



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN
EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO
FORESTAL

**Estructura y distribución espacial de un bosque de
Pinus chiapensis en la Sierra Sur de Oaxaca**

GONZALO LÓPEZ GIJÓN

T E S I S

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MÉXICO

2007

La presente tesis titulada "Estructura y distribución espacial de un bosque de *Pinus chiapensis* en la Sierra Sur de Oaxaca", realizada por el alumno GONZALO LÓPEZ GIJÓN, bajo la dirección del consejo particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

**MAESTRO EN CIENCIAS
FORESTAL**

Consejo Particular

CONSEJERA

Dra. Patricia Hernández de la Rosa

ASESOR

Dr. Gregorio Ángeles Pérez

ASESOR

Dr. Lauro López Mata

Montecillo, Texcoco, Estado de México, Abril de 2007

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), por el apoyo otorgado para lograr este grado académico.

Al Colegio de Postgraduados (CP), Campus Montecillo, por ser una Institución de Enseñanza e Investigación de excelencia en México y en especial al Postgrado Forestal.

A la Dra. Patricia Hernández de la Rosa, mi profesora consejera y directora de tesis, por todas las enseñanzas, atenciones y apoyo incondicional brindado en todos los momentos, demostrando su calidad científica y humana hacia mí.

Al Dr. Gregorio Ángeles Pérez por ser mi asesor, quien con paciencia y dedicación aportó su gran experiencia para que se llevara a cabo este trabajo.

Al Dr. Lauro López Mata, por haberme encausado para la realización del presente trabajo y por su amistad demostrada en todo momento.

Al Dr. Arnulfo Aldrete por su calidad humana y apoyo brindado durante mi estancia en el Colegio de Postgraduados.

A la Dra. Oliva Godinez Ibarra por su amistad y las aportaciones realizadas en esta investigación. Al Dr. Héctor M. de los Santos P. por su ayuda y tiempo para obtener el modelo de edad.

A los profesores del Postgrado Forestal, quienes me brindaron sus conocimientos y apoyo en todo momento.

A mis compañeros del Colegio que por temor a omitir nombres no menciono individualmente.

Finalmente, a mi comunidad: San Jerónimo Coatlán, Oaxaca por permitir que se llevara a cabo este estudio y porque me brindó la oportunidad de trabajar en sus bosques y de esta forma encausarme en este maravilloso mundo de la silvicultura.

DEDICATORIA

A MIS PADRES MARÍA GIJÓN Y GONZALO LÓPEZ RAMÍREZ POR TODO SU APOYO Y EXPERIENCIA, LA CUAL ME AYUDÓ A CONVIVIR CON LOS COMUNEROS DE SAN JERÓNIMO COATLÁN, LOS CUALES SIN TENER CONOCIMIENTOS TÉCNICOS DE SILVICULTURA VIENEN PRACTICANDO UN MANEJO SUSTENTABLE DE LOS RECURSOS.

A MIS HERMANOS: JOSÉ MANUEL, PIRO, GAMALIEL Y BRENDA.

A MIS SOBRINOS: SELENE, IRWIN, SAHADAM, VÍCTOR MANUEL.

PARA JOSÉ LUIS GARCÍA LUIS EL GRAN AMIGO DE LA FAMILIA LÓPEZ DELGADO QUE ES CONSIDERADO UN HERMANO MÁS, CON CARIÑO Y ADMIRACIÓN

AL AMIGO FORTUNATO AGUDO GARCÍA POR SU AMISTAD Y APOYO BRINDADO EN LA FASE DE CAMPO.

A MI ESPOSA CARINA POR TODO EL APOYO QUE ME HA BRINDADO Y POR TODOS LOS MOMENTOS BUENOS Y MALOS QUE HEMOS PASADO.

Y FINALMENTE, A MI HIJO HERNÁN GAEL, DEL CUAL ME PERDÍ ESOS HERMOSOS MOMENTOS QUE PUDE ESTAR A SU LADO.

CONTENIDO

ÍNDICE DE CUADROS.....	v
ÍNDICE DE FIGURAS.....	vi
CAPITULO I. INTRODUCCIÓN GENERAL	1
CAPITULO II. ESTRUCTURA DE BOSQUES MADUROS DE <i>Pinus chiapensis</i> EN OAXACA, MÉXICO.....	3
2.1. RESUMEN.....	3
2.2. ABSTRACT.....	3
2.3. INTRODUCCIÓN	4
2.4. OBJETIVOS	5
2.5. REVISIÓN DE LITERATURA.....	6
2.5.1. Taxonomía y distribución de <i>Pinus chiapensis</i>	6
2.5.2. Estructura de bosques.....	9
2.5.3. Análisis estructural.....	11
2.6. MATERIALES Y MÉTODOS	13
2.6.1. Área de estudio.....	13
2.6.2. Establecimiento de parcelas permanentes.....	15
2.6.3. Análisis de la información	18
2.7. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	21
2.7.1. Variables del sitio.....	21
2.7.2. Análisis estructural.....	23
2.7. CONCLUSIONES	41
CAPITULO III. PATRONES DE DISTRIBUCIÓN ESPACIAL EN BOSQUES DE <i>Pinus chiapensis</i> , OAXACA, MÉXICO.....	42
3.1. RESUMEN.....	42
3.2. ABSTRACT.....	42
3.3. INTRODUCCIÓN	43
3.4. OBJETIVO.....	45
3.5. REVISIÓN DE LITERATURA.....	45
3.5.1. Dinámica de bosques	45
3.5.2. Distribución espacial.....	46
3.6. MATERIALES Y MÉTODOS	50
3.6.1. Área de estudio.....	50
3.6.2. Establecimiento de parcelas permanentes.....	51
3.6.3. Análisis de la información	52
3.7. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	54
3.7.1. Análisis univariado de <i>P. chiapensis</i>	55
3.7.2. Análisis bivariado	60
3.8. CONCLUSIONES	68
CAPITULO IV. CONCLUSIONES GENERALES	69
CAPITULO V. LITERATURA CITADA.....	70
ANEXOS	83

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro		Página
2.1.	Características generales de las parcelas de observación en un bosque de <i>P. chiapensis</i> en la Sierra Sur de Oaxaca	22
2.2.	Composición florística y frecuencia de especies por parcela en el bosque de <i>P. chiapensis</i> en la Sierra Sur de Oaxaca.	24
2.3.	Riqueza, índices de diversidad y prueba de Hutcheson en parcelas de observación en el bosque de <i>P. chiapensis</i> en la Sierra Sur de Oaxaca (DAP \geq 5).	25
2.4.	Atributos estructurales de la vegetación arbórea del bosque de <i>P. chiapensis</i> en la Sierra Sur de Oaxaca (se incluyen individuos con DAP \geq 5 cm).	27
2.5.	Densidad de individuos por estadio de desarrollo y parcela de <i>P. chiapensis</i> en un bosque en la Sierra Sur de Oaxaca.	29
3.1.	Composición florística y densidad de especies en las cuatro parcelas de estudio	55

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura		Página
2.1.	Ubicación del área de estudio en San Jerónimo Coatlán, Oaxaca	14
2.2.	Distribución de categorías diamétricas por hectárea para individuos con $DAP \geq 5$ cm en tres especies presentes en la parcela 1 del bosque de <i>P. chiapensis</i> en la Sierra Sur de Oaxaca	31
2.3	Distribución de categorías diamétricas por hectárea para individuos con $DAP \geq 5$ cm en tres especies presentes en la parcela 2 del bosque de <i>P. chiapensis</i> en la Sierra Sur de Oaxaca	32
2.4	Distribución de categorías diamétricas por hectárea para individuos con $DAP \geq 5$ cm en tres especies presentes en la parcela 3 del bosque de <i>P. chiapensis</i> en la Sierra Sur de Oaxaca	33
2.5	Distribución de categorías diamétricas por hectárea para individuos con $DAP \geq 5$ cm en tres especies presentes en la parcela 4 del bosque de <i>P. chiapensis</i> en la Sierra Sur de Oaxaca	34
2.6	Distribución de categorías de altura por hectárea para individuos con $DAP \geq 5$ cm en tres especies presentes en la parcela 1 del bosque de <i>P. chiapensis</i> en la Sierra Sur de Oaxaca.	36
2.7	Distribución de categorías de altura por hectárea para individuos con $DAP \geq 5$ cm en tres especies presentes en la parcela 2 del bosque de <i>P. chiapensis</i> en la Sierra Sur de Oaxaca.	37
2.8	Distribución de categorías de altura por hectárea para individuos con $DAP \geq 5$ cm en tres especies presentes en la parcela 3 del bosque de <i>P. chiapensis</i> en la Sierra Sur de Oaxaca.	38

Figura		Página
2.9	Distribución de categorías de altura por hectárea para individuos con $DAP \geq 5$ cm en tres especies presentes en la parcela 4 del bosque de <i>P. chiapensis</i> en la Sierra Sur de Oaxaca.	39
2.10	Relación edad-diámetro de <i>P. chiapensis</i> estimada a partir del modelo de Chapman-Richards	40
3.1	Distribución espacial (a) y análisis univariado $L(t)$ para: (b) plántulas (n=165); (c) brinzales (n=198); y (d) adultos (n=34) en la parcela 1 de un bosque de <i>P. chiapensis</i> en la Sierra Sur de Oaxaca. La línea sólida muestra los valores de $L(t)$ y las líneas discontinuas el intervalo de confianza con un 99% de confiabilidad	56
3.2	Distribución espacial (a) y análisis univariado $L(t)$ para: (b) plántulas (n=166); (c) brinzales (n=280); y (d) adultos (n=34) en la parcela 2 en un bosque de <i>P. chiapensis</i> en la Sierra Sur de Oaxaca. La línea sólida muestra los valores de $L(t)$ y las líneas discontinuas el intervalo de confianza con un 99% de confiabilidad	57
3.3	Distribución espacial (a) y análisis univariado $L(t)$ para: (b) plántulas (n=169); (c) brinzales (n=103); y (d) adultos (n=57) en la parcela 3 en un bosque de <i>P. chiapensis</i> en la Sierra Sur de Oaxaca. La línea sólida muestra los valores de $L(t)$ y las líneas discontinuas el intervalo de confianza con un 99% de confiabilidad	58
3.4	Distribución espacial (a) y análisis univariado $L(t)$ para: (b) plántulas (n=168); (c) brinzales (n=231); y (d) adultos (n=58) en la parcela 4 en un bosque de <i>P. chiapensis</i> en la Sierra Sur de Oaxaca. La línea sólida muestra los valores de $L(t)$ y las líneas discontinuas el intervalo de confianza con un 99% de confiabilidad	59
3.5	Matriz de relación espacial $L_{12}(t)$ de la distribución bivariada de <i>P. chiapensis</i> por estadios de desarrollo vs. adultos de <i>P. chiapensis</i> , <i>P. tenuifolia</i> y <i>Q. scytophylla</i> en la parcela 1 en un bosque de <i>P. chiapensis</i> en la Sierra Sur de Oaxaca. La línea sólida muestra los valores de $L_{12}(t)$ y las líneas discontinuas el intervalo de confianza con un 99% de confiabilidad de la relación de independencia.	61

Figura	Página
3.6 Matriz de relación espacial $L_{12}(t)$ de la distribución bivariada de <i>P. chiapensis</i> por estadios de desarrollo vs. adultos de <i>P. chiapensis</i> , <i>P. tenuifolia</i> y <i>Q. scytophylla</i> en la parcela 2 de un bosque de <i>P. chiapensis</i> en la Sierra Sur de Oaxaca. La línea sólida muestra los valores de $L_{12}(t)$ y las líneas discontinuas el intervalo de confianza con un 99% de confiabilidad de la relación de independencia.	62
3.7 Matriz de relación espacial $L_{12}(t)$ de la distribución bivariada de <i>P. chiapensis</i> por estadios de desarrollo vs. adultos de <i>P. chiapensis</i> , <i>P. tenuifolia</i> y <i>Q. scytophylla</i> en la parcela 3 de un bosque de <i>P. chiapensis</i> en la Sierra Sur de Oaxaca. La línea sólida muestra los valores de $L_{12}(t)$ y las líneas discontinuas el intervalo de confianza con un 99% de confiabilidad de la relación de independencia.	63
3.8 Matriz de relación espacial $L_{12}(t)$ de la distribución bivariada de <i>P. chiapensis</i> por estadios de desarrollo vs. adultos de <i>P. chiapensis</i> , <i>P. tenuifolia</i> y <i>Q. scytophylla</i> en la parcela 4 de un bosque de <i>P. chiapensis</i> en la Sierra Sur de Oaxaca. La línea sólida muestra los valores de $L_{12}(t)$ y las líneas discontinuas el intervalo de confianza con un 99% de confiabilidad de la relación de independencia.	64

CAPITULO I. INTRODUCCIÓN GENERAL

La distribución natural de *Pinus chiapensis* (Martínez) Andresen en México es reducida y en la mayoría de los casos severamente fragmentada. Esta especie es reconocida como endémica de México y Guatemala, está considerada en la categoría de protección especial (NOM-059) por la Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT, 2002).

El estado de Oaxaca destaca porque mucha de la información relacionada con las condiciones ambientales donde vegeta tal especie es escasa y en otras prácticamente no se ha generado información alguna. Además, la superficie que ocupan actualmente los rodales de *P. chiapensis* se ha reducido drásticamente. Las principales causas han sido el cambio de uso del suelo y el aprovechamiento forestal sin conocimientos básicos de la especie (Domínguez, 1996).

El estudio de la estructura ayuda a entender la historia, función y futuro de los ecosistemas forestales (Chhetri, 2004). Por su condición, es importante conocer la situación que guarda el bosque de *P. chiapensis* en la Sierra Sur de Oaxaca, que durante décadas se ha aprovechado sin el conocimiento de su autoecología, sin conocer sus hábitos de crecimiento y de regeneración, con la aplicación de tratamientos silvícolas que podrían no asegurar su preservación como recurso renovable para los habitantes del área donde se distribuye en forma natural. La conservación de las poblaciones en la zona de estudio reviste particular importancia ya que también se convierten en áreas de fijación y almacenamiento de carbono y en alimentadoras de los afluentes de la microcuenca Barra de Colotepec que desemboca en el Océano Pacífico.

Por lo anterior, en esta investigación se planteó el establecimiento de parcelas permanentes para el estudio de la especie. En el capítulo II se describe la estructura, composición y riqueza de un bosque natural de *P. chiapensis* localizado en la Sierra Sur de Oaxaca. En el capítulo III se analiza la distribución espacial de la especie bajo estudio y se discuten las relaciones intra e inter-especies que se establecen en el sitio.

Se espera que la información resultante, posible de utilizarse, se incorpore al Programa de Manejo Integral que desde 1989 se lleva a cabo para la especie en el estado de Oaxaca.

CAPITULO II. ESTRUCTURA DE BOSQUES MADUROS DE *Pinus chiapensis* EN OAXACA, MÉXICO

2.1. RESUMEN

Pinus chiapensis es una especie endémica de México y Guatemala, restringida a pequeñas poblaciones y sujeta a una fuerte presión antropogénica. Con la finalidad de obtener información que permita tener conocimiento sobre la estructura, composición, riqueza y diversidad de esta especie se tomaron variables de sitio y dasométricas en San Jerónimo Coatlán, Oaxaca. Se establecieron cuatro parcelas permanentes de observación de 2500 m² las cuales se dividieron en cuadros de 10 x 10 m en donde se midieron las coordenadas x, y de todas las coníferas y hojosas con diámetro normal ≥ 5 cm. Se determinó la composición florística, riqueza, índices de diversidad, valor de importancia relativa (VIR), distribuciones diamétricas, de altura y edad por parcela. Se registró un total de 15 especies diferentes, la familia Pinaceae tuvo una frecuencia relativa de individuos de 76%, seguido de la Fagaceae con 17% y el 7% corresponde a otras siete familias. Las especies con mayor VIR en el sitio fueron *P. chiapensis* (30%), *Quercus scytophylla* (21%) y *P. tenuifolia* (16%), aunque fisiológicamente la especie dominante fue *P. chiapensis*. Los índices de diversidad mostraron valores de 0.62 a 0.86 y diferencias significativas sólo en una de las parcelas. La distribución diamétrica a nivel del sitio tiene la forma de “J” invertida, característica de una población madura. Se registraron diámetros extremos de 1.54 m (medidos a 1.30m), no reportados hasta la fecha, alturas promedio de 51 m y edades estimadas hasta de 250 años.

Palabras clave: Valor de importancia relativa, estructura diamétrica y de altura, índices de diversidad.

