ) y la traza (suma de todos los ejes canónicos) ( $p = 0.01$ ) indica que la relación entre las variables no se debe al azar. La varianza total explicada de las variables ambientales fue del 52% y la correlación entre las especies y las variables ambientales fue muy alta tanto para el eje 1 (0.954) como para el eje 2 (0.859) (cuadro 7).

Cuadro 6. Coeficientes canónicos (cc) y valores de t de las variables de sitio y de rodal en los ejes 1 y 2 del análisis de ordenación (CCA). Valor crítico  $t \geq 2.1$  ( $gl \geq 18$ ,  $\alpha = 0.05$ )

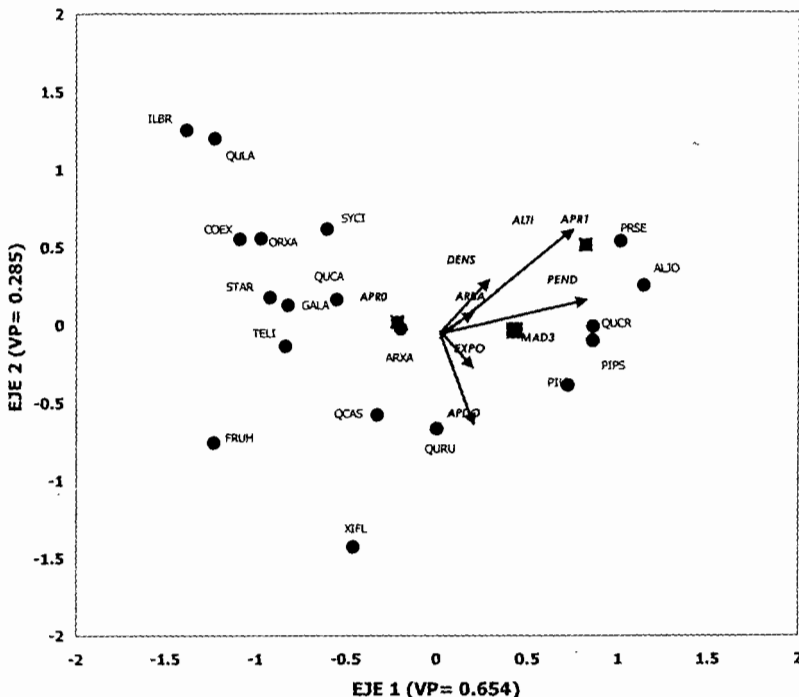
EJES	1		2	
	0.6537		0.2846	
VALORES PROPIOS	cc	t	cc	t
Altitud	0.6967	6.2293	0.2299	1.0854
Pendiente	-0.162	-1.666	0.1308	0.7111
Exposición	0.1276	1.6866	-0.237	-1.6502
AD	0.3927	4.0022	-0.702	-3.7769
GEO	-0.108	-1.226	0.225	1.3537
GEO 1	0.0984	1.2827	-0.252	-1.7377
GEO 2	0.2463	1.6308	-0.217	-0.7594
GEO 3	0.0812	0.5034	-0.405	-1.3253
GEO 4	0.1602	0.8987	-0.158	-0.4683
GEO 5	0	0	0	0
TOP 1	0.0085	0.1067	0.0019	0.0126
TOP 2	0	0	0	0
APR 0	0.2529	1.6109	0.7048	2.3704
APR 1	0.4111	2.8166	0.9417	3.4068
APR 2b	0	0	0	0
MAD 1	-0.047	-0.642	0.141	1.0264
MAD 2	0.0379	0.4616	-0.259	-1.6628
MAD 3	0.2717	3.262	-0.113	-0.7139
MAD 4	0	0	0	0
Densidad	0.1088	1.1678	0.1008	0.5709
AB	0.0611	0.621	-0.558	-2.0923

Cuadro 7. Resumen de los resultados del CCA excluyendo a las especies raras

EJE	1	2	3	4	Inercia total
Valores propios (VP)	0.654	0.285	0.213	0.177	3.636
Correlación especies-ambiente	0.954	0.859	0.813	0.746	
Varianza acumulada (%):					
de las especies	18	25.8	31.7	36.5	
de la relación especies ambiente	34.7	49.9	61.2	70.6	
Suma de VP sin restringir					3.636
Suma de VP canónicos					1.882
Significancia del primer eje canónico					0.01
Significancia de la traza					0.01

### Relación entre las especies y las variables

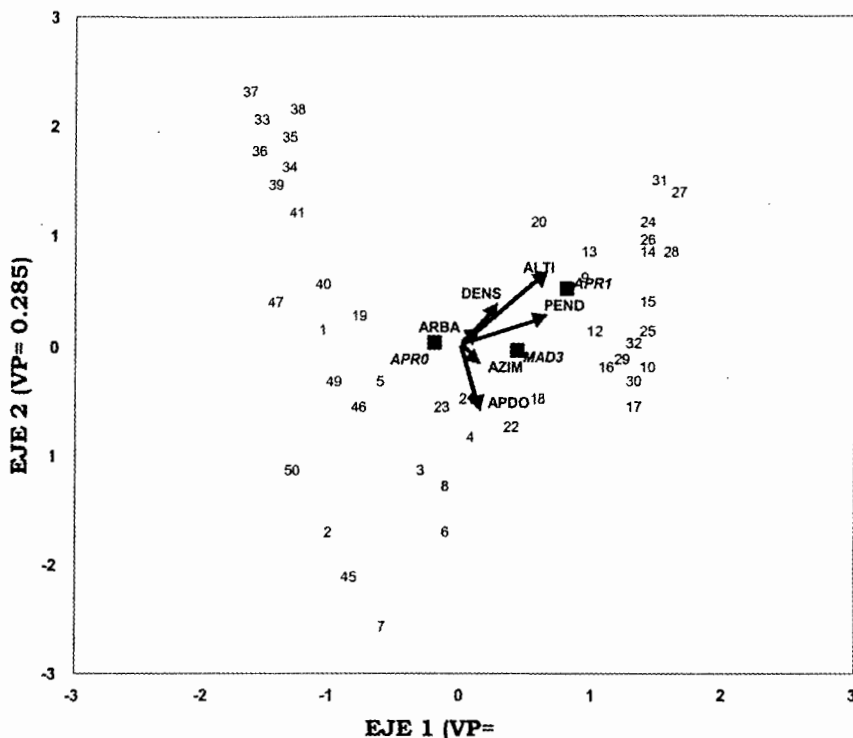
Aquí se describe el diagrama de ordenación de la figura 15 donde se evalúa la influencia de las variables ambientales sobre la dispersión de las especies. Las especies relacionadas con el extremo positivo del eje 1 (mayor altitud, mayor pendiente y madurez 3) son *Quercus crassipes*, *Pinus pseudostrobus*, *Alnus jorullensis*, *Prunus serotina* y *Pinus leiophylla*, mientras que las especies que se ubicaron en el extremo negativo del eje 1 (menor altitud y menor pendiente) son *Styrax ramirezzi*, *Temstroemia lineata*, *Garrya laurifolia*, *Quercus candicans*, *Arbutus xalapensis* y *Quercus candicans*. Por su parte, *Symplocos citrea* está asociada al extremo superior del eje 2 (menor apertura del dosel, menor área basal, aprovechamiento maderable y ausencia de aprovechamiento); y *Xilosma flexuosum*, *Quercus castanea* y *Quercus rugosa* aparecen en el extremo inferior del diagrama, esta última parece estar muy relacionada con la apertura del dosel.



