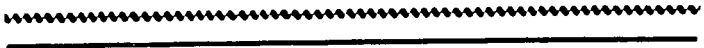


00322

116



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO



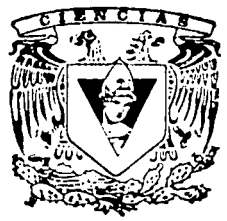
FACULTAD DE CIENCIAS

"ANALISIS ESTRUCTURAL EN UNA PARCELA DE UNA HECTAREA DE BOSQUE MESOFILO DE MONTAÑA EN EL EXTREMO ORIENTAL DE LA SIERRA MADRE DEL SUR (OAXACA), MEXICO".

Director General de Bibliotecas
Solicitud en formato electrónico e impreso
Recibido de mi trabajo recepción
NOMBRE: Nancy Raquel Mejía Domínguez
FECHA: 04/07/03
LUGAR: Oaxaca

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:
B I O L O G A
P R E S E N T A :
NANCY RAQUEL MEJIA DOMINGUEZ

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



2003
FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR

TESIS CON FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



DRA. MARÍA DE LOURDES ESTEVA PERALTA
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:
 "Análisis estructural en una parcela de una hectárea de bosque mesófilo
 de montaña en el extremo oriental de la Sierra Madre del Sur (Oaxaca),
 México."

realizado por Nancy Raquel Mejía Domínguez

con número de cuenta 9529437-5 , quien cubrió los créditos de la carrera de: Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis

Propietario Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo

Propietario Dra. Mercedes Isolda Luna Vega

Propietario Dr. Lauro López Mata

Suplente M. en Ecol. Bás. Eduardo Alberto Pérez García

Suplente Biól. Carlos Alberto Ruiz Jiménez

FACULTAD DE CIENCIAS



Consejo Departamental de Biología

M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez

UNIDAD DE ENSEÑANZA
 DE BIOLOGÍA

**A todos lo que son en mi vida
de alguna o todas las formas**

AGRADECIMIENTOS

A el Dr. Jorge Meave por aceptar dirigir esta tesis, por compartir sus conocimientos, por sus consejos y brindarme su apoyo en todo momento.

A la M. en C. Irene Pisanty y a la Dra. Leticia Merino por invitarme a participar en el proyecto de Santo Tomás Teipan y confiar en mí.

A todos los miembros del laboratorio de Ecología y especializado de Ecología, en particular a Marco Antonio Romero por su ayuda en muchos aspectos de la edición e impresión de esta tesis.

A la Dra. Isolda Luna Vega, al Dr. Lauro López Mata, al M. en Ecol. Bás. Eduardo A. Pérez García y al Biól. Carlos A. Ruiz-Jiménez por enriquecer este trabajo con sus comentarios.

A Carlitos por su valioso apoyo en el trabajo de campo y en la impresión de la tesis.

A la comunidad de Santo Tomás Teipan, en especial a Javier por su gran entusiasmo para trabajar en el bosque y sobre todo por su amistad.

A todos, pero a todos, mis amigos por su cariño y apoyo incondicional; muy en especial a Zac por todo, todo.

A Luis, Eva, Dulce y Edith, mis hermanos, por esperar tanto de mí y por todo su amor.

A mis padres, Andrés y María del Carmen, para los que las palabras no alcanzan para agradecerles.

A todos los que no mencioné, talvez por falta de memoria, por que de alguna manera tambien fueron parte de mi motivación.

RESUMEN

Se analizó la estructura de la vegetación en una parcela de una hectárea de bosque mesófilo de montaña en Santo Tomás Teipan (Oaxaca). El interés por estudiar este bosque se derivó de su ubicación particular en el borde de uno de los manchones de este tipo de vegetación en la Sierra Madre del Sur, ya que allí el hábitat para el desarrollo de las comunidades húmedas de montaña es marginal. A partir de esta situación se planteó la pregunta de si esta comunidad difería notablemente de otros bosques mesófilos propios de condiciones más adecuadas para este tipo de vegetación. Cada individuo con un diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 2.5 cm presente fue ubicado en un sistema de coordenadas; además, se anotó su identidad taxonómica y se le midió: altura total, altura real, altura a la primera ramificación importante, altura a la base de la copa, cobertura de la copa y DAP. Los valores de área basal ($46.41 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$), cobertura ($44,247.33 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$) y densidad ($1035 \text{ ind. ha}^{-1}$) se encuentran dentro de los intervalos reportados para los bosques lluviosos montanos bajos ("lower montane rain forests") de América tropical. Estos valores definen al bosque de Teipan como maduro, en el que se distinguen dos estratos en el dosel, uno inferior (2 a 11 m) y otro superior (11 a 30 m). En la parcela se distinguieron dos condiciones topográficas, la parte de la cañada y el lomo de la ladera, a las que posiblemente se asocian diferentes características edáficas. Esta heterogeneidad topográfica contrasta con la homogeneidad estructural de la parcela. No obstante, algunas especies presentan agregados que se distribuyen de manera preferencial en alguna de dichas condiciones; la variedad de microambientes generados por la dinámica del dosel también parece afectar la distribución espacial de algunas otras. La dominancia de *Cornus disciflora* y subdominancia de *Quercus ocoteifolia* son indicios de que el bosque de Teipan se desarrolla bajo condiciones de menor humedad que otros bosques mesófilos de México. Aunque las familias y los géneros que definen la estructura del bosque de Teipan son típicos de los bosques tropicales de niebla del país, la diversidad relativamente baja de esta comunidad puede deberse al hecho de que especies propias de las comunidades templadas o tropicales secas cercanas o adyacentes a ésta están ausentes en ella, a diferencia de otros bosques mesófilos que colindan con comunidades tropicales húmedas.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

198

IV

CONTENIDO

RESUMEN	iii
INTRODUCCIÓN	1
Presentación del estudio	1
Los bosques tropicales montanos de niebla	2
Definición	2
Distribución	2
Ambiente físico	3
Nomenclatura y clasificaciones	4
Los bosques mesófilos de montaña en México	6
Objetivos e hipótesis	6
DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO	8
Localización geográfica	8
Topografía, litología y suelos	8
Clima	8
Hidrología	10
Vegetación	10
Alteración de la vegetación	11
MÉTODOS	12
Ubicación y características de la parcela de estudio	12
Muestreo de la vegetación	14
Análisis de datos	15
Variables estructurales sintéticas	15
Estructura diamétrica	16
Estructura vertical	16
Estructura horizontal	16
Distribución espacial de los troncos principales	16
Distribución espacial de las especies	16
Asociación entre pares de especies	17
Análisis de clasificación	19
Diversidad	19
RESULTADOS	21
Síntesis estructural de la vegetación para la parcela	21
Síntesis estructural por especie	22
Estructura diamétrica	27
Estructura vertical	29
Estructura horizontal	33
Distribución espacial de los troncos principales	33
Distribución espacial de las especies	33
Asociación entre pares de especies	38
Clasificación de los cuadros de 100 m ²	38
Diversidad	49

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	51
Análisis de los métodos utilizados	51
Análisis de la heterogeneidad interna de la parcela	52
Comparación con otros bosques montanos de niebla	56
Variables estructurales	61
Diversidad	61
Composición florística	62
Conclusiones	63
LITERATURA CITADA	65

INTRODUCCIÓN

Presentación del estudio

Las comunidades vegetales que se desarrollan bajo la influencia de niebla frecuente en las montañas del trópico húmedo, agrupadas bajo el término general “bosques tropicales montanos de niebla”, constituyen una compleja transición entre las comunidades tropicales de tierras bajas, más termófilas, y las comunidades vegetales de ambientes templados, localizadas a mayor altitud (Beard, 1955; Whitmore, 1975; Richards, 1996). La naturaleza de esta transición depende de la interacción de factores históricos, climáticos y orográficos en cada región o localidad; estos dos últimos factores definen en conjunto las condiciones ecológicas donde se desarrollan comunidades de este tipo. La particularidad y la variación de estas condiciones de un sitio a otro se refleja en la diversidad de bosques tropicales montanos de niebla alrededor del mundo (Hamilton *et al.*, 1995).

En México estos bosques, conocidos por lo general como “bosques mesófilos de montaña” (Rzedowski, 1978), se distribuyen actualmente de manera discontinua en las principales formaciones montañosas. Las áreas más grandes cubiertas por estos bosques se localizan en la Sierra Norte de Oaxaca y la Sierra Madre Oriental, aunque también son extensas en la Sierra Madre del Sur, la Sierra Madre de Chiapas y en menor proporción, en la Sierra Madre Occidental. La relativa pobre representación en términos de superficie en la Sierra Madre del Sur y el difícil acceso son quizá las causas de que los bosques mesófilos de esta región estén poco estudiados. Además, sólo se dispone de información estructural para bosques ubicados en la porción occidental de esta sierra (Santiago y Jardel, 1993; Meave *et al.*, 1992), mientras que para la parte oriental sólo se conocen dos estudios enfocados a la florística de los bosques mesófilos, uno en San Jerónimo Coatlán (Campos-Villanueva y Villaseñor, 1995), y otro en Pluma Hidalgo (Acosta, 1997), ambos en el estado de Oaxaca.

Al oriente de esta última localidad, en las cercanías del Istmo de Tehuantepec, los hábitats donde es posible la presencia de bosque mesófilo de montaña en la Sierra Madre del Sur encuentran su límite, aproximadamente en el meridiano 96° de longitud oeste. Cerca de este meridiano se localiza Santo Tomás Teipan, sitio de estudio de la presente investigación.

En esta localidad se realizó el análisis estructural en una parcela de una hectárea de bosque mesófilo de montaña, superficie que ha sido sugerida y empleada para el estudio de este tipo de comunidades vegetales (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974; Alder y Synnott, 1992; Meave *et al.*, 1992; Valencia y Jorgensen, 1992; Madsen y Ollgaard, 1993; Jorgensen *et al.*, 1995; Valencia, 1995; Lieberman *et al.*, 1996; Smith y Killeen, 1998; Arellanes-C., 2000). Debido a la peculiaridad de la ubicación del bosque estudiado, justo en el borde de uno de los grandes manchones de este tipo de vegetación, la información sobre su composición y

estructura es importante en el contexto del análisis de las comunidades vegetales en una posición marginal. La comparación de este bosque con otros bosques tropicales montanos de niebla estudiados en México y en el mundo, sobre todo con aquéllos con los que la comparación puede ser directa por haber utilizado el mismo tamaño de parcela, permite examinar si las semejanzas o diferencias pueden deberse a esta marginalidad ecológica.

Los bosques tropicales montanos de niebla

Definición

En las montañas de la región intertropical, afectadas por la presencia estacional o frecuente de niebla, se desarrolla un conjunto heterogéneo de comunidades vegetales, conocidas comúnmente como bosques tropicales montanos de niebla (Hamilton *et al.*, 1995; Kappelle, 1996). Estos bosques constituyen una compleja transición entre las comunidades de ambientes más templados que se desarrollan a mayor altitud y las de tierras bajas húmedas (Beard, 1955; Whitmore, 1975; Richards, 1996). En comparación con éstas últimas, los bosques tropicales montanos de niebla se caracterizan por una disminución en la estatura y la diversidad de árboles, una estratificación más clara pero con menos estratos, y un dosel más uniforme (Beard, 1955; Grubb *et al.*, 1963; Leigh, 1975; Grubb y Tanner, 1976; Hamilton *et al.*, 1995). Asimismo, las hojas de los árboles dominantes son coriáceas y pequeñas y presentan bajas concentraciones de fósforo, de nitrógeno, o de ambos elementos; además, el espesor de la lámina foliar aumenta y el área foliar promedio disminuye a lo largo del eje altitudinal (Leigh, 1975; Grubb y Tanner, 1976; Hamilton *et al.*, 1995, Waide *et al.*, 1998, Velázquez-Rosas *et al.*, 2002).

Otra particularidad de estos bosques es la gran abundancia y diversidad de epífitas, tanto vasculares como no vasculares, representadas principalmente por briofitas, pteridofitas, orquídeas, aráceas, bromelias, peperomias y araliáceas (Zuill y Lathrop, 1975; Rzedowski, 1978, 1996; Heany y Proctor, 1990; Meave *et al.*, 1992; Salazar Chávez, 1993; Gentry, 1995; Kappelle, 1996; Mayorga-Saucedo *et al.*, 1998; Barthlott *et al.*, 2001). Algunos autores consideran que la presencia de helechos arborescentes de la familia Cyatheaceae constituye un rasgo distintivo de esta vegetación (Stadmüller, 1987); sin embargo, este tipo de plantas no siempre está presente.

Distribución

La distribución natural de estas comunidades en las montañas tropicales obedece a la interacción de los factores climáticos, edáficos y orográficos que operan en cada región; en la actualidad las combinaciones ambientales adecuadas no se presentan de forma continua y por ello la distribución de estos bosques es fragmentada (Rzedowski, 1978, 1996; Luna *et al.*, 1988;

Hamilton *et al.*, 1995; Doumenge *et al.*, 1995; Challenger, 1998). Se estima que estos parches cubren alrededor de 50 millones de hectáreas en todo el mundo (Doumenge *et al.*, 1995; Vázquez-García, 1995; Kappelle, 1996).

Los fragmentos de bosques de niebla se localizan en las regiones montañosas de América, África y Asia, siendo los trópicos de cáncer y capricornio su límite latitudinal, y se presentan en un intervalo altitudinal de 500 a 4000 m s.n.m. (Kappelle, 1996). Respecto a los límites altitudinales, se ha documentado que factores tales como la elevación de masas (efecto "Massenerhebung"), la inversión de vientos alisios y la circulación de los vientos predominantes, entre otros, determinan sus límites altitudinales en cada región (Stadmüller, 1987). De esa manera, es posible encontrar bosques de este tipo en altitudes fuera del intervalo mencionado, como el reportado por Knapp (1965, en Kappelle, 1996) a 300 m s.n.m en la isla de Hawaii.

Ambiente físico

La presencia de niebla frecuente o estacional es probablemente la característica más sobresaliente del ambiente físico de estos bosques (Hamilton *et al.*, 1995; Kappelle, 1996). La niebla tiene un papel crucial respecto a la disponibilidad de agua para las plantas, ya que el aporte a través de la precipitación horizontal puede sobrepasar la cantidad de lluvia anual en el sitio, incrementando notablemente la precipitación total. La contribución de la precipitación horizontal a la total depende de características de la vegetación tales como la densidad del follaje, así como de las propiedades de las nubes y las características del viento; particularmente en el caso de los sitios con climas con una marcada estación seca este aporte se vuelve fundamental (Vogelmann, 1973; Whitmore, 1975; Stadmüller, 1987; Bruijnzeel y Proctor, 1995; Bruijnzeel y Veneklaas, 1998). La niebla no sólo aporta agua extra al ecosistema, sino que además tiene un efecto reductor de la intensidad de la radiación solar incidente y del déficit de presión de vapor (Bruijnzeel y Proctor, 1995; Hamilton *et al.*, 1995; Pendry y Proctor, 1996; Bruijnzeel y Veneklaas, 1998).

Otra característica que define al ambiente físico es la baja temperatura, la cual disminuye hacia altitudes mayores. Este descenso de temperatura, aunado a la baja radiación solar, causan la disminución en la temperatura y en las tasas de fotosíntesis en las hojas (Bruijnzeel *et al.*, 1993; Bruijnzeel y Veneklaas, 1998). Las bajas temperaturas en las partes altas de las montañas también repercuten en los ciclos de nutrientes, ya que se combinan con las características xeromórficas de las hojas, disminuyendo la tasa de descomposición, y por lo tanto, manteniendo niveles bajos de productividad (Edwards y Grubb, 1977; Weaver y Murphy, 1990; Pendry y Proctor, 1996; Williams-Linera y Tolome, 1996; Bruijnzeel y Veneklaas, 1998; Vázquez-G. y Givnish, 1998). Las epífitas también se ven involucradas en el flujo de nutrientes debido a la gran cantidad de biomasa que representan para la comunidad (Leopold, 1959;

Leigh, 1975; Grubb y Tanner, 1976; Kappelle, 1996; Barthlott *et al.*, 2001).

Los suelos de estos bosques se caracterizan por tener menores concentraciones de nutrientes disponibles que los suelos de bosques de las tierras bajas. Además, para estos ambientes se ha descrito la presencia de una capa profunda de humus debido a su descomposición lenta, cuyo grosor limita el crecimiento de las raíces (por la saturación del suelo) y el soporte de los árboles (Bruijnzeel *et al.*, 1993; Bruijnzeel y Veneklaas, 1998). Los valores bajos de pH registrados en estos suelos se deben principalmente a que el agua proveniente de la precipitación horizontal es más ácida que la lluvia, además de que la lixiviación también contribuye a esta acidez (Stadmüller, 1987; Dezzeo *et al.*, 1997). Las bajas concentraciones de N y P también son características que definen a estos suelos (Tanner, 1977; Tanner *et al.*, 1990; Tanner *et al.*, 1998), así como el aumento en el C almacenado en el suelo causado por la saturación de agua en el medio, lo que provoca una disminución en la actividad de los microorganismos del suelo (Raich, 1998; McGroddy y Siver, 2000; Schuur *et al.*, 2001).

El viento es otro factor importante que define el ambiente de los bosques tropicales montanos de niebla, ya que en los pisos altitudinales donde se desarrollan los vientos suelen ser muy fuertes (Grubb y Tanner, 1976; Bruijnzeel y Veneklaas, 1998), e incluso pueden llegar a ser un factor ecológico que limita fuertemente o modifica el crecimiento de los árboles (Sugden, 1982). Éste es el caso de los bosques enanos descritos por Beard (1955), Álvarez del Castillo (1977) y Cleef *et al.* (1984), cuya estatura no rebasa 10 m.

Nomenclatura y clasificaciones

Además de los factores antes mencionados, el grado de humedad atmosférica, junto con las oscilaciones diurnas de temperatura, provocan la heterogeneidad en la estructura y la composición florística de los bosques tropicales montanos. Esta variabilidad se refleja en la multitud de términos utilizados en la nomenclatura de estos bosques, así como en las diferentes formas en las que ha sido clasificado este conjunto.

En la literatura encontramos términos como "pine-oak-liquidambar forest" (Carlson, 1954; Breedlove, 1973) y bosques de Robles (*Quercus*) (Kappelle, 1996), los cuales se refieren a las especies dominantes del bosque. En contraste, para describir aspectos de la fisonomía se utilizan las denominaciones selva baja siempre verde (Miranda, 1952), selva mediana o baja perennifolia (Miranda y Hernández-X., 1963) y "elfin woodland" (Beard, 1955). También se han aplicado nombres que además de la fisonomía describen aspectos del medio físico en los que se desarrollan estas comunidades. Ejemplos de ello son: bosque decíduo templado (Rzedowski, 1963), bosque nublado o bosque de niebla (Gómez-Pompa, 1982), selva nublada (Beard, 1955), "montane rain forest" (Beard, 1955), "cloud forest" (Leopold, 1959; Beard, 1955; Hamilton *et al.*, 1995; Webster, 1995) y bosque mesófilo de montaña (Miranda, 1947; Rzedowski y McVaugh, 1966; Rzedowski, 1978).

Los bosques tropicales montanos han sido agrupados en función de sus características fisonómicas y ambientales que cambian a lo largo del amplio intervalo altitudinal en el que se ubican (Grubb *et al.* 1963; Álvarez del Castillo, 1977; Cleef *et al.*, 1984; Lieberman *et al.*, 1996; Pendry y Proctor, 1996; Williams-Linera *et al.*, 1996; Pendry y Proctor, 1997; Vázquez-G. y Givnish, 1998). De esa manera, se han obtenido clasificaciones como la descrita en 1956 por Troll para todo el mundo, en 1968 por Mann para Sudamérica y en 1968 por Lauer para Centroamérica (Stadtmüller, 1987).

En su clasificación de la vegetación tropical del continente americano, Beard (1955) describió algunas series de formaciones montanas ("lower montane rain forest", "montane rain forest", "montane thicket", "elfin woodland" y páramo). En esta clasificación el límite entre una formación y otra no es discreto debido a que los cambios en estructura y fisonomía de la vegetación son graduales. Dichos cambios se deben principalmente a la disminución de la temperatura con el incremento de la altitud, cuya variación también es continua. Por ello, Beard (1955) diferenció estas formaciones sólo con fines de clasificación.

Grubb y Tanner (1976), Grubb (1977) y Richards (1996) distinguieron dentro de la vegetación tropical de montaña a los bosques lluviosos montanos bajos ("lower montane rain forests", LMRF) de los bosques lluviosos montanos altos ("upper montane rain forests", UMRF), basándose principalmente en las diferencias fisonómicas y de composición entre éstos. Los UMRF tienen árboles de menor estatura, mayor abundancia de epífitas vasculares y no vasculares, pero un menor número de (o ninguna) especies de lianas, así como menor riqueza de especies, que los LMRF. Los árboles de los LMRF presentan hojas mesófilas y notófilas, mientras que las hojas de los árboles de los UMRF son micrófilas (según la clasificación de Raunkier y su modificación por Webb en 1973). Sin embargo, estos autores no establecieron con precisión los límites altitudinales entre estos dos tipos de bosque, debido a los múltiples factores que influyen sobre las características de la vegetación en cada región.

El sistema de clasificación de Holdridge (1978) se basa en el reconocimiento de zonas de vida definidas bioclimáticamente, a partir de los valores de precipitación (P, promedio de precipitación total por año), de relación de evapotranspiración potencial (E, evapotranspiración potencial promedio/precipitación promedio anual) y de biotemperatura (T, promedio anual de las temperaturas entre 0° y 30°C). Dentro de este sistema los bosques tropicales montanos de niebla se distribuyen en dos zonas de vida: en la zona de vida de los bosques montanos (P = 1000-4000 mm, E = 0.5-0.125 y T = 6-12°C) y en la zona de vida de los bosques montanos bajos (P = 1000-8000 mm, E = 1-0.125 y T = 12-18°C). Éstas corresponden, en general, a los UMRF y LMRF (Grubb y Tanner, 1976; Grubb, 1977; Richards, 1996), respectivamente (Kappelle, 1996).

Los bosques tropicales montanos de niebla en México

El término más comúnmente empleado en México para denominar este conjunto de comunidades vegetales es bosque mesófilo de montaña (Rzedowski, 1978; Puig *et al.*, 1983; Luna *et al.*, 1988, 1994; Luna-Vega *et al.*, 1989; Solís-Magallanes, 1990; Long y Heath, 1991; Williams-Linera, 1991; Meave *et al.*, 1992; Santiago y Jardel, 1993; Campos-Villanueva y Villaseñor, 1995; Meave *et al.*, 1996; Rzedowski, 1996; Williams-Linera *et al.*, 1996; Acosta, 1997; Alcántara y Luna 1997; Gallardo *et al.*, 1998; Arellanes-C., 2000; Ruiz-Jiménez *et al.*, 2000; Alcántara y Luna, 2001; Ramírez-Marcial, 2001; Cartujano *et al.*, 2002). Aparentemente este término fue usado por primera vez por Miranda (1947) para denominar una comunidad vegetal de la Cuenca del Balsas.

El clima en que se desarrollan estos bosques es generalmente Cf, aunque también se hallan en los climas Af, Am, Aw y Cw. La temperatura media anual en estos sitios varía entre 12 y 23°C, con una precipitación media anual no menor a 1000 mm, pero llegando a 3000 mm e incluso en algunas zonas hasta más de 5000 mm (Rzedowski y Palacios-Chávez, 1977). Estos bosques se desarrollan sobre múltiples tipos de suelos como Litosoles, Rendzinas, Luvisoles férricos, Acrisoles órticos, Andosoles mólicos, por mencionar algunos (Álvarez del Castillo, 1977; Bracho, 1987).

Los bosques mesófilos en México se distribuyen a diferentes altitudes dependiendo de la humedad, entre 600 y 3200 m s.n.m. (Luna *et al.*, 2001), en las zonas montañosas de la Sierra Madre Oriental (Tamaulipas, San Luis Potosí, Hidalgo, Puebla y Veracruz), Sierra Madre Occidental (Sinaloa, Nayarit, Jalisco y Colima), Sierra Madre del Sur (Michoacán, Guerrero y Oaxaca), Sierra Norte de Oaxaca, Faja Volcánica Transmexicana (Valle de México) y Sierra Madre de Chiapas (Rzedowski, 1996; Challenger, 1998; Luna *et al.*, 2001).

En conjunto, estos bosques cubrían originalmente cerca de 20,000 km², equivalente a 1% del territorio nacional. En tan pequeña superficie se alberga el 10% de la diversidad vegetal total del país, con alrededor de 15 familias exclusivas (Meave *et al.*, 1996; Rzedowski, 1996; Challenger, 1998; Gallardo *et al.*, 1998) y un alto nivel de endemismo de flora y fauna (Flores-Villela y Navarro, 1993).

Objetivos e hipótesis

A pesar de la heterogeneidad de los bosques tropicales montanos de niebla, la información disponible sobre éstos, al igual que su distribución, está muy fragmentada, dejando entre ellos vacíos de conocimiento. En el caso particular de México, uno de estos vacíos corresponde a los bosques mesófilos de montaña de la parte oriental de la Sierra Madre del Sur. En este contexto, se planteó como objetivo general de la presente investigación realizar un análisis estructural de una hectárea de bosque mesófilo de montaña en Santo Tomás Teipan, Oaxaca, localidad

ubicada en el oriente de la Sierra Madre del Sur.

Se espera que este trabajo no sólo permita incrementar el conocimiento de los bosques tropicales de niebla de la Sierra Madre del Sur y del país en general, sino que además contribuya a entender las características de este tipo de vegetación en condiciones ecológicas marginales para su desarrollo. Para este fin, se plantearon los siguientes objetivos particulares: (1) comparar el bosque mesófilo de Santo Tomás Teipan con bosques de este tipo, haciendo énfasis en la comparación con los estudios que han cubierto la misma superficie (una hectárea), en México y en el mundo, y (2) analizar, de acuerdo a esta comparación, si los atributos estructurales o de composición del bosque reflejan las condiciones ecológicas marginales en las que se desarrolla el bosque de Teipan. En particular, como consecuencia de estas condiciones se esperaba inicialmente que este bosque tuviera una menor riqueza de especies, así como valores relativamente bajos de área basal y de densidad.

DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO

Localización geográfica

La presente investigación se realizó en los terrenos de propiedad comunal de Santo Tomás Teipan, municipio de Santa María Ecatepec, distrito de Yautepec, Oaxaca. Se localiza entre las latitudes 16° 14' y 16° 16' N, y las longitudes 95° 57' y 96° 00' O, a 2400 m s.n.m. Esta ubicación corresponde al extremo oriental de la Sierra Madre Sur, cerca del Istmo de Tehuantepec. La ruta de acceso a la zona es la carretera federal No. 190, Oaxaca-Tehuantepec. En el km 178 se toma la desviación rumbo a Santa María Ecatepec, y después de aproximadamente 40 km de terracería se llega a Santo Tomás Teipan (Figura 1).

Topografía, litología y suelos

La historia geológica de la Sierra Madre del Sur ha sido poco estudiada y la información disponible es escasa y a veces contradictoria (Ferrusquía-Villafranca, 1998). No obstante, varios autores mencionan de manera consistente la presencia de rocas metamórficas del Precámbrico y Paleozoico, rocas calizas del Cretácico y rocas ígneas del Terciario para la zona de estudio (Ferrusquía-Villafranca, 1998; INEGI, 1989; Rzedowski, 1978; Anónimo, 1981).

Los suelos reportados para esta zona son, en orden de importancia: Acrisol húmico, Litosol y Regosol eútrico con textura media (Anónimo, 1981). Los acrisoles son suelos con acumulación de arcilla, muy ácidos y pobres en nutrientes. El Litosol y el Regosol eútrico son suelos débilmente desarrollados (Porta, 1995). El cerro Calabazo, con 2500 m s.n.m., es el punto más alto en la zona. Se encuentra rodeado por elevaciones más pequeñas, y en todas ellas las pendientes son muy inclinadas (INEGI, 1996).

Clima

La zona recibe la influencia de corrientes de aire húmedas provenientes del Océano Pacífico y ocasionalmente es afectada por tormentas y ciclones tropicales originados en éste entre mayo y octubre. Estos meses indican el inicio y el fin de la estación lluviosa, respectivamente. En relación con la precipitación en la zona se presenta una marcada estacionalidad. Las corrientes húmedas del Pacífico también son responsables de la formación de niebla en las partes altas de la zona, contribuyendo así a la precipitación horizontal. Los vientos del norte, presentes durante todo el año, al parecer también contribuyen a esta precipitación. Aunque estos vientos descargan prácticamente toda la humedad en la Sierra Norte del estado, logran recoger un poco de humedad en las partes bajas de la Sierra Madre del Sur, contribuyendo también a la formación de niebla (García de Miranda, 1989; INEGI, 1996; Rzedowski, 1978).

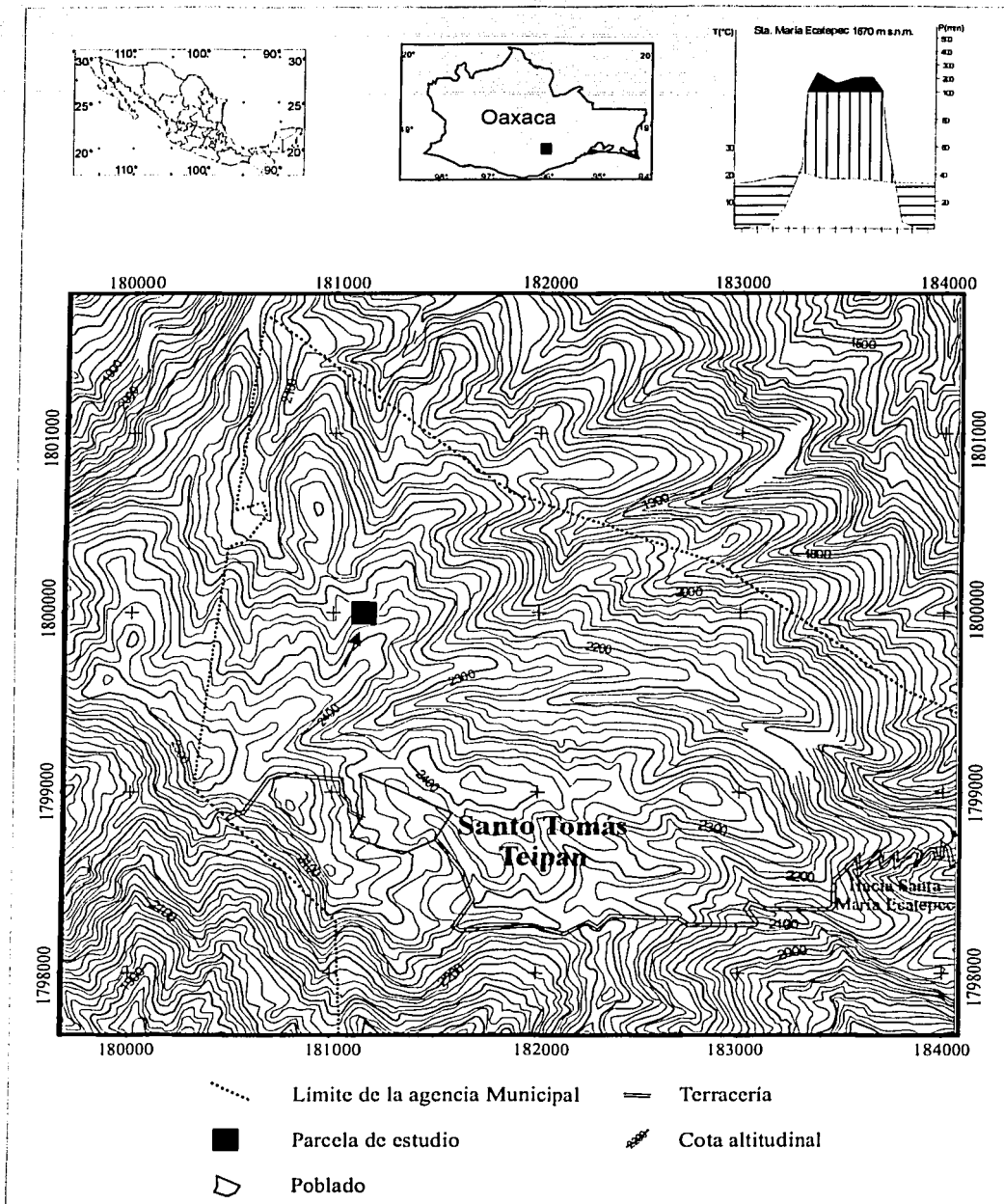


Figura 1. Localización de Santo Tomás Teipán y ubicación de la parcela de estudio. Las coordenadas UTM (zona 14) para la esquina noreste son: (81 185, 1 799 795).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

No se cuenta con datos climáticos específicos para Santo Tomás Teipan, si bien existen datos de este tipo para Santa María Ecatepec (el poblado más cercano), aunque su altitud es mucho menor (1670 m). Sin embargo, el diagrama ombrotérmico de este sitio (Figura 1) muestra el carácter estacional de la lluvia y la presencia de canícula, características que fueron observadas durante el trabajo en Santo Tomás Teipan. Durante este periodo también se observó la presencia de niebla en el bosque, después del mediodía, durante casi todo el año. Al igual que en otros sitios similares, la niebla puede ser un factor crucial en el aporte de agua a través de la precipitación horizontal, sobre todo en la estación seca (Vogelman, 1973; Whitmore, 1975; Stadtmüller, 1987; Bruijnzeel y Proctor, 1995; Bruijnzeel y Veneklaas, 1998). La precipitación anual del sitio de estudio parece estar por arriba de los 1400 mm, de acuerdo a las cartas temáticas consultadas (IG-UNAM, 1970; INEGI, 1984a, b). Utilizando el gradiente térmico se calculó una temperatura media anual de 12.3°C, cifra que coincide con la isoterma de 12°C indicada en las cartas (García de Miranda, 1989; IG-UNAM, 1970; INEGI, 1984a, b)

El tipo de clima reportado por IG-UNAM (1970) para esta zona es C(w₂)(w)_{big}, descrito como templado subhúmedo, el más húmedo de los subhúmedos, con lluvias en verano e isotermal.

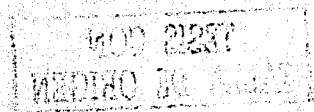
Hidrología

El agua proveniente tanto de la lluvia como de la precipitación horizontal se filtra a través del suelo, alimentando los acuíferos de la zona, o escurre por las laderas formando riachuelos que llegan hasta el río Otate. Éste forma parte de la subcuenca del Tequisistlán, que a su vez forma parte de la cuenca del río Tehuantepec, cuyas aguas desembocan en el Golfo de Tehuantepec. Antes de unirse al Tehuantepec, el río Tequisistlán descarga sus aguas en la presa Benito Juárez (INEGI, 1988a, b).

Vegetación

En la zona se presentan varios tipos de vegetación dependiendo de las condiciones de humedad y temperatura, las que a su vez dependen en gran medida de la altitud. Entre 800 y 1400 m s.n.m. se encuentra la selva baja caducifolia, que en la región es la vegetación dominante del paisaje. Alrededor de 1400 m se presenta el bosque de pino, cuyo límite altitudinal superior no es muy claro, ya que se transforma gradualmente en un bosque de pino-encino que llega aproximadamente hasta 2000 m; a partir de ahí y hasta 2100 m se presentan encinares secos (INEGI, 1985). Más arriba, entre 2150 y 2300 m se desarrolla un encinar húmedo que se entremezcla en partes con el bosque mesófilo de montaña (C. Ruiz-Jiménez, com. pers.).

El bosque mesófilo de montaña cubre apenas 326.84 ha, desde los 2200 hasta los 2500 m de altitud (L. Merino *et al.*, com. pers.). De hecho, este tipo de vegetación no está registrado



en las cartas de vegetación 1:250,000, quizá por la pequeña extensión del bosque.

Alteración de la vegetación

La desaparición de la cubierta vegetal varía de un tipo de vegetación a otro, aunque todos han sido modificados de alguna manera. La selva baja caducifolia está siendo talada rápidamente para establecer cultivos de *Agave*, el cual en su mayoría se vende a los grandes productores de mezcal y tequila. Del encinar seco se extrae leña para autoconsumo. En el bosque de pino algunos árboles son cortados para obtener madera de construcción y otros son resinados. Del bosque de pino-encino y del encinar húmedo básicamente se extrae leña y madera.

Santo Tomás Teipan se localiza justo en el perímetro del bosque mesófilo, razón por la cual las actividades productivas afectan con mayor intensidad a este tipo de vegetación. De esa manera, el bosque es reemplazado por cultivos de maíz, y más recientemente, por campos de cultivo de flores de ornato, principalmente de alcatraz (L. Merino *et al.*, com. pers.).

MÉTODOS

Ubicación y características de la parcela de estudio

Para determinar el lugar preciso donde se ubicaría la parcela de muestreo se buscó un sitio cuyos signos de perturbación humana fuesen mínimos; sin embargo, también se consideró la cercanía y accesibilidad desde el poblado, y se evitó que la parcela quedara cerca de los bordes del bosque. Después de varios recorridos por la localidad y con ayuda de mapas de la zona, se decidió establecer la parcela en la ladera noroeste del cerro Calabazo, donde el único signo de perturbación humana presente era una angosta vereda.

Una vez elegido el sitio se delimitó una parcela de 1 ha (100×100 m), la cual fue subdividida en cuadros de 10×10 m para facilitar el registro de datos. Este tamaño de parcela (1 ha) es considerado adecuado para el estudio de la estructura de la vegetación tropical húmeda de montaña (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974; Heany y Proctor, 1990; Alder y Synnott, 1992; Lieberman *et al*, 1996), y se utiliza con mucha frecuencia en parcelas de estudio permanente (Alder y Synnott, 1992) y en otros estudios sobre este tipo de vegetación, lo cual permite hacer comparaciones directas. El trazo se realizó por secciones de 50×50 m (2500 m^2) utilizando cintas de medición y una brújula, orientando sus bordes en dirección sur-norte y este-oeste. En cada vértice, es decir, cada 10 m, se colocó una estaca rotulada con coordenadas (x,y) tomando como vértice (0,0) la esquina noreste de la parcela. Se utilizaron cuatro colores de estacas para diferenciar las respectivas secciones de 2500 m^2 lo que, junto con las coordenadas, permitió al personal que trabajó en el campo ubicarse inmediatamente en la hectárea.

La localización exacta de la parcela está dada por las coordenadas UTM (zona 14) de las esquinas principales, lo que la ubica aproximadamente a 1 km en línea recta prácticamente al norte del pueblo (Figura 1). Desde la parcela, el bosque se extiende aproximadamente 200 m hacia el norte, 1 km al este y oeste, y más de 1 km hacia el sur. El punto más bajo de la hectárea, la esquina noroeste, se ubica a una altitud de 2300 m, mientras que en el punto más alto la altitud alcanza 2360 m. En general la pendiente de la parcela está orientada de sureste a noroeste, ya que la principal da hacia el norte, pero también hay un declive de este a oeste, punto hacia el cual la pendiente aumenta considerablemente por la presencia de una cañada.

Para describir en detalle el relieve de la parcela se midieron los ángulos de inclinación del terreno de estaca a estaca. Esta medida, que varió entre 9 y 31° , permitió dibujar un esquema topográfico de la hectárea (Figura 2), el cual a su vez se utilizó para elaborar los diagramas de perfil.

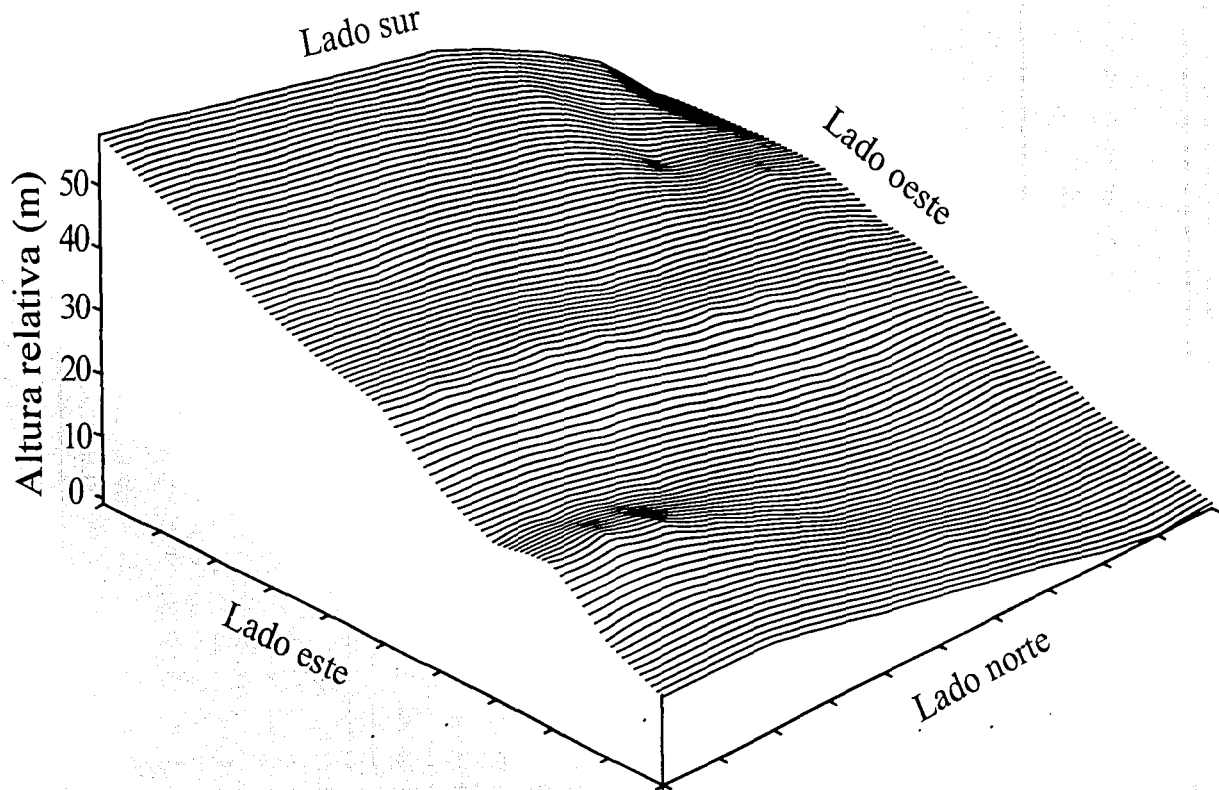


Figura 2. Esquema de la topografía de la parcela. Se observa la variación del grado de inclinación en la pendiente y las alturas relativas; el punto más bajo está cerca de la esquina noroeste y su contraesquina presenta la mayor altura relativa (57 m).

Muestreo de la vegetación

En el muestreo de la vegetación se incluyeron todos los individuos vivos enraizados dentro de la parcela con un diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 2.5 cm. Este criterio se estableció después de un análisis de prospección de los datos obtenidos en dos censos de prueba, uno en 25 cuadros de 100 m^2 de la parcela, en los que se incluyeron los individuos con $\text{DAP} \geq 3.3$ cm, y otro en cinco cuadros, considerando como límite inferior un $\text{DAP} \geq 1$ cm. Con este análisis se determinó que con el criterio de $\text{DAP} \geq 3.3$ cm se excluían árboles pequeños importantes en la estructura por su densidad; por el contrario, al registrar todos los individuos con un $\text{DAP} \geq 1$ cm sí quedaban incluidas estas especies, pero resultó que prácticamente todos los individuos con DAP entre 1 y 2.5 cm pertenecían sólo a dos especies. Por esta razón, se consideró que $\text{DAP} \geq 2.5$ cm permitiría incluir a las especies estructuralmente importantes, a la vez que evitaría la redundancia excesiva en términos de costo-beneficio del trabajo de campo.

Para los individuos incluidos en el censo se tomaron los siguientes datos:

(1) Identidad taxonómica. Se recolectaron muestras de las especies que aparecían por primera vez y de algunos individuos para usarlos como referencia de comparación.

(2) Altura total. Se obtuvo midiendo la longitud desde la base del tallo hasta la punta de la copa del árbol. Para las alturas < 8 m se utilizó un flexómetro y para las que rebasaban este valor se empleó un medidor láser de distancias (Leica DISTO Basic). En el caso de los árboles más altos, casi nunca fue posible obtener una distancia vertical hasta las ramas más altas, por lo que fue necesario estimar la altura remanente y sumar este valor al obtenido con el medidor láser. Estas herramientas también se utilizaron para hacer otras mediciones que se mencionan más adelante.

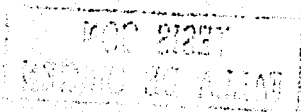
(3) Altura real. Sólo se registró para los individuos inclinados y se obtuvo midiendo la distancia vertical del suelo hasta la punta de la copa del árbol.

(4) Altura a la primera ramificación importante. Se tomó midiendo la longitud desde la base del tallo hasta la primera ramificación mayor.

(5) Altura a la base de la copa. Este dato se obtuvo por medio de la medición de la distancia de la base del árbol hasta la base del follaje denso.

(6) Diámetro a la altura del pecho (DAP). Se midió el diámetro del tronco a la altura del pecho (1.3 m, medida desde la base del árbol). Esta variable se midió con un vernier para los troncos con $2.5 \leq \text{DAP} \leq 10$ cm, y con una cinta diamétrica graduada en mm para los troncos > 10 cm de diámetro. En el caso de los individuos policaulescentes (es decir, que tienen varios troncos desde la base), se midió el DAP de cada tallo por separado.

(7) Cobertura de la copa. Se midieron el diámetro mayor de la copa y el perpendicular a éste (D_1 y D_2).



(8) Posición en la parcela. Se obtuvo la posición del individuo dentro del cuadro de 10 x 10 m (y por consiguiente dentro de la hectárea) en un sistema de coordenadas (x,y) tomando como punto 0,0 a la esquina noreste.

Después de la obtención de variables estructurales, se hicieron varios recorridos por el bosque para buscar individuos con estructuras reproductivas y así poder tener determinaciones taxonómicas más precisas. Todos los ejemplares fueron herborizados y trasladados al laboratorio, donde se llevó a cabo el proceso de determinación.

Análisis de datos

Variables estructurales sintéticas

Con los datos obtenidos en campo se calcularon las siguientes variables estructurales, tanto para la parcela completa, por cuadro de 100 m², por categoría diamétrica y de altura, y por especie.

(1) Área basal (AB). Se calculó sustituyendo los valores de DAP en la siguiente fórmula (Matteucci y Colma, 1982):

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

(2) Cobertura (C). Este valor se obtuvo con la siguiente fórmula (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974; Matteucci y Colma, 1982):

$$C = (D_1 D_2 / 4) \pi$$

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

(3) Densidad. Se calculó como el número de individuos por unidad de área (Kershaw, 1973; Goldsmith *et al.*, 1976; Matteucci y Colma, 1982), en este caso, por cuadro de 100 m² y para la parcela completa (10 000 m²).

(4) Frecuencia. Se calculó como el porcentaje de cuadros de 100 m² en los que se encontró una especie (Kershaw, 1973; Goldsmith *et al.*, 1976; Matteucci y Colma, 1982).

(5) Valor de importancia relativa (VIR). Se calculó para cada especie con el índice de importancia de Cottam, que es igual a la sumatoria de los valores relativos de área basal, densidad y frecuencia (Matteucci y Colma, 1982).

Estructura diamétrica

Para caracterizar la estructura diamétrica de los árboles se elaboraron dos histogramas de distribución de frecuencias de clases diamétricas, el primero con los datos de DAP de todos los troncos medidos y el segundo sólo con datos de los troncos principales, dado el alto nivel de policaulancia. El número de clases (k) se calculó con la regla de Sturges (Infante, 1984):

$$k = 1 + 3.32 (\log_{10} n)$$

donde: n = número total de datos.

De la misma forma, se elaboraron histogramas para obtener las estructuras poblacionales de las especies con más de 30 individuos en la parcela. La incidencia de la policaulancia en cada especie se determinó por medio del análisis de la frecuencia de árboles con distintos números de troncos.

Estructura vertical

La estructura vertical, definida como la distribución diferencial de los individuos y sus partes en dicho plano (Kershaw, 1973; Matteucci y Colma, 1982; Popma *et al.*, 1988; Bongers, 2001), determina las condiciones de temperatura, humedad del aire, velocidad del viento y luz en el interior del bosque (Richards, 1996). Para describir la estructura vertical de los árboles de la parcela se analizó tanto la organización de los mismos con relación a su altura, como el arreglo espacial de sus copas.

Primero se elaboró un histograma de frecuencias de clases de altura, cuyo intervalo de clase se calculó también con la regla de Sturges. Con las mismas clases se construyeron diagramas de distribución del área basal y de la cobertura por clases de altura (Popma *et al.*, 1988; Bongers, 2001). También se evaluó la distribución de los individuos en tres categorías gruesas de altura (0 - 11 m, 11.1 - 30 m y > 30 m), definidas a partir del primer histograma mencionado atrás. Para cada una de estas tres categorías se dibujaron las proyecciones de las copas de todos los árboles incluidos (Popma *et al.*, 1988; Bongers, 2001). Por último, se elaboraron diagramas de perfil a partir de los datos de campo de dos transectos de 100 × 10 m, uno de norte a sur y el otro de este a oeste, ubicados en la parte central de la parcela.

Estructura horizontal

Para evaluar la distribución de las variables estructurales en la parcela se elaboraron histogramas de frecuencias de la densidad, el área basal, la cobertura y el número de especies por cuadro de 10 × 10 m; la bondad del ajuste para cada variable se evaluó con la prueba de Kolmogorov-Smirnov utilizando el programa STATISTICA 6.0 (STATSOFT INC., 1998).

Distribución espacial de los troncos principales

Para analizar la distribución de los diferentes tamaños de tronco se dibujaron las proyecciones del área basal de todos los individuos de la parcela sobre el plano topográfico del terreno.

Distribución espacial de las especies

La organización espacial de los individuos de una misma especie en el plano horizontal se

examinó a través de los patrones de distribución o dispersión intrapoblacional de las especies que tuvieran más de 35 individuos en la parcela. Para este análisis se utilizaron dos métodos.

El primero fue un método con área, y a través de él se analizó si los datos de densidad por cuadro (100 m^2) de la especie se ajustaban o no a la distribución aleatoria de Poisson, descrita por la siguiente fórmula:

$$P(x) = M^x e^{-M}/x!$$

donde: $P(x)$ = probabilidad de x apariciones en una unidad de muestra, y M = número promedio de individuos por unidad de muestra (en este caso, la densidad promedio en 100 cuadros).

Para la comparación de las distribuciones se utilizó la prueba de χ^2 :

$$\chi^2 = \sum (O - E)^2/E$$

donde: O = valor observado, y E = valor esperado de acuerdo a la distribución de Poisson, con número de categoría -1 grados de libertad. Para este análisis se utilizó el programa STATISTICA 6.0 (STATSOFT INC., 1998). Después se calculó el cociente varianza/media (s^2/x) de la densidad por cuadro para las especies con distribución no aleatoria, es decir, que no se ajustaron a la distribución de Poisson. De acuerdo con esto, si $s^2/x < 1$ la distribución es uniforme, y si $s^2/x > 1$ la distribución es agregada (Zar, 1999).

En el segundo método, que es un procedimiento sin área, la distribución de cada especie se analizó por medio del "cociente de distancias punto-planta" (Cox, 1993). Para calcular este cociente se utilizó la siguiente fórmula:

$$A = \frac{\sum (P_1^2/P_2^2)}{n}$$

donde: P_1 = distancia al primer individuo más cercano desde un punto aleatorio, P_2 = a la distancia al segundo individuo más cercano, y n = número de puntos aleatorios ($n = 30$).

Si $A > 0.5$, el patrón de distribución es agregado; cuando $A < 0.5$, indica que el patrón de distribución es uniforme, y si el valor de $A = 0.5$, el patrón de distribución es aleatorio (Cox, 1993). Debido a la dificultad para verificar si los valores obtenidos difieren de 0.5, se utilizó el estadístico z utilizando como valor crítico $z \pm 1.96$ con $p = 0.05$.