2.2. ABSTRACT

Pinus chiapensis is an endemic species of Mexico and Guatemala, restricted to small populations under a strong antropogenic pressure. With the objective to gather data on structure, composition, richness and diversity indexes, dasometric and site variables were measured in San Jerónimo Coatlán, Oaxaca. Four permanent plots (2500 m²) were established and divided in 25 quadrats (10 m x 10 m). Coordinates X, Y were measured in all the coniferous and broadleaf species with diameter ≥ 5 cm (measured at 1.30 m). The floristic composition, richness, diversity indices, relative importance value (VIR), diameter and height distributions, and age by plot were obtained. A total of 15 different species were registered, the Pinaceae family had a relative frequency of 76% individuals, the Fagaceae family with 17% and 7% correspond to other seven families. The species with greater VIR in the site were *P. chiapensis* (30%), *Quercus scytophylla* (21%) and *P. tenuifolia* (16%), although physiologically the dominant species was *P. chiapensis*. The diversity indices showed values of 0.62 to 0.86 and significant differences only in one of the plots. The diametric distribution showed a “J” inverted shape, characteristic of a mature population. Extreme diameters of 1.54 m, not reported to date, average heights of 51 m and estimated ages of 250 years were registered.

Key words: Relative importance value, diameter and height structure, diversity indexes.

2.3. INTRODUCCIÓN

El manejo sustentable de recursos requiere de un detallado conocimiento de la estructura en los ecosistemas en donde se lleven a cabo actividades productivas. Para caracterizar la estructura se requiere conocer las características de los individuos que permitan su clasificación según el tamaño, forma, distribución vertical y horizontal.

La estructura del bosque es producto de la dinámica de los ecosistemas y se ve afectada por una variedad de factores del sitio y las especies que ahí coexisten. Los disturbios naturales e inducidos son componentes fundamentales en la formación de una estructura determinada. El estudio de ésta última puede ayudar a un mejor entendimiento de la historia, función y futuro de un ecosistema forestal (Chhetri, 2004).

Para llevar a acabo la caracterización de las estructuras en el estrato arbóreo es necesario contar con diferentes índices cuantitativos que faciliten el análisis detallado de la influencia antropogénica en los procesos de sucesión natural de diversos ecosistemas forestales (Aguirre, 2004). En general, los principales elementos utilizados para describir la estructura son la fisonomía de la vegetación, la distribución vertical y horizontal de la biomasa, las formas de vida y la composición florística del rodal (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974).

De manera particular *Pinus chiapensis* presenta características estructurales y económicas que generan una fuerte presión humana para su aprovechamiento comercial. Su madera es muy suave y de alta calidad para fabricar un alto número de artículos de carpintería, trabajos de ebanistería, cajas de empaque, resina, y además es extremadamente uniforme y de bajo peso específico (del Castillo, 1996); también puede utilizarse para realizar decoraciones de interiores con chapa y triplay (Donahue *et al.*, 1991).

Dada la importancia de la especie, una de las finalidades del presente trabajo es obtener una base de datos que pueda actualizarse gracias al establecimiento de parcelas permanentes de observación, y de esta manera tener la posibilidad de realizar estudios posteriores que proporcionen mayor conocimiento de la especie en estudio y que en el futuro contribuyan a generar estrategias para dar un manejo forestal idóneo para la especie en lugares que se encuentran bajo aprovechamiento, asegurando la sustentabilidad de la misma. Por otro lado, se espera contribuir a la generación de información específica sobre estructura de *P. chiapensis* en la Sierra Sur del estado de Oaxaca.

2.4. OBJETIVOS

Objetivo general

Describir la estructura y composición de especies en bosques de *Pinus chiapensis* en la región de San Jerónimo Coatlán, Oaxaca.

Objetivos particulares

1. Establecer parcelas permanentes de observación que permitan generar información que en el largo plazo pueda incorporarse al programa de manejo integral que se lleva a cabo en el estado de Oaxaca.
2. Analizar la estructura, composición, riqueza y diversidad de especies en un bosque maduro de *P. chiapensis*.

2.5. REVISIÓN DE LITERATURA

2.5.1. Taxonomía y distribución de *Pinus chiapensis*

El *Pinus chiapensis* (Martínez) Andresen, identificado originalmente como *P. strobus* L. es nativo de América del Norte y causó sorpresa al ser encontrado en el estado de Chiapas, sin haberse localizado en ningún lugar intermedio del centro o el norte de México.

Al principio se pensó que podrían ser árboles cultivados, sin embargo, se demostró que era completamente silvestre. Comparado con ejemplares de *P. strobus* de Estados Unidos no se encontró diferencia específica, aunque fundado en que las hojas son más delgadas y finas, los canales resiníferos son tres en vez de dos y de acuerdo a las características presentes en ejemplares norteamericanos, se consignó como una variedad del *Pinus strobus* L. Andresen en 1966, recomendó que el *P. strobus* var. *chiapensis* Martínez fuera elevado de rango a *Pinus chiapensis* (Martínez) Andresen. Dicha propuesta consideró observaciones de campo de este taxón y evidencias de estudios de morfología y datos de progenie (Martínez, 2000).

Pinus chiapensis es una especie nativa de México y América Central. En México se distribuye en los estados de Chiapas, Guerrero, Oaxaca, Puebla y Veracruz, (Eguiluz, 1988). Fuera de México, Aguilar (1953) citado por Rodríguez (2004) indica que se le encuentra en Guatemala, limitándose a los Departamentos de Huehuetenango y Quiché.

El rango altitudinal de la especie va de 150 a 2300 msnm en latitudes de los 15° a los 19° N (Wright *et al.*, 1996). Por lo anterior, la especie se constituye como uno de los recursos forestales más importantes en las montañas húmedas y áreas subtropicales del sureste mexicano y noreste de Guatemala (del Castillo y Acosta, 2002).

Pinus chiapensis alcanza alturas de 20 a 35 m y puede llegar a medir hasta 50 m con diámetros de 60 a 130 cm (del Castillo *et al.*, 1995; Martínez, 1998; Rodríguez, 2004) en la meseta central y en las montañas del norte de Chiapas. Su floración se presenta en los meses de

marzo y abril, la maduración de conos se presenta en los meses de julio y agosto (Rodríguez, 2004).

La especie habita generalmente en bosques montañosos, subtropicales a templados y cálidos, aledaños a las selvas altas, con gran cantidad de lluvia y neblina. Se encuentra en laderas de cerros, filos de serranías, pequeños lomeríos, cañadas, en zonas rocosas y en terrenos con pendiente de 24 a 42°; cuando las poblaciones se encuentran en lomas tienen pendientes ligeras también se localiza en terrenos expuestos a influencia marítima, en áreas donde existe humedad como son los fondos de los barrancos y laderas de cañadas. Se pueden establecer en exposiciones variadas pero las más comunes son noreste, oeste y sureste (Romero, 2005).

Al ser una de las especies que se distribuye más cerca al nivel del mar, representa un gran potencial para el desarrollo en zonas tropicales y subtropicales, sobre todo considerando que en general tiene incrementos que se reportan como muy buenos (Romero, 2005). De acuerdo con Domínguez (1996) *P. chiapensis* alcanza diámetros de 60 a 65 cm y alturas de 25 a 30 m a la edad de 30 años lo que representa incrementos anuales promedio de 2 a 2.17 cm en diámetro y de 0.83 a 1.0 m en altura, por lo que es considerado un árbol de rápido crecimiento. Domínguez (1996) menciona que en África, Asia y América se ha evaluado la productividad de diferentes procedencias y los resultados obtenidos indican que puede alcanzar alturas de 8 a 18.3 m y de 8.3 a 29.5 cm de diámetro con edades de 3.5 a 12.5 años, respectivamente.

Vegetación

En el estado de Puebla y en diferentes regiones de México donde se distribuye *P. chiapensis* se encuentra asociado con *P. pseudostrabus*, *Liquidambar styraciflua*, *Ostrya* spp. y *Platanus* spp. En Veracruz coexiste con *Platanus mexicana* y *Ulmus mexicana* en la zona de

transición entre el bosque caducifolio y selva mediana subperenifolia (del Castillo *et al.*, 1995; Romero, 2005).

En Oaxaca y Guerrero, se reporta en asociación con *Quercus acutifolia*, *Carpinus caroliniana*, *Pinus ayacahuite* y *P. patula* var. *longepedunculata*, *Podocarpus* spp., *Clethra* spp., *Fraxinus* spp., *Populus* spp. y varias especies de Lauráceas (Eguiluz, 1978).

Del Castillo (1996) reporta que la especie se desarrolla principalmente en bosques de pino-encino, encino o en bosques mesófilos de montaña en donde es muy común observarlo en asociación con *Liquidambar styraciflua*. En Los Chimalapas se encuentra en la selva alta perennifolia y en bosques de encino, principalmente en cañadas húmedas y en los bosques mesófilos de montaña aunque también se puede encontrar en forma de bosque secundario. En general se considera que *P. chiapensis* es una especie con regulación denso-dependiente a expensas de individuos de crecimiento más lento (del Castillo, 1996).

Suelos

Los suelos donde se distribuye esta especie pueden presentar grados de perturbación ligeros y en algunos casos erosión. Sin embargo, en localidades de Oaxaca, Guerrero y Chiapas el cambio de uso de suelo por frutales o café ejerce una alta presión para su permanencia (Romero, 2005).

En su rango de distribución natural los suelos son profundos, areno-arcillosos y con pH de 5.5 a 6.5 (Martínez, 2000) aunque Rodríguez (2004) reporta valores de 4.5 y 5.5 en las comunidades de Atzalán, Ver. y Tlatlauquitepec, Pue. con suelos de buen drenaje, areno-limosos y arcillo-areno-limosos y con profundidades mayores a 1 m. En la región de San Francisco Coatlán, Oax. se presentó una textura arcillo-arenosa de color pardo oscuro y un pH

de 5.0 (Domínguez, 1996). En Oaxaca y Guerrero los suelos presentan una textura arenosarcillosa, con una menor profundidad que las anteriores y buen drenaje (Téllez, 1999).

En localidades de Chiapas se encuentra en suelos con bajos contenidos de nitrógeno, fósforo, potasio, calcio y en general baja fertilidad (Romero, 2005) aunque también se le puede encontrar en suelos de color gris oscuro, arcilloso limoso y ricos en materia orgánica (Martínez, 2000).

El crecimiento secundario se ve limitado por los niveles de potasio presentes pero en general tiende a aumentar directamente con las concentraciones de potasio y caso contrario ocurre cuando aumentan los niveles de calcio (del Castillo, 1996).

2.5.2. Estructura de bosques

Se entiende por estructura la organización espacial de los individuos que forman un rodal, tipo de vegetación o una asociación de plantas. En general se considera que los elementos primarios son la forma de crecimiento, la estratificación y cobertura. En los estudios de ecología de la vegetación se consideran principalmente cinco niveles estructurales que se integran de manera jerárquica y que incluyen la fisonomía de la vegetación, la distribución vertical y horizontal de la biomasa, las formas de vida y la composición florística y del rodal (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974).

En el caso de comunidades forestales la estructura es un indicador de la composición de especies, de los diversos procesos y condiciones ecológicas que se lleva a cabo dentro del ecosistema y cuando mas favorables sean las condiciones, particularmente las de humedad, mayor será el número de estratos que se van a presentar. Cada estrato posee un microclima y normalmente una comunidad diferenciada de fauna silvestre asociada (Hunter, 1990).

Los aspectos más relevantes del estudio de la estructura de las masas forestales son la distribución en el rodal y la diferenciación en diámetro, altura y tamaño de copa, así como de los diferentes estratos verticales que se establecen. A medida que transcurre el tiempo cada estrato es invadido por otras especies arbóreas y se desarrolla gradualmente una estructura vertical mas compleja (Spurr y Barnes, 1980; del Río *et al.*, 2003).

La estructura vertical considera la ocupación espacial de los fustes sobre el suelo en términos de altura y su desarrollo es el resultado de las relaciones de competencia que se generan entre las especies vegetales que forman un bosque. Los estratos de los ecosistemas forestales generalmente están bien definidos y se caracterizan por árboles, arbustos, hierbas y plantas halófitas. Las especies en cada estrato se encuentran modificadas o genéticamente adaptadas para obtener el máximo aprovechamiento del espacio, la luz y los recursos microclimáticos de su respectiva posición vertical; además, la presencia de disturbios frecuentes determina el predominio de especies colonizadoras, mientras que en áreas mas estables el dosel del bosque esta dominado por especies tolerantes a la sombra (Spurr y Barnes, 1980).

Los cambios que se presentan en la estructura y composición del bosque son el resultado entre otras cosas, de la constante demanda que tiene cada árbol por más espacio además de la ocurrencia de disturbios de origen natural o antropogénico (Whitmore, 1989).

La estructura horizontal es el arreglo espacial que ocupan los árboles en el ecosistema. De acuerdo con Hartshorn (1980) los valores elevados en abundancia y frecuencia son características de las especies que presentan una distribución horizontal continua; por el contrario una alta abundancia y baja frecuencia son características de especies con cierta tendencia a la conglomeración local en grupos y pequeños grupos bastante distanciados unos de otros.

La distribución de diámetros en el bosques se representa generalmente a través de la distribución de los individuos por categorías diamétricas, ciertas especies tienden a representar una “J” invertida, principalmente cuando forman una masa incoetánea; otras en forma de campana cuando se tienen masas coetáneas y en otros casos por sus características de desarrollo no se presenta una tendencia identificable en la distribución (Hartshorn, 1980; Clutter *et al.*, 1992).

2.5.3. Análisis estructural

Habitualmente los parámetros utilizados para la descripción de un bosque son diámetro, altura media, área basal, volumen, edad y densidad los cuales son esenciales, sin embargo, éstos no son suficientes para comprender el funcionamiento de los ecosistemas forestales (Aguirre, 2004). El manejo de bosques requiere bases científicas que expliquen el proceso de desarrollo de rodales forestales: (1) complejidad de estructuras (incluye patrones espaciales) y procesos de desarrollo; (2) duración de desarrollo en bosques; (3) patrones espaciales complejos de rodales en estados tardíos; (4) el papel de los disturbios en la creación del legado estructural que son elementos claves en un post-disturbio (Franklin *et al.*, 2002).

En general, el análisis de la estructura de un bosque debe tomar en cuenta el papel de los diferentes elementos de la masa forestal, lo que implica incluir las especies presentes y las características del medio físico. Particularmente, es importante el uso de índices cuantitativos que permitan analizar objetivamente las influencias antropogénicas que se ejercen o los procesos de sucesión natural que ocurren en los ecosistemas forestales (Aguirre, 2004).

Un número importante de estudios recientes sobre análisis estructural de comunidades (Corella *et al.*, 2001; Caldato *et al.*, 2002; Godínez y López, 2002; Rozas, 2002; Aguirre *et al.*, 2003; Pinazo *et al.*, 2003; Villavicencio y Valdez, 2003; Gallardo *et al.*, 2005; Nebel *et al.*,

2000; Harper y MacDonal, 2002) desarrollan e incorporan el uso de diferentes índices, principalmente encaminados a la cuantificación de la estructura de los bosques y su biodiversidad (Pommerening, 2006). Dentro de éstos últimos sobresale el índice de Shannon (H') como uno de los más reportados en la literatura (Godínez y López, 2002; Gallardo *et al.*, 2005; Villavicencio y Valdez, 2003).

Dentro de los elementos que componen la estructura de un ecosistema forestal, los árboles se consideran los más relevantes; las distintas especies presentan características morfológicas y dan lugar a diferentes estructuras. El diámetro medio, la distribución diamétrica, la altura y la densidad entre individuos son características importantes de la estructura del bosque. Los árboles de gran tamaño son el hábitat de numerosas plantas epífitas y animales que construyen en ellos su refugio. De acuerdo a Martin *et al.*, (2004) existe una alta diversidad en los bosques maduros ya que se encuentra un mayor número de helechos, palmas, bromelias, orquídeas y musgos epífitos comparado con bosques jóvenes. De igual forma en los bosques maduros se presenta una mayor área basal.

Otro componente importante de los rodales forestales es el sotobosque, la vegetación herbácea, la presencia de lianas y otros grupos de individuos que varían en función de las especies del estrato arbóreo y las condiciones ecológicas del sitio (Nebel *et al.*, 2000; Harper y MacDonal, 2002).

Al utilizar una cronosecuencia y transectos para evaluar la estructura y diversidad de especies en bosques secundarios y maduros se encontró que la altura del dosel, área basal y la diversidad de especies aumentan conforme avanza la edad del rodal aunque esta última característica presentó variaciones de acuerdo al estrato del bosque estudiado (Peña, 2003).

Se han encontrado patrones en relación a diversidad y factores abióticos. Adam y Zahiruddin (2005) utilizaron el índice de diversidad de Shannon, la riqueza y uniformidad de

especies en un estudio de estructura de bosques en donde se evidenció que la diversidad disminuye conforme la altitud aumenta y que la mayor riqueza y diversidad se presenta en sitios con altitudes intermedias (Sánchez, 2004).

Onaindia *et al.* (2004) en España analizaron la diversidad vegetal y estructura vertical de un bosque mezclado de roble (*Quercus ruber*) en respuesta a cuatro diferentes grados de perturbación. El índice de Simpson explicó mejor las diferencias en diversidad observadas en la estructura de bosques sujetos a diferentes niveles de perturbación. Los bosques con menor perturbación y mayor edad presentaron la más alta diversidad de árboles y especies arbustivas.