**Figura 15.** Diagrama de ordenación de especies y variables de sitio y de rodal. ILBR: *Ilex brandegeana*, ORXA: *Oreopanax xalapensis*, QLAU: *Quercus laurina*, COEX: *Cornus excelsa*, STAR: *Styrax ramirezzi*, FRUH: *Fraxinus uhdei*, TELI: *Tenstroemia lineata*, XIFL: *Xilosma flexuosum*, GALA: *Garrya laurifolia*, QCAN: *Q. candicans*, SYCI: *Symplocos citrea*, ARXA: *Arbutus xalapensis*, QCAS: *Q. castanea*, QRUG: *Q. rugosa*, PILE: *Pinus leiophylla*, ALJO: *Alnus jorullensis*, PIPS: *P. pseudostrobus*, PRSE: *Prunus serotina*, QCRA: *Q. crassipes*. DENS: Densidad, ALTI: Altitud, PEND: Pendiente, EXPO: Exposición, APDO: Apertura del Dosel, ARBA: Area Basal, MAD3: Madurez 3, APR1: Aprovechamiento 1

### Relación entre sitios y variables ambientales

Como se dijo anteriormente, el diagrama de ordenación ubicó a los sitios de manera similar que los resultados obtenidos en TWINSpan.



**Figura 16.** Diagrama de ordenación de sitios y variables de sitio y de rodal. DENS: Densidad, ALTI: Altitud, PEND: Pendiente, EXPO: Exposición, APDO: Apertura del Dosel, ARBA: Area Basal, MAD3: Madurez 3, APR1: Aprovechamiento 1,

En la figura 16 se observa la distribución de los sitios con relación a las variables ambientales. Los sitios localizados en el extremo superior del eje 1 (mayor altitud) son los sitios considerados dentro del grupo 4 de la clasificación, estos sitios se encuentran fuertemente influenciados por la altitud y la pendiente, los sitios ubicados en el centro del diagrama están principalmente afectados por el estado de madurez del rodal, por otro lado, aparentemente la ordenación de estos sitios obedece a un estado de

compensación entre variables con una influencia inversa. Los sitios ubicados en el lado negativo del eje 1 están separados por el eje 2, sobre su lado positivo se ordenó lo que representaría al grupo uno de la clasificación con excepción de dos sitios que pertenecen al grupo 2, distribuido sobre el cuadrante negativo.

## DISCUSIÓN

La composición de especies en el bosque de encino húmedo de Cerro Grande está notablemente influenciada por la transición biogeográfica que se da en la región, ya que en la zona convergen las provincias Neártica y Neotropical, por lo que en estos bosques encontramos géneros de afinidad Holártica (*Quercus*, *Pinus*, *Arbutus*, *Cornus*, *Fraxinus* y *Garrya*) y de afinidad Tropical (*Ternstroemia*, *Xilosma*, *Zinowiewia* y *Oreopanax*) (Figueroa y Olvera, 2000b). En nuestros resultados encontramos un patrón similar a lo reportado por Jardel *et al* (1993) para el bosque mesófilo de montaña de la Sierra de Manantlán y por Quintana-Asencio y Gozalez-Ezpinoza (1993), en los bosques de pino-encino de los Altos de Chiapas, puesto que el dosel está predominantemente dominado por especies de afinidad holártica (*Quercus crassipes*, *Q. laurina*, *Q. castanea*); mientras que el sotobosque (estrato inferior del dosel) está dominado por *Ternstroemia lineata*, una especie de afinidad Tropical (cuadro 5). Este patrón parece estar determinado por las adaptaciones al clima que distinguen a las especies de determinada afinidad fitogeográfica, en este sentido, la presencia de especies de los géneros *Quercus* y *Pinus* en el dosel obedece a su adaptación a climas templados-húmedos encontrados en bosques de altitudes y latitudes elevadas, entretanto especies como *Ternstroemia lineata*, que se encuentran en el sotobosque donde el microclima es más estable y cálido, demuestran una aclimatación a ambientes tropicales (Bartholomew y McVaugh, 1997). Aunque la composición de especies está determinada por las condiciones

biogeográficas de esta región y la abundancia relativa de cada una es una consecuencia de tal riqueza (Bastow *et al*, 1998). En Cerro Grande las perturbaciones antrópicas parecen estar jugando un papel central en la dinámica de estas comunidades (Nowacki *et al*, 1990). En esta región, dos tipos de perturbaciones antrópicas repercuten sobre la composición de especies y estructura de la comunidad de encinos; por un lado la tala de árboles que tiene implicaciones sobre los cambios en la cobertura, estructura y densidad del dosel; y por otro lado los incendios y el pastoreo que repercuten sobre el reclutamiento de las especies arbóreas. En este caso, como afirman Vázquez y Givnish (1998a), en un estudio sobre la distribución y composición de especies en un gradiente altitudinal en la Sierra de Manantlán, la hipótesis individualista para el ensamblaje de las comunidades propuesta por Gleason en 1926, parece explicar la actual conformación de los bosques, siendo el resultado de las habilidades propias de cada especie para sobrevivir y reproducirse exitosamente a través de los gradientes ambientales. Un corolario de esta hipótesis aplicable a los bosques del ejido El Terrero es que las especies con las mayores aptitudes competitivas tienen la capacidad de dominar las comunidades forestales y en este aspecto, los encinos con la capacidad de reproducirse vegetativamente han podido responder más rápidamente ante una perturbación que especies como las del grupo de las coníferas, que han sido sometidas a una larga historia de explotación maderable causando un menor reclutamiento lo que ha originado, un reemplazo paulatino través de los años por los encinos.