Asociación entre pares de especies

Por otra parte, para analizar la asociación entre especies también se utilizaron dos diferentes métodos, una prueba de independencia y un análisis de vecindario. En la prueba de independencia, para cada par de especies analizado se construyó una tabla de contingencia de presencia/ausencia en los cuadros de 0.01 ha como la siguiente:

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

Para probar la hipótesis de que las especies se distribuyen independientemente una de la otra, se hizo una prueba de χ^2 , con un grado de libertad (Poole, 1974; Krebs, 1978).

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

La intensidad y el tipo de asociación entre las especies se calcularon con el coeficiente de correlación (V), cuyo intervalo de valores es de -1 a $+1$. Si $V = 1$, indica que las especies presentan una asociación completamente positiva. En contraste, si $V = -1$, entonces se trata de una asociación negativa perfecta (Poole, 1974; Krebs, 1978).

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

Para el "análisis de vecindario", con 30 individuos elegidos al azar de cada especie del par analizado, se construyó una tabla de contingencia como la que sigue Pielou (1969), Ésta también se evaluó, bajo la misma hipótesis, con el estadístico de prueba para χ^2 (con la corrección de Yates).

		Especie del vecino más cercano		
		X	Y	Total
Especie de la planta base	X	a	b	a + b
	Y	c	d	c + d
	Total	a + c	b + d	a + b + c + d

Análisis de clasificación

Los análisis multivariados son empleados en ecología con el fin de facilitar la interpretación de conjuntos de datos complejos, a través de su simplificación. En los estudios de vegetación uno de los análisis más frecuentemente empleados es la clasificación con el método de Ward, que es un método jerárquico, politético y aglomerativo (Van Tongeren, 1995). En este método las muestras (en este caso, los cuadros de 100 m²) se fusionan por medio de una función de similitud en grupos cada vez más grandes, mostrando así relaciones jerárquicas entre ellos; la distancia entre los grupos formados en cada paso se evalúa por medio de un análisis de varianza, minimizando la suma de cuadrados entre los grupos formados (Gauch, 1982; Dillon y Goldstein, 1984; Hair, *et al.*, 1995; Van Tongeren, 1995; Johnson, 2000).

Para este análisis se utilizó el programa STATISTICA 6.0 (STATSOFT INC., 1998). Se construyeron tres matrices: la primera con los datos binarios (presencia-ausencia de las especies por cuadro), la segunda con los datos de densidad de especies por cuadro, y la tercera con el logaritmo natural (ln) del área basal por especie por cuadro.

Diversidad

Para evaluar la diversidad de la comunidad se determinó la riqueza específica (S) y se calcularon los índices de Berger-Parker (d) y de Shannon-Wiener, la uniformidad (E) para éste último (Magurran, 1988), y el índice α de Fisher. La riqueza específica es simplemente el número total de especies encontradas en la parcela. El índice de Berger-Parker se calculó con la fórmula:

$$d = N_{\text{máx}}/N$$

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

La ecuación para el cálculo del índice de Shannon-Wiener es:

$$H' = - \sum_{i=1}^s p_i \log_2 p_i$$

donde: S = número total de especies, p_i = proporción de individuos de la i ava especie.

El cálculo de la uniformidad se hizo con la siguiente fórmula:

$$E = H'/H'_{\text{máx}}$$

donde: $H'_{\text{máx}} = \log_2 S$.

El índice α de Fisher se obtuvo a partir de los datos de densidad total de individuos (N) y el número total de especies (S), directamente de las tablas de valores de α para diferentes combinaciones de N y S (Hayek y Buzas, 1997). La relación entre α y el cociente N/S se

describe con la siguiente ecuación (Hayek y Buzas, 1997):

$$N/S = (e^{S/\alpha} - 1)/(S/\alpha)$$

Posteriormente se calculó el valor de x (ya que si $x < 0.5$, α pierde sentido biológico) con la siguiente fórmula (Hayek y Buzas, 1997):

$$x = N / (N + \alpha)$$

Se construyó una curva acumulativa de especies-área para toda la parcela por medio de la generación de 500 curvas basadas en la determinación aleatoria de la secuencia de los cuadros de 100 m²; la curva suavizada muestra la riqueza promedio y su correspondiente desviación estándar para cada valor de área acumulada en incrementos de 0.01 ha. La curva se construyó con el programa EstimateS V6.0b1 (Colwell, 2001). Con este mismo programa, a partir del ajuste de la curva a varios modelos (Chao1, Chao2, Jackknife, Michaelis-Menten, Coleman) se estimó el número esperado de especies al que se llegaría en un muestreo suficientemente grande, de acuerdo a cada modelo.

RESULTADOS

Síntesis estructural de la vegetación para la parcela

En la parcela de una hectárea se registraron 1035 individuos con un DAP ≥ 2.5 cm pertenecientes a 39 especies. A este conjunto de árboles corresponde un área basal total de 46.41 m² y una cobertura de 44,247.33 m² (442.47%). Este último valor indica que existe una sobreposición de las copas de los árboles de casi cuatro veces y media.

Como era de esperarse, los valores de área basal y cobertura disminuyeron conforme aumentó el DAP usado como umbral de corte para el cálculo de variables estructurales; sin embargo, el decremento en éstas fue desigual. A pesar de que la densidad disminuyó a menos del 50% de la total cuando se usó un DAP ≥ 10 cm, el área basal aún rebasó el 90% del valor total y la cobertura también permaneció cercana a este valor (Cuadro 1). De hecho, más de 80% del área basal total y más de 70% de la cobertura total correspondió a sólo 295 individuos, todos ellos con DAP ≥ 20 cm. La densidad, por el contrario, se concentró en los individuos de las categorías inferiores de DAP, ya que más de 50% de la densidad total la constituyeron individuos de 2.5 a 10 cm de diámetro (Cuadro 1).

Cuadro 1. Valores estructurales sintéticos para diferentes categorías de DAP, de una parcela de una hectárea de bosque mesófilo de montaña en Santo Tomás Teipan (Oaxaca). Para el primer conjunto se muestran la media, la desviación estándar (D.E.) y el coeficiente de variación (C.V.) del número de individuos y de especies, y del área basal y la cobertura de los 100 cuadros de 100 m² en los que se subdividió la parcela.

DAP (cm)	No. de individuos	No. de Especies	Área basal (m ²)	Cobertura (m ²)
≥ 2.5				
Total	1035	39	46.41	44,247.33
Media	10.35	6.12	0.46	442.47
D.E.	4.20	1.95	0.30	232.77
C.V (%)	40.0	31.0	65.2	52.6
≥ 3.3	821	37	42.77	43,610.35
≥ 5	626	33	42.62	42,147.37
≥ 10	468	28	41.85	39,233.50
≥ 15	369	25	40.56	36,332.49
≥ 20	295	23	38.87	32,989.84

La media del número de especies por cuadro de 100 m² fue de 6.1 ± 1.9 especies, con 2 y 13 especies como valores mínimo y máximo, respectivamente (C.V. = 31%). La cobertura media fue de 442.47 ± 232.76 m² (intervalo = 71.50 - 1260.87 m²; C.V. = 52.6%), la densidad media tuvo un valor de 10.3 ± 4.2 individuos (intervalo = 2 - 22 ind.; C.V. = 40%), y el área basal media promedio por cuadro fue de 0.46 ± 0.30 m², fluctuando entre 71.5 y 1260.87 m² (Cuadro 1). El coeficiente de variación del área basal (65.2%) fue el mayor entre las variables analizadas, lo cual parece deberse en gran medida a los valores que se hallan muy por encima de la media, aun cuando los valores bajos presentaron una mayor frecuencia (Figura 3). De todas estas variables, sólo la densidad tuvo una distribución normal en la parcela (Kolmogorov-Smirnov, n.s).

Síntesis estructural por especie

El Cuadro 2 muestra los valores estructurales de cada una de las 39 especies presentes en la parcela, así como su respectivo valor de importancia relativa (VIR). Once especies tuvieron un VIR > 10, todas con una N > 30 ind. El valor más alto de VIR correspondió a *Cornus disciflora* (47.93), rebasando casi por 20 unidades al valor que le sigue en importancia estructural (*Quercus ocoteifolia*, 28.37). Más de la tercera parte de las especies (14, 35%) presentaron un VIR < 1, todas ellas con entre uno y cuatro individuos y áreas basales muy pequeñas. El mismo porcentaje de especies tuvo un VIR de entre 1 y 6, y sólo diez especies tuvieron VIR ≥ 10 pero < 30. Estas discontinuidades se observan claramente en la Figura 4a, la cual sugiere la presencia de tres grupos: (1) la especie dominante (*Cornus disciflora*), (2) las 10 especies subordinadas pero importantes estructuralmente y (3) las 28 especies raras de baja importancia estructural.

Para la especie dominante y las 10 subordinadas, se analizó la contribución proporcional de las tres variables que componen el VIR (Figura 4b). Para *Cornus disciflora*, el área basal tuvo la mayor contribución porcentual, aunque los otros dos componentes también son importantes, mientras que para *Psychotria galeottiana* y *Miconia* sp. nov., la contribución del área basal fue casi despreciable, y sus respectivas posiciones con el tercero y cuarto VIR más altos se deben a sus altas densidades y frecuencias. Por el contrario, *Chiranthodendron pentadactylon*, *Clethra mexicana* y *Quercus ocoteifolia* deben sus valores altos de VIR al área basal. En *Quercus ocoteifolia* la contribución del área basal es muy grande, lo que le permite tener el segundo valor más alto de VIR, a pesar de su baja densidad. En el caso de *Oreopanax xalapensis* y *Cleyera theaeoides* la contribución de las tres variables es más o menos equivalente. En contraste, *Ternstroemia tepezapote* y *Zinowiewia* sp. deben en gran medida su VIR a la densidad y la frecuencia relativas, aunque su área basal no fue menor al 20%. El caso de *Rapanea juergensenii* es muy parecido a los anteriores, pero su área basal fue mucho menor (< 10%).

Cuadro 2. Valores estructurales y valor de importancia relativa (VIR) para las 39 especies registradas en la parcela. También se muestran las alturas máxima y mínima, así como las categorías de altura en las que se encuentra cada especie. D = densidad; F = frecuencia; AB = área basal; Dr, Fr y ABr = valores relativos respectivos, a partir de los cuales se calculo el VIR; CB= cobertura. Entre paréntesis se muestra la abreviatura que se uso para cada especie.

Especie		Familia	Altura (m)		Categorías de altura	D	F	AB (m ²)	Dr	Fr	ABr	CB (m ²)	VIR
			mín.	máx.									
(Cd)	<i>Cornus disciflora</i> DC.	Cornaceae	2.5	26.0	I,II	144	68	10.626	13.9	11.1	22.9	10,656.9	47.9
(Qo)	<i>Quercus ocoteifolia</i> Liebm.	Fagaceae	15.0	32.0	II,III	38	32	9.036	3.7	5.2	19.4	7,416.7	28.4
(Pg)	<i>Psychotria galeottiana</i> (M. Martens) C.M. Taylor & Lorence	Rubiaceae	2.2	7.0	I	142	66	0.156	13.7	10.8	0.3	509.4	24.9
(Mi)	<i>Miconia</i> sp. nov.	Melastomataceae	2.3	8.5	I	137	58	0.244	13.2	9.5	0.5	1,125.6	23.3
(Cl)	<i>Cleyera theaeoides</i> (Sw) Choisy	Theaceae	3.0	23.5	I,II	64	39	4.029	6.2	6.4	8.7	4,390.3	21.2
(Ox)	<i>Oreopanax xalapensis</i> (Kunth) Decne. & Planch.	Araliaceae	4.4	27.0	I,II	66	45	3.446	6.4	7.4	7.4	3,967.2	21.2
(Ti)	<i>Ternstroemia tepezapote</i> Schldl. & Cham.	Theaceae	2.5	22.0	I,II	80	47	1.840	7.7	7.7	4.0	3,156.6	19.4
(Cp)	<i>Chiranthodendron pentadactylon</i> Larreat.	Sterculiaceae	10.0	26.0	I,II	36	28	4.982	3.5	4.6	10.7	2,960.0	18.8
(Rj)	<i>Rapanea juergensenii</i> Mez	Myrsinaceae	2.4	17.0	I,II	79	53	0.459	7.6	8.7	1.0	1,504.5	17.3
(Zw)	<i>Zinowiewia</i> sp.	Celastraceae	3.7	28.0	I,II	67	33	1.477	6.5	5.4	3.2	1,430.0	15.1
(Cm)	<i>Clethra mexicana</i> DC.	Clethraceae	4.0	27.0	I,II	32	18	3.663	3.1	3.0	7.9	1,587.5	13.9
(Ss)	<i>Saurauia scabrida</i> Hemsl	Actinidaceae	3	12	I,II	26	18	0.157	2.5	3.0	0.3	486.2	5.8
(Sa)	<i>Styrax argenteus</i> C. Presl	Styracaceae	2	20	I,II	15	12	0.262	1.4	2.0	0.6	603.1	4.0
(Va)	<i>Vallesia aurantiaca</i> (M. Martens & Galeotti) J.F. Morales	Apocynaceae	3.8	6	I	16	13	0.012	1.5	2.1	0.0	68.9	3.7
(Pt)	<i>Pinus teocote</i> Schldl. & Cham.	Pinaceae	30	35	II,III	2	2	1.442	0.2	0.3	3.1	556.8	3.6
(To)	<i>Turpinia occidentalis</i> (Sw.) G. Don	Staphylaceae	3.2	18	I,II	13	12	0.126	1.3	2.0	0.3	311.1	3.5
(Pa)	<i>Persea americana</i> Mill.	Lauraceae	3.6	24	I,II	11	11	0.277	1.1	1.8	0.6	352.4	3.5
(Qk)	<i>Quercus skinneri</i> Benth.	Fagaceae	20	28	II	3	3	1.244	0.3	0.5	2.7	707.8	3.5

Cuadro 2. (Continuación).

	Especie	Familia	Altura (m)		Categorías de altura	D	F	AB (m ²)	Dr	Fr	ABr	CB (m ²)	VIR
			mín.	máx.									
(Vm)	<i>Viburnum membranaceum</i> (Oerst.) Hemsl.	Caprifoliaceae	3.5	10.4	I	13	11	0.048	1.3	1.8	0.1	133.5	3.2
(Il)	<i>Ilex</i> sp.	Caprifoliaceae	2.8	25	I,II	9	4	0.560	0.9	0.7	1.2	309.9	2.7
(Pa)	<i>Parathesis</i> sp.	Myrsinaceae	5.5	11	I	9	8	0.065	0.9	1.3	0.1	182.2	2.3
(Pc)	<i>Pinus chiapensis</i> (Martínez) Andresen	Pinaceae	26	28	II	2	2	0.666	0.2	0.3	1.4	145.3	2.0
(Qc)	<i>Quercus candicans</i> Née	Fagaceae	24	25	II	2	2	0.569	0.2	0.3	1.2	605.7	1.7
(Qs)	<i>Quercus sapotifolia</i> Liebm.	Fagaceae	18	24	II	2	1	0.368	0.2	0.2	0.8	569.4	1.1
(Sg)	<i>Solanandra guttata</i> D. Don	Solanaceae	-	-	-	4	4	0.005	0.4	0.7	0.0	0.0	1.1
(Qa)	<i>Quercus affinis</i> Scheidw.	Fagaceae	16	26	II	2	2	0.204	0.2	0.3	0.4	123.7	1.0
(Ol)	<i>Oreopanax langlassei</i> Standl	Araliaceae	3.5	5.8	I	4	3	0.007	0.4	0.5	0.0	30.8	0.9
(Sm)	<i>Sapium</i> sp.	Euphorbiaceae	4	7	I	3	3	0.003	0.3	0.5	0.0	16.3	0.8
(Ax)	<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth	Ericaceae	18	18	II	1	1	0.243	0.1	0.2	0.5	78.5	0.8
(Md)	<i>Meliosma dentata</i> (Liebm.) Urb.	Sabiaceae	4	12	I,II	2	2	0.024	0.2	0.3	0.1	39.8	0.6
(Qu)	<i>Quercus uxoris</i> McVaugh	Fagaceae	5.3	16	I,II	2	2	0.022	0.2	0.3	0.0	45.3	0.6
(Mf)	<i>Myrcianthes fragrans</i> (Sw.) McVaugh	Myrtaceae	4.1	5.5	I	2	2	0.001	0.2	0.3	0.0	6.7	0.5
(Qg)	<i>Quercus glabrescens</i> Benth.	Fagaceae	14	14	II	1	1	0.088	0.1	0.2	0.2	53.5	0.5
(Su)	<i>Saurauia</i> sp.	Actinidaceae	18	18	II	1	1	0.048	0.1	0.2	0.1	44.2	0.4
(Ps)	<i>Prunus serotina</i> var. <i>capuli</i> (Cav.) McVaugh	Rosaceae	7.5	7.5	I	1	1	0.005	0.1	0.2	0.0	22.5	0.3
(Fa)	<i>Fuchsia arborescens</i> Sims	Onagraceae	5.8	5.8	I	1	1	0.003	0.1	0.2	0.0	38.5	0.3
(Ta)	<i>Trichilia havanensis</i> Jacq.	Meliaceae	6	6	I	1	1	0.002	0.1	0.2	0.0	2.7	0.3
(Bm)	<i>Berberis moranensis</i> Schult. & Schult. f.	Berberidaceae	2.5	2.5	I	1	1	0.002	0.1	0.2	0.0	2.4	0.3
(Pb)	<i>Prunus brachybotrya</i> Zucc.	Rosaceae	3	3	I	1	1	0.001	0.1	0.2	0.0	5.3	0.3

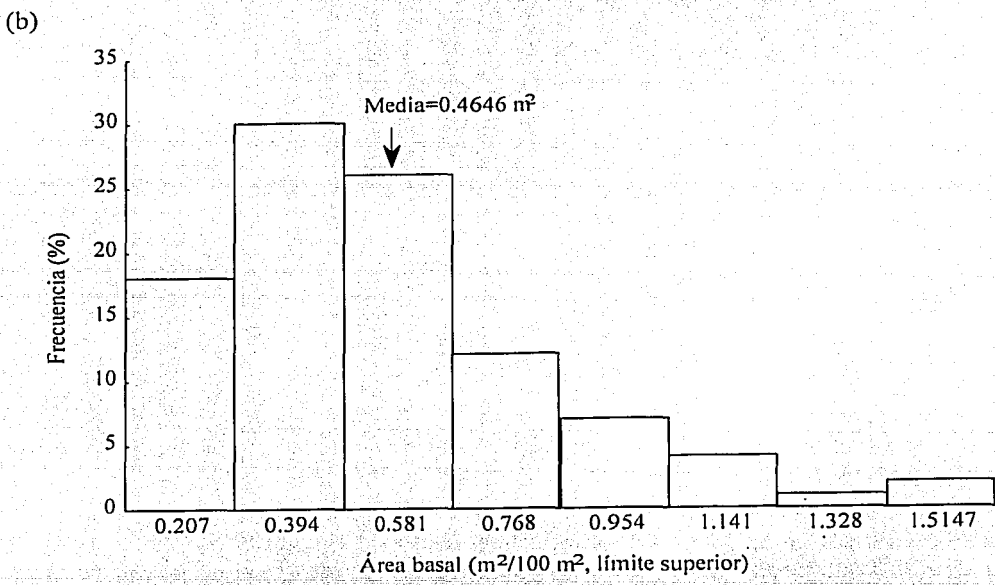
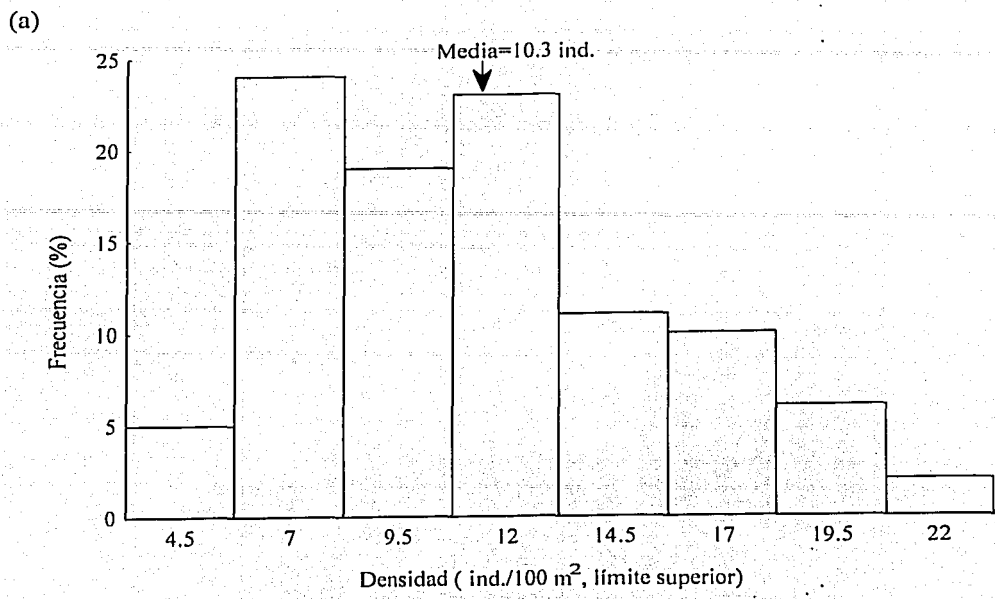
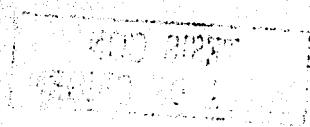


Figura 3. Distribución de frecuencias de (a) densidad, y (b) área basal por cuadro de 100 m².



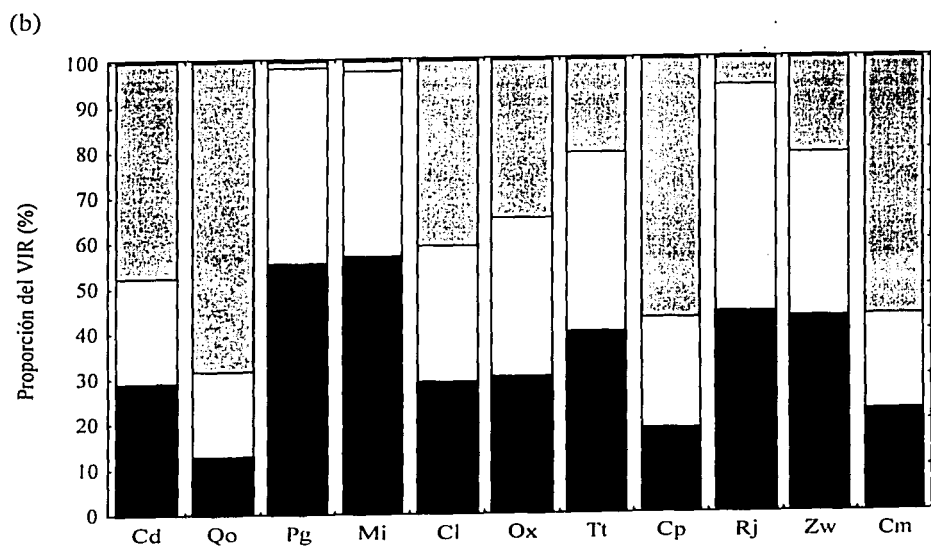
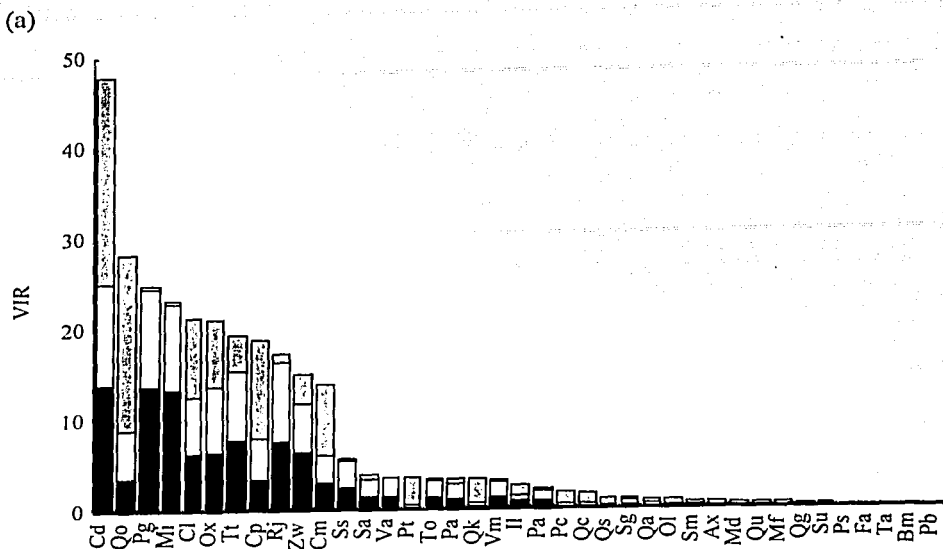


Figura 4. Gráficas de los valores de importancia relativa: (a) contribución absoluta al VIR de cada una de las especies de la parcela de la densidad (barras negras), la frecuencia (barras blancas) y el área basal (barras tachadas) relativas; (b) contribución relativa de las mismas variables al VIR de la especie dominante y las diez especies subordinadas. Las abreviaturas de las especies se muestran en la Tabla 2.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Estructura diamétrica

El 12.9% de los individuos con DAP ≥ 2.5 cm (N = 133) presentaron ramificación basal, es decir, policaulescencia. En conjunto, estos individuos poseen 18% (8.37 m²) del área basal total. La mayoría de estos individuos se distribuyen en las clases diamétricas menores, aunque algunos pertenecen a las categorías de diámetros grandes debido al gran tamaño del tronco principal (Figura 5a). Al tomar en cuenta sólo los troncos principales, las frecuencias de las clases diamétricas pequeñas disminuye un poco, pero la forma general de "J" invertida se mantiene (Figura 5b). En el Cuadro 3 se muestran las siete especies con más de 10 individuos policaulescentes y su distribución en categorías de número de tallos; sólo siete individuos presentaron más de tres tallos y sólo un árbol de *Cleyera theaeoides* presentó seis tallos. *Miconia* sp. nov. fue la especie con el mayor número de individuos policaulescentes, aunque éstos sólo constituyen el 18% de su densidad total.

Cuadro 3. Distribución de los individuos policaulescentes por especie y número de tallos. Entre paréntesis se muestra el porcentaje de la densidad total de cada especie.