En general los estudios sobre estructura arbórea son abundantes dentro de las diferentes comunidades (Caldato *et al.*, 2002; Díaz *et al.*, 2002; Franklin *et al.*, 2002; Godinez y López, 2002; Rozas, 2002; Pinazo *et al.*, 2003; Chhetri, 2004; Mejía *et al.*, 2004; Gallardo *et al.*, 2005) lo cual permitirá seguir generando las bases para un mejor manejo.

2.6. MATERIALES Y MÉTODOS

2.6.1. Área de estudio

El área de estudio se localiza aproximadamente entre los 16° 14' de latitud norte y 96° 52' de longitud oeste en los terrenos comunales de San Jerónimo Coatlán, distrito de Miahuatlán de Porfirio Díaz, el cual forma parte de la región de la Sierra Sur del estado de Oaxaca, en donde predominan las sierras altas complejas, sierras bajas, cañones y pequeños valles intermontanos (Figura 2.1).

Las cumbres de la Sierra Madre del Sur sirven como parteaguas entre la vertiente del Pacífico y los Valles Centrales de Oaxaca; la primera posee un alto porcentaje de humedad y bosques densos y el segundo, climas más secos y bosques menos densos, que presentan una marcada estacionalidad.

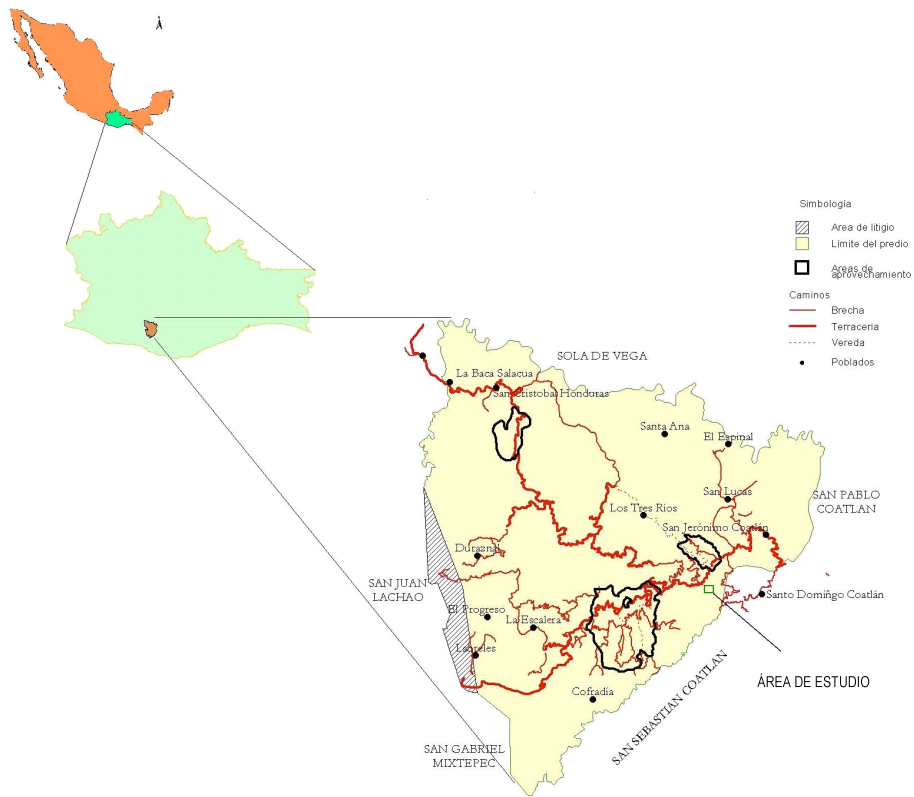


Figura 2.1 Ubicación del área de estudio en San Jerónimo Coatlán, Oaxaca.

Las altitudes van desde 780 hasta 2750 msnm en el cerro “El Encantado”, presentando una topografía muy variable con presencia en la mayor parte de la superficie de terrenos cerriles de pendientes muy pronunciadas, en menor medida lomeríos y planicies pequeñas y angostas (CEMASREN, 1999).

2.6.2. Establecimiento de parcelas permanentes

Para determinar el sitio de establecimiento de las parcelas permanentes se efectuaron recorridos de campo por las áreas con presencia predominante de *P. chiapensis*. Una vez identificadas se seleccionó el área más accesible y sin presencia evidente de disturbios antropogénicos como aprovechamientos clandestinos o pastoreo.

Las autoridades comunales y la empresa forestal de la comunidad acordaron que el área que presentó las mejores características fuera considerada, a partir del inicio de este estudio, como reserva y fuente para generar información sobre la especie. Las parcelas permanentes se ubicaron en una zona en la cual estuviesen representados tres estadios de desarrollo: plántulas, brinzales y adultos.

Dentro del sitio elegido se establecieron cuatro parcelas de 2500 m² (50 m × 50 m), divididas en 25 cuadros de 10 m × 10 m. La primera parcela se ubicó en la parte superior de una ladera con el auxilio de estacas y cuerdas compensadas, delimitando individualmente los cuadros. El eje de las X's y Y's de las parcelas tuvieron rumbo este y norte, respectivamente. Las tres parcelas restantes se ubicaron a una distancia aproximada de 200 m entre ellas, ubicadas en dirección a la pendiente. A cada parcela se le tomaron las coordenadas geográficas extremas con un sistema de geoposicionamiento global (GPS) Garmin Plus III.

Variables consideradas. Una vez establecidas las parcelas, en cada cuadrante se tomó la siguiente información:

Pendiente (%). Se empleó un clinómetro marca Suunto, tomando lecturas en la parte inferior y superior de cada uno de los cuadros (10 × 10) con el auxilio de un estadal.

Altura sobre el nivel del mar (msnm). Se obtuvo en la parte central de cada cuadro dando un total de 100 mediciones en las cuatro parcelas, se utilizó el GPS.

Exposición. Se utilizó una brújula tomando de referencia la cara de la pendiente.

Profundidad del mantillo (cm). Se tomó con la ayuda de una regla graduada, determinando la media a partir de cinco mediciones que se obtuvieron del centro de cada cuadro hacia los vértices y a una distancia de 3.3 m.

Pedregosidad (%). Se evaluó visualmente a partir de la cantidad de rocas presentes en la parte superficial, asignándole un porcentaje aproximado por unidad de superficie.

Presencia de plagas y enfermedades. Se consideró la evaluación sólo en los individuos de coníferas y el estado sanitario se clasificó como bueno, regular o malo.

Como información complementaria en cada parcela se obtuvo lo siguiente:

Perfil de suelo. Se realizó en la parte central de cada parcela y de acuerdo a la metodología del manual para la descripción de perfiles de Cuanalo (1975).

pH y Humedad. Se tomó en la parte media de los extremos de la parcela así como en la parte central de la misma. Para lo anterior se utilizó un medidor de humedad y pH marca Kelway (Kel Instruments Co., Inc.).

Muestras de suelo. Se tomaron muestras de suelo en la parte media de los cuatro extremos de la parcela (50 m × 50 m) los cuales se mezclaron para obtener una muestra compuesta de aproximadamente 2 kg. La muestra por parcela se secó y transportó al laboratorio de suelos de la Universidad Autónoma Chapingo para analizar el pH, contenido de Nitrógeno, humedad y carbonatos totales.

Cama sembrera. Con el fin de estimar el número de semillas de *P. chiapensis* en el piso forestal, se tomó una muestra de hojarasca de 25 cm² en cada uno de los cuatro extremos de la parcela, totalizando 1 m²/parcela. La muestra se colocó en bolsas, se etiquetó y se llevó al laboratorio del Postgrado Forestal del Colegio de Postgraduados en donde se contabilizaron las semillas encontradas además, utilizando una columna de aire se determinó la viabilidad de las

mismas a partir de la separación por peso y de su disección para apreciar la presencia de embriones en la semilla.

Variables dasométricas. Una vez establecida las parcelas y los cuadros dentro de éstas, las coníferas se etiquetaron con base en la siguiente clasificación:

- a) Plántula: Individuos ≤ 50 cm de altura
- b) Brinzal: Individuos > 50 cm de altura y < 5 cm de diámetro
- c) Adulto: Individuos ≥ 5 cm de diámetro a la altura de 1.30 m (DAP) y
- d) Hojosas: Individuos ≥ 5 cm de DAP

Para llevar a cabo lo anterior se utilizaron tiras de nailon, marcadores permanentes y pintura de aceite. En estos individuos se recabó la siguiente información:

Diámetro (cm). Esta variable se obtuvo en la base del tallo de plántulas con altura menor a 1.5 m, mientras que en brinzales con altura mayor a 1.5 m. El diámetro se midió a una altura de 1.30 m, en ambos casos se utilizó un vernier. En el arbolado adulto se obtuvo el DAP utilizando una cinta diamétrica.

Altura (m). Las plántulas se midieron con un flexómetro y con un estadal cuando los brinzales sobrepasaban los 2 m. En el caso del arbolado adulto se consideró la altura total y la comercial (inicio de las primeras ramas) y se obtuvo empleando un clinómetro Haga.

Diámetro de copa (m). A partir de la proyección vertical de la copa en sentido norte a sur y de este a oeste. En el caso de plántulas se utilizó una regla graduada y en los brinzales y adultos una cinta métrica.

Edad. Debido a la imposibilidad de taladrar el total de arbolado presente en las parcelas por las dimensiones extremas, se utilizaron dos metodologías:

- * Dentro de las parcelas y para categorías diamétricas menores a 65 cm se trataron de obtener por lo menos dos datos de edad por categoría. Se tomaron virutas de incremento con un taladro de Pressler en un total de 50 árboles.
- * En árboles con categorías diamétricas mayores de 65 cm se realizó un muestreo destructivo. Lo anterior se llevó a cabo en un área de corta aledaña al de estudio. Se tomaron en cuenta 20 árboles por derribar, midiendo la base del árbol y el DAP, una vez derribados se contabilizaron los anillos de crecimiento de cada individuo. Lo mismo se realizó con 17 brinzales (DAP < 5 cm).

Ubicación de individuos. Para obtener las coordenadas X y Y por individuo y cuadro (5 m × 5 m) se usaron cintas métricas y balizas.

Composición florística. Se realizó una colecta de material vegetal de las especies arbóreas con DAP ≥ 5 cm, las cuales fueron prensadas y posteriormente trasladadas al Herbario de la División de Ciencias Forestales de la Universidad Autónoma Chapingo para su identificación.

2.6.3. Análisis de la información

La estructura de las parcelas estudiadas se analizó con base en los valores relativos del área basal, densidad y frecuencia de las especies, estas se aplicaron para todos los individuos con DAP ≥ 5 cm de las especies arbóreas. Con los valores relativos obtenidos se calculó el valor de importancia relativa (VIR) (Muller-Dombois y Elleberg, 1974).

$$VIR = \frac{\text{Densidad relativa} + \text{dominancia relativa} + \text{frecuencia relativa}}{3} \dots\dots\dots(1)$$

Donde,

$$\text{Densidad} = \frac{\text{Número de individuos}}{\text{Área muestreada}} \dots\dots\dots(2)$$

$$\text{Densidad relativa} = \frac{\text{Densidad por especie}}{\text{Densidad todas las especies}} \times 100 \dots\dots\dots(3)$$

$$\text{Dominancia} = \frac{\text{Total del área basal}}{\text{Área muestreada}} \dots\dots\dots(4)$$

$$\text{Dominancia relativa} = \frac{\text{Área basal por especie}}{\text{Área basal de todas las especies}} \times 100 \dots\dots\dots(5)$$

Donde el área basal (AB) de cada árbol se obtuvo con la fórmula:

$$AB = \frac{\pi \cdot DAP^2}{4} \dots\dots\dots(6)$$

$$\text{Frecuencia} = \frac{\text{Número de unidades de muestreo en que está presente la especie}}{\text{Número total de unidades de muestreo}} \dots\dots\dots(7)$$

$$\text{Frecuencia relativa} = \frac{\text{Frecuencia por especie}}{\text{Frecuencia de todas las especies}} \times 100 \dots\dots\dots(8)$$

La diversidad de especies se evaluó con los índices de Shannon-Wiener (H') y el índice de Simpson. El índice de Shannon-Wiener, asume que los individuos son muestreados al azar, de una población "indefinidamente grande" (Pielou, 1975). Los valores que se obtienen se encuentran entre 0-5.

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i \dots\dots\dots(9)$$

Donde H' es el índice de diversidad de especies, p_i es la proporción de individuos de la especie i , S es el número total de especies registradas.

El índice de Simpson (D) mide la probabilidad de que dos individuos de la población extraídos al azar sean de la misma especie, considera tanto su riqueza como la uniformidad.

Este índice hace énfasis en la dominancia para determinar la diversidad y sus valores van de 0 - 1 (Pielou, 1975), donde 1 es la máxima diversidad. Se expresa en la siguiente ecuación:

$$D = 1 / \sum_{i=1}^s \left[\frac{n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)} \right] \dots\dots\dots(9)$$

Donde n_i es el número de individuos de la especie i y N es el número total de individuos.

Como D aumenta a medida que la diversidad disminuye, el índice de diversidad de Simpson es expresado como $1-D$ o $1/D$. Un valor alto de D indica dominancia de alguna especie porque Simpson asigna mayor peso a la especie más abundante (Magurran, 2004).

Se usaron ambos índices ya que en general la información sobre riqueza y diversidad en las investigaciones reportadas en *P. chiapensis* es escasa o inexistente.

Para determinar diferencias significativas en la diversidad de especies entre parcelas, se utilizó la prueba de “ t ” de Hutcheson (Hutcheson, 1970; Zar, 1974; Magurran, 1988). La prueba compara las poblaciones a partir de la t calculada (t_c) y la t de tablas (t_T). La t_c se obtiene a partir de la siguiente ecuación:

$$t_c = \frac{H'_1 - H'_2}{(SH'_1 + SH'_2)^{1/2}} \dots\dots\dots(10)$$

La información proveniente de las virutas de incremento tanto para árboles dentro y fuera de las parcelas se utilizó para ajustar los modelos de Chapman-Richards y Schumacher que describen la relación de la variable edad en función del DAP. La selección del mejor ajuste y modelo se obtuvo a partir de las salidas en el programa Statistical Analysis System (SAS, 1998).

El análisis de las estructuras vertical y horizontal se realizó mediante la distribución de frecuencias en individuos mayores a 5 cm del DAP para las tres especies con mayor presencia en el área de estudio, las categorías de altura se clasificaron en intervalos de 5 m.

2.7. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

2.7.1. Variables del sitio

En el Cuadro 2.1 se presentan las características generales de las parcelas de observación. El sitio donde se desarrolla *P. chiapensis* presenta una profundidad de mantillo que varía de 7 a 13 cm, lo cual es característico de los lugares reportados en la literatura donde se desarrolla la especie, sobre todo en bosques no perturbados (Romero, 2005; CONAFOR, 2006).

La altitud en los que se encuentran ubicadas las parcelas va de 1709 a 1822 msnm. De acuerdo a López y Donahue (1991), Vilela y Acosta (2001), Zamora y Castellanos (1999) este rango altitudinal corresponde al de mayor abundancia de la especie (1200 a 1800 msnm). El sitio de estudio tiene una exposición SE, lo cual es característico de las áreas de distribución reportadas y que se encuentran en la parte NE, W y SE (Zamora y Castellanos, 1999; Romero, 2005).

Los valores de pH, obtenidos en campo y laboratorio fueron de 5.75 a 7.45. Estos resultados contrastan con los máximos valores encontrados por Rodríguez (2004) y Domínguez (1996) para la especie y que corresponden a 5.5. Por lo anterior, el máximo valor encontrado en este sitio representa el más alto reportado hasta la fecha.

La parcela uno (P1) presentó 2.69 % de materia orgánica y un máximo de 7.93 % en la parcela tres (P3), en ésta última se encontró la mayor concentración de carbonatos totales (0.94

%). De acuerdo con criterios utilizados por Kimmins (1999) y Vázquez (2000) en lo que respecta a materia orgánica éstos valores pueden considerarse como indicadores de sitios ricos a extremadamente ricos y que generalmente se encuentran en bosques maduros (Hunter, 1999).

Cuadro 2.1. Características generales de las parcelas de observación en un bosque de *P. chiapensis* en la Sierra Sur de Oaxaca.