Retomando la hipótesis de Gleason para referirnos a las especies que en nuestro trabajo se comportaron como raras, es preciso apuntar que en otros trabajos realizados en un bosque mesófilo de montaña en la misma área (Santiago, 1992; Santiago y Jardel, 1993), se reportaron valores altos de frecuencia, abundancia y área basal para especies como *Zinowiewia concinna*, *Ilex brandegeana*, *Styrax ramirezzi*, entre otras; estas especies

son más abundantes en condiciones más húmedas como las que presenta comúnmente el BMM y no pueden competir con especies más tolerantes a condiciones más secas y aún cuando el bosque de encinos y el BMM comparten muchas características y con gran frecuencia se confunden (Challenger, 1998), las poblaciones que en ellos viven son más hábiles compitiendo dentro de sus gradientes óptimos (Tilman y Pacala, 1993) por lo que sus tendencias de colonización son muchas veces frenadas por las especies nativas presentes en el hábitat de expansión. *Fraxinus uhdei* también resultó ser una especie escasa en nuestra investigación, coincidiendo con el aporte de Santiago y Jardel (1993), pero estos datos son explicados en términos de la demanda que ha habido de esta y otras especies consideradas como maderas preciosas, por lo que en este caso ha sido la presión selectiva de los madereros (Jardel, 1991), la que ha causado la conformación actual de esta población (figura 3)

El análisis de clasificación nos permite identificar cuatro tipos de comunidades de encino en el ejido El Terrero con una conformación particular de especies, es importante recordar que el parámetro utilizado para la separación de grupos fue la tasa de crecimiento relativo (TCR), lo cual ha tenido buenos resultados en otros trabajos (Vanclay, 1989). El patrón general de composición de especies en cada grupo es similar a lo encontrado por Figueroa (1995), con el mismo programa de clasificación (TWINSPAN) para los mismos sitios pero utilizando datos de presencia-ausencia para la separación de grupos, aunque sus resultados fueron obtenidos al tercer nivel de división (5 grupos), mientras que los nuestros fueron producidos al segundo nivel de división. La agrupación de sitios se dio de manera similar entre la clasificación (sin considerar variables ambientales) y la ordenación (considerando a variables ambientales) lo que nos permite dilucidar que los patrones de crecimiento en los sitios están asociados a las variables registradas en el muestro, las cuales explican más del 50 % de la varianza, por esta razón estas técnicas se han

postulado como herramientas de análisis complementarias donde la clasificación se enfoca primariamente a la fitosociología y la ordenación explora las relaciones fitosociológicas con las características ambientales (Kent y Coker, 1992).

De acuerdo a nuestros resultados, la estructura de la comunidad de encinos subcaducifolios de Cerro Grande corresponde a una etapa sucesional avanzada. Debido a la dificultad que estriba estimar la edad de bosque de encino, los siguientes atributos nos permitieron llegar a esta conclusión: (1) árboles de grandes dimensiones dominando el dosel; (2) complejidad estructural; (3) regeneración avanzada de las especies del dosel (Figuroa, 1995; Figuroa y Olvera, 2000a; Figuroa y Olvera, 2000b); (4) presencia de especies identificadas como elementos de etapas sucesionales intermedias (I) y maduras (M) como es el caso de *Quercus laurina* (I), *Oreopanax xalapensis* (M), *Cornus disciflora* (I), *Garrya laurifolia* (I), *Ternstroemia lineata* (M) (Quintana-Ascencio y González-Espinoza, 1993).

No fue posible encontrar literatura equivalente a este trabajo que permitiera tener una referencia acerca de las condiciones de crecimiento reportadas en nuestra investigación, la literatura disponible trataba de otras especies o utilizaban parámetros con los que no pudimos realizar comparaciones puntuales, entre estos trabajos resalta el de Fowells (1965) así como el de Miller y Lamb (1985) por sus descripciones de los encinos de Norteamérica, otros trabajos también reportan datos sobre el crecimiento de algunas especies de encinos como Bolsinger (1988), Elliot y Swank (1994) y Nowacki y Abrams (1997). No obstante que no pudimos comparar nuestros datos con trabajos de las mismas especies, si se logró una idea del escenario de crecimiento arbóreo que se presenta en otros lugares, especialmente en Estados Unidos, para tener un marco de referencia y poder ubicar cualitativamente la magnitud de las TCR de las



especies analizadas. Nuestros resultados indican que las especies que coexisten en la meseta de Cerro Grande presentan bajas tasas de crecimiento comparado con lo reportado en la literatura anteriormente referida.