Especie	Individuos policaulescentes (%)				
	dos tallos	tres tallos	cuatro tallos	cinco tallos	seis tallos
<i>Miconia</i> sp. nov.	18 (13.14)	8 (5.84)	0	0	0
<i>Cleyera theaeoides</i>	13 (20.31)	3 (4.69)	1 (1.56)	1 (1.56)	1 (1.56)
<i>Oreopanax xalapensis</i>	9 (13.64)	4 (6.06)	1 (1.52)	0	0
<i>Clethra mexicana</i>	11 (34.38)	2 (6.25)	0	0	0
<i>Saurauia scabrida</i>	6 (23.08)	6 (23.08)	1 (3.85)	0	0
<i>Cornus disciflora</i>	8 (5.56)	3 (2.08)	0	0	0
<i>Ternstroemia tepezapote</i>	6 (7.50)	3 (3.75)	1 (1.25)	0	0

La descripción de las estructuras poblacionales se basó en el número de individuos y en el intervalo total de DAP de cada especie, y aunque para todos los casos el límite inferior fue de 2.5 cm, el tamaño y el número de clases diamétricas difirieron para cada especie (Figura 6). *Psychotria galeottiana* y *Miconia* sp. nov. tuvieron una estructura poblacional en forma de "J" invertida, ya que para ambas la densidad se concentró en las clases pequeñas, y su DAP máximo no rebasó los 13 cm. Las estructuras poblacionales de *Rapanea juergensenii* (DAP de 4.7 a 18 cm), *Zinowiewia* sp. (10 - 56 cm), *Oreopanax xalapensis* (11 - 64 cm) y *Cleyera theaeoides* (2.5 a 99.5 cm) también presentaron forma de "J" invertida. *Ternstroemia tepezapote* tuvo individuos con DAP desde 7 hasta 43 cm, pero la mayor frecuencia correspondió a las primeras clases diamétricas, si bien la frecuencia máxima se ubicó en una de las categorías intermedias. La estructura poblacional de *Clethra mexicana* abarcó valores de

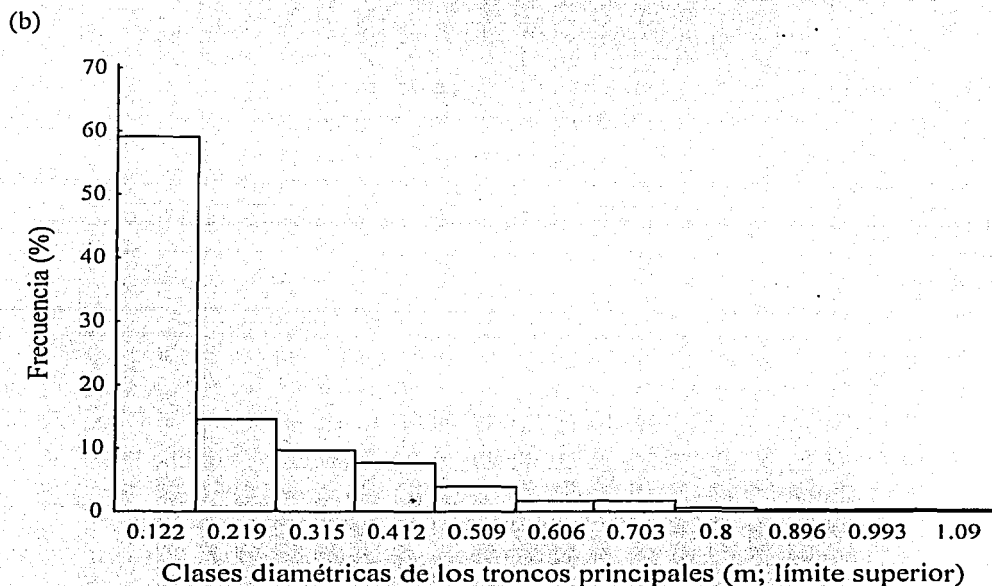
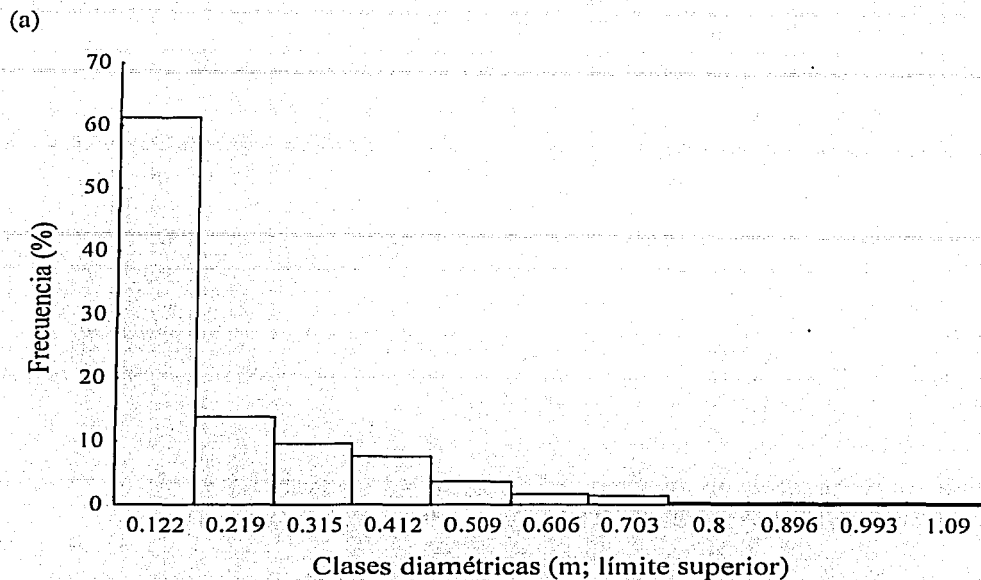


Figura 5. Distribución de frecuencias de las clases diamétricas de: (a) todos los troncos registrados en la hectárea (N=1222), y (b) tomando sólo los troncos principales en el caso de los individuos policaulescentes (N=1035).

DAP de 15 a 67 cm, aunque su frecuencia disminuyó gradualmente hacia el límite superior. La distribución de frecuencias de clases diamétricas de *Cornus disciflora* se asemejó a una normal, pero su intervalo de valores de DAP fue menor al de otras especies. Las poblaciones de *Chiranthodendron pentadactylon* y *Quercus ocoteifolia*, aunque difirieron en la uniformidad de las categorías diamétricas, estuvieron caracterizadas por la ausencia de individuos de tallas pequeñas ($2.5 \leq \text{DAP} \leq 28$ cm), lo que sugiere una ausencia de incorporación reciente de individuos jóvenes.

Estructura vertical

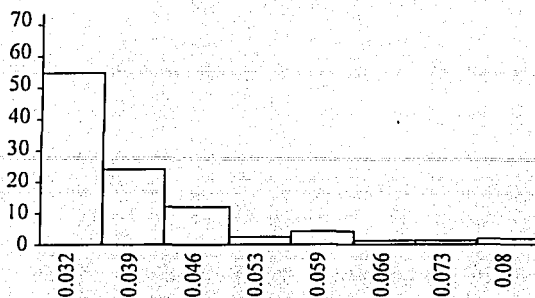
Las frecuencias de alturas de los individuos de la parcela mostraron una distribución bimodal. El primer máximo se presentó en la categoría que incluye árboles de 2 a 5 m de altura, y el segundo de 17 a 20 m, lo cual en conjunto sugiere una estratificación vertical de los individuos (Figura 7a). Las distribuciones verticales del área basal y de la cobertura presentaron sus máximos en la clase de 17 a 20 m, alrededor de la cual se concentran los valores que le siguen en magnitud (Figuras 7b y c). Con base en la Figura 7a se decidió establecer tres categorías gruesas de altura con el fin de analizar la distribución de las variables estructurales y la composición en éstas. En la categoría II se concentró la mayor parte del área basal y de la cobertura. En contraste, la densidad más alta se presentó en la categoría I (Cuadro 4). Respecto a la distribución vertical de las especies, los individuos de 2 a 10 m pertenecieron a 28 especies diferentes, 13 de las cuales fueron exclusivas de esta categoría (entre ellas, *Psychotria galeottiana* y *Miconia* sp. nov., tercero y cuarto lugar en importancia, respectivamente). Estas especies son prácticamente las que definen la estructura de esta categoría. La categoría II tuvo ocho especies exclusivas, las cuales no son estructuralmente importantes por su baja densidad, a pesar de sus tallas grandes. Las categorías I y II compartieron un gran número de especies (15), ocho de las cuales se encontraron entre las más importantes en la parcela, incluyendo la dominante, y todas ellas mostraron intervalos de alturas amplios (Cuadro 2). En la categoría III sólo se presentaron dos individuos, uno de *Quercus ocoteifolia* y uno de *Pinus teocote*.

Cuadro 4. Distribución de las especies y de las variables estructurales en las tres categorías gruesas de altura. Se muestra el número total de especies por categoría, así como las especies exclusivas y compartidas.

Categoría de altura	Altura (m)	N	Cobertura (m ²)	Área basal (m ²)	No. de especies		
					Totales	compartidas	Exclusivas
I	2-11	601	5,770.82	2.01	28	15	13
II	11.1-30	428	37,985.64	43.54	25	17	8
III	> 30	2	490.87	0.85	2	2	0

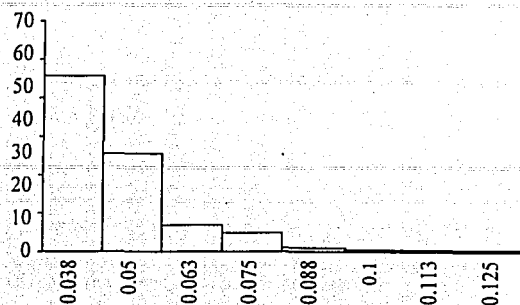
Psychotria galeottiana

n = 142



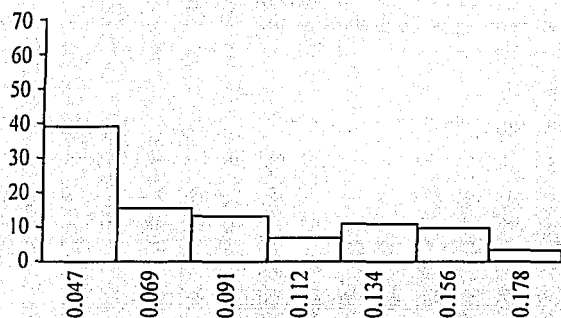
Miconia sp. nov.

n=171



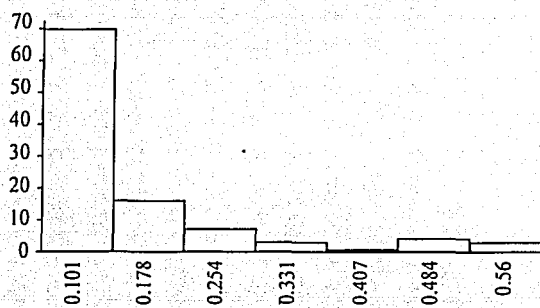
Rapanea juergensenii

n=83



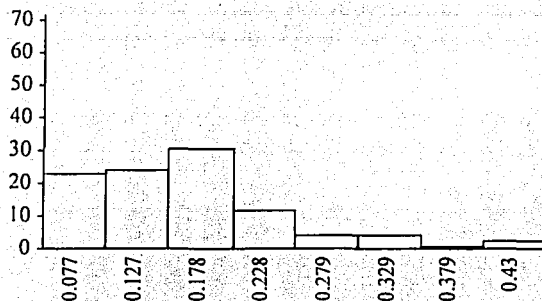
Zinowiewia sp.

n=72



Ternstroemia tepezapote

n=95



Oreopanax xalapensis

n=86

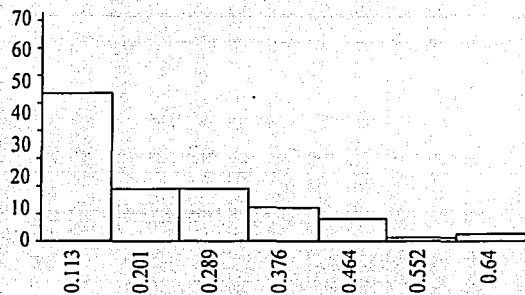
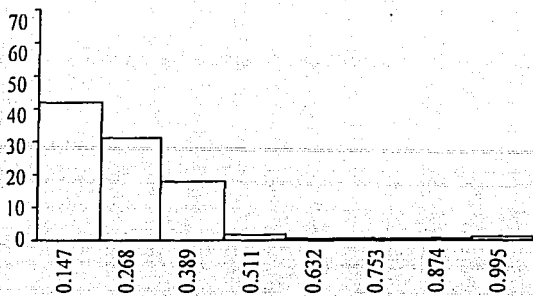
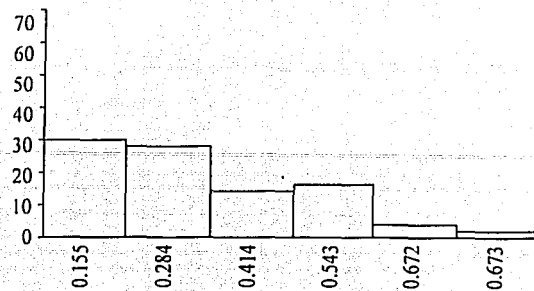


Figura 6. Estructura poblacional de las especies con más de 30 individuos. En cada una, el eje de las abscisas muestra el límite superior de las clases diamétricas (m), el eje de las ordenadas corresponde a la frecuencia (%). También se muestra la n para cada caso.

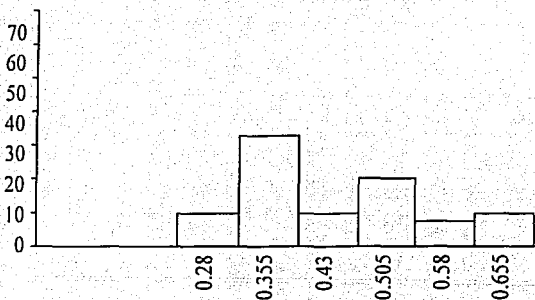
Cleyera sp.
n=64



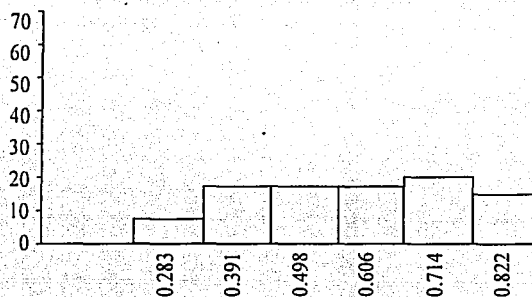
Clethra mexicana
n=32



Chiratodendron pentadactylum
n=36



Quercus ocoteifolia
n=38



Cornus disciflora
n=144



Figura 6. (continuación).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Categorías de altura (m; límite superior)

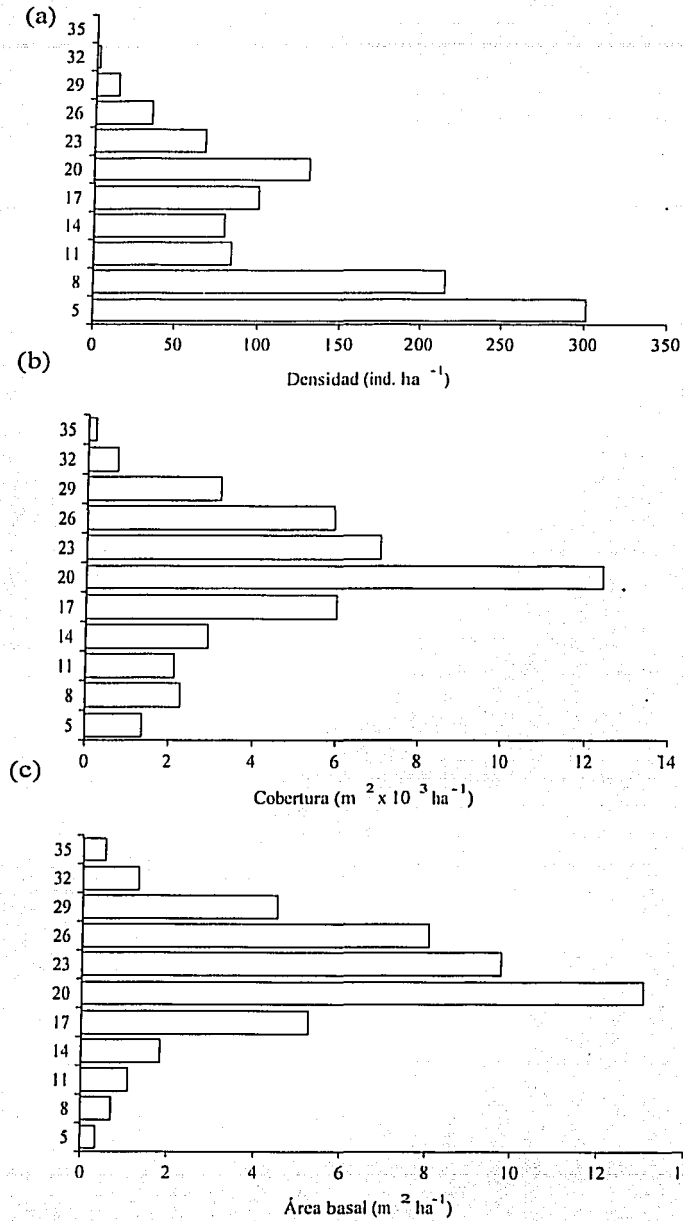
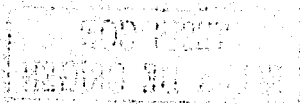


Figura 7. Distribución vertical de la (a) densidad, (b) cobertura y (c) área basal.



En el diagrama de perfil del transecto 1 (Figura 8a), resalta la ausencia de individuos de alturas de entre 10 y 30 m en el metro 80 del transecto; esto puede deberse a la presencia de un individuo de *Pinus teocote*, cuyas acículas en el suelo podrían estar inhibiendo el crecimiento de otras especies. También se observan discontinuidades en la presencia de individuos con altura < 10 m, en los metros 10 y 60; estos huecos también se observan en la Figura 9a. En el diagrama de perfil del transecto 2 (Figura 8b) se observan varios huecos hasta un altura de 10 m, ubicados en los intervalos 10-20 m, 60-70 m y 80-90 m del transecto, mismos que también se distinguen en la Figura 9a. La ausencia de individuos con alturas entre 10 y 19 m también se observa aproximadamente entre los 60 y 80 m del transecto (Figuras 9b y c). En general, en la proyección horizontal de la cobertura de los árboles (Figura 9) parece que los individuos de entre 2 y 11 m de altura se distribuyen principalmente donde la densidad de individuos de entre 11.1 y 30 m es menor. En la categoría I, que incluye individuos entre 2 a 11 m de altura, se tienen coberturas en su mayoría pequeñas, mientras que en la categoría II se mezclan coberturas medianas y grandes.

En síntesis, el análisis de la estructura vertical de la parcela de estudio mostró que los dos estratos definidos inicialmente (2 a 11 m y 11 a 30 m) están claramente diferenciados por su estructura y composición. El estrato alto así definido es más compacto y continuo que el bajo, y de él sobresalen muy pocos árboles emergentes.

Estructura horizontal

Distribución espacial de los troncos principales

La Figura 10 muestra la distribución espacial de los troncos principales de los individuos presentes en la parcela, así como la proyección aproximada de su área basal. La distribución de individuos en las diferentes categorías de diámetro no parece estar relacionada con la topografía del terreno, aunque los que tienen diámetros pequeños muestran una tendencia a estar agregados en algunas partes de la parcela; estos agregados tienen una buena correspondencia con las zonas de menor densidad de coberturas grandes.

Distribución espacial de las especies

En general, los métodos con área tienden a revelar patrones agregados (Puig *et al.*, 1983), pero en el presente estudio sólo cinco de las once especies analizadas a través de este método presentaron un patrón agregado. En contraste, el segundo método utilizado (un método sin área) tiende a revelar patrones aleatorios (Meave *et al.*, 1992), pero de acuerdo a este método sólo tres de las once especies analizadas presentaron este tipo de distribución, es decir, la mitad que con el primer método (Cuadro 5). A pesar de estas diferencias, los resultados de ambos métodos coinciden en mostrar pocas especies con patrones de distribución aleatorios, como ha sido observado anteriormente para otras especies vegetales (Kershaw, 1973).

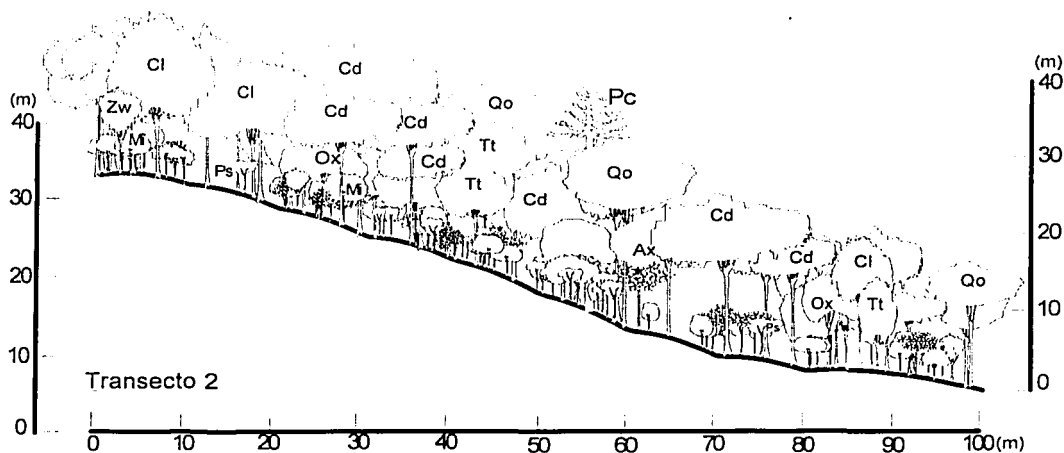
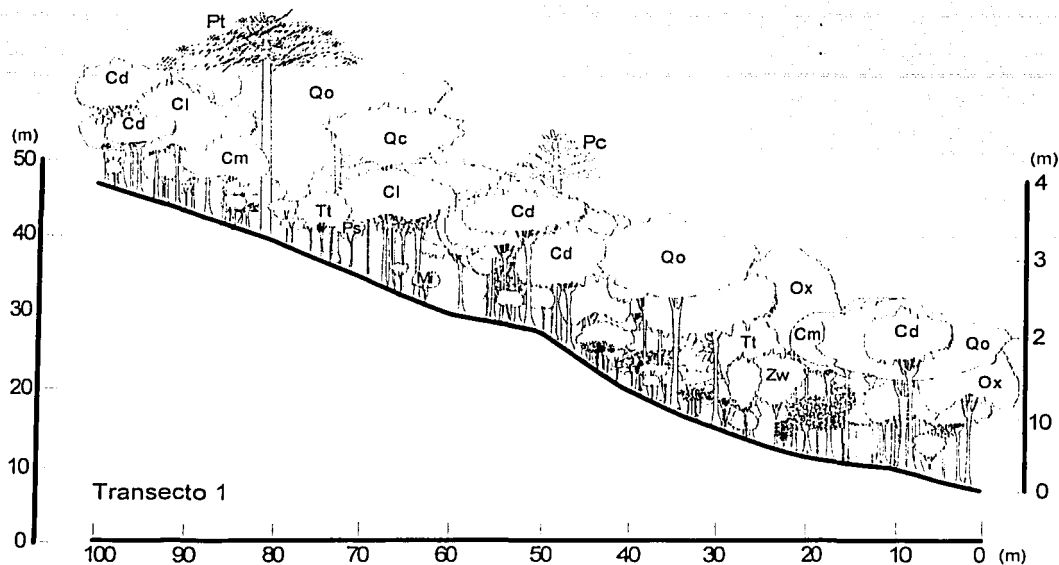
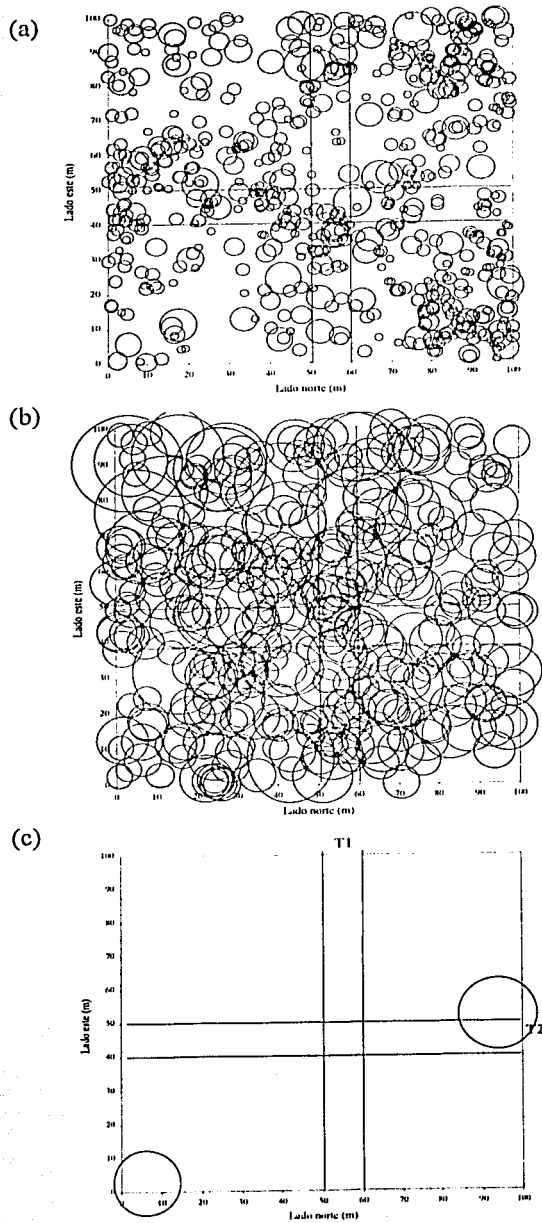


Figura 8. Diagramas de perfil de los transectos de 10 × 100 m localizados en la parte central de la parcela. El transecto 1 está orientado de sur a norte y el transecto 2 de este a oeste. (Cd) *Cornus disciflora*, (Qo) *Quercus ocoteifolia*, (Tt) *Ternstroemia tepezapote*, (Cl) *Clethra theaeoides*, (Cm) *Clethra mexicana*, (Zw) *Zinowiewia* sp., (Ox) *Oreopanax xalapensis*, (Ax) *Arbutus xalapensis*, (Pt) *Pinus teocote*, (Pc) *Pinus chiapensis*, (Mi) *Miconia* sp. nov. y (Ps) *Psychotria galeottiana*. Escala 1:1250.