VARIABLE	PARCELA			
	1	2	3	4
Coordenadas (UTM)	0722902 1791536	0722783 1791541	0722713 1791433	0722538 1791566
Profundidad mantillo (cm)	7	11	13	9
Pedregosidad (%)	0	0	0	36
Pendiente (%)	40	40	34	36
Altitud (msnm)	1822	1752	1716	1709
Exposición	SE	SE	SE	SE
pH en campo	6.75	6.4	6.4	6.3
pH en laboratorio	7.45	6.83	6.39	5.75
Humedad en campo (%)	34	38.75	36.25	36.75
Materia orgánica (%)	2.69	5.24	7.93	4.44
Nitrógeno total (%)	0.11	0.21	0.32	0.16
CaCO ₃ T (%)	0.83	ND	0.94	0.74

ND=No detectado por el método empleado

Perfil de suelo

El perfil de suelo de las cuatro parcelas (Anexo 1) presentaron características en común como son: una capa L (mantillo) y tres horizontes bien definidos con profundidades mayores a 1 m; clasificación textural arcillo-arenoso-limoso y migajón-arcilloso. El pH en general disminuyó a medida que se incrementó la profundidad del perfil. La consistencia del suelo fue friable y muy friable y todos presentaron materia orgánica en el horizonte A.

Los resultados encontrados coinciden con los reportes de Domínguez (1996), Martínez (2000), Rodríguez (2004) y Bautista *et al.* (2003) sobre todo respecto a la consistencia friable;

altos contenidos de materia orgánica en rodales con mayores edades y con valores de pH menores en las partes más bajas del perfil.

Cama semillera

Se encontró un total de 69, 123, 19 y 70 semillas de *P. chiapensis*, por parcela P1, P2, P3 y P4, respectivamente. Al aplicarles la prueba de viabilidad a las semillas, ésta fue nula, excepto en la parcela P2 donde se obtuvo sólo una semilla viable, lo que sugiere que esta especie no forma un banco de semilla en el suelo.

2.7.2. Análisis estructural

Composición florística

Se registró un total de 2, 921 individuos en las cuatro parcelas (Cuadro 2.2) los cuales se agrupan en 15 especies diferentes, de éstas tres no pudieron ser determinadas debido a que sus ejemplares fueron colectados sin estructuras reproductivas que ayudaran a lo anterior.

Las familias con el mayor número de especies fueron: Fagaceae con tres especies, Pinaceae con dos especies y Actinidiaceae, Asteraceae, Betulaceae, Ericaceae, Fabaceae, Lauraceae y Myrsinaceae con una especie cada una. Las cuatro parcelas contienen un número semejante de familias; aunque la parcela P2 presentó el mayor número de especies y géneros (Cuadro 2.2).

A nivel del sitio la familia Pinaceae fue la que obtuvo el mayor número de individuos con un 76%, seguido de la familia Fagaceae con un 17%, el 7 % restante corresponde a las familias Betulaceae, Lauraceae, Myrsinaceae, Actinidiaceae, Asteraceae, Ericaceae y Fabaceae.

Cuadro 2.2. Composición florística y frecuencia de especies por parcela en el bosque de *P. chiapensis* en la Sierra Sur de Oaxaca.

NOMBRE CIENTÍFICO	NOMBRE COMÚN	FAMILIA	PARCELA			
			1	2	3	4
<i>Pinus. chiapensis</i>	Pino degretado	Pinaceae	397	475	329	468
<i>P. tenuifolia</i>	Ocote	Pinaceae	177	35	104	253
<i>Quercus scytophylla</i>	Encino negro	Fagaceae	44	1	61	245
<i>Q. candicans</i>	Encino toreño	Fagaceae	17	3	22	1
<i>Q. salicifolia</i>	Encino blanco	Fagaceae	1	22	84	0
<i>Carpinus caroliniana</i>	Palo mora	Betulaceae	2	27	2	1
<i>Litsea glaucescens</i>	Laurel	Lauraceae	12	4	12	22
<i>Ardisia resoluta</i>	Zapotillo	Myrsinaceae	11	4	0	33
<i>Saurauia villosa</i>	Mamey	Actinidiaceae	2	4	7	12
<i>Baccaris heterophylla</i>	Chamizo	Asteraceae	0	0	0	2
<i>Arbutus xalapensis</i>	Madroño	Ericaceae	1	2	2	1
<i>Diphysa racemosa</i>	Cuachepil	Fabaceae	0	0	2	2
No identificado	Palo gallinita	No identificado	0	0	1	0
No identificado	Tabardillo	No identificado	0	5	0	0
No identificado	Palo montaña	No identificado	0	7	0	0
TOTAL			664	589	627	1041

La especie que tuvo mayor frecuencia fue *P. chiapensis* con un 57%, seguido de *P. tenuifolia* con un 19%, *Quercus scytophylla* con un 12 %, *Q. salicifolia* con un 3 % y el 9 % restante corresponde a las especies *Q. candicans*, *Carpinus caroliniana*, *Litsea glaucescens* que está considerada como amenazada dentro de la norma NOM-059 como, *Ardisia resoluta*, *Saurauia villosa*, *Baccaris heterophylla*, *Arbutus xalapensis*, *Diphysa racemosa* y las no identificadas.

Las especies *Arbutus xalapensis*, *Carpinus caroliniana*, *Quercus scytophylla* y varias especies de la familia Lauraceae son comunes a las reportadas por Domínguez (1996) en bosques de *P. chiapensis* en San Francisco Coatlán, Oax. y en Guerrero por Eguiluz (1978).

Riqueza y diversidad de especies

El número de especies presente por parcela varió entre 10 y 12 especies, las P2 y P1 fueron las que presentaron éstos valores, respectivamente. En la P3 y P4 se presentó el mismo número de especies (11).

El índice de Simpson (Cuadro 2. 3) fue relativamente similar en tres de las cuatro parcelas. El menor valor se presentó en la parcela cuatro (P4) con 0.66 y la mayor diversidad se encontró en la P2 y P3.

En cuanto al índice de Shannon-Winner la P2 es la que mostró la mayor diversidad siguiéndole la P1 y P3, el menor valor se tuvo en la P4 con 0.62 (Cuadro 2. 3).

Cuadro 2.3. Riqueza, índices de diversidad y prueba de Hutcheson en parcelas de observación en el bosque de *P. chiapensis* en la Sierra Sur de Oaxaca (DAP \geq 5).

	PARCELA			
	1	2	3	4
Número de especies	10	12	11	11
Densidad (individuos ha ⁻¹)	656	472	1176	1844
Índice de Simpson	0.80	0.81	0.81	0.66
Índice de Shannon-Wiener (H')	0.78 ^a	0.86 ^a	0.79 ^a	0.62 ^b

^{ab}Valores con diferente letra son significativamente diferentes (p<0.01) de acuerdo a la prueba de Hutcheson

Después de realizar la prueba “t” de Hutcheson, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas en las tres primeras parcelas, caso contrario ocurre con la P4 que es estadísticamente diferente de las demás. El índice Shannon-Winner es uno de los más utilizados y varía dependiendo, principalmente, del tipo de vegetación, del tamaño y forma de las parcelas de muestreo y de las formas de vida consideradas, ya que se han encontrado valores de 4.02 en un bosque mesófilo de Oaxaca en arbolado >2.5cm de DAP en 1 ha (Mejía *et al.*, 2004) o de 3.5 en una selva mediana subperenifolia al considerar individuos >2.5 cm de

DAP en una superficie de 0.4 ha (Villavicencio y Valdez, 2003), en bosques mixtos de coníferas del Bhutan en los Himalayas se reportaron valores de 1.54 a 2.31 en individuos >5 cm de DAP en subparcelas de 0.25 ha (Chhetri, 2004).

Valor de Importancia Relativa (VIR)

Para obtener el porcentaje a nivel de sitio se sumaron los VIR por especie en todas las parcelas y se dividieron entre el número de parcelas que en este caso son cuatro. A nivel de sitio las especies con mayor VIR son: *P. chiapensis*, *P. tenuifolia* y *Q. scytophylla* las cuales ocupan un 68 % de VIR, estas especies están predominando y ocupan los tres primeros lugares de importancia a excepción en la parcela P2, en donde *Q. scytophylla* es desplazado a los últimos lugares por *Carpinus caroliniana*.

Las especies que dominan tanto fisonómicamente como estructuralmente el área de estudio son *P. chiapensis* con un VIR de 30%, seguido de *P. tenuifolia* con un 16 % y en tercer sitio se encuentra *Q. scytophylla* con un 21 %. La mayor concentración de VIR se basa en las aportaciones altas en área basal y una alta densidad, lo cual se observa claramente en la P4 (Cuadro 2.4).

Área basal

De acuerdo con Mejía *et al.* (2004) las especies dominantes y sus respectivas áreas basales son las que contribuyen a un alto VIR en el sitio. *Pinus chiapensis* muestra valores relativos de área basal que van de 29.72 a 73.88 % en la P4 y P2, respectivamente; *P. tenuifolia* con 5.15% y 32.95% en la P4 y P3, respectivamente y *Q. scytophylla* presentó valores de 0.07 % a 60.75% en la P2 y P4. En ésta última desplaza a *P. chiapensis* en VIR lo cual puede estar relacionado con el alto porcentaje de pedregosidad (Cuadro 2. 1) que limita el establecimiento de las coníferas. Las especies que predominan en un sitio se caracterizan

Cuadro 2.4. Atributos estructurales de la vegetación arbórea del bosque de *P. chiapensis* en la Sierra Sur de Oaxaca (se incluyen individuos con DAP ≥ 5 cm).

Especie	Área basal		Densidad		Frecuencia Relativa %	VIR %
	m ² ha ⁻¹	Relativa %	No ha ⁻¹	Relativa %		
PARCELA 1						
<i>Pinus. chiapensis</i>	19.40	44.45	136	20.73	21.74	28.97
<i>P. tenuifolia</i>	11.24	25.75	160	24.39	21.74	23.96
<i>Quercus. scytophylla</i>	7.55	17.29	176	26.83	18.84	20.99
<i>Q. candicans</i>	5.02	11.50	68	10.37	15.94	12.60
<i>Litsea glaucescens</i>	0.19	0.43	48	7.32	8.70	5.48
<i>Ardisia resoluta</i>	0.14	0.32	44	6.71	5.8	4.27
<i>Q. salicifolia</i>	0.03	0.07	4	0.61	1.45	0.71
<i>Carpinus caroliniana</i>	0.03	0.07	8	1.22	2.90	1.40
<i>Saurauia villosa</i>	0.03	0.06	8	1.22	1.45	0.91
<i>Arbutus xalapensis</i>	0.03	0.06	4	0.61	1.45	0.71
Total	43.65	100.00	656	100.00		100.00
PARCELA 2						
<i>P. chiapensis</i>	52.79	73.88	136	28.81	33.33	45.34
<i>Carpinus caroliniana</i>	9.44	13.21	108	22.88	20.00	18.7
<i>P. tenuifolia</i>	5.13	7.18	20	4.24	6.67	6.03
<i>Q. salicifolia</i>	1.99	2.78	88	18.64	8.33	9.92
Otras especies (tres)	1.2	1.68	48	10.17	10.00	7.28
<i>Q. candicans</i>	0.61	0.86	12	2.54	3.33	2.25
<i>Arbutus xalapensis</i>	0.08	0.12	8	1.69	1.67	1.16
<i>Litsea glaucescens</i>	0.06	0.09	16	3.39	5.00	2.83
<i>Q. scytophylla</i>	0.05	0.07	4	0.85	1.67	0.86
<i>Ardisia revoluta</i>	0.05	0.07	16	3.39	5.00	2.82
<i>Saurauia villosa</i>	0.05	0.07	16	3.39	5.00	2.82
Total	71.46	100.00	472	100.00		100.00
PARCELA 3						
<i>P. chiapensis</i>	23.04	41.88	228	19.39	20.69	27.32
<i>P. tenuifolia</i>	18.13	32.95	176	14.97	18.39	22.10
<i>Q. scytophylla</i>	4.33	7.87	244	20.75	18.39	15.67
<i>Q. salicifolia</i>	3.95	7.18	336	28.57	11.49	15.75
<i>Saurauia villosa</i>	2.23	4.05	28	2.38	5.75	4.06
<i>Q. candicans</i>	1.90	3.46	88	7.48	10.34	7.10
<i>Carpinus caroliniana</i>	1.07	1.94	8	0.68	2.30	1.64
<i>Litsea glaucescens</i>	0.26	0.46	48	4.08	6.90	3.81
<i>Diphysa racemosa</i>	0.07	0.13	8	0.68	2.30	1.04
<i>Arbutus xalapensis</i>	0.02	0.04	8	0.68	2.30	1.01
Otras especies (tres)	0.01	0.02	4	0.34	1.15	0.50
Total	55.01	100.00	1176	100.00		100.00
PARCELA 4						
<i>Q. scytophylla</i>	27.56	60.75	980	53.15	25.00	46.30
<i>P. chiapensis</i>	13.48	29.72	272	14.75	20.65	21.71
<i>P. tenuifolia</i>	2.33	5.15	296	16.05	16.3.00	12.50
<i>Ardisia revoluta</i>	0.82	1.82	132	7.16	13.04	7.34
<i>Saurauia villosa</i>	0.67	1.47	48	2.60	8.70	4.26
<i>Litsea glaucescens</i>	0.29	0.63	88	4.77	8.70	4.70
<i>Carpinus caroliniana</i>	0.09	0.20	4	0.22	1.09	0.50
<i>Diphysa racemosa</i>	0.07	0.15	8	0.43	2.17	0.92
<i>Baccharis heterophylla</i>	0.02	0.04	8	0.43	2.17	0.88
<i>Arbutus xalapensis</i>	0.02	0.04	4	0.22	1.09	0.45
<i>Q. candicans</i>	0.01	0.03	4	0.22	1.09	0.45
Total	45.36	100.00	1844	100.00		100.00

principalmente por presentar diámetros grandes (Ansley y Battles, 1998) y a partir de esta dimensión contribuyen a los altos valores de área basal. En general los bosques maduros y sobre maduros se distinguen por presentar pocas especies dominantes que aportan un alto porcentaje de área basal (Hunter, 1999).

Ansley y Battles (1998) reporta un bosque de *Pseudotsuga menziesii* con valores para las tres especies dominantes que van de 10.6 a 31.1 m² ha⁻¹, éste último corresponde a *Pseudotsuga menziesii*. White y Lloyd (1998) reportan rangos de 15 a 34 m² ha⁻¹ para las especies dominantes de bosques sobre-maduros de coníferas. En este trabajo se encontraron valores de área basal, en las especies dominantes, que fluctúan de 0.05 a 52.79 m² ha⁻¹, el valor más alto lo ocupa *P. chiapensis* y el más bajo *Q. scytophylla*, ambos valores se presentan en la P2, ya que a diferencia de las otras parcelas el encino se ve desplazado por la mayoría de especies (Cuadro 2. 4).

Densidad

Se realizó la sumatoria de las densidades relativas (Cuadro 2. 4) por especie y se dividió entre las cuatro parcelas, esto con la finalidad de tener resultados a nivel de sitio. En lo que respecta a densidad a nivel de sitio *P. chiapensis* fue muy variable. La especie que obtuvo mayor densidad relativa fue *Q. scytophylla* con un 25%; seguido de *P. chiapensis* con un 21%, *P. tenuifolia* con un 15%, *Q. salicifolia* con un 12%, *Carpinus caroliniana* con el 6%, *Q. candicans* 5%, *Litsea glaucens* 5%, *Ardisia revoluta* 4%, otras especies no identificadas 3%, *Saurauia villosa* 2% y *Arbutus xalapensis* con una densidad relativa menor al 1%.

La alta densidad de *Q. scytophylla* podría estar directamente asociada con su respuesta para aprovechar los claros en el dosel ocasionados por disturbios como la caída de árboles,

ramas así como su tolerancia. Torres y Velázquez (2000) señalan que la densidad está estrechamente relacionada con el grado de tolerancia a la sombra; así mismo Loftis (1990) y Lorimer (1992), mencionan que las especies de encino requieren aperturas de claros para poder crecer y desarrollarse en sus estadios de plántulas, brinzales y juveniles, mientras que en la fase de adultos sus requerimientos de luz disminuyen, entre otras cosas por su ubicación en la parte superior de los estratos que les permite tener acceso directo a la luz, por lo cual se les considera semi-tolerantes a la sombra.

En relación al cambio en el número de individuos por estadio de crecimiento y parcela (Cuadro 2.5) se esperaría una disminución en la densidad de plántulas a adultos como sucede en la P3. Sin embargo, en la P1, P2 y P4 sucede lo contrario en la densidad de plántulas a brinzales, ya que la mayor densidad se presenta en brinzales, lo anterior puede deberse al año semillero, disturbios, condiciones ambientales, herbivoría o simplemente no se dieron las condiciones suficientes para una buena regeneración. Lo anterior, requiere un posterior y mayor análisis que permita poder esclarecer el o los factores causantes.

Cuadro 2.5. Densidad de individuos por estadio de desarrollo y parcela de *Pinus chiapensis* en un bosque en la Sierra Sur de Oaxaca.

ESTADIOS	PARCELA (individuos ha ⁻¹)			
	1	2	3	4
Plántulas	660	644	676	672
Brinzales	792	1120	412	924
Adultos	136	136	228	232

Distribución diamétrica

Para el análisis de esta característica sólo se consideraron las especies que presentaban el mayor VIR a nivel de sitio y $DAP \geq 5$ cm, estas especies fueron *P. chiapensis*, *P. tenuifolia* y *Q. scytophylla*.