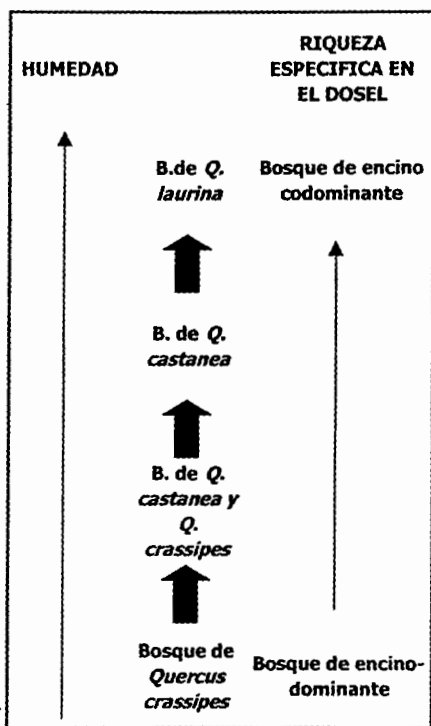


Figura 17. Esquema de la secuencia de los grupos obtenidos en torno a un gradiente de humedad y riqueza

Los tipos de bosque obtenidos en la clasificación se distribuyen en un gradiente de humedad (figura 17). Aparentemente, este gradiente repercute sobre la riqueza de especies en el dosel y su dominancia, el bosque de *Q. laurina* presentó el menor grado de dominancia específica, aunque el mayor número de especies fue registrado en el bosque de *Q. castanea*. En el bosque de *Q. crassipes* encontramos la más alta dominancia de una sola especie y una baja riqueza específica. (cuadro 5, APENDICE II)

Los niveles de apertura del dosel más bajos fueron reportados para la comunidad de *Q. laurina*. Las

plantulas de esta especie requieren bajos niveles de luz para desarrollarse (Olvera y Figueroa, 1998). Los árboles del estrato inferior de esta especie presentaron los valores más altos de TCR para esta comunidad lo que nos indica que posee habilidades competitivas que la favorecen en condiciones de baja luminosidad, sin embargo, la dominancia del estrato inferior del dosel en las comunidades donde *Ternstroemia lineata* aparece (cuadro 5) nos sugiere que posee altos niveles de tolerancia a la sombra, pero que esta especie necesita de claros para crecer (figuras 8 y 10).

La comunidad dominada por *Q. crassipes*, fue la comunidad que presentó la mayor densidad de las cuatro. Winberly y Bare (1996), concluyen que en rodales densos el crecimiento de los árboles puede ser más sensible al amontonamiento que a su posición vertical en el rodal. Este patrón fue encontrado para *Q. crassipes* cuando comparamos sus TCR en las dos comunidades donde es abundante. Tanto en el bosque de *Q. castanea* y *Q. crassipes* donde la densidad es mucho menor que en el bosque de *Q. crassipes* y la apertura del dosel es mucho mayor, no se registra diferencia en el crecimiento de acuerdo a la posición en el dosel, pero sí observamos diferencias entre los grupos, siendo menor la TCR en el lugar más denso con la menor apertura del dosel (cuadro 3, figuras 12 y 14)

La variable ambiental más asociada a las tasas de crecimiento fue la altitud. Esta variable ha sido repetidamente reportada como uno de los principales factores que determinan los patrones de la vegetación (Golden, 1981; Santiago y Jardel, 1993; Figueroa, 1995; Vazquez y Givnish, 1998b; Alvarez-Moctezuma *et al*, 1999; Elliot *et al*, 1999; Figueroa y Olvera, 2000b) debido a su influencia sobre los patrones climáticos.

Nuestros resultados concuerdan con los encontrados por Nowacki y Abrams (1997), quienes al examinar el efecto de distintas intensidades de aclareos sobre el crecimiento en bosques de encino, encontraron que los árboles del dosel responden más lentamente que los árboles del sotobosque; a su vez, estos autores concluyen que las tasas de crecimiento en los bosques de encino estudiados están altamente determinadas por la competencia, principalmente por la luz y que el clima está subordinado a este factor.

En la meseta de Cerro Grande, la naturaleza Kárstica del suelo (Lazcano, 1988) ocasiona un déficit hídrico durante la mayor parte del año, Esta condición parece estar afectando el desarrollo de las especies, razón por la cual encontramos valores tan bajos de crecimiento. No obstante, algunas especies como los encinos, han desarrollado mecanismos para tolerar el estrés hídrico al que son expuestos. La construcción de raíces profundas y otros atributos relacionados con el transporte de fluidos, le permiten competir favorablemente por este recurso, por otro lado, poseen pequeños estomas y hojas gruesas por lo que pueden lograr un uso más eficiente del agua (definido como la relación entre la ganancia de CO<sub>2</sub> y la pérdida de agua por evaporación). Más aún, los encinos exhiben altas tasas fotosintéticas y pequeñas variaciones en estas tasas por la variaciones climáticas (Abrams, 1990; Elliott y Swank, 1994). Todas estas características (y otras relacionadas con su reproducción) han sido aspectos fundamentales en el establecimiento y dominancia de los encinos en Cerro Grande.

## CONCLUSIONES

En este trabajo se reportan las tasas de crecimiento relativo de las especies arbóreas de Cerro Grande. En general estos valores fueron bajos. Postulamos que la deficiencia en la disponibilidad de agua en la meseta es la causa principal de este patrón.

Las especie mostraron un comportamiento diferencial (TCR, tolerancia a la sombra) en función de la interacción de las condiciones de su hábitat. Entre las variables más determinantes encontramos la apertura del dosel, la altitud, la disponibilidad de agua y la densidad.

El uso de técnicas multivariadas complemenatrias (TWINSPAN y CCA: CANOCO) permitió el refinamiento de los resultados, aportando de manera combinada un mayor bagaje de evidencias con el que se logró una mejor interpretación de los resultados.

Sugerimos para estudios futuros trabajos experimentales en los sitios permanentes analizados en los que se maneje la densidad y la apertura del dosel, con el fin de observar la respuesta de los árboles, ya que los trabajos descriptivos son muy limitados para encontrar las causas de los patrones observados.

En este trabajo se estudiaron algunas de las especies que son manejadas por la empresa forestal del ejido El Terrero, como es el caso de *Q. crassipes* que es el encino con mayores tasas de aprovechamiento en estos bosques. Por lo que la información generada puede ser de utilidad para el manejo sustentable de estos bosques.