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Figura 9. Proyección de la cobertura de las copas de los individuos de las tres categorías gruesas de altura. a) I (2-11), b) II (11.1-30m) y c) III (> 30 m).

Cuadro 5. Resultados de los análisis basados en un método con área y uno sin área, de distribución espacial de las especies con más de 30 individuos en la parcela. El valor crítico de z utilizado fue ± 1.96 .

Especie	N	Método con área					Método sin área		
		χ^2	g.l	p	s^2/x	Distribución	A	z	Distribución
<i>Cornus disciflora</i>	144	6.87	3	n.s	-	aleatoria	0.66	-3.07	agregada
<i>Quercus ocoteifolia</i>	38	0.11	1	n.s	-	aleatoria	0.58	-1.52	aleatoria
<i>Psychotria galeottiana</i>	142	15.9	3	<0.05	1.65	agregada	0.60	-1.87	aleatoria
<i>Miconia</i> sp. nov	137	21.4	3	<0.05	2.15	agregada	0.62	-2.35	agregada
<i>Cleyera theaeoides</i>	64	4.27	1	<0.05	1.63	agregada	0.61	-2.09	agregada
<i>Oreopanax xalapensis</i>	66	1.85	1	n.s	-	aleatoria	0.62	-2.25	agregada
<i>Ternstroemia tepezapote</i>	80	3.71	1	n.s	-	aleatoria	0.67	-3.17	agregada
<i>Chiranthodendron pentadactylon</i>	36	0.61	1	n.s	-	aleatoria	0.73	-4.43	agregada
<i>Rapanea juergensenii</i>	79	0.22	1	n.s	-	aleatoria	0.64	-2.56	agregada
<i>Zinowiewia</i> sp.	67	12.6	1	<0.05	2.59	agregada	0.63	-2.45	agregada
<i>Clethra mexicana</i>	32		0	<0.05	2.20	agregada	0.54	-0.82	aleatoria

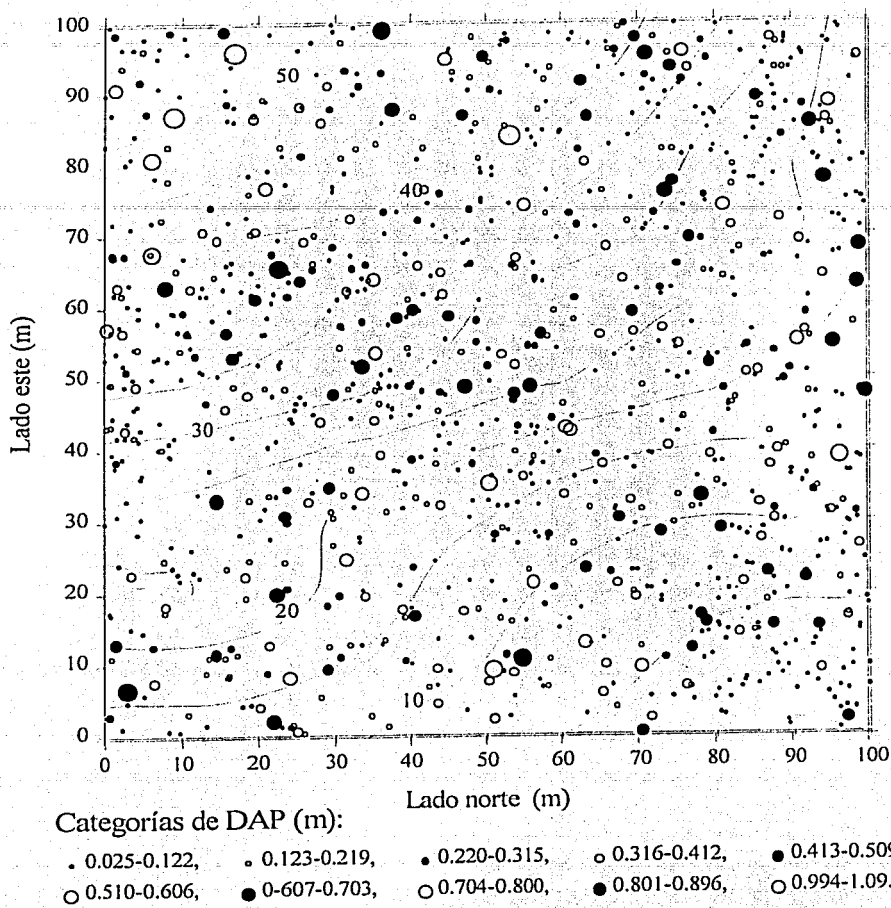


Figura 10. Distribución horizontal en la parcela de los troncos principales. Las curvas de nivel están dibujadas a intervalos de 5 m de altitud.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Considerando las limitaciones de cada uno de los métodos, el método sin área parece ser la mejor opción para el análisis de distribución espacial de las especies. Por ello se le dio mayor peso a los resultados obtenidos con él, aunque también se consideró la coincidencia de los resultados de ambos métodos. Sólo para *Miconia* sp. nov., *Zinowiewia* sp., *Cleyera theaeoides* y *Quercus ocoteifolia* se obtuvo el mismo resultado utilizando ambos métodos (Cuadro 5). En la Figura 11 se muestra la distribución horizontal de estas cuatro especies: *Quercus ocoteifolia*, con una distribución aleatoria, y *Miconia* sp. nov., *Psychotria galeottiana*, *Zinowiewia* sp. y *Cleyera theaeoides*, todas ellas con patrones agregados.

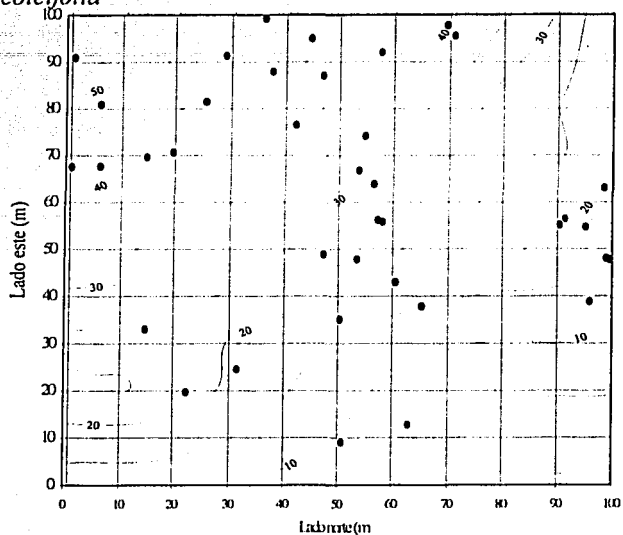
Asociación entre pares de especies

Los resultados del análisis de asociación entre pares de especies se muestran en el Cuadro 6. El número de asociaciones significativas utilizando el método sin área fue cuatro veces mayor que las obtenidas según el método con área (24 y 7, respectivamente). Las asociaciones de *Cleyera theaeoides* – *Zinowiewia* sp., *Cleyera theaeoides* – *Psychotria galeottiana* y *Cleyera theaeoides* – *Clethra mexicana* fueron las únicas significativas de acuerdo a ambos métodos, con signo negativo en el método con área. En la Figura 12a, que muestra la distribución de *Cleyera theaeoides* y *Zinowiewia* sp., se observa que donde se distribuye *Cleyera theaeoides*, en las zonas altas de la parcela, regularmente no se encuentra *Zinowiewia* sp. La asociación *Cleyera theaeoides* – *Psychotria galeottiana* no parece tener una explicación tan clara como en el caso anterior (Figura 12b). Al observar la distribución de *Psychotria galeottiana* y *Miconia* sp. nov. se puede entender la asociación positiva (de acuerdo al método con área), ya que se distribuyen la mayoría de las veces en las mismas zonas. (Figuras 9 y 12c). *Chiranthodendron pentadactylon* y *Oreopanax xalapensis* parecen excluirse (Figura 12d).

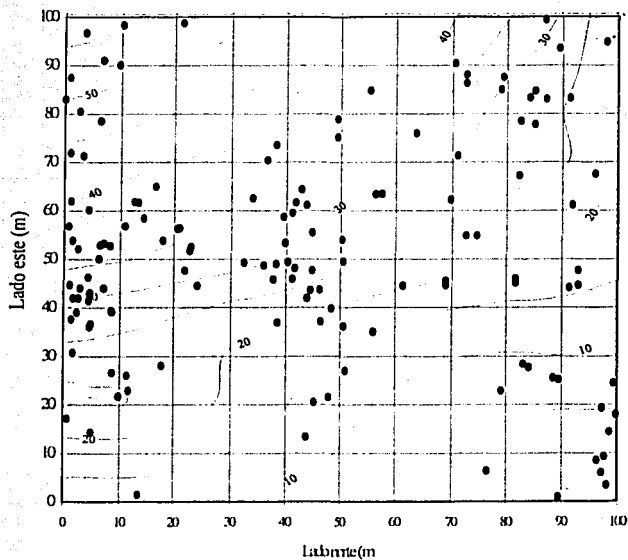
Clasificación de los cuadros de 100 m²

En el primero de los tres dendrogramas obtenidos del análisis de clasificación (Figura 13), elaborado con los datos binarios de presencia – ausencia de especies, se pueden diferenciar claramente tres grandes grupos (umbral de corte = distancia euclidiana 8), cuya distribución en la parcela se muestra en la Figura 16a. No parece haber una relación clara entre estos tres grupos y la topografía del terreno. El primer grupo (cuadros en gris) está más bien restringido a las partes bajas de la hectárea, aunque se entremezcla un poco con los otros dos grupos restantes, los cuales no se distribuyen preferentemente en alguna zona de la parcela. En la Figura 14, que muestra el dendrograma basado en datos de densidad por especie, se distinguen dos grandes grupos (umbral de corte = distancia euclidiana 25); la distribución del grupo 1 coincide en general con la distribución de la clasificación descrita arriba, a excepción de los cuadros ubicados en la esquina sureste (Figuras 16a, b). Los cuadros del segundo grupo se distribuyen en casi toda la parcela. En el tercer dendrograma, basado en los datos del logaritmo

(a) *Quercus ocoteifolia*



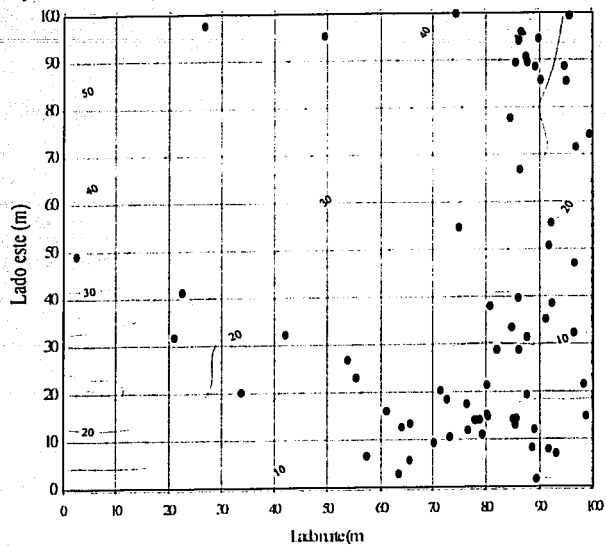
(b) *Miconia* sp. nov.



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Figura 11. Distribución horizontal de algunas especies, (a) *Quercus ocoteifolia*, cuyo resultado fue aleatorio (en ambos análisis); (b) *Miconia* sp. nov. y (c) *Zinowiewia* sp. y (d) *Cleyera theaeoides* especies para las que se encontró un patrón de distribución agregado (con ambos métodos).

(c) *Zinowiewia* sp.



(d) *Cleyera theaeoides*

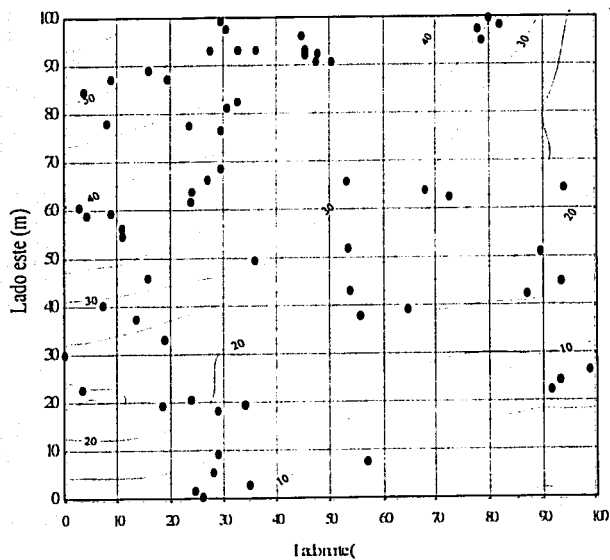


Figura 11. (continuación).

TESTE CON
FALLA DE ORIGEN

Cuadro 6. Resultados de los análisis de asociación entre pares de especies, métodos con y sin área, de las 11 especies más importantes de la parcela.

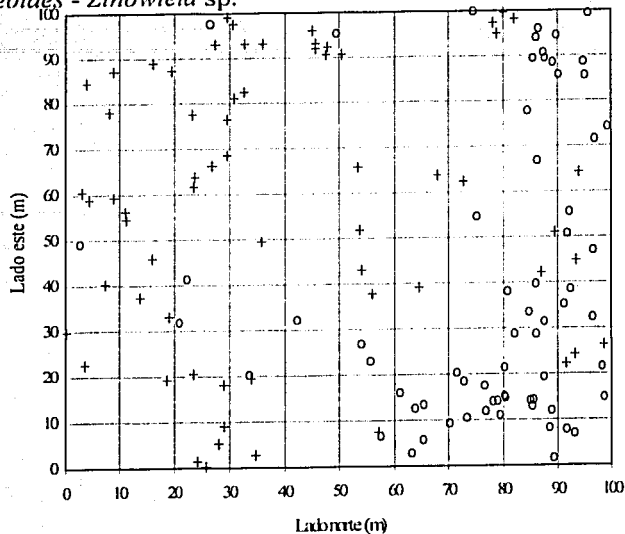
Parejas de especies analizadas		Método con área			Método sin área	
		χ^2	p	V	χ^2	p
<i>Cornus disciflora</i>	<i>Psychotria galeottiana</i>	0.003	n.s	---	4.038	<0.05
	<i>Miconia</i> sp. nov.	0.391	n.s	---	1.027	n.s
	<i>Ternstroemia tepezapote</i>	0.709	n.s	---	4.592	<0.05
	<i>Rapanea juergensenii</i>	0.170	n.s	---	0.081	n.s
	<i>Zinowiewia</i> sp.	0.506	n.s	---	0.011	n.s
	<i>Oreopanax xalapensis</i>	2.146	n.s	---	0.096	n.s
	<i>Cleyera theaeoides</i>	0.052	n.s	---	4.592	<0.05
	<i>Quercus ocoteifolia</i>	2.215	n.s	---	2.074	n.s
	<i>Chiranthodendron pentadactylon</i>	3.575	n.s	---	1.324	n.s
	<i>Clethra mexicana</i>	4.402	<0.05	0.21	2.397	n.s
<i>Psychotria galeottiana</i>	<i>Miconia</i> sp. nov.	8.261	<0.05	0.29	0.676	n.s
	<i>Ternstroemia tepezapote</i>	0.701	n.s	---	3.887	<0.05
	<i>Rapanea juergensenii</i>	0.701	n.s	---	0.096	n.s
	<i>Zinowiewia</i> sp.	0.993	n.s	---	4.038	<0.05
	<i>Oreopanax xalapensis</i>	2.465	n.s	---	2.019	n.s
	<i>Cleyera theaeoides</i>	8.509	<0.05	-0.29	10.254	<0.05
	<i>Quercus ocoteifolia</i>	1.994	n.s	---	6.412	<0.05
	<i>Chiranthodendron pentadactylon</i>	0.484	n.s	---	0.994	n.s
	<i>Clethra mexicana</i>	0.234	n.s	---	10.634	<0.05
<i>Miconia</i> sp. nov.	<i>Ternstroemia tepezapote</i>	3.703	n.s	---	1.449	n.s
	<i>Rapanea juergensenii</i>	0.090	n.s	---	3.134	n.s
	<i>Zinowiewia</i> sp.	0.642	n.s	---	3.780	n.s
	<i>Oreopanax xalapensis</i>	0.201	n.s	---	0.010	n.s
	<i>Cleyera theaeoides</i>	1.184	n.s	---	4.959	<0.05
	<i>Quercus ocoteifolia</i>	2.391	n.s	---	6.834	<0.05
	<i>Chiranthodendron pentadactylon</i>	0.118	n.s	---	0.278	n.s
	<i>Clethra mexicana</i>	0.677	n.s	---	4.592	<0.05
<i>Ternstroemia tepezapote</i>	<i>Rapanea juergensenii</i>	0.704	n.s	---	0.008	n.s
	<i>Zinowiewia</i> sp.	1.144	n.s	---	11.524	<0.05
	<i>Oreopanax xalapensis</i>	0.117	n.s	---	0.694	n.s
	<i>Cleyera theaeoides</i>	3.164	n.s	---	5.357	<0.05
	<i>Quercus ocoteifolia</i>	0.200	n.s	---	2.477	n.s
	<i>Chiranthodendron pentadactylon</i>	0.268	n.s	---	0.416	n.s
	<i>Clethra mexicana</i>	0.645	n.s	---	6.102	<0.05

Cuadro 6. (Continuación).

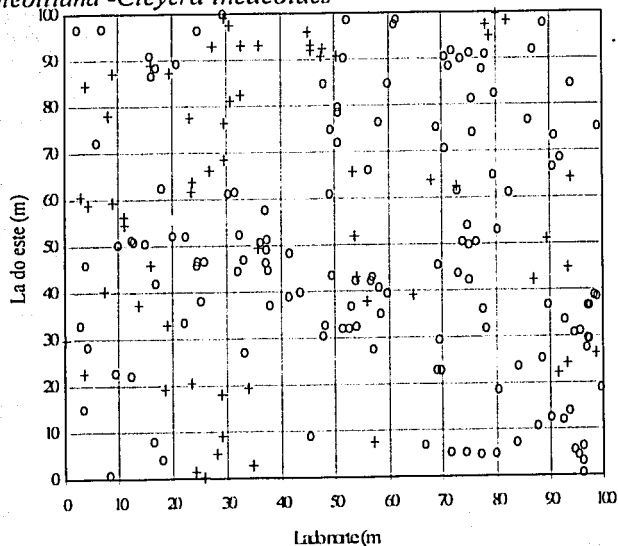
Parejas de especies analizadas		Método con área			Método sin área	
		χ^2	p	V	χ^2	p
<i>Rapanea juergenseni</i>	<i>Zinowiewia</i> sp.	2.212	n.s	---	1.410	n.s
	<i>Oreopanax xalapensis</i>	0.004	n.s	---	0.486	n.s
	<i>Cleyera theaeoides</i>	0.298	n.s	---	6.075	<0.05
	<i>Quercus ocoteifolia</i>	0.768	n.s	---	1.627	n.s
	<i>Chiranthodendron pentadactylon</i>	0.141	n.s	---	0.410	n.s
	<i>Clethra mexicana</i>	0.058	n.s	---	12.904	<0.05
<i>Zinowiewia</i> sp.	<i>Oreopanax xalapensis</i>	2.709	n.s	---	8.342	<0.05
	<i>Cleyera theaeoides</i>	4.509	<0.05	-0.21	7.209	<0.05
	<i>Quercus ocoteifolia</i>	0.506	n.s	---	3.679	n.s
	<i>Chiranthodendron pentadactylon</i>	3.172	n.s	---	3.239	n.s
	<i>Clethra mexicana</i>	1.153	n.s	---	15.408	<0.05

<i>Oreopanax xalapensis</i>	<i>Cleyera theaeoides</i>	2.021	n.s	---	4.488	<0.05
	<i>Quercus ocoteifolia</i>	0.030	n.s	---	0.009	n.s
	<i>Chiranthodendron pentadactylon</i>	8.730	<0.05	-0.30	3.065	n.s
	<i>Clethra mexicana</i>	0.988	n.s	---	2.109	n.s
<i>Cleyera theaeoides</i>	<i>Quercus ocoteifolia</i>	3.947	<0.05	0.20	0.714	n.s
	<i>Chiranthodendron pentadactylon</i>	0.001	n.s	---	9.092	<0.05
	<i>Clethra mexicana</i>	4.602	<0.05	-0.21	18.491	<0.05
<i>Quercus ocoteifolia</i>	<i>Chiranthodendron pentadactylon</i>	1.997	n.s	---	0.278	n.s
	<i>Clethra mexicana</i>	0.180	n.s	---	12.732	<0.05
<i>Chiranthodendron pentadactylon</i>	<i>Clethra mexicana</i>	1.399	n.s	---	14.150	<0.05

(a) *Cleyera theaeoides* - *Zinowiewia* sp.



(b) *Psychotria galeottiana* - *Cleyera theaeoides*

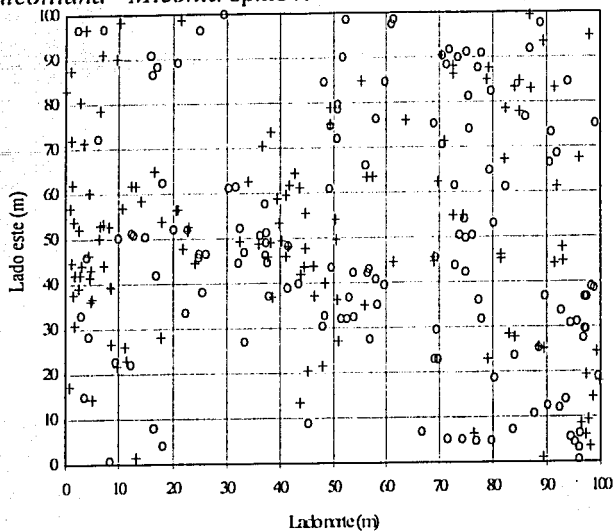


TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Figura 12. Distribución de pares de especies. (a) *Cleyera theaeoides* (+) y *Zinowiewia* sp. (o), (b) *Psychotria galeottiana* y *Cleyera theaeoides*, cuya asociación se presentó en ambos análisis, negativa en el método con área; (c) *Psychotria galeottiana* (o) y *Miconia* sp. nov. (+) y (d) *Chiranthodendron pentadactylon* (o) y *Oreopanax xalapensis* (+), estos pares de especies presentaron asociación positiva y negativa, respectivamente, cuando se utilizó el método con área.

LIBRO DE ACTAS

(c) *Psychotria galeottiana* - *Miconia* sp.nov.



(d) *Chiranthodendron pentadactylon* - *Oreopanax xalapensis*

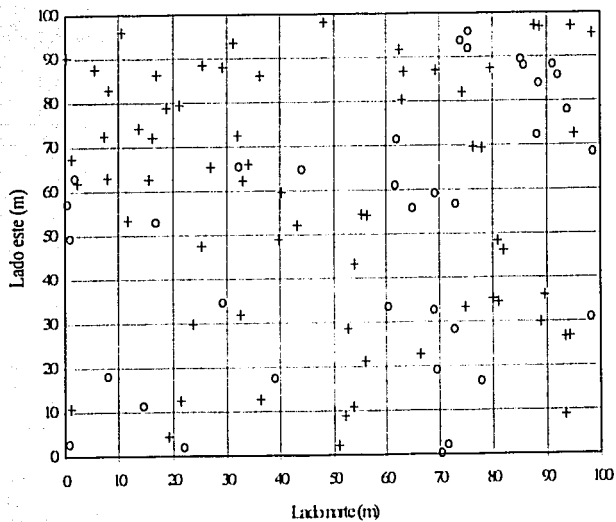


Figura 12. (continuación).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

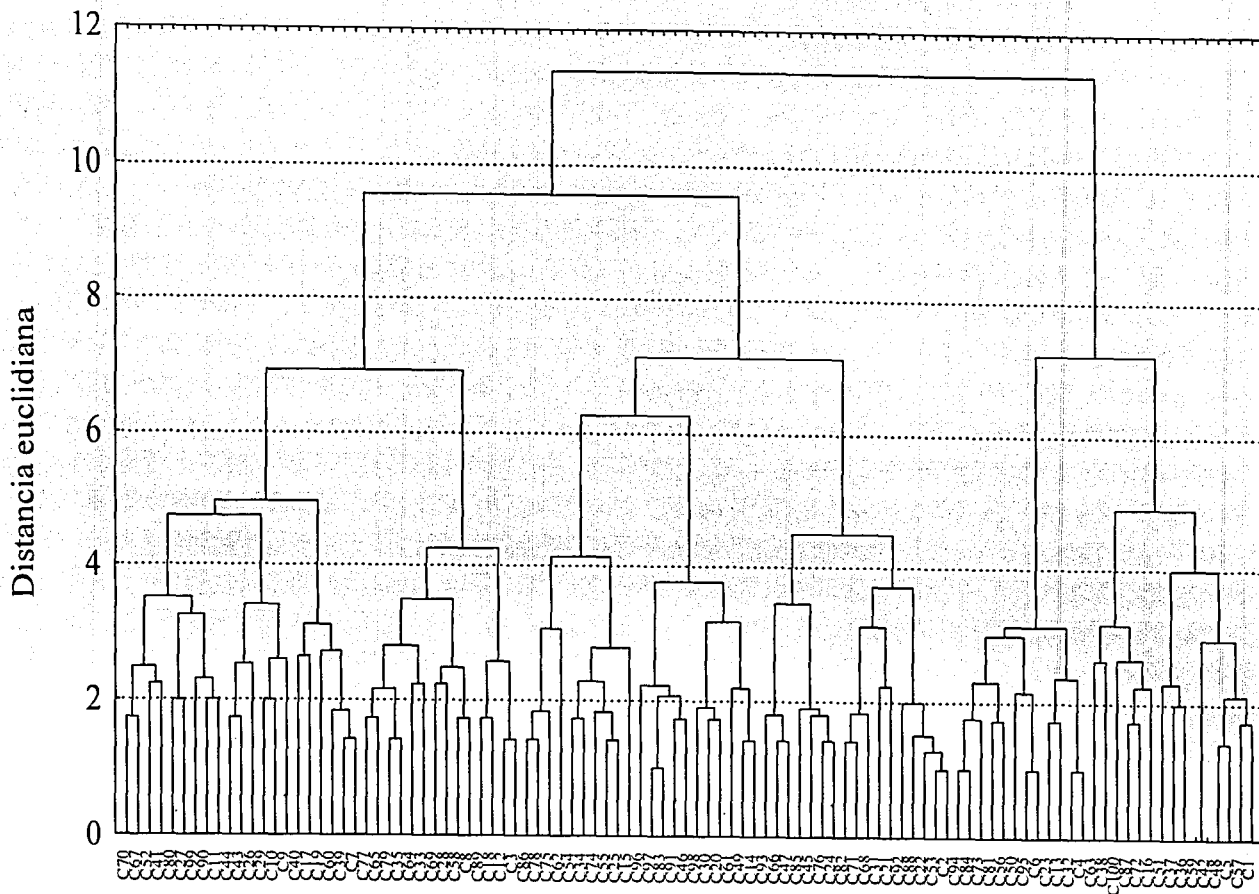


Figura 13. Dendrograma obtenido del análisis de clasificación por el método de Ward considerando como variable la presencia o ausencia especies, usando la distancia euclidiana. En la parte inferior de la gráfica se muestran los 100 cuadros en que se subdividió la parcela de una hectárea.