Las Figuras 2. 2 a 2. 5 presentan los histogramas de frecuencia para el diámetro a la altura del pecho. Con excepción de la parcela P2, las tres especies mencionadas presentan una distribución diamétrica en forma de "J" invertida (Clutter *et al.*, 1992). La alta frecuencia de individuos en las categorías inferiores que disminuye paulatinamente hasta llegar a las categorías diamétricas superiores es el patrón característico de bosques que se consideran en un proceso activo de autoreemplazo, balanceados y pueden autoperpetuarse a través del tiempo (Rozas, 2002); a su vez se refleja la presencia de poblaciones maduras de árboles dominantes en el dosel forestal (Lorimer y Krug, 1983), además de tasas de mortalidad elevadas en las primeras etapas de desarrollo. En el sitio bajo estudio los individuos de *P. chiapensis* se encuentran formando el primer estrato del dosel y los individuos presentan diámetros por arriba de los reportados hasta la fecha, ya que alcanzaron 1.54 m a la altura del pecho (1.30).

Distribución de alturas

Para el grupo de especies arbóreas con mayor VIR la mayor frecuencia por hectárea se localiza, en general, en el estrato de la categoría de 10 m (Figuras 2.6 a 2.9). A nivel de sitio los individuos de *P. chiapensis* se encuentran presentes en todas las categorías de altura que se establecieron (5 – 55 m).

A nivel de parcela la P4 es la excepción ya que la especie está ausente en las categorías de altura mayores a 40 m. Lo anterior contrasta con *Q. scytophylla*, en esta misma parcela, ya que presenta una alta dominancia, sobre todo en la categoría de 10 m (P4). En cambio *P. tenuifolia* tiene una distribución de individuos por parcela muy variable, llegando a estar prácticamente ausente en la parcela P2 o presentando individuos de categorías similares a *P. chiapensis* (Figura 2.8).

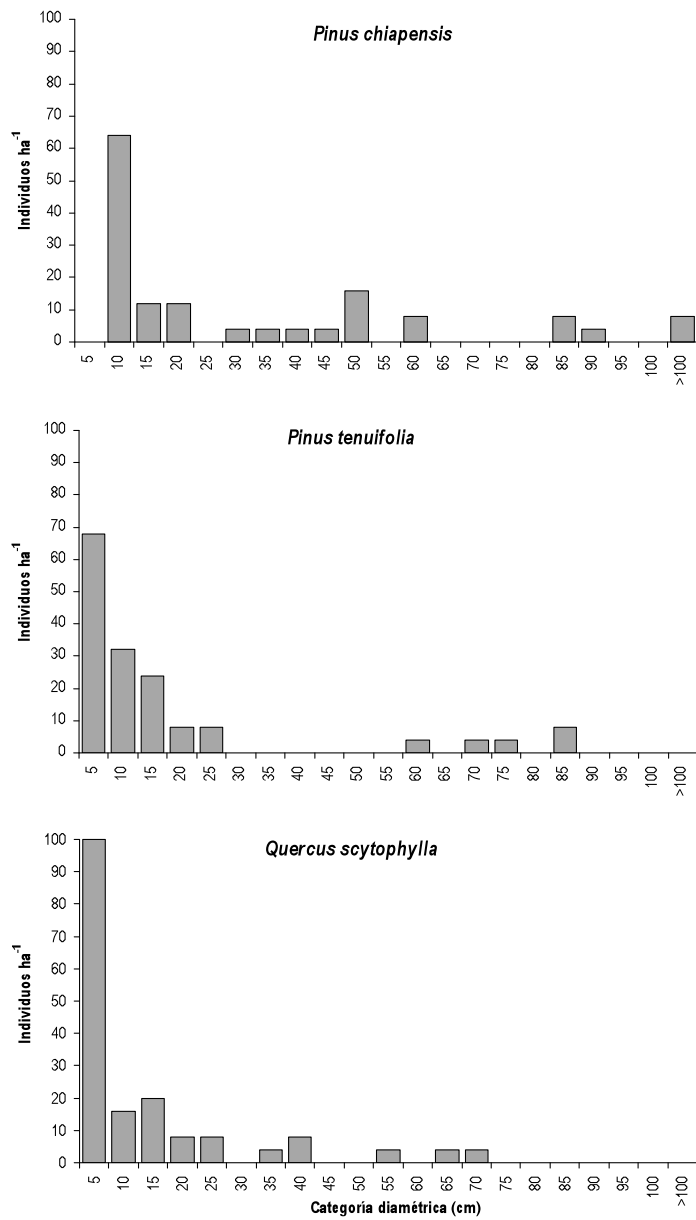


Figura 2.2 Distribución de categorías diamétricas por hectárea para individuos con DAP ≥ 5 cm en tres especies presentes en la parcela 1 del bosque de *P. chiapensis* en la Sierra Sur de Oaxaca

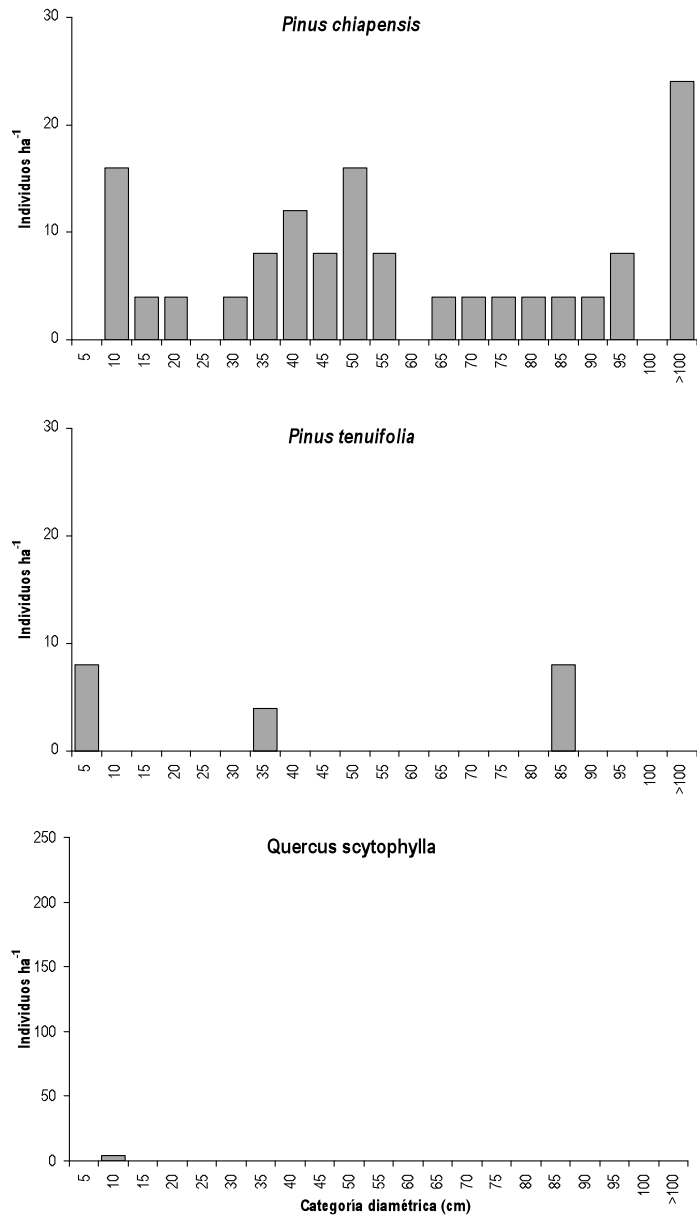


Figura 2.3 Distribución de categorías diamétricas por hectárea para individuos con DAP ≥ 5 cm en tres especies presentes en la parcela 2 del bosque de *P. chiapensis* en la Sierra Sur de Oaxaca

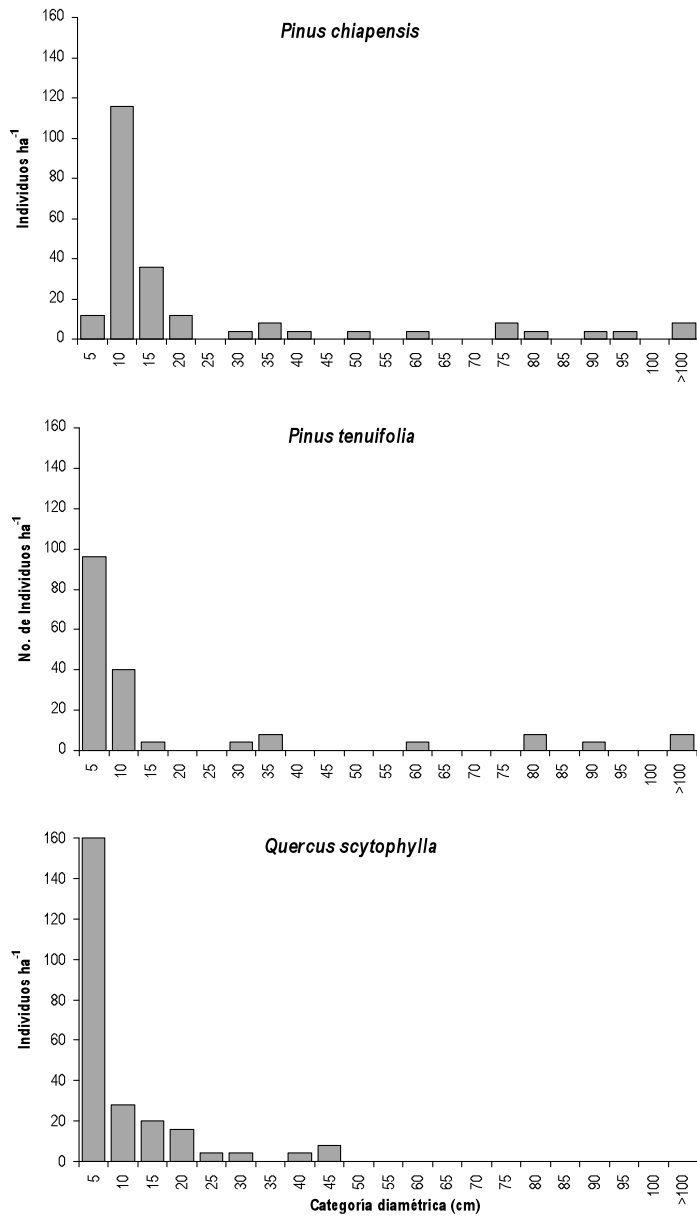


Figura 2.4 Distribución de categorías diamétricas por hectárea para individuos con DAP ≥ 5 cm en tres especies presentes en la parcela 3 del bosque de *P. chiapensis* en la Sierra Sur de Oaxaca

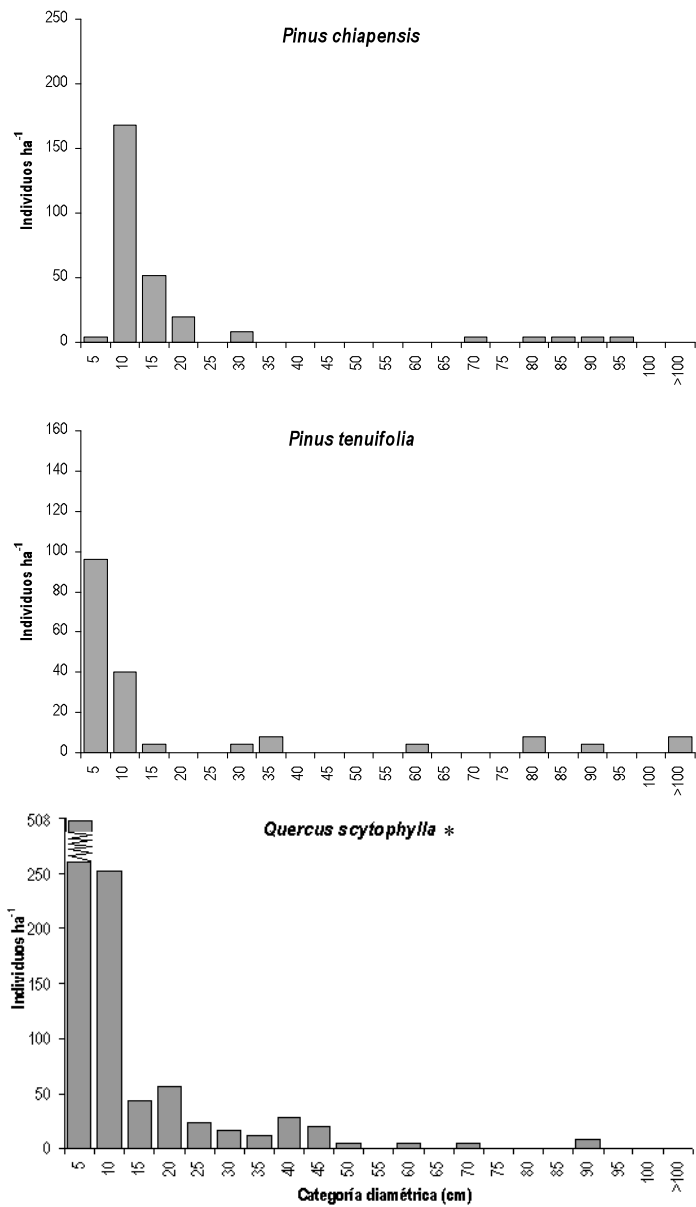


Figura 2.5 Distribución de categorías diamétricas por hectárea para individuos con DAP ≥ 5 cm en tres especies presentes en la parcela 4 del bosque de *P. chiapensis* en la Sierra Sur de Oaxaca.

* Modificación en la representación del número mayor de individuos para una mejor apreciación de las gráficas anteriores

La frecuencia individuos por categoría de altura y parcela es muy variable en *Q. scythophylla*, sin embargo, se llegan a presentar alturas de 45 m. Las categorías menores a 15 m concentran la mayor frecuencia y por tanto se considera como un indicador del éxito de esta especie intolerante para responder a la apertura de claros y lograr establecerse (Hunter, 1999). De manera particular la parcela P4 (Figura 2.9) muestra que la cantidad de individuos en las primeras etapas de desarrollo (alturas promedio iguales o menores a 12 m) supera más del doble a las otras dos especies dominantes.

En general la estructura vertical en el análisis por parcela esta dominada por las especies *P. chiapensis*, *P. tenuifolia* y *Q. scythophylla*. *Pinus chiapensis* presenta individuos con alturas máximas de hasta 52 m. La presencia de individuos en todas las categorías hace suponer que la especie de *P.chiapensis* no ha estado sujeta a un aprovechamiento intensivo, y la presencia de individuos podría deberse a la existencia de claros que han surgido por la caída de ramas y/o árboles; además, dicha especie se encuentra dominando el dosel forestal. Lorimer y Krug (1983) mencionan que la presencia de árboles dominantes es característica de bosques maduros y sobre maduros.

Edad

La Figura 2.10 presenta el ajuste realizado mediante regresión no lineal utilizando el modelo de Chapman-Richards y que considera el diámetro normal como variable independiente (Anexo 2). Los valores muestran la relación entre el diámetro y la edad, en general se espera que los incrementos en diámetro sean muy bajos en edades avanzadas. El modelo, predice edades hasta de 250 años para el intervalo de diámetros muestreados.

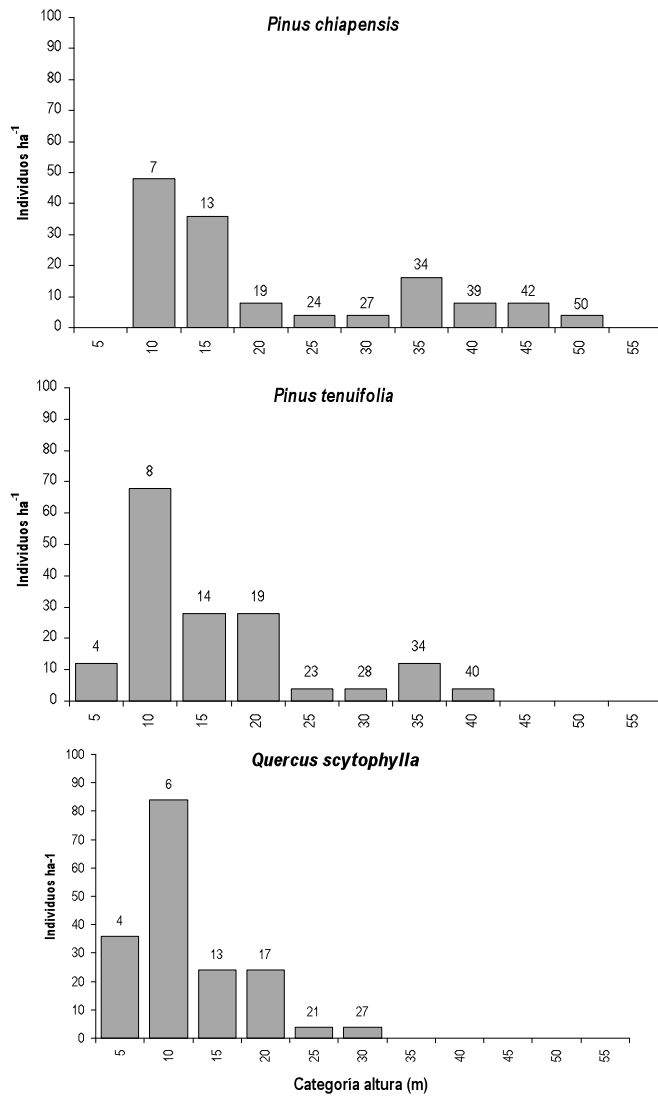


Figura 2.6 Distribución de categorías de altura por hectárea para individuos con DAP \geq 5 cm en tres especies presentes en la parcela 1 del bosque de *P. chiapensis* en la Sierra Sur de Oaxaca.