## LITERATURA CITADA

- Aarssen L. 1983. Ecological combining ability and competitive combining ability in plants: toward a general evolutionary theory of coexistence in systems of competition. *Am. Nat.* 122(6): 707-731.
- Abrams, M. 1990. Adaptations and responses to drought in *Quercus* species of North America. *Tree Physiology.* 7: 227-238
- Alvarez-Moctezuma, J. Ochoa-Gaona, S., de Jong, B y Soto-Pinto, M. 1999. Hábitat y distribución de cinco especies de *Quercus* (Fagaceae) en la meseta Central de Chiapas, México. *Rev. Biol. Trop.* 47(3): 351-358
- Allen, T. y Hoekstra, T. 1992. Toward a unified ecology. Columbia University Press. USA. 384 p.
- Archer, S., Scifres, C., Bassham, C. y Maggio, R. 1988. Autogenic succession in a subtropical savanna: conversion of grassland to thorn woodland. *Ecological Monographs.* 58(2): 111-127
- Barnes, V. B., Pregitzer, S. K., Spies, A. T. y Spooner, H. V. 1982. Ecological forest site classification. *J. Forest.* 493- 498.
- Bartholomew, B. y McVaugh, R. 1997. Identification and Typification of *Ternstroemia lineata* de Candolle (Theaceae). *NOVON.* 7: 14-16
- Bastow, W., Habiba, G. Steel, J. y Warren McG, K. 1998. Relative abundance distributions in plant communities: effects of species richness and of spatial scale. *Journal of Vegetation Science.* 9: 213-220
- Bazzaz, F., A. 1991. Habitat selection in plants. *Am. Nat.* 137(s): 116-130.
- Bazzaz, F. Chiariello, N., Coley, P. y Pitelka, L. 1987. Allocating resources to reproduction and defense. *BioScience.* 37(1): 58-67
- Begon, M., Harper, J. Y Townsend. 1996. Ecology: individuals, populations and communities. 3ra Edición. Blackwell Science. EE.UU.

1068 p.

- Bella, I.E., Gál, J. 1996. Growth, development, and yield of mixed-wood stands in Alberta following partial cutting of white spruce. *Nat. Resour. Can., Can. For. Serv., Northwest Reg., North. For. Cent., Edmonton, Alberta. Inf. Rep. NOR-X-346.*
- Bella, I. E. 1971. A new competition model for individual trees. *For. Sci.* 17: 364-372
- Benz, B. F., Santana, F., Pineda, R., Cevallos, J. Robles, L. Y De Niz, D. 1994. Characterization of mestizo plant use in the Sierra de Manantlan, Jalisco-Colima, Mexico. *J. Ethnobiol.* 14(1):23-41.
- Benz, B., Cevallos, J., Muñoz, E., y Santana, F. 1996. Ethnobotany Serving Society: A case study from The Sierra de Manantlán Biosphere Reserve. *Sida.* 17: 1-16.
- Bickford, A. 1954. The place of individual-tree data in estimating growth. *Journal of Forestry.* (Junio): 423-426.
- Bolsinger, C. 1988. The hardwoods of California's timberlands, woodlands, and savannas. Bull. PNW-RB-148. Portland, OR: US. Department of Agriculture, Forest Service, pacific Northwest Research Station. 148 p.
- Brand, D., Weetman, G. y Rehsler, P. 1987. Growth analysis of perennial plants: the relative production rate and its yield components. *Ann. Bot. (London)*, 59: 45-53.
- \_\_\_\_\_ y Magnussen, S. 1988. Asymmetric, two-sided competition in even-aged monocultures of red pine. *Can. J. For. Res.* 18: 901-910.
- Buchman, R., Pederson, S., y Walters N. 1983. A tree survival model with application to species of the Great Lakes region. *Can. J. For. Res.* 13: 601-608.
- \_\_\_\_\_, y Benzie, J. 1987. Relative growth rate: an analitical tool for growth and yield analysis. En: *Forest growth modelling and prediction. Volumen 2. IUFRO. Minneapolis, Minesota. EE.UU.* 588-

595 p.

- Byrne, J. 1993. Maintaining a permanent plot data base for a growth and yield research: solutions to some recurring problems. En: Vanclay, J., Skovsgaard, J. y Gertner, G. Growth and yield estimation from successive forest inventories. IUFRO, Copenhagen, Dinamarca. 10-17 p.
- CETENAL. 1976. Carta Edafológica escala 1: 50, 000. E13B21 y E13B22.
- Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México, Pasado, presente y Futuro. CONABIO, Instituto de Biología y SIERRA MADRE, México. 847 p.
- Chapin III, F., Bloom, A. Field, C. y Waring, R. 1987. Plant responses to multiple environmental factors. *BioScience*. 37(1): 49-57
- Cuevas, R., Benz, B. Y Jardel, E. 1997. Sierra de Manantlán region and biosphere, México. En: WWF y IUCN (1994-1997). Centres of plants diversity. A guide and strategy for their conservation. 3 volúmenes. IUCN Publications Units. Cambridge, U.K. pp. 148-152.
- Davis, L. y Johnson, K. 1987. Forest management. 3ra Edición. McGraw-Hill. EE.UU. 790 p.
- De Jong, G. 1976. A model of competition for food. I. Frequency-dependence viabilities. *Amer. Natur.* 110: 1013-1027.
- Elliot, K. Y Swank, W. 1994. Impacts of drought on tree mortality and growth in a mixed hardwood forest. *Journal of Vegetation Science*. 5:229-236
- Elliot, K., Vose, J., Swank, W. y Bolstad, P. 1999. Long-term patterns in vegetation-site relationships in a southern Appalachian forest. *Journal of the Torrey Botanical Society*. 126(4): 320-334
- Figueroa, R. B. 1995. Ecology of mixed-oak forests in Cerro Grande, Sierra de Manantlán, Jalisco, México . M. Sc. Thesis. Wageningen Agricultural University. The Netherlands. 99p.