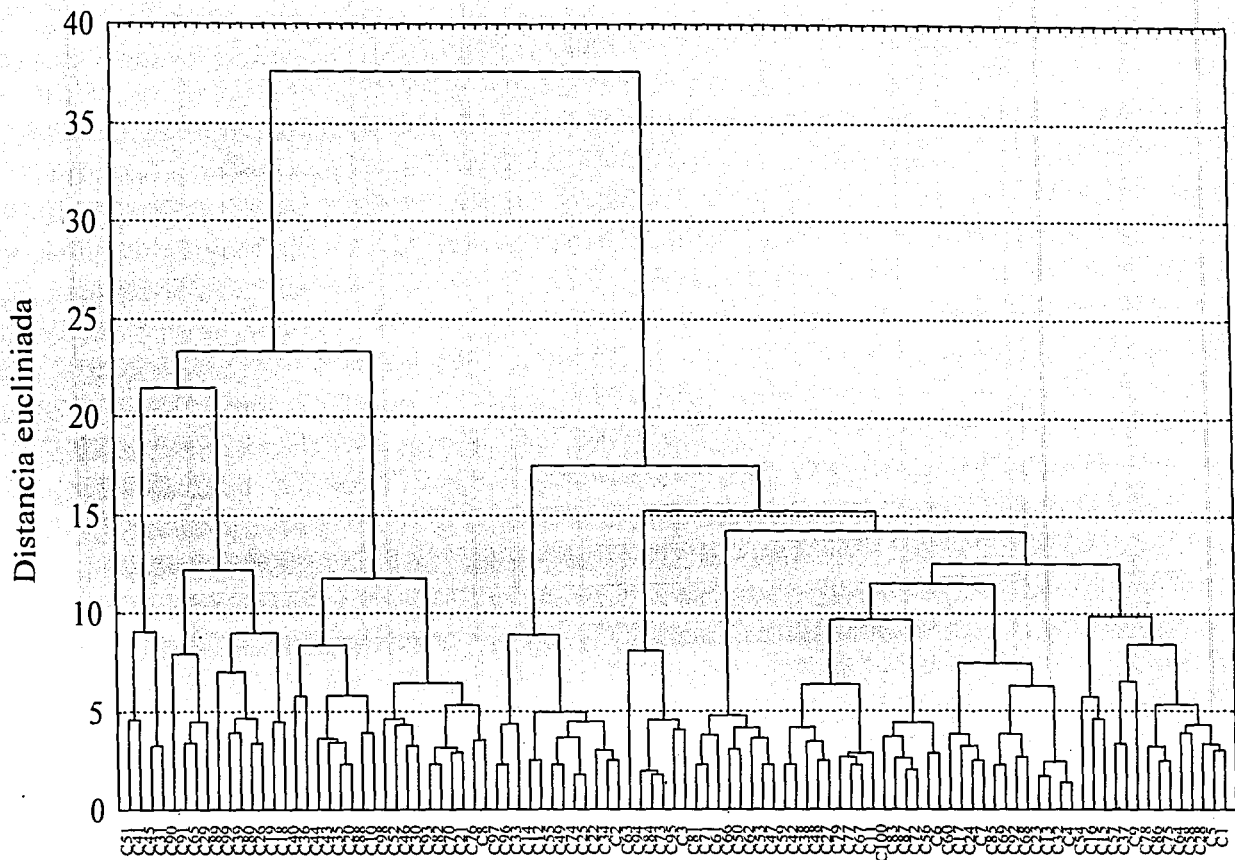


Figura 14. Dendrograma obtenido del análisis de clasificación por el método de Ward considerando como variable la densidad de cada especie, usando la distancia euclidiana. En la parte inferior de la gráfica se muestran los 100 cuadros en que se subdividió la parcela de una hectárea.

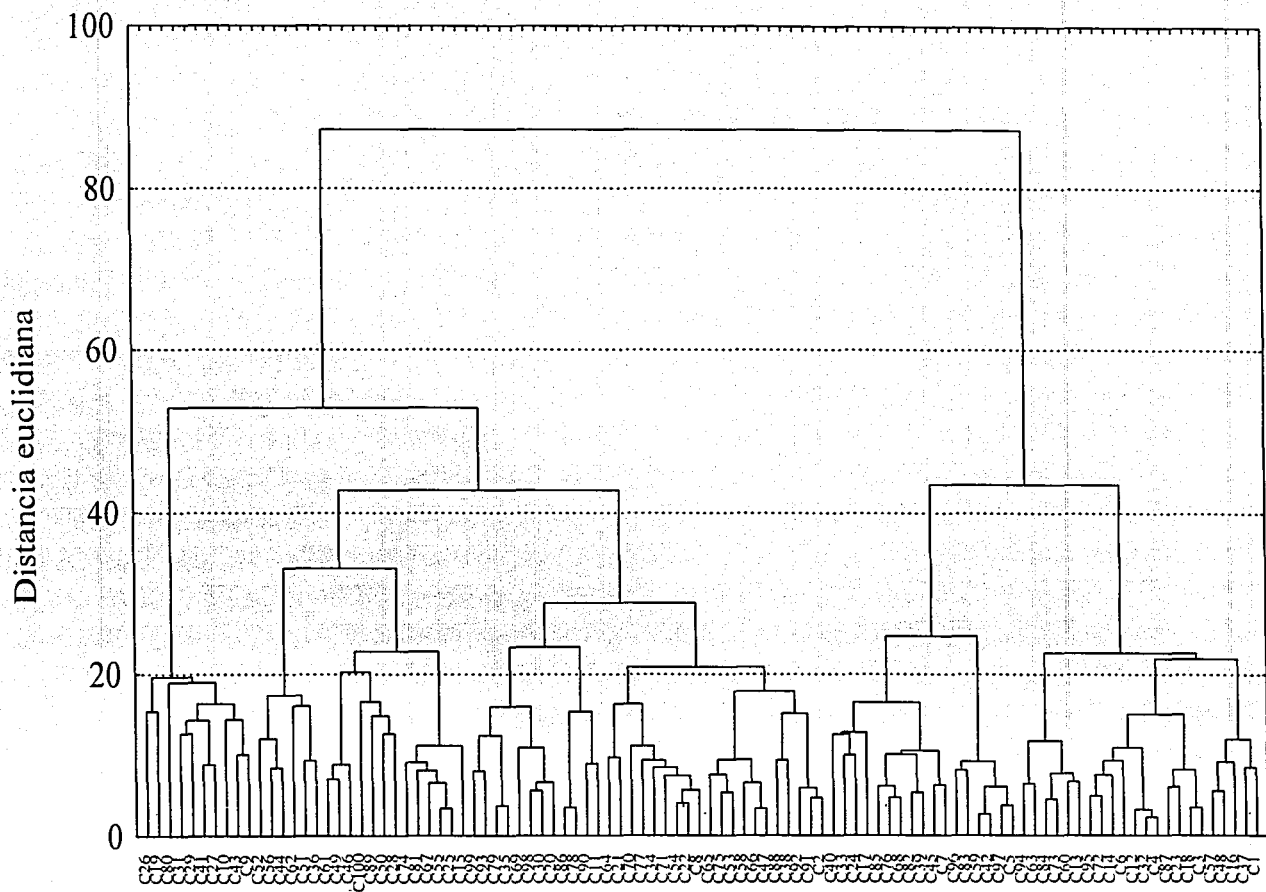


Figura 15. Dendograma obtenido del análisis de clasificación por el método de Ward considerando como variable el logaritmo natural de área basal de las especies, usando la distancia euclidiana. En la parte inferior de la gráfica se muestran los 100 cuadros en que se subdividió la parcela de una hectárea.

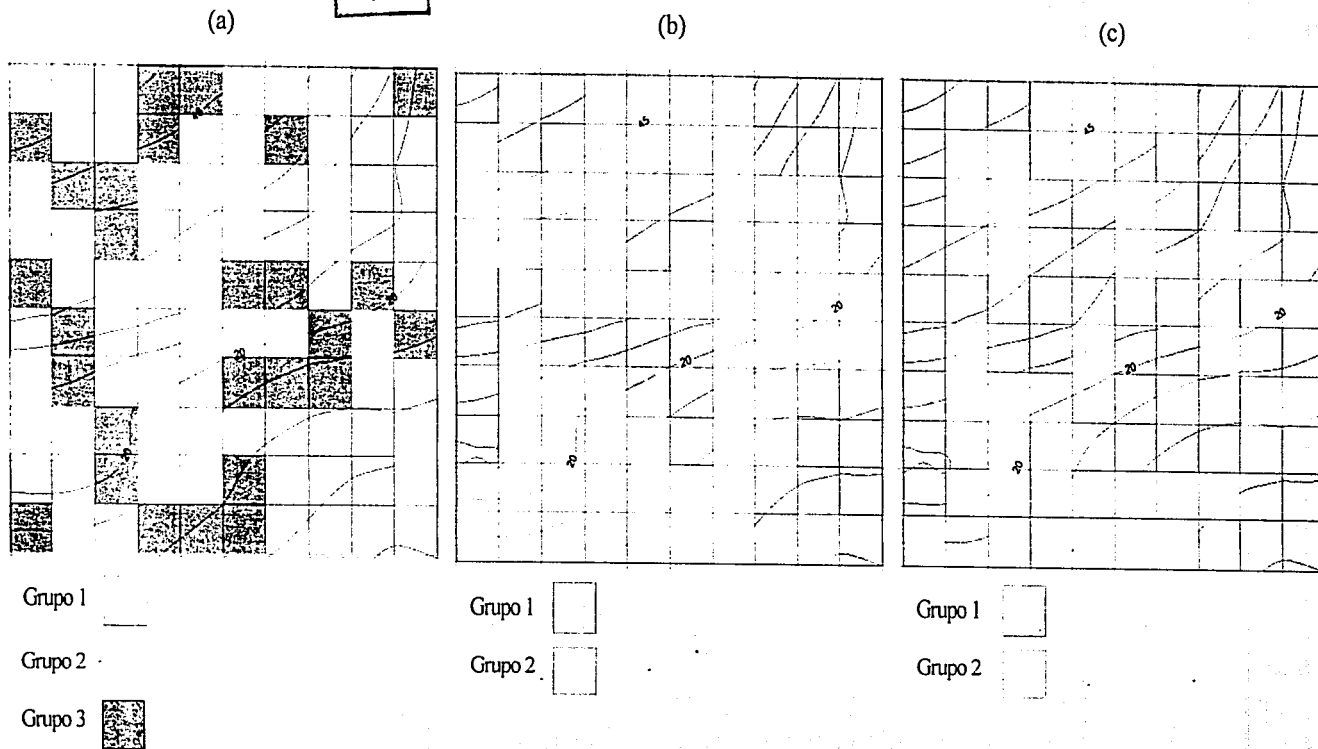


Figura 16. Distribución espacial de los grupos formados en los análisis de clasificación cuando se consideró como variable: (a) presencia o ausencia de especies, (b) densidad de cada especie y (c) logaritmo natural del área basal de cada especie.

natural del área basal por especie, se observan dos grandes grupos utilizando como umbral de corte una distancia euclidiana de 60 (Figura 15), la distribución de estos dos grupos tampoco parece estar relacionada con la topografía de la parcela (Figura 16c). En síntesis, este análisis no arrojó indicios de que la heterogeneidad topográfica esté claramente correlacionada con estos atributos.

Diversidad

En la parcela se registraron un total de 39 especies pertenecientes a 29 géneros y a 26 familias (ver Cuadro 2). En el Cuadro 1 también se indica el número de especies para diferentes valores mínimos de DAP, así como la media y la desviación estándar para el número de especies por cuadro de 100 m² con DAP \geq 2.5 cm. El Cuadro 7 se muestran los índices calculados para los grupos formados al usar valores mínimos de DAP. El índice de Berger-Parker, que es un índice de dominancia, crece conforme aumenta el DAP mínimo, ya que la densidad total disminuye notablemente, a diferencia de lo que sucede con la densidad de *Cornus disciflora*, la especie con mayor densidad en todos esos grupos. En general, los valores de H' , $H'_{m\acute{a}x}$ y E disminuyeron conforme aumentó el DAP mínimo, pero el valor más alto para los tres casos se obtuvo usando un DAP \geq 3.3 cm. Esto coincide con el hecho de que al cambiar de 2.5 a 3.3 cm como límite mínimo de DAP, la densidad disminuyó 20%, pero sólo se perdieron dos especies. El valor de α de Fisher indica el número de especies esperadas con un individuo ("singletons"), por lo que a su vez refleja una mayor diversidad. Por lo tanto, la disminución de este índice indica una reducción de la diversidad conforme se usan diámetros más grandes como criterio de inclusión. La curva acumulativa de especies – área no alcanzó una asíntota, aunque la pendiente disminuyó claramente hacia el final de la curva (Figura 17). Esto indica que tal vez no se esté muy lejos el área a partir de la cual ya no se encontrarían más especies diferentes. El número de especies esperado según los estimadores de riqueza fluctuó entre 37.6 y 47.9 (Michaelis-Menten y Jackknife, respectivamente). Según el estimador de Coleman el número de especies esperadas en un muestreo suficientemente grande es 38.9, valor que es prácticamente idéntico al número de especies registradas en la parcela.

Cuadro 7. Índices de diversidad de la parcela calculados para diferentes tamaños de DAP. Para la α -Fisher se muestra entre paréntesis el valor de x , que en todos los casos es mayor a 0.5.

DAP (cm)	H'	H'máx	E	α -Fisher	Índice de Berger-Parker
≥ 2.5	3.99	5.29	0.75	8.081 (0.99)	0.14
≥ 3.3	4.02	5.21	0.77	8.022 (0.99)	0.17
≥ 5	3.82	5.04	0.76	7.512 (0.99)	0.21
≥ 10	3.51	4.81	0.73	6.568 (0.99)	0.26
≥ 15	3.29	4.64	0.71	6.107 (0.98)	0.32
≥ 20	3.11	4.52	0.69	5.866 (0.98)	0.33

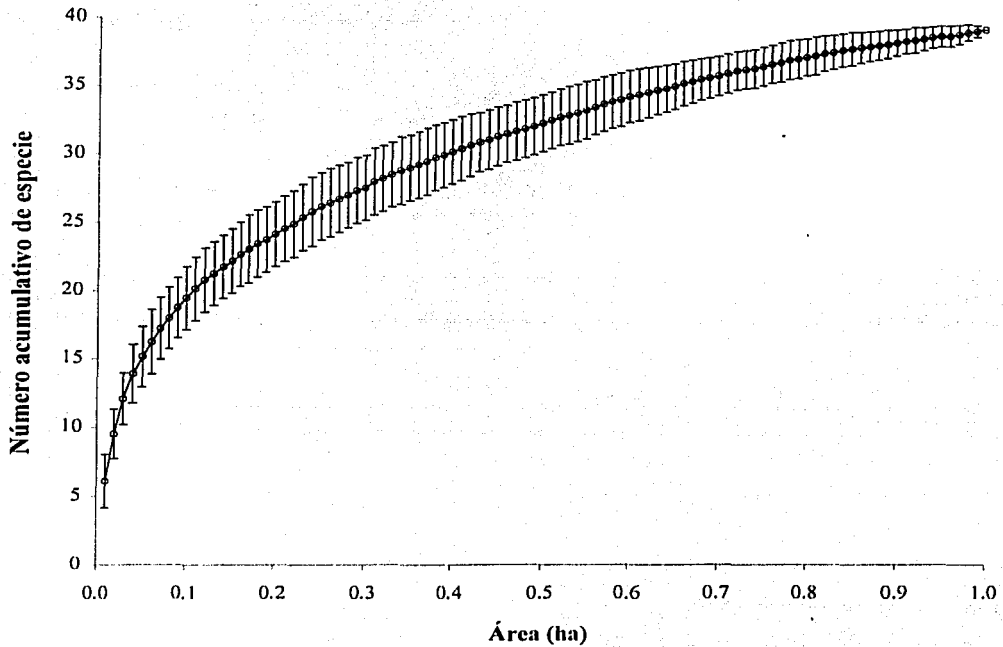


Figura 17. Curva acumulativa de especies con relación al área muestreada. Se muestran las medias correspondientes a cada incremento de 0.01 ha, las barras de error son ± 1 D.E. La curva fue suavizada por medio de la generación de 500 curvas basadas en la determinación aleatoria de la secuencia de los cuadros de 100 m^2 .

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La ubicación particular del bosque mesófilo de montaña de Teipán en el borde de uno de los manchones de bosque mesófilo de montaña en la Sierra Madre del Sur motivó a caracterizar su estructura y composición en busca de peculiaridades asociadas a su situación ecológica marginal. En realidad, para definir estas peculiaridades la caracterización por sí sola no basta, por lo que la comparación con otros bosques húmedos de montaña se vuelve crucial. No obstante, esta comparación depende en gran medida del método de muestreo utilizado. Por ello, al definir el método que se usaría en este estudio, una consideración importante fue que, además de obtener una buena descripción del bosque, los resultados deberían permitir hacer comparaciones lo más directas posible con otros estudios sobre este tipo de vegetación. Adicionalmente, al tomar esta decisión no se debía perder de vista que también en Teipán se estaba realizando un estudio regional de la vegetación basado en numerosas muestras circulares de 10 m de radio (C. Ruiz-Jiménez *et al.*, com. pers.). Por esta razón, se decidió analizar la estructura y la composición del bosque mesófilo de Teipán en una parcela de una hectárea. Además de caracterizar el bosque, este enfoque permitiría comparar los resultados con los de trabajos similares realizados en otras localidades con este tipo de vegetación.

Antes de comenzar a explorar los resultados de este análisis y de las comparaciones, es necesario examinar varios puntos relacionados con los métodos.

Análisis de los métodos utilizados

Diversos estudios han mostrado que el uso de parcelas de una hectárea permite obtener tanto una buena representación de la florística del bosque tropical montano de una cierta localidad, como información detallada sobre su estructura (Alder y Synnott, 1992; Lieberman *et al.*, 1996). Es decir, en general se acepta que la información obtenida en la parcela con estas dimensiones representa adecuadamente a la comunidad vegetal completa presente en el bosque. Además, su uso permite hacer comparaciones directas con múltiples estudios basados en el muestreo de esta superficie (p. ej. Meave *et al.*, 1992; Valencia y Jorgensen, 1992; Madsen y Ollgaard, 1993; Jorgensen *et al.*, 1995; Valencia, 1995; Lieberman *et al.*, 1996; Monedero, 1998; Smith y Killeen, 1998; Arellanes-C., 2000), y conduce a la construcción de una base homogénea de datos que permitirá examinar los patrones regionales y subcontinentales presentes en este conjunto de comunidades vegetales, así como la heterogeneidad de éste. Por supuesto, esto no exime de ser cauteloso al realizar cualquier extrapolación para el resto del bosque, ya que hay características estructurales y de composición muy puntuales que no es posible cubrir en su totalidad, ni siquiera en un muestreo realizado en diferentes partes del bosque.

Para comparar diferentes sitios es muy importante el criterio de inclusión de los individuos en el muestreo. La mayoría de las veces este criterio consiste en la definición de un

límite inferior de DAP, pero éste suele variar entre estudios, lo que su vez dificulta las comparaciones. Este problema se resuelve en gran medida utilizando un DAP pequeño como límite inferior, ya que así es posible hacer cortes en la información usando valores de DAP más grandes. Asimismo, cuando se utiliza un valor pequeño de DAP se obtiene una muestra más completa de la composición florística del sitio porque se incluyen más especies, muchas de las cuales también pueden ser estructuralmente importantes (Meave *et al.*, 1992; Boyle, 1996).

A pesar de las ventajas de censar a los individuos considerando un límite inferior de DAP tan pequeño como sea posible (UNESCO, 1980, en Monedero, 1998), hay que reconocer que en realidad éstas son desventajas para el trabajo de campo, ya que el incremento en el número de individuos que deben ser registrados demanda mayor esfuerzo, además de que se puede introducir una redundancia excesiva en los datos. En el presente estudio, el criterio seleccionado para la inclusión de individuos intentó optimizar el trabajo de campo, a la vez que mantuvo la posibilidad de realizar comparaciones directas con otros estudios.

Uno de los aspectos más relevantes de la comparación entre localidades es el referente a su diversidad. Si bien la riqueza de especies permite hacer las comparaciones más directas y más fácilmente interpretables, tradicionalmente la diversidad se compara a través del índice de Shannon-Wiener (H') y la uniformidad correspondiente (E). El cálculo de este índice se puede hacer con logaritmos de diferente base, lo cual imposibilita las comparaciones si ésta no se especifica. Por otro lado, el índice de Shannon-Wiener presenta algunos problemas que cuestionan su eficacia para estimar y comparar la diversidad entre sitios; p. ej. su valor depende de parámetros no conocidos sobre la distribución de las abundancias de las especies de una comunidad, además de que se ha demostrado que subestima la diversidad para muestras muy grandes en comunidades de alta diversidad (Lande, 1996). El valor de α de Fisher no presenta estos problemas y tiene la ventaja de ser independiente del tamaño del área muestreada (Hayek y Buzas, 1997). Además, su valor se interpreta fácilmente, ya que indica de manera aproximada el número esperado de especies con un solo individuo en la muestra. Por esta razón, en la presente investigación se utilizó este índice para la comparación de la diversidad entre parcelas. Así, el análisis de la vegetación en parcelas de una hectárea proporciona información detallada y de mediana escala sobre su estructura. Algunos patrones de distribución espacial de las especies no son perceptibles a escalas menores, como por ejemplo los relacionados con la dinámica del dosel. Sin embargo, también hay que señalar que la escala de una hectárea no permite evaluar otros patrones de distribución espacial simplemente porque éstos son aparentes a escalas mayores. Tal es el caso de la distribución espacial de algunas especies en la parcela de bosque de Teipan que no parecen ser sensibles a la variación de las condiciones topográficas a la escala de una hectárea; este punto se discutirá más adelante.

Análisis de la heterogeneidad interna de la parcela

En la parcela de estudio se distinguen al menos dos condiciones topográficas: las esquinas

noroeste y suroeste forman parte de una cañada, mientras que el resto de la parcela es más bien un lomo de ladera. Aunque no se midieron variables ambientales en estos sitios, durante el trabajo de campo se observó que en las porciones que forman parte de la cañada, la humedad del aire y del suelo eran mayores que en las zonas más alta de la parcela, donde la insolación alcanzaba una mayor intensidad.

Esta heterogeneidad topográfica no parece reflejarse en la estructura de la vegetación de la parcela, de acuerdo a los resultados del análisis multivariado de las variables cuantitativas evaluadas para las especies presentes. Esto significa que los cuadros de 10 × 10 m de cada grupo formado en los análisis de clasificación, en lugar de separarse espacialmente en la parcela de acuerdo a los conjuntos de condiciones arriba mencionados, se entremezclan. Esto sugiere que las variables estructurales de la comunidad estudiada no responden, al menos fuertemente, a las diferencias que se esperarían encontrar en las características edáficas dependientes de la topografía, tales como la cantidad de materia orgánica, la profundidad, la capacidad de retención de agua y el drenaje (Crowther, 1982, Lieberman y Lieberman, 1994). En cambio, algunas de las especies con más de 30 individuos en la parcela sí parecen ser sensibles a la variación en la topografía, p. ej. *Zinowiewia* sp., la cual restringe su distribución completamente a las zonas de cañada, y *Cleyera theaeoides*, que se presenta preferentemente en las zonas más secas de la parcela. Ambas especies presentaron un patrón de distribución agregado, al igual que la mayoría de las especies de plantas en un sitio que responde a la heterogeneidad topográfica (Lieberman y Lieberman, 1994). Además, la agregación de estas especies en diferentes zonas de la parcela explica la asociación negativa entre ellas.

Otras especies también parecen responder a las condiciones que cambian con la topografía, ya que se restringen a alguna de las dos condiciones topográficas de la parcela, aunque para ellas no se hayan realizaron los análisis de distribución espacial ni de asociación entre especies debido a sus bajas densidades poblacionales ($N < 30$). Tal es el caso de *Vallesia aurantiaca*, *Persea americana*, *Viburnum membranaceum*, *Orepanax langlassei*, *Sapium* sp., *Meliosma dentata*, *Myrcianthes fragans*, *Prunus serotina* var. *capuli*, *Fuchsia arborescens*, *Trichilia havanensis*, *Berberis moranensis* y *Prunus brachybotria*, cuyos individuos se distribuyen sólo en las zonas de cañada. En contraste, *Quercus uxoris*, *Quercus skinneri*, *Quercus glabrescens*, *Quercus candicans* y *Quercus ocoteifolia* aparecieron preferentemente en la zona alta de la parcela; si bien para ésta última sí se realizó el análisis de distribución espacial, no se encontró para ella un patrón agregado, sino que parece estar distribuida aleatoriamente en la parcela. Esta discordancia en los resultados obtenidos para la comunidad completa y para las especies por separado se debe probablemente a que la respuesta de algunas especies a la heterogeneidad topográfica podría verse reflejada mejor a una escala mayor (Valencia, 1995).