Nota: El número sobre las barras representa la altura promedio por categoría.

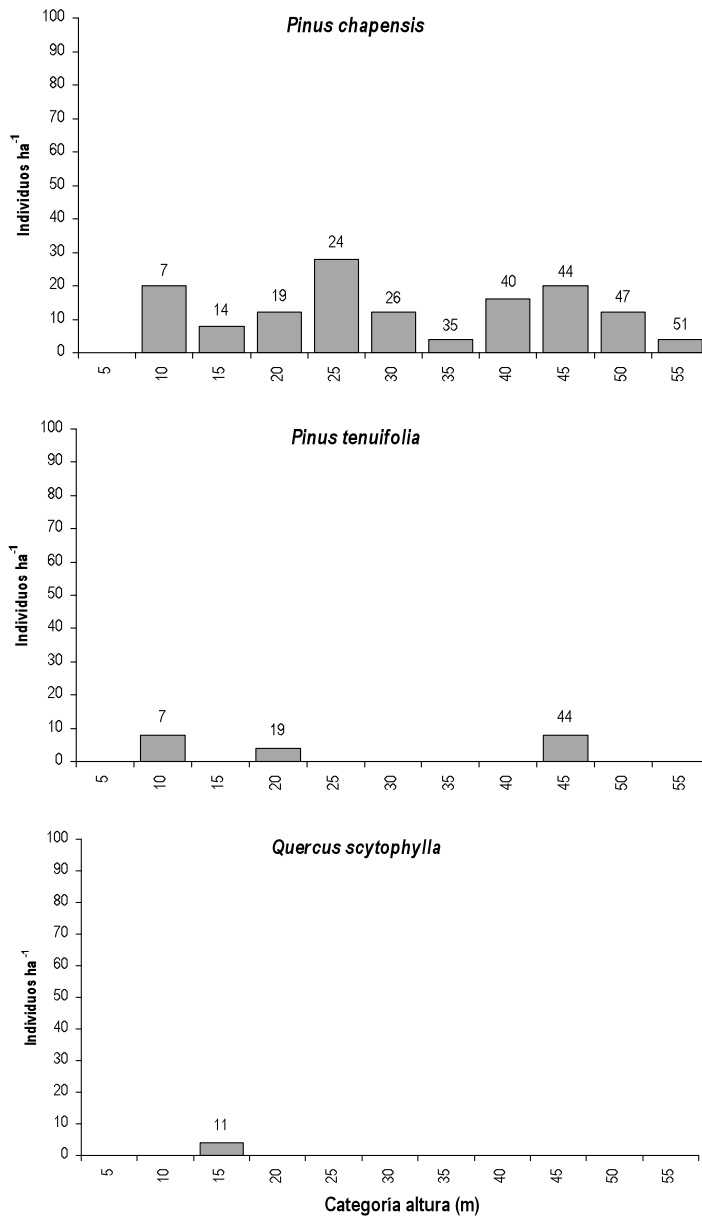


Figura 2.7 Distribución de categorías de altura por hectárea para individuos con DAP ≥ 5 cm en tres especies presentes en la parcela 2 del bosque de *P. chapensis* en la Sierra Sur de Oaxaca.

Nota: El número sobre las barras representa la altura promedio por categoría.

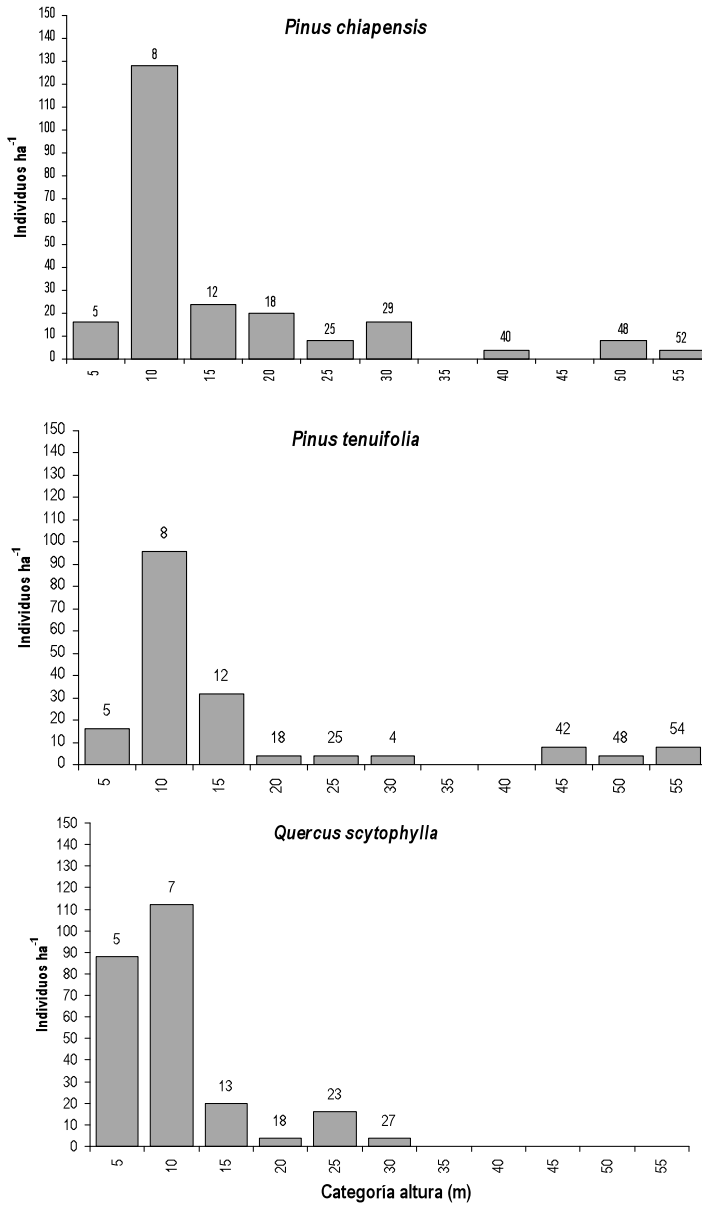


Figura 2.8 Distribución de categorías de altura por hectárea para individuos con DAP ≥ 5 cm en tres especies presentes en la parcela 3 del bosque de *P. chiapensis* en la Sierra Sur de Oaxaca.

Nota: El número sobre las barras representa la altura promedio por categoría.

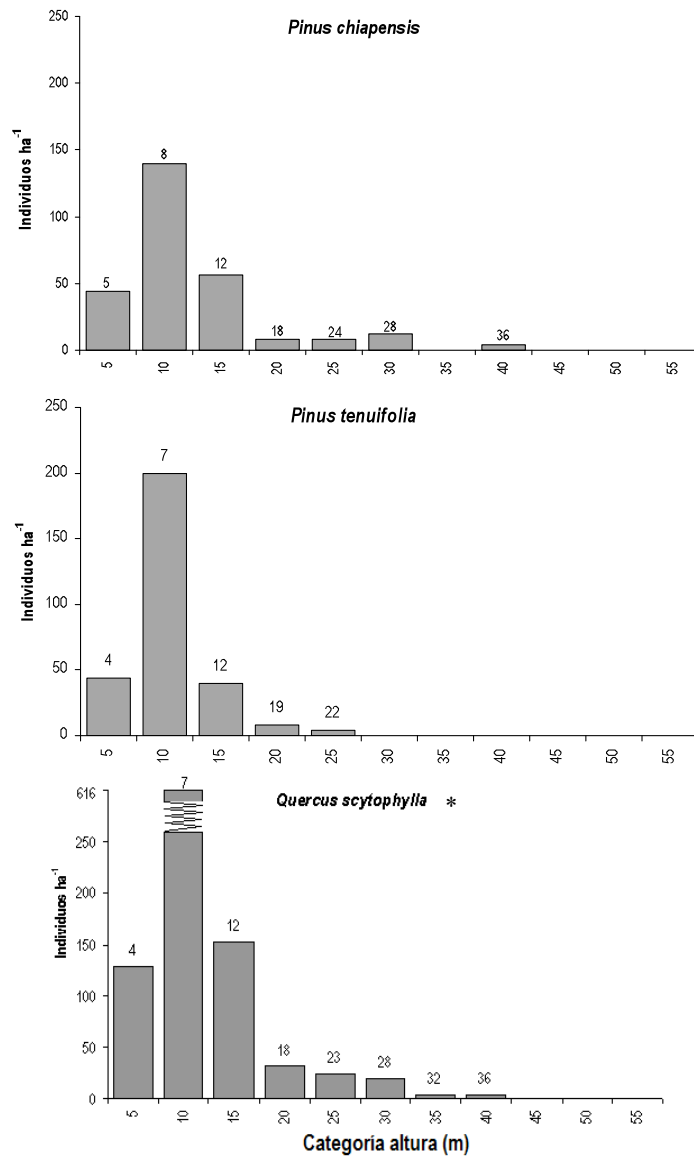


Figura 2.9 Distribución de categorías de altura por hectárea para individuos con DAP \geq 5 cm en tres especies presentes en la parcela 4 del bosque de *P. chiapensis* en la Sierra Sur de Oaxaca.

Nota: El número sobre las gráficas representa la altura promedio por categoría.

* Modificación en la representación del número mayor de individuos para una mejor apreciación de las gráficas anteriores.

En las primeras fases de desarrollo *P. chiapensis* presenta incrementos elevados y continuos tanto en altura como en diámetro. Domínguez (1996) encontró incrementos de 2 a 2.17 cm en diámetro y de 0.83 a 1.0 m en altura en las etapas iniciales de crecimiento, lo anterior se ve favorecido porque la especie se encuentra generalmente en sitios con alta productividad (del Castillo, 1996), cuando se establece en sitios abiertos la respuesta es mejor ya que la especie presenta características particulares como son su capacidad de reclutamiento en los claros y su intolerancia a la sombra (del Castillo *et al.*, 1995).

$$\text{Edad} = -\frac{\ln\left(1 - \frac{\text{DAP}}{\beta_0}\right)^{1/\beta_2}}{\beta_1} \quad R^2 = 0.95$$

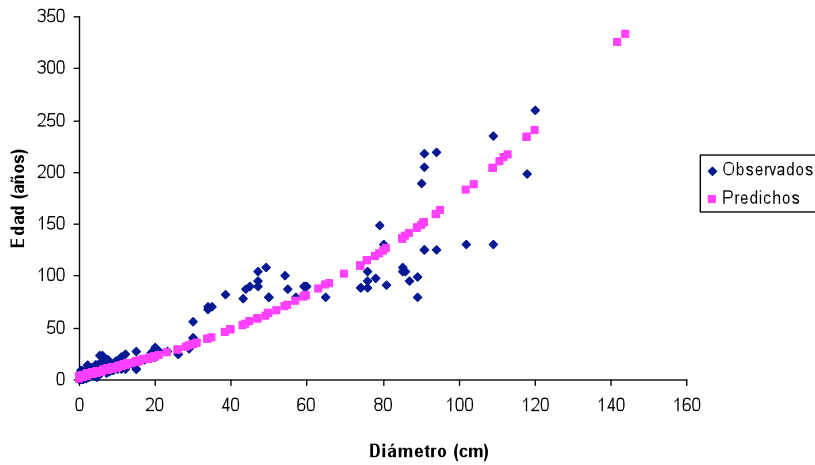


Figura 2.10 Relación edad-diámetro de *P. chiapensis* estimada a partir del modelo de Chapman-Richards

Del Castillo (1996) reporta que el crecimiento disminuye en forma logarítmica al aumentar la edad de la especie y que dicho comportamiento es característico de especies persistentes y dominantes en el sitio.

2.7. CONCLUSIONES

Pinus chiapensis representa un recurso forestal de importancia nacional que requiere un manejo con bases sólidas en cuanto a su dinámica de crecimiento, sobre todo porque se encuentra en áreas de difícil acceso (en barrancas y cañadas) que imposibilitan su estudio y manejo.

El establecimiento de parcelas permanentes permitirá llevar a cabo estudios a largo plazo sobre diferentes aspectos de crecimiento en la especie.

El análisis de la composición y estructura en las parcelas establecidas mostró que *P. chiapensis* es la especie dominante y se asocia principalmente con *Q. scytophylla* y *P. tenuifolia*. La distribución de diámetros, alturas y edades que se presentan es característica de un bosque maduro. Los valores de riqueza y diversidad encontrados son relativamente bajos al compararlos con otros sitios de bosques de coníferas.

CAPITULO III. PATRONES DE DISTRIBUCIÓN ESPACIAL EN BOSQUES DE *Pinus chiapensis*, OAXACA, MÉXICO

3.1. RESUMEN

Se analizó el patrón de distribución espacial y la relación intra e inter-específica en un bosque maduro dominado por *Pinus chiapensis*. Se establecieron cuatro parcelas permanentes de observación de 50 × 50 m, divididas en 25 cuadros de 10 × 10 m. Todos los individuos de especies coníferas dentro de la parcela se clasificaron como: plántulas, brinzales y adultos. Las hojosas presentes se incluyeron sólo para individuos con diámetro ≥ 5 cm a la altura del pecho (DAP) de 1.30 m. La ubicación espacial se obtuvo tomando las coordenadas X, Y. Se utilizó la función $L(t)$ y $L_{12}(t)$ para llevar a cabo un análisis univariado y bivariado, respectivamente, considerando las especies codominantes. El patrón de distribución espacial que presenta *P. chiapensis* es marcadamente agregado en las etapas de plántula, brinzales y adultos. Sin embargo, la magnitud que define este patrón disminuye con la edad, llegándose a presentar un patrón aleatorio, a ciertas distancias, en la etapa adulta. La interacción de las diferentes etapas de desarrollo de *P. chiapensis* y su relación inter-específica es variable dentro de las parcelas.

Palabras clave: análisis univariado y bivariado, patrón agregado, coexistencia, independencia de especies arbóreas.

3.2. ABSTRACT

The spatial distribution pattern and inter and intra-specific relation in a mature forest dominated by *Pinus chiapensis* were analyzed. Four (50 m × 50 m) permanent plots were established and divided in 25 quadrants of 10 × 10 m. All the conifer individuals within the plot were classified in seedlings, saplings and adults. The hardwood species were considered only for individuals with diameter ≥ 5 cm at breast height of 1.30 m (DAP). The spatial location was obtained taking coordinates X, Y. The function $L(t)$ and $L_{12}(t)$ were used to carry out an univariate and bivariate analysis, respectively, considering the codominant species. The spatial distribution pattern for *P. chiapensis* is clumped in the stages of seedling, saplings and adults. Nevertheless, the magnitude that defines that pattern decreases with age, presenting a random pattern, at certain distances, in the adult stage. Life stages of *P. chiapensis* and their inter-specific relation is variable within the plots.

Key words: univariate and bivariate analysis, clumped pattern, coexistence and independence of tree species.

3.3. INTRODUCCIÓN

En los ecosistemas forestales, ya sean bosques templados o tropicales, el factor limitante para que se presente el establecimiento, desarrollo y un posterior crecimiento de la regeneración, es la existencia de sitios que reúnan las mejores características bióticas y abióticas (sitios seguros *sensu* Harper *et al.*, 1961). La muerte de uno o varios árboles dominantes y la consecuente formación de claros en el dosel favorecen la regeneración de las especies vegetales. Por ejemplo, derivado de la presencia de un disturbio, natural o antropogénico, se puede presentar un incremento sustancial de luz.

Como resultado de los cambios en los sitios, se presentan diferentes patrones en la distribución de especies, producto de una amplia gama de disturbios a distintas escalas espacio-temporales. Las perturbaciones pequeñas, como caídas de ramas o de un árbol que producen las aperturas del dosel se cierran eventualmente debido a la extensión lateral de vegetación adyacente. Sin embargo, los eventos de gran magnitud como los incendios pueden afectar áreas muy grandes en los bosques (Runkle, 1981; Veblen *et al.*, 1995; Pickett y White, 1985). Estos eventos, proporcionan una fuente permanente de heterogeneidad ambiental que permite la coexistencia de especies con ciclos biológicos y requerimientos ecológicos diferentes, lo que podría promover la diversidad de especies en una comunidad (Ricklefs, 1977; Pickett y White, 1985; Whitmore, 1989).