- Figueroa-Rangel, B. L. y Olvera-Vargas, M. 2000a. Dinámica de la composición de especies en bosques de *Quercus crassipes* H. et B. en Cerro Grande, Sierra de Manantlán, México. *Agrociencia*. 34(1): 91-98
- Figueroa-Rangel, B. y Olvera-Vargas, M. 2000b. Regeneration patterns in relation to canopy species composition and site conditions in mixed-oak forest in the Sierra de Manantlán, Biosphere Reserve, Mexico. *Ecological Research*. 13 (1): 249-262
- Flores-Villela, O. Y P. Gerez. 1994. Biodiversidad y Conservación en México. Vertebrados, vegetación y uso de suelo. CONABIO y UNAM, México.
- Forsythe, W. Y Loucks, O. 1972. A transformation for species response to habitat factors. *Ecology* 53(6): 1112-1119.
- Fowells, H. 1965. Silvics of forest trees of the United States. Agriculture Handbook No. 271. Forest Service, USDA, Washington, D.C. USA. 762 p.
- Gauch, H. 1982. Multivariate analysis in community ecology. Cambridge University Press. USA. 297 p.
- Gauch, H. y W. R. H. Whittaker. 1981. Hierarchical classification of community data. *J. Ecol.* 69: 135-152.
- Gleeson, S. y Tilman, D. 1992. Plant allocation and the multiple limitation hypothesis. *Am. Nat.* 139(6): 1322-1343
- Gilmore, A. R., Geyer, W. A. y Boggess, W. R. 1968. Microsite and height growth of yellow-poplar. *For. Sci.* 14: 420-426
- Golden, M. 1981. An integrated multivariate analysis of forest communities of the Central Great Smoky Mountains. *Am. Midl. Nat.* 106(1): 37-53
- Gordon, C. y Hamilton, H. 1994. Evaluation of methodologies applicable to forest biodiversity studies. Prepared for Canadian Forest Service, Pacific Forestry Centre by EVS Environmental Consultants. North Vancouver. 70 p. + apéndices.



- Gotelli, N. 1998. A primer of ecology. 2da Edición. Sinauer Associates, Inc. Massachusetts, EE.UU. 236 p.
- Hannah, R. P. 1968. Estimating site index for white and black oaks in Indiana from soil and topographical factors. *J. Forest.* 66: 412-417
- Hernandez, V. Hernandez, F. y Solis, S. 1992. Ecology of oak woodlands in the Sierra Occidental of Mexico. En: Ffolliott, P., Gottfried, G., Bennett, D., Hernandez, V., Ortega-Rubio, A. y Hamre, R. Coord. Ecology and management of oak and associated woodlands: perspectives in the southwestern United States and northern Mexico. Abril 27-30, 1992. Sierra Vista, AZ. Gen. Tech. Rep. RM-218. Fort Collins, Co: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station. 224 p.
- Hill, M.O. 1979, TWINSPAN-A FORTRAN program for arranging multivariate in ordered two-way table classification of individuals and attributes. Cornell University, Ithaca, NY. EE.UU.
- Houston, M. 1994. Biological diversity: the coexistence of species on changing landscapes. Cambridge University Press. 681 p.
- IMECBIO. 2000. Programa de manejo de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, México. Instituto Nacional de Ecología. México D.F., México. 201 p.
- Jackson, D. Y Somers, K. 1991. Putting in order: the ups and downs of detrended correspondence analysis. *Am Nat.* 137(5): 704-712 Jardel, E. (Coord). 1992 Estrategia para la conservación de la Reserva de la Biósfera Sierra de Manantlán. Ed. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jal. México. 315 p.
- Jardel, E. 1991. Perturbaciones naturales y antropogénicas y su influencia sobre la dinámica sucesional de los bosques de Las Joy, Sierra de Manantlán, Jal. *Tiempos de Ciencia*, 22:9-26

- Jardel, E. (Coord.) 1992. Estrategia para la conservación de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán. Ed. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jal. México. 315 p.
- Jardel, E., Santiago, A.L. y Muñoz, E. 1993. El bosque mesófilo de montaña de la Sierra de Manantlán. *Tiempos de Ciencia*. 30: 20-28
- Jardel, E. y Moreno, S. 1995. Programa de manejo forestal del ejido El Terrero. Unidad productora de Materia Prima Forestal y Derivados de Madera del Ejido El Terrero, Colima. IMECBIO. Universidad de Guadalajara. Reporte Técnico. México
- Jardel, E., Cruz, G., Graff, S. 1997. Manejo forestal comunitario en una Reserva de la Biosfera: la experiencia del ejido El Terrero en la Sierra de Manantlán. XX Congreso Internacional de la Latin American Studies Association. 17-19 de Abril, Guadalajara. México.
- Jongman, R., Ter Braak, C. y van Tongeren, O. 1987 Data analysis in community and landscape ecology. PUDOC, Wageningen, 91-173
- Kent, M y P. Cooker. 1992. Vegetation description and analysis: a practical approach. CRC press. EE.UU. 363 p.
- King, D., A. 1990. The adaptive significance of tree height. *Am. Nat.* 135(6): 809-828.
- Lazcano, S. 1988. Las cavernas de Cerro Grande, estados de Jalisco y Colima. Laboratorio Natural las Joyas. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jalisco. México. 144 p.
- Levine, S. 1976 Competitive interactions in ecosystems. *Am. Nat.* 110: 903-910.
- Ludwig, J y Reynolds, J. 1988. Statistical Ecology: A primer on methods and computing. WILEY. 337p.
- Magurran, A., 1988. Diversidad ecológica y su medición. VEDRÀ. Barcelona, España. 200 p.
- Martínez, R., L. M., J.J.Sandoval y R. Darío. 1991. Climas de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, Jalisco -Colima, México y

su área de influencia. *Agrociencia*. 2:107-119.

- McNab, H. 1989. Terrain Shape Index: Quantifying Effect of Minor Landforms on tree height. *Forest Science*. 35(1): 91-104.
- McNab, H. 1990. Predicting forest type in Bent Creek experimental forest from topographic variables. En Proceedings of the Sixth biennial southern silvicultural research conference. Tennessee. Del 30 de octubre al 1 de noviembre.
- McNab, H. Browning S, Simon, S y Fouts, P. 1999. An unconventional approach to ecosystem unit classification in western North Carolina, USA. *Forest Ecology and Management* 114: 405-420
- Meyer, H. 1952. Structure, growth and drain in balanced uneven-aged forest. *Journal of Forestry*. 50: 85-92.
- Miller, H. Y Lamb, S. 1985. Oaks of North America. Naturegraph Publishers, Inc. Happy Camp, California, USA. 327 p.
- Nowacki, G., Abrams, M. y Lorimer, C. 1990. Composition, structure, and historical development of Northern Red Oak Stands along an Edaphic Gradient in North-Central Wisconsin. *Forest Science*. 36(2): 276-292
- Nowacki, G. y Abrams, M. 1997. Radial-growth averaging criteria for reconstructing disturbance histories from presettlement-origin oaks. *Ecological Monographs*. 67(12): 225-249.
- Nyland, D. R. 1996. Silviculture: concepts and applications. McGraw-Hill. U.S.A. 633 p.
- Oliver, Ch. Y Larson, B. 1990. Forest stand dynamics. McGraw-Hill, Inc. EE.UU. 467 p.
- Olvera, M. 1995. A growth model for mixed-oak stands in Cerro Grande, Sierra de Manantlán Jalisco, México. M. Sc. Thesis. Wageningen Agricultural University. The Nethederlands. 86 p.
- \_\_\_\_\_, Moreno, S., y Figueroa, B. 1996. Sitios permanentes para la investigación silvícola: manual para su establecimiento. Universidad de

Guadalajara. México. 55p.