Los patrones de distribución también se ven afectados por los procesos de regeneración y dispersión de las especies (Martínez-Ramos, 1994; Richards, 1996). Éste podría ser el caso de

Psychotria galeottiana y *Miconia* sp. nov., para las cuales se detectaron patrones de distribución agregados, así como una mutua asociación positiva, cuyos agregados parecen estar relacionados con las áreas donde la densidad de grandes copas del dosel superior es menor, de modo que su distribución puede estar asociada a la dinámica de éste último. Por otro lado, la distribución agregada de *Chiranthodendron pentadactylon* y *Oreopanax xalapensis* en la parcela parece ser excluyente, dado la asociación negativa que se detectó entre ellas; de hecho, *Chiranthodendron pentadactylon* es una especie heliófita cuyos troncos masivos suelen crecer retorcidos quizá como resultado de la búsqueda de luz, mientras que las copas de *Oreopanax xalapensis* son de las más compactas del bosque, característica que posiblemente reduce el paso de la luz hacia las partes inferiores. Por ello, una explicación posible a la asociación negativa entre estas dos especies es que la segunda modifica el ambiente lumínico a tal grado que impide el establecimiento y desarrollo de la primera.

Los resultados discutidos hasta ahora, sumados a la pequeña variación mostrada por la densidad, el área basal y la cobertura por cuadro de 10 x 10 m (Cuadro 1), indican que la parcela es estructuralmente homogénea, pero no así la distribución de las especies que conforman el bosque. Esta distribución diferencial en la mayoría de las especies podría explicarse como una respuesta a la heterogeneidad ambiental de la parcela, a la que parece contribuir de manera importante la dinámica del dosel, generando diferentes microambientes dentro del bosque. La distribución de las especies se refleja en la amplitud del intervalo del número de especies (de 2 a 13) por cuadro de 100 m², así como en su composición florística. Por ejemplo, en los cuadros donde se encontraron sólo dos especies, éstas siempre fueron *Psychotria galeottiana* y *Miconia* sp. nov. Los cuadros con mayor riqueza poseían una mayor densidad de individuos de tallas pequeñas, además de que en todos ellos se encontraba *Cornus disciflora*. Esta última especie, junto con *Quercus ocoteifolia*, son las que tuvieron los valores de importancia más altos en la parcela, es decir, son las especies dominante y subdominante, respectivamente. Ambas son típicas del dosel, y si bien es notable que de la primera también hay individuos transitorios en el sotobosque, llama la atención que esto no es así para la segunda. La dominancia de especies del dosel en bosques húmedos de montaña es considerada como un rasgo distintivo de estas comunidades con respecto a la vegetación tropical de tierras bajas, en donde generalmente las especies dominantes pertenecen al sotobosque y su dominancia se debe a su alta densidad (Meave, 1990; Meave *et al.*, 1992). En términos del ambiente en el que se desarrollan las comunidades que presentan estas características, llama la atención la dominancia de *Cornus disciflora* y *Quercus ocoteifolia*, así como la diversidad del género *Quercus* en general. En la literatura se ha reportado que la presencia y dominancia de especies con afinidad holártica, como *Cornus disciflora*, es mayor en sitios menos húmedos (Meave *et al.*, 1992). A la misma condición se atribuye la dominancia y la diversidad del género *Quercus* (Kappelle, 1992; Kappelle *et al.*, 1995). Esto sugiere que el bosque mesófilo de Teipán se desarrolla en condiciones relativamente deficientes de humedad, lo cual en última

instancia sería consistente con su ubicación en el margen de uno de los manchones de este tipo de vegetación.

Por otro lado, un aspecto importante al analizar la composición florística es que las familias, los géneros y las especies presentes en el bosque de Teipan son exclusivas, casi exclusivas o muy frecuentes en los bosques mesófilos de montaña (Rzedowski, 1996), y que no se encontraron especies típicas de la vegetación tropical húmeda de tierras bajas, algunas de las cuales pueden alcanzar pisos altitudinales propios de la vegetación de montaña. Este hecho puede ser atribuido a que en la región de Teipan pero a menores altitudes existe vegetación tropical pero estacionalmente seca (selva baja caducifolia, *sensu* Miranda y Hernández-X., 1963) y que ninguna de estas especies parece soportar las condiciones húmedas y frías que prevalecen en las áreas de montaña alta. Aunque no existen indicios de cuál de los dos factores, la alta humedad o las bajas temperaturas, limitan más fuertemente el establecimiento de este tipo de especies en Teipan, el efecto limitante parece ser fuerte porque no se ha detectado la presencia de ninguna de ellas en la zona de estudio. En última instancia, esto podría repercutir en la riqueza específica del bosque de Teipan; en contraste, cuando los bosque mesófilos están adyacentes a vegetación más húmeda suelen tener elementos de dichas comunidades, enriqueciendo así su composición florística (Cartujano *et al.*, 2002).

Una característica distintiva del bosque de Teipan es la clara estratificación del dosel. Si bien la mayor parte del análisis de la estructura vertical se hizo con datos de altura total, en los diagramas de perfil se observa que la distribución de las copas también muestra la presencia de dos estratos. El primero es un estrato superior formado por individuos de 11 a 30 m de altura, conformado principalmente por: *Cornus disciflora*, *Quercus ocoteifolia*, *Ternstroemia tepezapote*, *Cleyera theaeoides* y *Clethra mexicana*. El estrato inferior, de 2 a 11 m, está definido estructuralmente por individuos de *Psychotria galeottiana* y *Miconia* sp. nov. Se ha sugerido que la presencia de un estrato inferior tan conspicuo es una característica distintiva de un bosque inmaduro o secundario, o que está sujeto a algún tipo de disturbio recurrente sin que esto implique que se trata de una comunidad inmadura (Valencia y Jorgensen, 1992). Sin embargo, la baja densidad y el alto valor de área basal del bosque estudiado pueden verse más bien como indicadores de una relativa madurez, de modo que el buen desarrollo del estrato inferior probablemente resulte del disturbio causado por la caída de árboles y ramas grandes, fenómeno observado con frecuencia durante el trabajo de campo. Por lo tanto, la clara estratificación también podría ser resultado de este fenómeno (Grubb y Tanner, 1976), a diferencia de lo que reporta Leigh (1975) para el Monte Kainki, Nueva Guinea. El acomodo vertical diferencial no es sólo de los individuos, sino que también algunas especies son características de cada estrato, como el caso de *Berberis moranensis*, *Fuchsia arborescens*, *Myrcianthes fragans*, *Parathesis* sp., *Prunus brachybotria*, *Sapium* sp., *Trichilia havanensis*, *Vallesia aurantiaca* y *Viburnum membranaceum*, presentes sólo en el estrato inferior. A su vez, *Arbutus xalapensis*, *Pinus chiapensis*, *Quercus affinis*, *Q. candicans*, *Q. glabrecens*, *Q.*

ocoteifolia, *Q. sapotifolia* y *Q. skinneri* son especies características del estrato superior. Para estas especies es notable la ausencia de individuos de tallas pequeñas que indiquen que está ocurriendo el reclutamiento.

La distribución del follaje en el bosque de Teipan es compleja, ya que se tienen copas de diferentes formas y tamaños. En bosques propios de sitios con alta nubosidad la deficiencia de luz provoca que las copas sean por lo general extendidas, permitiéndoles mejorar la captación de luz (Hallé *et al.*, 1978; Richards, 1996). Quizá por ello muchos árboles de la parcela tengan coberturas grandes, las que además pueden estar sobrepuestas varias veces. Esta sobreposición es de casi cuatro veces y media, como lo indica el valor de cobertura para la parcela, pero esto no implica que el dosel esté completamente cerrado. Por el contrario, en él se presentan claros a diferentes alturas, que conforme se van cerrando forman en conjunto un mosaico de condiciones ambientales en el interior del bosque (Richards, 1996).

La presencia de individuos policaulescentes en el bosque de Teipan, la mayoría de los cuales sólo alcanzan tallas pequeñas, también podría estar relacionada con la caída frecuente de árboles y ramas grandes. La policaulescencia en estos individuos se debe probablemente a su capacidad de rebrote después de sufrir daño físico. En realidad, todavía no existe una explicación satisfactoria para la policaulescencia de los individuos en este tipo de vegetación, aunque su presencia tiende a estar relacionada positivamente con la altitud (Valencia y Jorgensen, 1992, Valencia, 1995). Sin embargo, Dunphy *et al.* (2000) reportaron que la policaulescencia puede ser muy frecuente entre individuos de bosques tropicales de tierras bajas, particularmente si éstos se encuentran bajo algún tipo de disturbio más o menos intenso. De esta manera, se puede suponer que la alta densidad de individuos con tallos múltiples en los bosques de niebla (Valencia y Jorgensen, 1992, Valencia, 1995; Arellanes-C., 2000) está relacionada con un ambiente sometido a un disturbio frecuente y a la capacidad genética de cada especie (Dunphy *et al.*, 2000). Este parece ser el caso de *Miconia* sp. nov. ya que sólo algunos de los individuos de esta especie son policaulescentes, tal vez por la caída de árboles más altos; en contraste, *Psychotria galeottiana*, a pesar de ser afectada también por este disturbio, no presenta individuos policaulescentes.

Comparación con otros bosques tropicales montanos de niebla

El bosque de Teipan se comparó con otros estudios que utilizaron parcelas de una hectárea y también algunos que utilizaron métodos de muestreo diferentes; por ello, las generalizaciones se hacen con la debida cautela para cada uno de estos casos. Además, la comparación de los datos estructurales y de diversidad de Teipan con los otros estudios se hace a partir de los diferentes cortes hechos para la parcela contra el mismo límite inferior de DAP de los datos reportados (Cuadro 8).

Cuadro 8. Datos estructurales de bosques tropicales de niebla. Para los estudios con área de muestreo < 1 ha se reportan los datos extrapolados a esta superficie. El valor de α de Fisher se calculó para los trabajos que reportan datos de densidad y número de especies y se muestran sólo los valores significativos. Para al altura del dosel $x =$ a la media y entre paréntesis se indica la altura máxima.

Sitio	Clima (T=°C, P=mm)	Clasificación	Área muestreada	DAP (cm)	Densidad (ind./ha)	Área basal (m ² /ha)	Altura del dosel (m)	Cobertura (m ² /ha)	No. de especies	α de Fisher	Referencia
Teipan (Oax.), México 16°14'N, 95°57'O 2450 m s.n.m.	T=12.3 P=1400?	BMM	1 ha	≥ 2.5	1035	46.41	11-30 (35)	442.47	39	8.08	Este trabajo
				≥ 3.3	821	42.77	-	436.10	37	8.02	
				≥ 5	626	42.62	-	-	33	7.51	
				≥ 10	468	41.85	-	-	28	6.57	
				≥ 15	369	40.56	-	-	25	6.11	
				≥ 20	295	38.87	-	-	23	5.87	
Omitemi (Gro.), México 17°35'N, 99°41'O 2100 m s.n.m.	T=14.0 P=1200	BMM	1ha	≥ 3.3	2069	49.81	18-25 (>35)	263.81	33	5.61	Meave <i>et al.</i> (1992)
Tiltepec (Oax.), México 17°31'N, 96°18'O 1640 m s.n.m.	T=16.9 P= 4000?	BMM	1 ha	≥ 3.3	1738	42.72	17-24 (30)	468.47	52	10.45	Arellanes-C (2000)
				≥ 5	1272	41.87	-	-	45	9.23	
				≥ 10	764	39.73	-	-	36	7.88	
				≥ 15	569	37.24	-	-	29	6.48	
Volcán Barva, Costa Rica 10°24'N, 84°00'O 1750 m s.n.m. 2300 m s.n.m.	T=10-24 P=5600-8000										
		TLMRF	1 ha	≥ 10	479*	28.16	22-31	-	64	--	Lieberman <i>et al.</i> (1996)
		TLMRF	1 ha	≥ 10	572*	41.76	20-30	-	44	--	
Volcan Barva, Costa Rica 10°24'N, 84°00'O 1500 m s.n.m. 2000 m s.n.m. 2600 m s.n.m.	T=10-24 P= 4210										
		LMRF	1 ha	≥ 10	553	29.2	25-30 (38)	-	65**	19.16	Heaney y Proctor (1990)
		LMRF	1 ha	≥ 10	448	28.6	20-25 (35)	-	69**	22.97	
LMRF	1 ha	≥ 10	617	51.2	20-23 (32)	-	35**	8.10			

Cuadro 8. (Continuación).

Sitio	Clima (T=°C, P=mm)	Clasificación	Área muestreada	DAP (cm)	Densidad (ind/ha)	Área basal (m ² /ha)	Altura del dosel (m)	Cobertura (m ² /ha)	No. de especies	α de Fisher	Referencia
Loma de Hierro, Venezuela 10°8'N, 87°8'O 1355 m s.n.m.	T=20.2 P=1588	TMCF	1 ha	≥ 3 ≥ 10	2457 678	46.4 -	20-30 (42) -	- -	60 51		Monedero (1998)
Paschoa, Ecuador 0°28'S, 78°41'O 3300 m s.n.m.	T=13.8 P=1489.5	UMRF	1 ha	≥ 5 ≥ 10	1058 715	25.7 24.2	5-14 (20) -	-	32 27	6.30 5.57	Valencia y Jorgensen (1992)
Cajunama, Ecuador 4°05'S, 79°10'O 2290 m s.n.m.	T=11 P=3000	UMRF	1 ha	≥ 5 ≥ 10 ≥ 15 ≥ 20	2310 1273 706 375	44 39.5 32.5 24.6	x = 7.4 (16) - - -	-	75 67 59 50	15.38 15.31 15.36 15.58	Madsen y Ollgaard (1994)
Yangana, Ecuador 4°28'S, 79°09'O 2700 m s.n.m.	T=12 P=3000	UMRF	1 ha	≥ 5 ≥ 10 ≥ 15 ≥ 20	2090 438 123 45	15.3 8.7 4.6 2.7	x = 5.4 (12) - - -	-	90 59 37 16	19.36 18.50 18.28 --	Madsen y Ollgaard (1994)
Baeza, Ecuador 0°28'S, 77°54'O 2000 m s.n.m.	T=16-17 P=2320	UMRF	1 ha	≥ 5	1622	45.1	x = 4.8 (30)	-	55	11.21	Valencia (1995)
Lloa, Ecuador 0°50'S, 78°38'O 2900 m s.n.m.	T=13.8 P=1489	UMRF	1 ha	≥ 5	764	26.9	x = 9.6 (31)	-	39	8.70	Jorgensen <i>et al.</i> (1995)

Cuadro 8. (Continuación).

Sitio	Clima (T=°C, P=mm)	Clasificación	Área muestreada	DAP (cm)	Densidad (ind./ha)	Área basal (m ² /ha)	Altura del dosel (m)	Cobertura (m ² /ha)	No. de especies	α de Fisher	Referencia
Gómez Farías (Tamps.), México 99°18'O, 23°12'N 1850-2150 m s.n.m.	T=19.04 P=2000-2500	BMM	9 cuadros de 0.25 ha	≥ 15	1169	31.55	15-25	-	54		Puig <i>et al.</i> (1983)
Manantlán (Jal.) México 103°51'O, 19°26'N 400-2800 m s.n.m.	T=12-27 P=900-1800	BMM	12 cuadros de 0.1 ha	≥ 5	715	56.7±14.7	21-35	-	73		Santiago y Jardel (1993)
Centro de Veracruz (Ver.), México 96°48'O, 19°44'N 1400 m s.n.m. 1470 m s.n.m. 1840 m s.n.m. 1900 m s.n.m. 2050 m s.n.m.	T=14.2 P=1806	BMM BMM BMM BMM BMM	0.2 ha 0.2 ha 0.1 ha 0.1 ha 0.2 ha	≥ 5 ≥ 5 ≥ 5 ≥ 5 ≥ 5	730 745 510 1340 645	30.0 25.1 48.8 43.6 60.6	x = 23.0 x = 23.0 x = 23.8 x = 17.5 x = 25.5	- - - - -	13 17 7 23 13		Williams- Linera (1996)
Puerto Soledad (Oax.) México 96°57'O, 18°07'N LaderaN, 2500 m.n.s.m. LaderaE, 2300 m s.n.m. LaderaO, 2225 m s.n.m. LaderaS, 2500 m s.n.m. Cima, 2550 m s.n.m. Cañada, 2250 m s.n.m.	T=16 P=1419.4	BMM	Método sin área	≥ 3.18							Ruiz- Jiménez <i>et al.</i> , (2000)
					1101.67 1777.54 2039.37 2730.10 505.13 2716.67	87.84 96.07 73.79 41.80 - 97.88	20 23 35 23 28 28	257.11 419.82 506.56 323.23 272.24 171.49			

Cuadro 8. (Continuación).

Sitio	Clima (T=°C, P=mm)	Clasificación	Área muestreada	DAP (cm)	Densidad (ind./ha)	Área basal (m ² /ha)	Altura del dosel (m)	Cobertura (m ² /ha)	No. de especies	α de Fisher	Referencia
Simojovel (Chis.), México 92°55'O, 17°8'N 1400-1900 m s.n.m.	T=17.3 P=1407	POLF	Método sin área	≥ 2.54	933	63.44	24.26	-	-	-	Zuill y Lathrop (1975)
Simojovel (Chis.), México 92°55'O, 17°8'N 2000 m s.n.m.	T=13.2 P=1978	MRF	Método sin área	≥ 2.54	963	102.01	27.01	84.6	-	-	Zuill y Lathrop (1975)
El Triunfo (Chis.), México 92°42'O, 15°43'N 1850-2150 m s.n.m.	T=16 P=>4000	BMM	0.1 ha (10 cuadros, 10 × 10 m)	≥ 5	960±102	54.5±12.4	40	-	17?	-	Williams- Linera (1991)
Borja, Ecuador 77°50'O, 0°25'S 1710? M s.n.m.	T=- P=-	LMRF	0.0465 ha	≥ 3.3	495 301	-	27	-	-	-	Grubb <i>et al.</i> , (1963)
Blue Mountains, Jamaica 77°O, 18°N 1500-1745 m s.n.m.	T=20 P=3000-4000	MRF	-	≥ 3.3	4900	64.70 65.43 43.35 47.80	4-7 8-13 8-13 12-18	- - - -	16 34 35 26	-	Tanner (1977)

* número de troncos, ** faltan especies por determinar, BMM, Bosque mesófilo de montaña; TLMRF, Tropical lower montane rain forest; TMCF, Tropical montane cloud forest; LMRF, Lower montane rain forest; UMRF, Upper montane rain forest; MRF, Montane rain forest; POLF, Pine-Oak-Liquidambar forest y SBP, Selva baja perenifolia.

Variables estructurales

El valor de área basal encontrado para la parcela de Teipan, en términos generales, se ubica dentro del intervalo conocido para los bosques tropicales montanos de niebla, sobre todo los que se encuentran por arriba de 2000 m s.n.m. La similitud de estos valores contrasta con el hecho de que estos sitios presentan por lo general una mayor densidad que Teipan. Sin embargo, esta paradoja parece razonable al considerar que la mayoría de estos sitios se encuentran a mayor altitud y que la densidad crece conforme ésta aumenta (Jorgensen *et al.*, 1995; Monedero, 1998; Vázquez-G. y Givnish, 1998). Aunque la densidad en el bosque de Teipan también cae dentro del intervalo conocido para este tipo de vegetación, es más parecido a los valores reportados para los "upper montane rain forests", e incluso es uno de los valores más bajos.

La altura general del dosel y la altura máxima registradas en Teipan corresponden a los valores reportados para los llamados "lower montane rain forests" de América tropical, y muy por encima de los valores de altura conocidos para los "upper montane rain forests". Respecto a la cobertura, la comparación sólo se hizo con pocos sitios, la mayoría de ellos incluidos en estudios realizados en México, ya que son los únicos que indican este dato. Teipan tiene un valor de cobertura muy similar al reportado por Arellanes-C. (2000) para Tilttepec en la Sierra Norte de Oaxaca, y casi el doble del valor reportado para Omiltemi (Meave *et al.*, 1992); también es muy superior al valor de cobertura reportado para Simojovel (Zuill y Lathrop, 1975) y es intermedio entre dos sitios (la ladera este y ladera oeste) de Puerto Soledad (Ruiz-Jiménez *et al.*, 2000). Esto indica que la cobertura también se encuentra entre los valores reportados para este tipo de vegetación.

De acuerdo a estas comparaciones, se deduce que ni el área basal, ni la cobertura, ni la altura del dosel reflejan la condición marginal del bosque de Teipan, es decir, las condiciones ecológicas particulares bajo las que se desarrolla no influyen en su estructura. Por otra parte, estos valores lo ubican dentro de los llamados "lower montane rain forest" de América tropical. Aunque la densidad se encuentra en el límite inferior del intervalo conocido, ya que es uno de los valores más bajos reportados, esta cifra debe contemplarse al mismo tiempo que el alto valor de área basal; de esta forma se puede explicar ambos en términos de la madurez del bosque, como se mencionó anteriormente.

Diversidad

De acuerdo a la comparación de la diversidad en términos del valor de α de Fisher y del número de especies, el bosque de Teipan está en una de las posiciones más bajas, superando solamente a los valores reportados para el bosque de Pasochoa, Ecuador (Valencia y Jorgensen, 1992), los remanentes de bosque mesófilo en el centro de Veracruz (Williams-Linera *et al.*,

1996) y el bosque mesófilo de Omiltemi, Guerrero (Meave *et al.*, 1992). Aunque la comparación con el estudio realizado por Williams-Linera *et al.* (1996) no es directa, de modo que podría argumentarse que la menor riqueza encontrada en el centro de Veracruz puede deberse a la menor superficie muestreada, cuando la comparación se hace manteniendo el área constante, Veracruz sigue quedando por debajo de Teipan. Respecto a Pasochoa, Ecuador, hay que resaltar que es el sitio con mayor altitud (3300 m) de todos los incluidos en la comparación, por lo que cabría esperar a *priori* una menor diversidad, ya que ésta disminuye hacia mayores elevaciones (Gentry, 1988). Sin embargo, la riqueza específica en este sitio sólo es menor en una unidad con respecto a Teipan, es decir, los valores son casi idénticos. En general, la diversidad en Teipan es menor o casi igual que las registradas en sitios ubicados a altitudes mayores de 2500 m. Sin embargo, hay un sitio más bajo al que supera en cuanto a diversidad; éste es Omiltemi, que al igual que Teipan, se localiza en la Sierra Madre del Sur (México). La menor diversidad de Omiltemi respecto a Teipan puede explicarse en términos de la cantidad de precipitación, ya que ésta parece ser mayor en Teipan. De todas maneras, la diferencia entre ambos sitios no es tan grande como sucede al comparar con bosques más húmedos, puesto que Omiltemi y Teipan se ubican entre los valores más bajos de diversidad encontrados en los bosques húmedos de montaña. Esto puede ser resultado del menor grado de humedad compartido entre ambos sitios, ya que la precipitación en ambos es menor que 1500 mm. La comunidad de bosque mesófilo de montaña de Omiltemi también ha sido señalada como marginal en términos de su latitud y altitud (Meave *et al.*, 1992), lo que apunta a la posible generalización de que la menor diversidad es una característica de bosques mesófilos ubicados en el margen inferior de disponibilidad de agua donde se puede desarrollar este tipo de vegetación. Una explicación alternativa es que Omiltemi, al igual que Teipan, no tienen contacto con selva tropicales húmedas propias de altitudes más bajas, cuyos elementos llegan a mezclarse con la vegetación de montaña, enriqueciendo su composición florística.

Composición florística

Las familias presentes en la parcela estudiada han sido reportadas con frecuencia para los bosques tropicales húmedos de montaña de América de los que se dispone de información estructural (Meave *et al.*, 1992; Valencia y Jorgensen, 1992; Madsen y Ollgaard, 1993; Jorgensen *et al.*, 1995; Valencia, 1995; Lieberman *et al.*, 1996; Monedero, 1998; Smith y Killeen, 1998; Arellanes-C., 2000). Tomando en cuenta la escala de estudio, Teipan comparte un mayor número de géneros y especies con áreas iguales de bosques mesófilos ubicados en la Sierra Madre del Sur; con el bosque de Manantlán (Jalisco) comparte 21 géneros y 7 especies; con Omiltemi (Guerrero) 16 géneros y 6 especies, y con ambos comparte 15 géneros: *Clethra*, *Cornus*, *Meliosma*, *Miconia*, *Oreopanax*, *Parathesis*, *Prunus*, *Quercus*, *Saurauia*, *Styrax*, *Ternstroemia*, *Trichilia*, *Turpinia*, *Viburnum* y *Zinowiewia*. El bosque de Teipan también es parecido florísticamente a los bosques del centro de Veracruz y de Tamaulipas, con 14 y 11

géneros compartidos, respectivamente. Algunos de estos géneros también son propios de la estructura de los bosques ubicados en la Sierra Norte de Oaxaca y Chiapas, aunque con algunos de ellos sólo comparte tres o cuatro géneros, aunque también hay géneros bien representados entre estas comunidades, p. ej. *Clethra*, *Cleyera*, *Oreopanax*, *Saurauia*, *Styrax*, *Ternstroemia* y *Turpinia*. Estos resultados muestran que la composición florística arbórea del bosque de Teipan es más afín a los bosques de la Sierra Madre del Sur.

En síntesis, la menor diversidad de especies y la composición florística particular del bosque de Teipan parecen estar fuertemente influenciadas por una condición de menor humedad que, en general, ocurre en la Sierra Madre del Sur y que se comparte con todas las regiones de la vertiente pacífica del país (Rzedowski, 1978; García de Miranda, 1989).