Muchos de los procesos involucrados en la dinámica de bosques pueden explicarse a través de relaciones entre la estructura espacial y funcional, ya que los modelos espaciales de plantas pueden reflejar una amplia variedad de procesos ecológicos como la competencia, predación, herbivoría, dispersión de semillas, los disturbios, las interacciones microbianas, factores edáficos y eventos meteorológicos. Con ellos, se puede llevar a cabo una

caracterización ecológica de ecosistemas y evaluar la estabilidad del mismo, su productividad y otras funciones (Hirayama y Sakimoto, 2003).

Resulta importante conocer la distribución espacial de los individuos para inferir, entre otras cosas, cuál o cuáles son las interacciones en comunidades y en poblaciones a partir del análisis de la posición de los individuos en un área determinada y de esta forma saber más sobre su estructura y el desarrollo de la dinámica de poblaciones y comunidades (Nanami *et al.*, 1999; Wiegand *et al.*, 2003; Seabloom *et al.*, 2005; de la Cruz, 2006).

Actualmente *Pinus chiapensis* está clasificado como una especie bajo protección especial (SEMARNAT, 2002). La fuerte presión antropogénica a la que ha estado sometido continúa reduciendo el tamaño de las poblaciones en su rango de distribución natural dentro de México. Aunque existe información sobre la autoecología, taxonomía y distribución, y crecimiento de la especie (del Castillo *et al.*, 1995; del Castillo, 1996; Téllez, 1999; del Castillo y Acosta, 2002) los estudios relacionados con el análisis del patrón espacial en diferentes etapas de crecimiento de la misma no han sido abordados.

Es importante contribuir a los estudios existentes sobre *P. chiapensis*, particularmente en el análisis de los patrones de distribución espacial que se presentan en un bosque maduro. En este estudio se pretende dar respuestas a las siguientes preguntas: ¿existe un patrón de distribución espacial característico de la especie en un bosque maduro? ¿Cuál es el patrón espacial que se establece en las etapas de crecimiento consideradas? ¿Es posible encontrar un patrón espacial consistente para la relación de *P. chiapensis* con otras especies codominantes en el sitio de estudio?

3.4. OBJETIVO

Analizar el patrón de distribución espacial de *Pinus chiapensis* con base en las relaciones intra e inter-especies que se establecen en un bosque maduro dominado por esta especie.

3.5. REVISIÓN DE LITERATURA

3.5.1. Dinámica de bosques

La dinámica en el bosque implica un cambio constante, producto de disturbios repetidos y frecuentes, en donde la vegetación varía continuamente en una diversidad de escalas temporales (Pickett y White, 1985) y espaciales, debido a esto y a la fluctuación climática son pocos los paisajes en los que el cambio sucesional avanza hacia estadios finales estables (Drury y Nisbet, 1971).

Uno de los mayores cambios que se presenta en el bosque posterior a un disturbio, es el incremento sustancial de luz. La modificación en la intensidad lumínica tiene repercusiones importantes sobre el funcionamiento de la comunidad, debido a que provoca cambios drásticos en la tasa de fotosíntesis, productividad primaria neta, temperatura del suelo y del aire, disponibilidad de agua y actividad de los microorganismos del suelo, tasas de descomposición de la materia orgánica (Dai, 1996) y por lo tanto también de una mayor disponibilidad de nutrientes (Gray y Spies, 1996). Como resultado de los cambios descritos anteriormente se presentan diferentes patrones en la distribución de vegetación que son producto de una amplia gama de disturbios a distintas escalas espaciales.

El ciclo que se establece entre el disturbio y la regeneración, intrínseco a la dinámica de parches, es de interés ecológico en sí mismo pero también se une con muchos otros procesos ecológicos que ocurren a escalas espaciales y temporales diferentes (Forrester y Runkle, 2000). Entre otras cosas, proporcionan una fuente permanente de heterogeneidad ambiental que

permite la coexistencia de especies con historias de vida y requerimientos ecológicos diferentes y, de esta manera la diversidad de la comunidad puede incrementarse (Pickett y White, 1985; Whitmore, 1989).

En un bosque, los manchones de regeneración con composición o estructura distinta por lo general reflejan efectos de disturbios del pasado. Varios ecólogos se han interesado en la dinámica de claros creados por devastación de rodales por disturbios como incendios, huracanes e inundaciones (Foster *et al.*, 1998; Franklin *et al.*, 2002) sin embargo, el reconocimiento de la acción de disturbios recurrentes sobre la forma en que se estructuran las comunidades vegetales y paisajes ha dado lugar a varias investigaciones de la influencia de disturbios sobre la dinámica de la vegetación. Existen aportaciones sobre el papel de perturbaciones a escalas mucho menores que las ocasionadas por perturbaciones catastróficas, como caída de algunas ramas o la caída de un árbol, relacionándola a la composición del bosque, al tamaño de la apertura del dosel y la frecuencia de claros (Pickett y White, 1985; Veblen, 1989; Runkle, 1981; Forrester y Runkle, 2000).

3.5.2. Distribución espacial

Los estudios de la distribución espacial tratan de encontrar explicaciones de cómo se distribuyen los organismos en el tiempo o el espacio. Cuando se analiza la distribución espacial, ésta puede presentarse en dos o tres dimensiones y de esta manera se le puede explorar en función de área o volumen (de la Cruz, 2006). La distribución espacial de las especies es una respuesta a un conjunto de influencias entre las que se encuentran la demanda de nutrientes, condiciones físicas desfavorables y tipos de competencia (Diggle, 2003).

La representación cartográfica es una de las formas más exactas de proyectar la distribución espacial de una población, comunidad o cualquier fenómeno ecológico de

naturaleza discreta tales como manchones de hábitats, perturbaciones etc. y dicha representación puede hacerse tomando las coordenadas espaciales (X, Y), generando una base de datos a la que se le da el nombre de patrón espacial de puntos, el cual describe la ubicación de eventos en una región (de la Cruz, 2006; Diggle, 2003).

Los índices de heterogeneidad espacial de árboles en un rodal han sido desarrollados y usados para separar los patrones espaciales en: regulares (también llamados uniformes), al azar (conocida también como distribución de Poisson), y agrupados o agregados (Dale, 1999).

En las distribuciones regulares, los individuos se localizan uniformemente en el espacio, mostrando territorialidad o efectos de sombra. En una distribución al azar, los individuos se encuentran de una manera imprevisible en el sitio; hay igual probabilidad de que un organismo ocupe cualquier punto en el espacio. Las distribuciones agrupadas ocurren cuando los recursos en el ambiente se presentan de manera irregular, o si los individuos tienden a ser atraídos entre sí. Por lo anterior, los índices espaciales también dan una idea sobre las relaciones ecológicas a nivel intra e inter-específica (Lemay y Staudhammer, 2005).

El conocer la distribución espacial de los individuos permite inferir cuál o cuáles son las interacciones en comunidades y en poblaciones a partir del análisis de la posición de los individuos en un área determinada y de esta forma saber más sobre su estructura, desarrollo de la dinámica de poblaciones y comunidades (Wiegand *et al.*, 2003; Seabloom *et al.*, 2005; de la Cruz, 2006).

Diferentes procesos pueden inducir patrones espaciales específicos. Por ejemplo, la competencia entre árboles, actuando a través de la mortalidad por densidad, puede llevar a una distribución regular o menos agregada de especies, mientras que los patrones de distribución agregados pueden originarse a través de estrategias de regeneración (la dispersión de semilla), sobrevivencia de pocas plántulas, probablemente por la cantidad de material acumulado

(frutos, plántulas) atrayendo hongos patógenos e insectos en las proximidades, efectos de enfermedades, mosaicos del sitio por la heterogeneidad topográfica y apertura de claros en el dosel por disturbios (Hou *et al.*, 2004). Las especies que se regeneran en manchones o agregados, poseen un reclutamiento de plántulas aparentemente adaptadas a la intensa competencia junto a los individuos progenitores (Howe, 1989).

La gran mayoría de los ecosistemas naturales presentan una heterogeneidad a una escala grande como para permitir la aparición de patrones agregados. A una escala menor, la variabilidad ambiental puede ser menos acentuada y el patrón va a estar influenciado por la intensidad y la naturaleza de las interacciones entre los individuos (Diggle, 2003)

La distribución espacial de plantas dentro de una población está determinada por la distribución de semillas durante su dispersión. Después de la dispersión de la semilla, numerosos factores bióticos y abióticos, como la intensidad de luz, relieve, microtopografía, viento, humedad y herbivoría, influyen en el destino de la semilla (Wada y Ribbens, 1997). Aunque la dispersión de las semillas podría determinar la ubicación de los árboles de una especie en particular, hay factores que van a influir en la germinación y establecimiento de la semilla así como en las demás etapas hasta llegar a ser parte del dosel dominante. La heterogeneidad ambiental presente en el mosaico de regeneración afecta la densidad y la distribución espacial de las poblaciones (Hubbell y Foster, 1987).

Los patrones espaciales de una comunidad de plantas no sólo son un registro de eventos del pasado, éstos también pueden ser una herramienta valiosa para pronosticar procesos futuros (Dale, 1999). La información sobre el modelo espacial de plantas individuales dentro de los bosques puede refinar la comprensión de procesos ecológicos como el establecimiento, crecimiento, competencia, reproducción, y mortalidad del bosque (Dale, 1999). El análisis de patrones de puntos busca la posibilidad de inferir la estructura arbórea

espacial anterior, que puede usarse para investigar la historia de perturbación de rodales (Woodall y Gram, 2004), establecimiento de árboles jóvenes para describir las interacciones competitivas por recursos, también puede ofrecer una alternativa a las investigaciones de densidad de población y obtener un poco de información de la dinámica del bosque, sin embargo, la interpretación de los patrones espaciales observados en términos ecológicos es difícil (Moravie y Robert, 2003).

El patrón de distribución espacial como un componente de la estructura de bosques maduros y sobre maduros es de interés particular porque revela la información sobre la historia, dinámica de la población, y competencia del rodal (Haase, 1995). Según el Comité para la definición de “viejo crecimiento” del estado de Washington (OGDC, por sus siglas en inglés) los bosques “de viejo crecimiento” o sobremaduros se caracterizan por una gran diversidad de estructuras y un nivel alto de heterogeneidad en su estructura vertical (Franklin *et al.*, 2005)

En general, los estudios sobre patrones de distribución espacial se han enfocado principalmente a investigar la dinámica de la regeneración en especies de clima templado. También al estudio de la distribución de semillas durante su dispersión y posterior germinación en la cual influyen los factores bióticos y abióticos del sitio, como la intensidad de luz, condiciones del suelo, micro-topografía y herbivoría. La variación espacial de estos factores puede reubicar la distribución de las plántulas y brinzales de manera que los sitios que son adecuados para la germinación de plántulas y su establecimiento pueden no ser los mejores para el crecimiento de las mismas (Wada y Ribbens, 1997; Hirayama y Sakimoto, 2003).

La función K de Ripley es uno de las estadísticas más utilizada en estudios de distribución espacial de bosques (Parker *et al.*, 1997; Pelissier, 1998; Rozas y Fernández, 1998; Lencinas *et al.*, 1998; North y Greenberg, 1998; Nanami *et al.*, 1999; He y Duncan, 2000;

Rozas, 2002; Moravie y Robert, 2003; Wang *et al.*, 2003; Hou *et al.*, 2004; North *et al.*, 2004).

El análisis para un patrón espacial univariado mediante la función K de Ripley $K(t)$ refleja el tipo, escala e intensidad del patrón espacial que presenta una serie de puntos mediante el cálculo del número de puntos vecinos que se encuentran dentro de un círculo de radio t centrado en cada uno de los puntos (Rozas y Fernández, 1998). Cuando se tienen dos patrones de puntos se hace referencia a un análisis bivariado, el cual indica la relación que se da entre dos procesos espaciales y que principalmente pueden ser de atracción o repulsión entre ambos patrones (Diggle, 1983; 2003). El análisis del patrón espacial bivariado realizado mediante la extensión bivariada de la función K de Ripley $K_{12}(t)$ indica el tipo, escala e intensidad de la interacción espacial existente entre dos series de puntos mediante el cálculo del número de puntos de tipo 2 que se encuentran dentro de un círculo de radio t centrado en cada uno de los puntos de tipo 1 (Rozas y Fernández, 1998).

A pesar de que son muchos y variados los factores que influyen en la estructura del bosque, el análisis de ubicación de árboles puede ayudar a inferir procesos que influyen en la dinámica de rodales (Watt, 1947; Cooper, 1961; Kenkel, 1988).

3.6. MATERIALES Y MÉTODOS

3.6.1. Área de estudio

Se localiza entre los 16° 14' de latitud norte y 96° 52' de longitud oeste en terrenos comunales de San Jerónimo Coatlán, Distrito de Miahuatlán de Porfirio Díaz, Oaxaca (Figura 2. 1). Forma parte de la región de la Sierra Sur del estado de Oaxaca, en donde predominan las sierras altas complejas, sierras bajas, cañones y pequeños valles intermontanos (CEMASREN, 1999).

3.6.2. Establecimiento de parcelas permanentes

Después de realizar recorridos de campo se ubicaron áreas con presencia predominante de *P. chiapensis*. Una vez identificadas se seleccionó el área sin presencia evidente de perturbaciones antropogénicas como aprovechamientos forestales autorizados o clandestinos.

Dentro del sitio elegido se establecieron cuatro parcelas permanentes de 50×50 m, divididas en 25 cuadros de 10×10 m. La parcela uno se ubicó en la parte superior de una ladera con el auxilio de estacas y cuerdas compensadas, delimitando individualmente los cuadros de 10×10 m. Las tres parcelas restantes se ubicaron a una distancia aproximada de 200 m entre ellas, siguiendo la dirección de la pendiente. A cada parcela se le tomaron las coordenadas geográficas extremas con un sistema de geoposicionamiento global (GPS) Garmin Plus III.

Todos los individuos con diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 5 cm, se etiquetaron, se identificaron y se les registró el DAP. Las especies de coníferas se clasificaron en estadios de desarrollo como:

a) Plántula (individuos ≤ 50 cm de altura);

b) Brinzal (individuos > 50 cm de altura y < 5 cm de DAP);

c) Adulto (individuos con DAP ≥ 5 cm de diámetro). Esta última categoría, no se basa exclusivamente en la capacidad reproductiva de la especie, ya que del Castillo (1996) considera que los individuos de *P. chiapensis* con esas dimensiones están en la etapa pre-reproductiva, sino también al considerar que esta diámetro mínimo es el promedio dentro de la mínima categoría inventariable utilizada en los aprovechamientos forestales.

d) Latifoliadas: Individuos ≥ 5 cm de DAP

Todos los individuos enraizados dentro de las parcelas fueron localizados por sus coordenadas X, Y. Para llevar a cabo lo anterior se utilizaron tiras de nailon, marcadores permanentes y pintura de aceite.

3.6.3. Análisis de la información

Se utilizó la función K de Ripley (Ripley, 1977) para conocer la distribución univariada $K(t)$, la cual indica el tipo, escala y la intensidad del patrón espacial que presenta un conjunto de puntos (individuos) a través del cómputo del número de puntos vecinos que se localizan dentro de un círculo de radio t .

La función K se define como $\lambda K(t)$ en donde λ es la intensidad del patrón y representa el número esperado de individuos dentro de un círculo de radio t alrededor de un individuo tomado al azar. Por lo tanto $K(t)$ describe las características de un proceso de puntos a diferentes escalas y está definida de la siguiente forma:

$$K(t) = n^{-2} |A| \sum_{i \neq j} W_{ij}^{-1} I_t(u_{ij}) \quad (1)$$

dónde:

n = Es el número de individuos en la parcela A ;

$|A|$ = Área de la parcela;

u_{ij} = La distancia entre i -ésimo y j -ésimo individuo en A ;

$I_t(u) = 1$ si $u \leq t$ y 0 si no lo es; y

W_{ij}^{-1} = la proporción de la circunferencia de un círculo con centro en el i -ésimo

individuo y radio u_{ij} que está dentro de A ; la sumatoria es para todos los pares de individuos incluidos a una distancia de radio no mayor que t (Ripley, 1977; Diggle, 1983; Nanami *et al.*, 1999).

La raíz cuadrada de la función $K(t)$ sugerida por Besag (1977) se utilizó debido a que esta ecuación ajusta la hipótesis nula al valor cero y estabiliza la varianza, facilitando de esta forma la interpretación de los resultados, y se define como:

$$L(t) = \left[\frac{K(t)}{\pi} \right]^{1/2} - t \quad (2)$$

Donde:

$K(t)$ = Función de Ripley ;

π = 3.1416; y

t = distancia (m).