- \_\_\_\_\_ y Figueroa, B. 1998. Ecology and silviculture of oak and mixed oak forests in the Sierra de Manantlán, México: Seeking for a sustainable forest management in a biosphere reserve. En: Ecology and management of tropical secondary forest: science, people, and policy. Proceedings of a conference held at CATIE, Costa Rica.
- Osmond, C., Austin, M., Berry, J., Billings, W., Boyer, J., Dacey, W., Nobel, P., Smith, S. y Winner, W. 1987. Stree physiology and the distribution of plants. *BioScience*. 37(1): 38-47
- Outcalt, K.W., 1986. Stand Density Affects Growth of Choctawhatchee Sand Pine. *South. J. Appl. For.* 10: 128-31.
- Pacala, S. Caham, C., Silander, J., Jr., y Kobe, R. 1994. Sapling growth as a function of resources in a north temperate forest. *Can. J. For. Res.* 24: 2172-2183.UK. 310 p.
- Palmer, M. 1993. Putting things in even better order: the advantages of canonical correspondence analysis. *Ecology*. 74(8): 2215-2230
- Pardé, J. y Bouchon, J. 1994. Dasometría. Editorial Paraninfo. Madrid, España. 387.
- Philip, M. 1994. Measuring trees and forest. 2da Edición. CAB International. p.
- Quintana-Asencio, P. y González-Espinoza. 1993. Afinidad fitogeográfica y papel sucesional de la flora leñosa de los bosques de pino-encino en los altos de Chiapas, México. *Acta Bot. Mex.* 21: 43-57
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. LIMUSA. México. 432 p.
- Saldaña, M. A. A. 2001. Dinámica y patrones de establecimiento de especies de bosque mesófilo de montaña en la Sierra de Manantlán. Tesis de Maestría. UNAM. México, D.F.
- Santiago, A. L. 1992. Estudio fitosociológico del bosque mesófilo de montaña en la Sierra de Manantlán. Tesis de Licenciatura. Facultad de

Ciencias Biológicas, Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jalisco, México. 119 p.

- Santiago, A. y Jardel, E. 1993. Composición y estructura del bosque mesófilo de mostaño de la Sierra de Manantlán. *Biotam*. 5(2): 13-26
- Schulze, E., Robichaux, R., Grace, J., Rundel, P. y Ehleringer, J. 1987. Plant water balance. *BioScience*. 37(1): 30-37
- Shugart, H. 1984. A theory of forest dynamics. The ecological implications of forest succession models. Springer-Verlag. EE.UU. 278 p.
- Shugart, H. y Urban, L. 1989. Factors affecting the relative abundances of forest tree species. 249-273 p. En: Toward a more exact ecology (Grubb, J.P. y Whittaker, B. J.). Blackwell Scientific Publications. 249-273
- Silvertown, J. y J. Lovett-Doust. 1993. Introduction to plant population biology. Blackwell Scientific Publications.
- Smith, T. Y Houston, M. 1989, A theory of the spatial and temporal dynamics of plant communities. *Vegetatio*. 83: 49-69
- Spurr, S. y Barnes, B. 1982. Ecología forestal. A.G.T. Editor S.A. México. 690p.
- Stage, A. R. 1976. An expression for the effect of aspect, slope and habitat type on tree growth. *Forest Science*. 22(4): 457-460.
- Ter Braak, C. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*. 67(5): 1167-1179
- Ter Braak, C. 1987. CANOCO- a FORTRAN program for Canonical Community Ordination by [Partial] [Detreded][Canonical] Correspondence Analysis, Principal Components Analysis and Redundancy Analysis (version 3.1) ITI-TNO. Wageningen, The Netherlands. 95 p.
- Ter Steege, H. 1994. HEMIPHOT: a programme to analyze vegetation indices, light and light quality from hemispherical photographs.

Tropenbos Document 3. The Tropenbos Foundation. Wageningen, The Netherlands. 44 p.

- Tilman, D. 1988. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton, New Jersey. Princeton University Press. 360 p.
- Tilman, D y Pacala, S. 1993. The maintenance of species richness in plants communities. En: Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives. Ricklefs, R y Schluter, D. (Ed). The University of Chicago Press. p. 13-25. EE.UU.
- Vanclay, J. K. 1989. A growth model for north Queensland rainforest. *For. Ecol. Manage.* 27:245-271.
- van der Maarel, E. Espejel, Moreno-Cassola, P. 1987. Two step vegetation analysis based on very large datta sets. *Vegetatio.* 68: 139-143
- Vandermeer, J. y Granzow de la Cerda, I. 1997. Contrasting growth rate patterns in eighteen tree species from a post-hurricane forest in Nicaragua. *BIOTROPICA.* 29(2): 151-161.
- Vázquez, A., R. Cuevas., T. Cochrane, H. Iltis., F. Santana., y L. Guzman. 1995. Flora de manantlán. Sida Botanical Miscellany 13. Botanical Research Institute of Texas, Inc. 312 p.
- Vázquez, A., y Givnish, T. 1998a. Altitudinal gradients in tropical composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlán. *Journal of Ecology.* 86: 999-1020.
- Vázquez, A., y Givnish, T. 1998b. Vegetation of Cerro Grande Massif. Sierra de Manantlán, México: ordination of a long altitudinal gradient with high species turnover. *Bol. IBUG.* 6(2-3): 227-250
- Wang, J., Hawkins, C., Letchford, T. Relative growth rate and biomass allocation of paper birch (*Betula papyrifera*) populations under different soil moisture and nutrient regimes. *Can. J. For. Res.* 28: 44-55.
- Wenger, K. 1984. Forestry handbook. 2da Edición. John Wiley & Sons,

Inc. EE.UU. 1335 p.