Conclusiones

- (1) El bosque mesófilo de montaña de Teipan, dentro de la parcela estudiada, está dominado por *Cornus disciflora*, la especie más abundante y con el mayor valor de área basal, y por *Quercus ocoteifolia*, subdominante por su valor alto de área basal. El área basal alta y la baja densidad sugieren que se trata de un bosque relativamente maduro. Éste presenta una clara estratificación y una altura general del dosel de 11 a 30 m. En conjunto, sus valores estructurales lo ubican dentro de los llamados "lower montane rain forests" *sensu* Grubb y Tanner (1976), Grubb (1977) y Richards (1996).
- (2) El estrato inferior del dosel está constituido por individuos de 2 a 11 m de altura y definido estructuralmente por *Psychotria galeottiana* y *Miconia* sp. nov.; la composición florística incluye principalmente a *Berberis moranensis*, *Fuchsia arborescens*, *Myrcianthes fragans*, *Parathesis* sp., *Prunus brachybotria*, *Sapium* sp., *Trichilia havanensis*, *Vallesia aurantiaca* y *Viburnum membranaceum*. El estrato superior de 11 a 30 m y con algunos individuos emergentes, está constituido por *Arbutus xalapensis*, *Pinus chiapensis*, *Quercus affinis*, *Quercus candicans*, *Quercus glabrecens*, *Quercus ocoteifolia*, *Quercus sapotiifolia* y *Quercus skinneri*.
- (3) La clara estratificación vertical encontrada, así como la presencia de individuos policaulescentes, es probablemente resultado de la dinámica del dosel, la cual se manifiesta a través de la frecuente caída de árboles y ramas grandes. Aunque los individuos policaulescentes son un punto a explorar dentro de este tipo de comunidades vegetales.
- (4) La estructura del bosque mesófilo de Teipan en la parcela estudiada es homogénea. Sin embargo, algunas especies muestran una distribución diferencial como respuesta a los microambientes generados por la topográfica y por la dinámica propia del dosel del bosque.
- (5) La dominancia de *Cornus disciflora*, y la subdominancia de una de *Quercus ocoteifolia*, sugieren que el bosque de Teipan se desarrolla bajo una menor humedad.

(6) La baja diversidad y la composición florística particular de la parcela de Teipan parecen estar relacionados con el hecho de que este bosque está embebido en una matriz de vegetación tropical y templada seca (selva baja caducifolia y encinares secos); es posible que esta situación limite fuertemente el establecimiento de especies intolerantes a la combinación de bajas temperaturas y mayor humedad. Si este rasgo se comparte con otros bosques mesófilos de la Sierra Madre del Sur, podría ser la explicación de la alta similitud con el bosque de Omiltemi, localizado en la misma sierra.

LITERATURA CITADA

- Acosta, C. S. (1997) Afinidades fitogeográficas del bosque mesófilo de montaña de la zona de Pluma Hidalgo, Oaxaca, México. *Polibotánica*, **6**: 25-39.
- Alcántara A., O. y Luna V., I. (2001) Análisis florístico de dos áreas con bosque mesófilo de montaña en el estado de Hidalgo, México: Eloxochitlán y Tlahuelompa. *Acta Botanica Mexicana*, **54**: 51-87.
- Alcántara A., O. y Luna V., I. (1997) Florística y análisis biogeográfico del bosque mesófilo de montaña de Tenango de Doria, Hidalgo, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica*, **68**: 57-106.
- Alder, D. y Synnott, T. J. (1992) *Permanent Sample Plot Techniques for Mixed Tropical Forest*. Tropical Forestry Papers 25. Oxford Forestry Institute, Oxford.
- Álvarez del Castillo, C. (1977) Estudio ecológico y florístico del cráter del volcán de San Martín Tuxtla, Ver., México. *Biótica*, **2**: 3-54.
- Anónimo. (1981) *Atlas Nacional del Medio Físico*. Secretaría de Programación y Presupuesto, Dirección General de Geografía del Territorio Nacional, México, D.F.
- Arellanes-C., Y. (2000) Análisis estructural de un bosque mesófilo de montaña de *Ticodendron incognitum* en la Sierra Norte de Oaxaca, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Barthlott, W., Schmit-Neuerburg, V., Nieder, J. y Engwald, S. (2001) Diversity and abundance of vascular epiphytes: a comparison of secondary vegetation and primary montane rain forest in Venezuelan Andes. *Plant Ecology*, **152**: 145-156.
- Beard, J. S. (1955) The classification of tropical American vegetation types. *Ecology*, **36**: 89-100.
- Bongers. F. (2001) Methods to assess tropical rain forest canopy structure: an overview. *Plant Ecology*, **153**: 263-277.
- Boyle, B. L. (1996) *Changes on Altitudinal and Latitudinal Gradients in Neotropical Montane Forests*. Tesis Doctoral, Washington University, St. Louis, Missouri.
- Bracho, R. (1987) Edafología. En: *El Bosque Mesófilo de Montaña de Tamaulipas*. (eds. H. Puig y R. Bracho) Instituto de Ecología, México, D.F.
- Breedlove, D. E. (1973) The phytogeography and vegetation of Chiapas (Mexico). En: *Vegetation and Vegetational History of Northern Latin America* (ed. A. Graham), pp. 149-165. Elsevier, Amsterdam.
- Bruijnzeel, L. A. y Proctor, J. (1995) Hydrology and biochemistry of tropical montane cloud forests: What do we really know?. En: *Tropical Montane Cloud Forest* (eds. L. Hamilton, J. O. Juvik y F. N. Scatena), pp. 38-78. Springer-Verlag, Nueva York.
- Bruijnzeel, L. A. y Veneklass, E. J. (1998) Climatic conditions and tropical montane forest productivity: the fog has not lifted yet. *Ecology*, **79**: 3-9.
- Bruijnzeel, L. A., Waterloo, M. J., Proctor, J., Kuiters, A. T. y Kotterink, B. (1993) Hydrological observations in the montane rain forest on Gunung Silam, Sabah, Malaysia, with special reference to the "Massenerhebung" effect. *Journal of Ecology*,

- Campos-Villanueva, A. y Villaseñor, J. L. (1995) Estudio florístico de la porción central del municipio de San Jerónimo Coatlán, Distrito de Miahuatlán (Oaxaca). *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **56**: 95-120.
- Carlson, M. C. (1954) Floral elements of the pine-oak-liquidambar forest of Montebello, Chiapas, México. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **81**: 387-399.
- Cartujano, S., Zamudio, S., Alcántara, O. y Luna, I. (2002) El bosque mesófilo de montaña en el municipio de Landa de Matamoros, Querétaro, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **70**: 13-43.
- Challenger, A. (1998) *Utilización y Conservación de los Ecosistemas Terrestres de México. Pasado, Presente y Futuro*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Instituto de Biología (UNAM) y Agrupación Sierra Madre, S.C., México, D.F.
- Cleef, A. M., Rangel, O., Van der Hammen, T. y Jaramillo, R. (1984) La vegetación de las selvas del transecto Buritaca. *Ecoandes*, **2**: 267-406.
- Colwell, R. K. (2001) *EstimateS V6.0b1. Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples*. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- Cox, W. J. (1993) *Laboratory Manual of General Ecology*. 7a. ed., San Diego State University. San Diego.
- Crowther, J. (1982) Ecological observations in a tropical karst terrain, West Malaysia, I. Variations in topography, soils and vegetation. *Journal of Biogeography*, **9**: 65-78.
- Dezzeo, N., Hernández, L. y Fölster, H. (1997) Canopy dieback in lower forests of Alto Urimán, Venezuelan Guayana. *Plant Ecology*, **132**: 197-209.
- Dillon, W. R. y Goldstein, M. (1984) *Multivariate Methods and Applications*. John Wiley & Sons. Nueva York.
- Doumenge, C., Gimour, D., Ruiz, M. y Blockhus, J. (1995) Tropical montane cloud forests: conservation status and management issues. En: *Tropical Montane Cloud Forest* (eds. L. Hamilton, J. O. Juvik y F. N. Scatena), pp. 24-37. Springer-Verlag, Nueva York.
- Dunphy, B. K., Murphy, P. G. y Lugo, A. E. (2000) The tendency for trees to be multiple-stemmed in tropical and subtropical dry forest: Studies of Guanica forest, Puerto Rico. *Tropical Ecology*, **41**: 161-167.
- Edwards, P. J. y Grubb, P. J. (1977) Studies of mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea. I. The distribution of organic matter in vegetation and soil. *Journal of Ecology*, **65**: 943-969.
- Ferrusquía-Villafranca, J. (1998) Geología de México: una sinopsis. En: *Diversidad Biológica de México: Orígenes y Distribución* (eds. T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa), pp. 3-108. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Flores-Villela, O. y Navarro, A. G. (1993) Un análisis de los vertebrados terrestres endémicos de Mesoamérica en México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* (edición especial), **44**: 387-395.

- García de Miranda, E. (1989) *Apuntes de Climatología*. Editado por la autora. México, D.F.
- Gallardo, C., Meave, J. y Rincón, A. (1998) Plantas leñosas raras del bosque mesófilo de montaña. IV. *Cyrilla racemiflora* L. (Cyrillaceae). *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 62: 183-186.
- Gauch, H. G. (1982) *Multivariate Analysis in Community Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gentry, A. H. (1988) Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75: 1-34.
- Gentry, A. H. (1995) Patterns of diversity and floristics composition in neotropical montane forests. En: *Biodiversity and Conservation of Neotropical Forests* (eds. S. P. Churchill, H. Balslev, M. Forero y J. L. Lutein), pp. 103-126. The New York Botanical Garden Press, Nueva York.
- Goldsmith, F. B., Harrison, C. M. y Morton, A. J. (1976) Description and analysis of vegetation. *Methods in Plant Ecology* (eds P. Moore y S. B. Chapman), pp. 437-521. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Gómez-Pompa, A. (1982) *Ecología de la Vegetación de Veracruz*. Instituto de Investigaciones sobre Recursos Bióticos A.C., Xalapa.
- Grubb, P. J. (1977) Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: with special reference to mineral nutrition. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 8: 83-107.
- Grubb, P. J., Lloyd, J. R., Pennigton, T. D. y Whitmore, T. C. (1963) A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador. I. The forest structure, physiognomy and floristics. *Journal of Ecology*, 51: 567-601.
- Grubb, P. J. y Tanner, V. J. (1976) The montane forest and soils of Jamaica: a reassessment. *Journal of the Arnold Arboretum*, 57: 313-368.
- Hair, J. F., Anderson, R. E., Tatham, R. L. y Black, W. C. (1995) *Multivariate Data Analysis with Readings*. 4a ed. Prentice Hall, Nueva Jersey.
- Hallé, F., Oldeman, R. A. A. y Tomlinson, P. B. (1978) *Tropical Trees and Forests. An Architectural Analysis*. Springer-Verlag, Berlín.
- Hamilton, L. S., Juvik, J. O. y Scatena, F. N. (1995) The Puerto Rico tropical cloud forest symposium: Introduction and workshop synthesis. En: *Tropical Montane Cloud Forest* (eds. L. Hamilton, J. O. Juvik y F. N. Scatena), pp. 1-23. Springer-Verlag, Nueva York.
- Hayek, L. C. y Buzas, M. A. (1997) *Surveying Natural Populations*. Columbia University Press, Nueva York.
- Heany, A. y Proctor, J. (1990) Preliminary studies on forest structure and floristics on Volcan Barva, Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 6: 307-320.
- Holdridge, L. R. (1978) *Ecología Basada en Zonas de Vida*. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura, San José.
- IG-UNAM (Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México) (1970) Carta de Climas. 1:500,000. Oaxaca. 14Q-VIII. Instituto de Geografía, Universidad Nacional

Autónoma de México, México D.F.

- INEGI (1984a) Carta de efectos climáticos regionales, mayo-octubre. 1:250,000. Juchitán E15-10, D15-1. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. México, D.F.
- INEGI (1984b) Carta de efectos climáticos regionales, noviembre-abril. 1:250,000. Juchitán E15-10, D15-1. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. México, D.F.
- INEGI (1985) Carta de Uso de suelo y vegetación. 1:250,000. Juchitán E15-10, D15-1. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. México, D.F.
- INEGI (1988a) Carta de Hidrología, Aguas subterráneas. 1:250,000. Juchitán E15-10, D15-1. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. México, D.F.
- INEGI (1988b) Carta Hidrología, Aguas superficiales. 1:250,000. Juchitán E15-10, D15-1. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. México, D.F.
- INEGI (1989) Carta Geológica. 1:250,000. Juchitán E15-10, D15-1. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. México, D.F.
- INEGI (1996) Carta Topográfica. 1:50,000. Juchitán E15-10, D15-1. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. México, D.F.
- Infante, G. S. (1984) *Métodos Estadísticos: un Enfoque Interdisciplinario*. Editorial Trillas, México, D.F.
- Johnson, D. E. (2000) *Métodos Multivariados Aplicados al Análisis de Datos*. International Thomson Editores, México, D.F.
- Jorgensen, P. M., Ulloa, U. C., Madsen, J. E. y Valencia, R. R. (1995) A floristic analysis of the high Andes of Ecuador. En: *Biodiversity and Conservation of Neotropical Forests* (eds S. P. Churchill, H. Balslev, M. Forero y J. L. Lutein), pp. 221-237. The New York Botanical Garden Press. Nueva York.
- Kappelle, M. (1992) Structural and floristic differences between wet Atlantic and moist Pacific montane *Myrsine-Quercus* forest in Costa Rica. *An Andean Ecosystem Under Human Influence* (eds H. Balslev y J. L. Lutein), pp. 61-70. Academic Press, Londres.
- Kappelle, M. (1996) *Los Bosques de Roble (Quercus) de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica. Biodiversidad, Ecología, Conservación y Desarrollo*. Instituto de Biodiversidad y Universidad de Amsterdam. Wageningen.
- Kappelle, M., Uffelen, J. y Cleef, A. M. (1995) Altitudinal zonation of montane *Quercus* forests along two transects in Chirripó National Park, Costa Rica. *Vegetatio*, **119**: 119-153.
- Kershaw, K. A. (1973) *Quantitative and Dynamic Plant Ecology*. Edward Arnold, Londres.
- Krebs, C. J. (1978) *Ecology. The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. Harper Collins, Nueva York.
- Lande, R. (1996) Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos*, **76**: 5-13.
- Leigh, G. L. (1975) Structure and climate in tropical rain forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **6**: 67-86.
- Leopold, S. A. (1959) Vegetation zones of Mexico. *Ecology*, **31**: 507-518.

- Lieberman, D., Lieberman, M., Peralta, R. y Hartshorn, G. (1996) Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology*, **84**: 137-152.
- Lieberman, M. y Lieberman, D. (1994) Patterns of density and dispersion of forest trees. En: *La Selva. Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest*. (eds. L. A. Mc Dade, K. S. Bawa, H. A. Hespenehede y G. S. Hartshorn), pp. 106-119. University of Chicago Press, Chicago.
- Long, A. y Heath, M. (1991) Flora of the El Triunfo Biosphere Reserve, Chiapas, Mexico. A preliminary floristic inventory and the plant communities of polygon 1. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica*, **62**: 133-172.
- Luna, I., Almeida, L., Villers, L. y Lorenzo, L. (1988) Reconocimiento florístico y consideraciones fitogeográficas del bosque mesófilo de montaña de Teocelo, Veracruz. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **48**: 35-63.
- Luna-Vega, I., Almeida-Leñero, L. y Llorente-Bousquets, J. (1989) Florística y aspectos fitogeográficos del bosque mesófilo de montaña de las cañadas de Ocuilan, Estados de Morelos y México. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica*, **59**: 63-87.
- Luna V., I., Ocegerra C., S. y Alcántara A., O. (1994) Florística y notas biogeográficas del bosque mesófilo de montaña del municipio de Tlanchinol. Hidalgo, México. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica*, **65**: 31-62.
- Luna, I., Velázquez, A y Velázquez, E. (2001) México. En: *Bosques nublados del Neotrópico* (eds. M. Kappelle y A. D. Brown) pp. 183-229. Instituto Nacional de Biodiversidad, San José, Costa Rica.
- Madsen, J. E. y Ollgaard, B. (1993) Floristic composition, structure and dynamics of an upper montane rain forest in Southern Ecuador. *Nordic Journal of Botany*, **14**: 403-423.
- Magurran, A. E. (1988) *Ecological Diversity and its Measurement*. Princeton University Press, Princeton.
- Martínez-Ramos, M. (1994) Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **54**: 179-224.
- Matteucci, S. D. y Colma, A. (1982) *Metodología para el Estudio de la Vegetación*. Organización de los Estados Americanos. Washington, D.C.
- Mayorga-Saucedo, R., Alcántara-Ayala, O. y Luna-Vega, I. (1998) Florística del bosque mesófilo de montaña de Molocotlán, Molango-Xochicoatlán, Hidalgo, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **63**: 101-119.
- McGroddy, M. y Siver, W. L. (2000) Variations in belowground carbon storage and soil CO₂ flux rates along a wet tropical climate gradient. *Biotropica*, **32**: 625-632.
- Meave del Castillo, J. (1990) *Estructura y Composición de la Selva Alta Perennifolia de los Alrededores de Bonampak*. Instituto Nacional de Antropología e Historia. México, D.F.
- Meave, J., Gallardo, C. y Rincón, A. (1996) Plantas raras del bosque mesófilo de montaña. II. *Ticodendron incognitum* Gómez-Laurito & Gómez P. (Ticodendraceae). *Boletín de la*

Sociedad Botánica de México, **59**: 149-152.

- Meave, J., Soto, M., Calvo, L., Paz, H. y Valencia, S. (1992) Análisis sinecológico del bosque mesófilo de montaña de Omiltemi, Guerrero. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **52**: 31-77.
- Miranda, F. (1947) Estudios sobre la vegetación de México. V. Rasgos de la vegetación de la Cuenca del Río Balsas. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, **8**: 95-114.
- Miranda, F. (1952) La vegetación de Chiapas. Ediciones del Gobierno del Estado. Tuxtla Gutiérrez.
- Miranda, F. y Hernández-X., E. (1963) Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **28**: 29-179.
- Monedero, C. (1998) Quantitative analysis of the arboreal structure in a tropical cloud forest: ramal interior of the Cordillera de la Costa, Loma de Hierro (Estado Aragna), Venezuela. En: *Forest Biodiversity in North, Central and South America, and the Caribbean: Research and Monitoring* (ed. F. Dallmeier) pp. 427-447. Man and the Biosphere Series, vol. 21. Parthenon, Nueva York.
- Mueller-Dombois, D. y Ellenberg, H. (1974) *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. John Wiley & Sons, Nueva York.
- Pendry, C. A. y Proctor, J. (1996) The causes of altitudinal zonation of rain forests on Bukit Belalong, Brunei. *Journal of Ecology*, **84**: 407-418.
- Pendry, C. A. y Proctor, J. (1997) Altitudinal zonation of rain forest on Bukit Belalong, Brunei: soils, forest structure and floristics. *Journal of Tropical Ecology*, **13**: 221-241.
- Pielou, E. C. (1969) *An Introduction to Mathematical Ecology*. John Wiley & Sons, Nueva York.
- Poole, R. W. (1974) *An Introduction to Quantitative Ecology*. Mc Graw-Hill, Nueva York.
- Popma, J., Bongers, F. y Meave del Castillo, J. (1988) Patterns in the vertical structure of the tropical lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio*, **74**: 81-91.
- Porta, J. (1995) *Edafología para la Agricultura y el Medio Ambiente*. Mundi-Prensa, Madrid.
- Puig, H., Bracho, R. y Sosa, V. (1983) Composición florística y estructura del bosque mesófilo de montaña de Gómez Farías, Tamaulipas, México. *Biótica*, **8**: 339-359.
- Raich, J. W. (1998) Aboveground productivity and soil respiration in three Hawaiian rain forests. *Forest Ecology and Management*, **107**: 309-318.
- Ramírez-Marcial, N. (2001) Diversidad florística del bosque mesófilo en el Norte de Chiapas y su relación con México y Centroamérica. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **69**: 63-76.
- Richards, P. W. (1996) *The Tropical Rain Forest: An Ecological Study*. 2a. ed., Cambridge University Press, Cambridge.
- Ruiz-Jiménez, C. A., Meave, J. y Contreras-Jiménez, J. L. (2000) El bosque mesófilo de la región de Puerto Soledad (Oaxaca), México: análisis estructural. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **65**: 23-67.
- Rzedowski, J. (1963) El extremo boreal siempre-verde en Norteamérica continental. *Vegetatio*,

- Rzedowski, J. (1978) *Vegetación de México*. Limusa. México, D.F.
- Rzedowski, J. (1996) Análisis preliminar de la flora fanerogámica de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botanica Mexicana*, **35**: 25-44.
- Rzedowski, J. y McVaugh, R. (1966) La vegetación de la Nueva Galicia. *Contributions of the University of Chicago Herbarium*, **9**: 1-123.
- Rzedowski, J. y Palacios-Chávez, R. (1977) El bosque de *Engelhardtia (Orumunnea) mexicana* en la región de la Chinantla (Oaxaca). Una reliquia del Cenozoico. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **36**: 93-123.
- Salazar Chávez, G. (1993) Orquídeas. En: *Historia del Parque Ecológico Estatal de Omiltemi, Chilpancingo, Guerrero, México* (eds. I. Luna-Vega y J. Llorente), pp. 251-258. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Santiago P., A. L. y Jardel P., E. J. (1993) Composición y estructura del bosque mesófilo de montaña en la Sierra de Manantlán, Jalisco-Colima. *Biotam*, **5**: 13-26.
- Schuur, E. A. G., Chadwick, O. A. y Matson, P. A. (2001) Carbon cycling and soil carbon storage in mesic to wet Hawaiian montane forests. *Ecology*, **82**: 3182-3196.
- Smith, D. N. y Killeen, T. J. (1998) A comparison of the structure and composition of montane and lowland tropical forest in the Serranía Pílon Lajas, Beni, Bolivia. En: *Forest Biodiversity in North, Central and South America, and the Caribbean: Research and Monitoring* (ed. F. Dallmeier) pp. 681-701. Man and the Biosphere Series, vol. 21. Parthenon, Nueva York.
- Solís-Magallanes, J. A. (1990) Observaciones sobre la fenología de un bosque mesófilo de montaña en la Sierra de Manantlán, Jalisco-Colima. *Biotam*, **5**: 13-26.
- Stadtmüller, T. (1987) *Los Bosques Nublados en el Trópico Húmedo*. Universidad de las Naciones Unidas. San José, Costa Rica.
- STATSOFT INC. (1998) STATISTICA for Windows. Manual Ver. 6.0. Tulsa, Oklahoma.
- Sugden, A. M. (1982) The vegetation of the Serranía de Macuira, Guajira, Colombia: a contrast of arid lowlands and an isolated cloud forest. *Journal of Arnold Arboretum*, **63**: 1-30.
- Tanner, E. V. J. (1977) Four montane rain forest of Jamaica: A quantitative characterization of the floristic, the soils and the foliar mineral levels, and a discussion of the interrelations. *Journal of Ecology*, **65**: 883-918.
- Tanner, E. V. J., Kapos, V., Freskos, S., Healey, J. R. y Theobald, A. M. (1990) Nitrogen and phosphorus fertilization of Jamaican montane forest trees. *Journal of Tropical Ecology*, **6**: 231-238.
- Tanner, E. V. J., Vitousek, P. M. y Cuevas, E. (1998) Experimental investigation of nutrient limitation of forest growth on wet tropical mountains. *Ecology*, **79**: 10-22.
- Valencia, R. R. (1995) Composition and structure of an Andean forest fragment in eastern Ecuador. En: *Biodiversity and Conservation of Neotropical Forests* (eds. S. P. Churchill, H. Balslev, M. Forero y J. L. Lutein), pp. 239-249. The New York Botanical Garden Press. Nueva York.

- Valencia, R. y Jorgensen, P. M. (1992) Composition and structure of a humid montane forest and the Pasochoa Volcano, Ecuador. *Nordic Journal of Botany*, **12**: 239-247.
- Van Tongeren, O. F. R. (1995) Cluster analysis. En: *Data Analysis in Community and Landscape Ecology* (eds. R. H. G. Jongman, C. J. F. Ter Braak y O. F. R. Van Tongeren), pp. 174-212. Cambridge University Press, Cambridge.
- Vázquez-García, J. A. (1995) Cloud forest archipelagos: preservation of fragmented montane ecosystems in tropical America. En: *Tropical Montane Cloud Forest* (eds. L. Hamilton, J. O. Juvik y F. N. Scatena), pp. 125-137. Springer-Verlag, Nueva York.
- Vázquez-G., J. A. y Givnish, T. J. (1998) Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure and diversity in the Sierra de Manantlán. *Journal of Ecology*, **86**: 999-1020.
- Velázquez-Rosas, N., Meave, J. y Vázquez-Santana, S. (2002) Elevational variation of leaf traits in montane rain forest tree species at La Chinantla, Southern México. *Biotropica*, **34**: 534-546.
- Vogelmann, H. W. (1973) Fog precipitation in cloud forest of eastern México. *BioScience*, **23**: 96-100.
- Waide, R. B., Zimmerman, J. K. y Scatena, F. N. (1998) Controls of primary productivity: lessons from the Luquillo mountains in Puerto Rico. *Ecology*, **79**: 31-37.
- Weaver, P. L. y Murphy, P. G. (1990) Forest structure and productivity in Puerto Rico's Luquillo Mountains. *Biotropica*, **22**: 69-82.
- Webster, G. L. (1995) The panorama of Neotropical cloud forest. En: *Biodiversity and Conservation of Neotropical Forests* (eds. S. P. Churchill, H. Balslev, E. Forero y J. L. Lutein), pp. 53-77. The New York Botanical Garden Press. Nueva York.
- Whitmore, T. C. (1975) *Tropical Rain Forest of the Far East*. Clarendon Press, Oxford.
- Williams-Linera, G. (1991) Nota sobre la estructura del estrato arbóreo del bosque mesófilo de montaña en los alrededores del campamento "El Triunfo" Chiapas. *Acta Botanica Mexicana*, **13**: 1-7.
- Williams-Linera, G., Pérez-García, I. y Tolome, J. (1996) El bosque mesófilo de montaña y un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México. *La Ciencia y El Hombre*, **23**: 149-161.
- Williams-Linera, G. y Tolome, J. (1996) Litterfall, temperate and tropical dominant trees and climate in a Mexican lower montane forest. *Biotropica*, **28**: 649-656.
- Zar, J. H. (1999) *Biostatistical Analysis*. 4a ed. Prentice Hall, Upper Saddle River.
- Zuill, H. A y Lathrop, E. W. (1975) The structure and climate of tropical montane forest and an associated pine-oak-liquidambar forest in the northern highlands of Chiapas, México, *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica*, **46**: 73-118.