- West, P. W. 1980. Use of diameter increment and basal area increment in tree growth studies. *Can. J. For. Res.* 10: 71-77
- Wimberly, M., y Bruce Bare. 1996. Distance-dependent and distance-independent models of Douglas-fir and western hemlock basal area growth following silvicultural treatment. *For. Ecol. Manage.* 89:1-11
- Zavala-Hurtado, J. 1986. Introducción al enfoque multivariado en estudios de vegetación. Cuadernos de Divulgación INIREB. Xalapa, Veracruz, México. No. 26. 5-58 p.
- Zavala, F.1991. Los encinos mexicanos: un recurso desaprovechado. *Ciencia y Desarrollo.* Vol XVI No. 95 (Nov.-Dic. 90): 43-51
- Zeide, B. 1993. Analysis of Growth Equations. *For. Sci.* 39(3): 594-616.

## ANEXO I.

Resumen de la salida del análisis de clasificación de TWINSPAN. Los números superiores indican los sitios, ILBR: *Ilex brandegeana*, ORXA: *Oreopanax xalapensis*, QLAU: *Quercus laurina*, COEX: *Cornus excelsa*, STRA: *Styrax Ramirezii*, FRUH: *Fraxinus uhdei*, TELI: *Ternstroemia lineata*, XIFL: *Xilosma flexuosum*, GALA: *Garrya laurifolia*, QCAN: *Q. candicans*, SYCI: *Symplocos citrea*, ARXA: *Arbutus xalapensis*, QCAS: *Q. castanea*, QRUG: *Q. rugosa*, PILE: *Pinus leiophylla*, ALJO: *Alnus jorullensis*, PIPS: *P. pseudostrobus*, PRSE: *Prunus serotina*, QCRA: *Q. crassipes*. Los números en el cuerpo de la matriz indican el nivel de corte, los guiones son equivalentes al número uno que denotan ausencia de la especie en el sitio, (2) números negativos, (3) no crecimiento, (4) TCR> 0.07, (5) TCR> 1.01, (6) TCR> 2.01, (7) TCR> 3.01, (8) TCR> 4.01, (9) TCR>6.01. los ceros y unos en la parte inferior y derecha de la matriz son las agrupaciones en cada nivel de división, en la parte inferior se marca con negritas el segundo nivel de división utilizado en este trabajo.

```

23333433314 444567814453 12222 91111112322223131
68341579 0 57      9690 82013 26074550467891123

```

```

ILBR      -444-4344-- 2----- 0000
ORXA      4--4--444-6 ----- 0000
QLAU      -56444556-5 ----- 0000
COEX      -754-32--- 4524-----2- ----- 0001
STRA      --4454-6-5 55---5-55-- ----- 0001
FRUH      ----- 44--5---4-8- ----- 0010
TELI      45435645565 656756454765 ----- 0010
XIFL      6----- 6---74-45-- ----- 0010
GALA      544--243552 -4--4---7-- -----2-----5 0011
QCAN      -44--6--466 4-6---85654 6-444 ----- 0011
SYCI      435444522-3 ---5---5-54- --7-- ----- 0011
ARXA      ----- 43566-- 555-- 6----- 01
QCAS      -----4 44-474555557 55644 -6-----4 01
QRUG      -----5 5445883-4--- 54--- -58---3----- 01
PILE      --4----- -838-7----- -3--8666644--5--5 10
ALJO      ----- 244-3 257455445424522--2 11
PIPS      ----- 9--- 68768----- 11
PRSE      -4----- -9-- 788--9654755556--8 11
QCRA      -----2--- -----5 55444 44645554444444444 11

```

```

1  00000000000 00000000000 11111 11111111111111111
2  00000000000 11111111111 00000 11111111111111111
3  01111111111 000000011111 00111 00000111111111111
4  0000000011 000001100001 0 0011000000000001
5  00111111 00111 000000000011
6  000111 000011111

```



## ANEXO II

Composición de especies de los grupos obtenidos en el análisis de clasificación. También se incluyen las especies con una frecuencia < al 5% en cada grupo

COMUNIDADES	<i>Quercus laurina</i>	<i>Quercus castanea</i>	<i>Quercus castanea y Quercus crassipes</i>	<i>Quercus crassipes</i>
<b>ESPECIES</b>				
<i>Abies religiosa</i> var. <i>emarginata</i>	X			
<i>Abies religiosa</i> var. <i>religiosa</i>				X
<i>Alnus jorullensis</i> subsp. <i>lutea</i>			X	X
<i>Arbutus xalapensis</i>		X	X	X
<i>Carpinus</i> sp.		X		
<i>Comarostaphylis discolor</i>		X		
<i>Cornus excelsa</i>		X		
<i>Fraxinus uhdei</i>		X		
<i>Garrya laurifolia</i>	X	X		
<i>Ilex brandegeana</i>	X	X		
<i>Lippia</i> sp.		X		
<i>Oreopanax xalapensis</i>	X			
<i>Perrottetia longistylis</i>		X		
<i>Pinus leiophylla</i>	X	X		
<i>Pinus pseudostrobus</i>				X
<i>Prunus serotina</i>	X			X
<i>Quercus candicans</i>	X	X	X	
<i>Quercus castanea</i>	X	X	X	X
<i>Quercus crassipes</i>	X	X	X	X
<i>Quercus laurina</i>	X			
<i>Quercus obtusata</i>			X	
<i>Quercus rugosa</i>	X	X	X	X
<i>Styrax ramirezii</i>	X	X		
<i>Symplocos citrea</i>	X	X	X	
<i>Ternstroemia lineata</i>	X	X		
<i>Xilosma flexuosum</i>	X	X		
<i>Zinowewia concinna</i>	X	X		