Un valor de $L(t) = 0$ indica que el patrón espacial de radio t es aleatorio, sin embargo, cuando $L(t) > 0$ se tiene una distribución agrupada y cuando $L(t) < 0$ la distribución es uniforme (Nanami *et al.*, 1999).

El análisis bivariado se realizó a través de la función $K_{12}(t)$ que indica el tipo, escala y la intensidad de la interacción espacial que se da entre dos conjuntos de puntos por medio del cómputo de puntos que se localizan dentro de un círculo de radio t . Este análisis se utilizó para observar el grado de interrelación de los diferentes estadios de desarrollo de *P. chiapensis* con los adultos de *Q. scytophylla* y *P. tenuifolia*. Se utilizó la relación bivariada $L_{12}(t)$ que proviene de la función bivariada $K_{12}(t)$ de Ripley (Ripley, 1977) y modificada por Besag (1977) definida por:

$$L_{12}(t) = \left[\frac{K_{12}(t)}{\pi} \right]^{1/2} - t \quad (3)$$

Un valor de $L_{12}(t) = 0$ indica que los dos grupos son independientes; cuando se tienen valores de $L_{12}(t) > 0$ se da una atracción entre ellos; si los valores de $L_{12}(t) < 0$ los grupos se repelen.

En el análisis bivariado se utilizó una matriz de comparación de los estadios de *P. chiapensis* (plántula, brinzal, adulto) vs adultos de *P. tenuifolia* y *Q. scythophylla*. El análisis se llevó a cabo a nivel de parcela, excepto la parcela dos (P2), ya que no presentó el suficiente número de individuos de *Q. scythophylla* para realizarlo.

Se efectuaron simulaciones Monte Carlo dentro del programa TOOLBOX (Fisher, 2000) para obtener el nivel de significancia tanto del análisis univariado como bivariado. En el análisis univariado la aleatoriedad es la hipótesis nula. En el análisis bivariado la independencia espacial de las interacciones entre dos grupos es la hipótesis nula. Se utilizó un 99 % de confiabilidad ($P < 0.01$) como los valores máximos y mínimos de $L(t)$ y $L_{12}(t)$ para cada escala espacial encontrada con 99 análisis o simulaciones de distribución de puntos aleatorios.

3.7. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En las cuatro parcelas estudiadas se registraron 2,921 individuos pertenecientes a 15 especies (Cuadro 3.1). Del total, *P. chiapensis* es la especie más abundante (59%), seguida de *P. tenuifolia* (19%), *Q. scythophylla* (3%) y el resto (9 %) corresponde a las especies *Arbutus xalapensis*, *Ardisia resoluta*, *Baccaris heterophylla*, *Carpinus caroliniana*, *Diphysa racemos*, *Q. candicans*, *Saurauia villosa*, *Litsea glaucenscens* (especie considerada como amenazada dentro de la norma oficial Mexicana (NOM-059)) y tres más no identificadas.

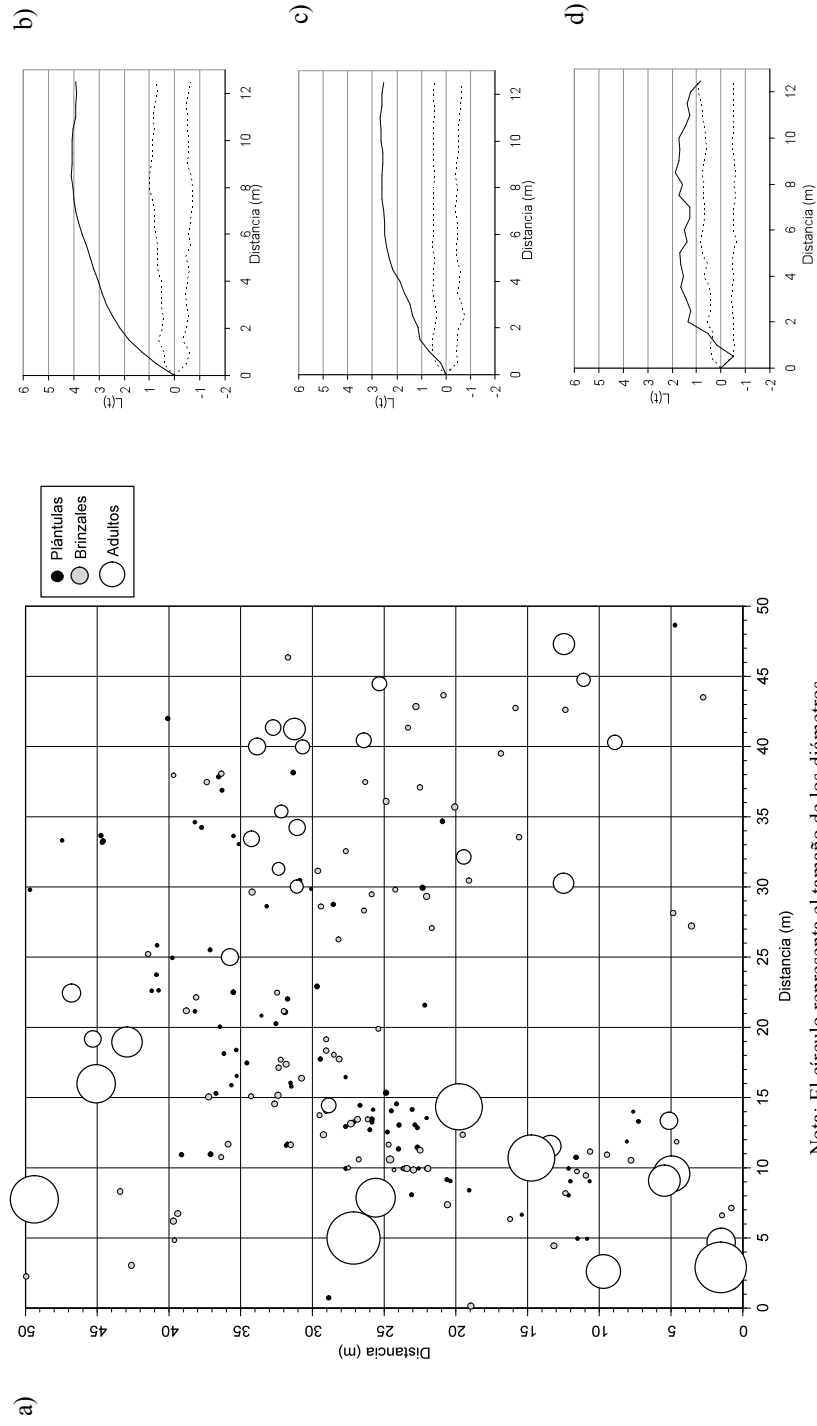
Cuadro 3. 1. Composición florística y densidad de especies en las cuatro parcelas de estudio.

Nombre científico	Nombre común	Número de individuos
<i>Pinus chiapensis</i>	Pino degretado	1670
<i>P. tenuifolia</i>	Ocote	570
<i>Quercus scytophylla</i>	Encino negro	351
<i>Q. candicans</i>	Encino toreño	43
<i>Q. salicifolia</i>	Encino blanco	107
<i>Carpinus caroliniana</i>	Palo mora	32
<i>Litsea glaucescens</i>	Laurel	50
<i>Ardisia resoluta</i>	Zapotillo	48
<i>Saurauia villosa</i>	Mamey	25
<i>Baccaris heterophylla</i>	Chamizo	2
<i>Arbutus xalapensis</i>	Madroño	6
<i>Diphysa racemosa</i>	Cuachepil	4
No identificado	Palo gallinita	1
No identificado	Tabardillo	5
No identificado	Palo montaña	7
TOTAL		2921

3.7.1. Análisis univariado de *P. chiapensis*

El patrón espacial que se encontró en plántulas y brinzales de *P. chiapensis* fue agrupado y significativo ($P < 0.01$) en distancias que van de 0 a 12 m (Figuras 3.1a, 3.1b, 3.1c - 3.4a, 3.4b, 3.4c). Sin embargo, la parcela 2 (Figuras 3.2a, 3.2b y 3.2c) tiene una mayor intensidad de agrupamiento que se presenta en las mayores distancias, lo cual sugiere que el radio de los grupos de plántulas y brinzales que se encontraron tiene aproximadamente 12 m.

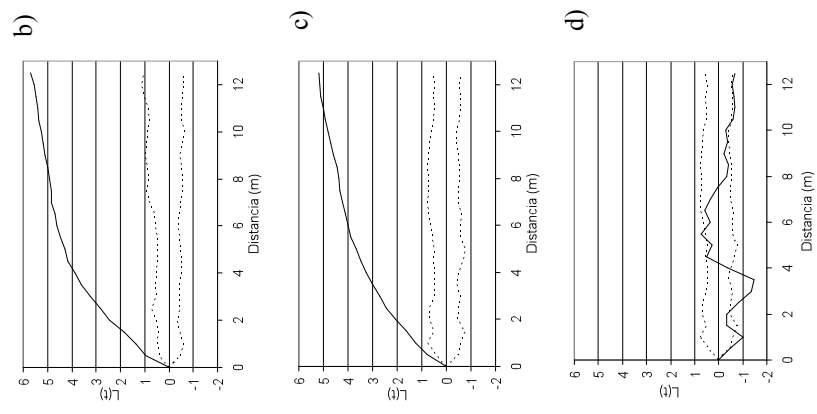
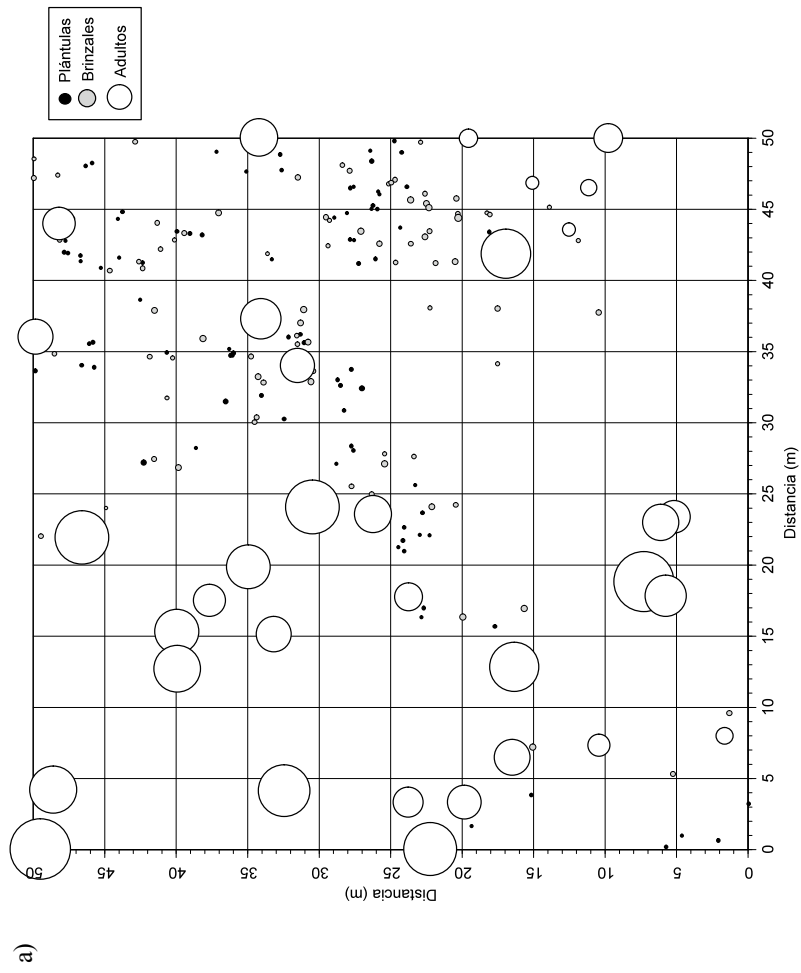
Los individuos adultos presentan un patrón espacial, en general, agrupado y significativo ($P < 0.01$) aunque difiere en magnitud al compararlo con las plántulas y brinzales. Particularmente, las parcelas 1 y 2 (Figuras 3.1d – 3.2d) presentan un patrón espacial uniforme ($P < 0.01$) en distancias de 0 hasta los 4 m (Figura 3.2d), posteriormente se agrupan y a partir de 8 m de distancia, el patrón vuelve a ser uniforme. Las parcelas 3 y 4 (Figuras 3.3d y 3.4d) presentan un patrón agrupado y la magnitud aumenta directamente con la distancia.



Nota: El círculo representa el tamaño de los diámetros

Figura 3.1 Distribución espacial(a) y análisis univariado $L(t)$ para: (b) plántulas ($n=165$); (c) brinzales ($n=198$); y (d) adultos ($n=34$) en la parcela 1 de un bosque de *P. chiapensis* en la Sierra Sur de Oaxaca. La línea sólida muestra los valores de $L(t)$ y las líneas discontinuas el intervalo de confianza con un 99% de confiabilidad

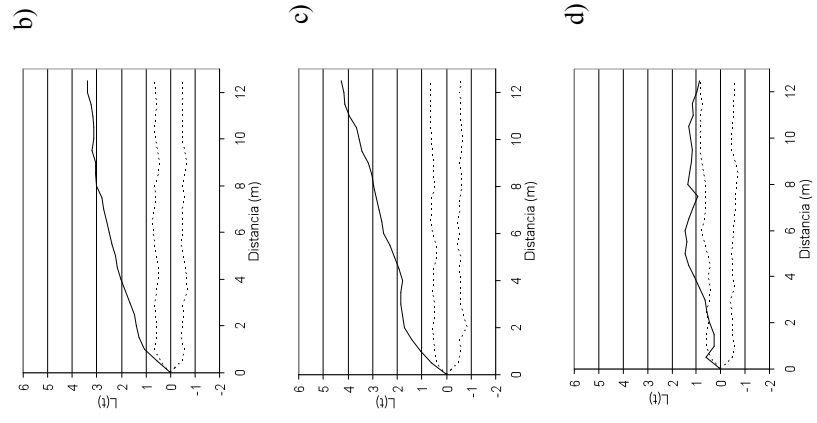
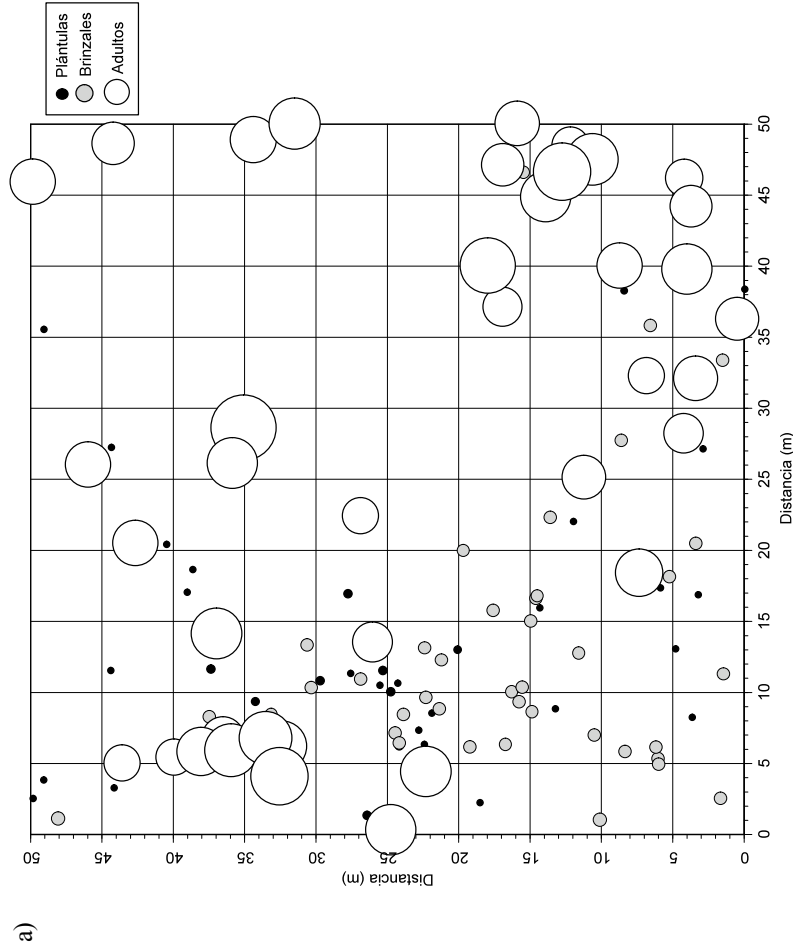
Gonzalo 21/4/07 03:54 PM
 Formatted: Normal, Indent: Left: 0 cm,
 Hanging: 1.9 cm, Tabs: Not at 0.63 cm



Nota: El círculo representa el tamaño de los diámetros

Figura 3.2 Distribución espacial (a) y análisis univariado $L(t)$ para: (b) plántulas ($n=166$); (c) brinzales ($n=280$); y (d) adultos ($n=34$) en la parcela 2 de un bosque de *P. chiapensis* en la Sierra Sur de Oaxaca. La línea sólida muestra los valores de $L(t)$ y las líneas discontinuas el intervalo de confianza con un 99% de confiabilidad

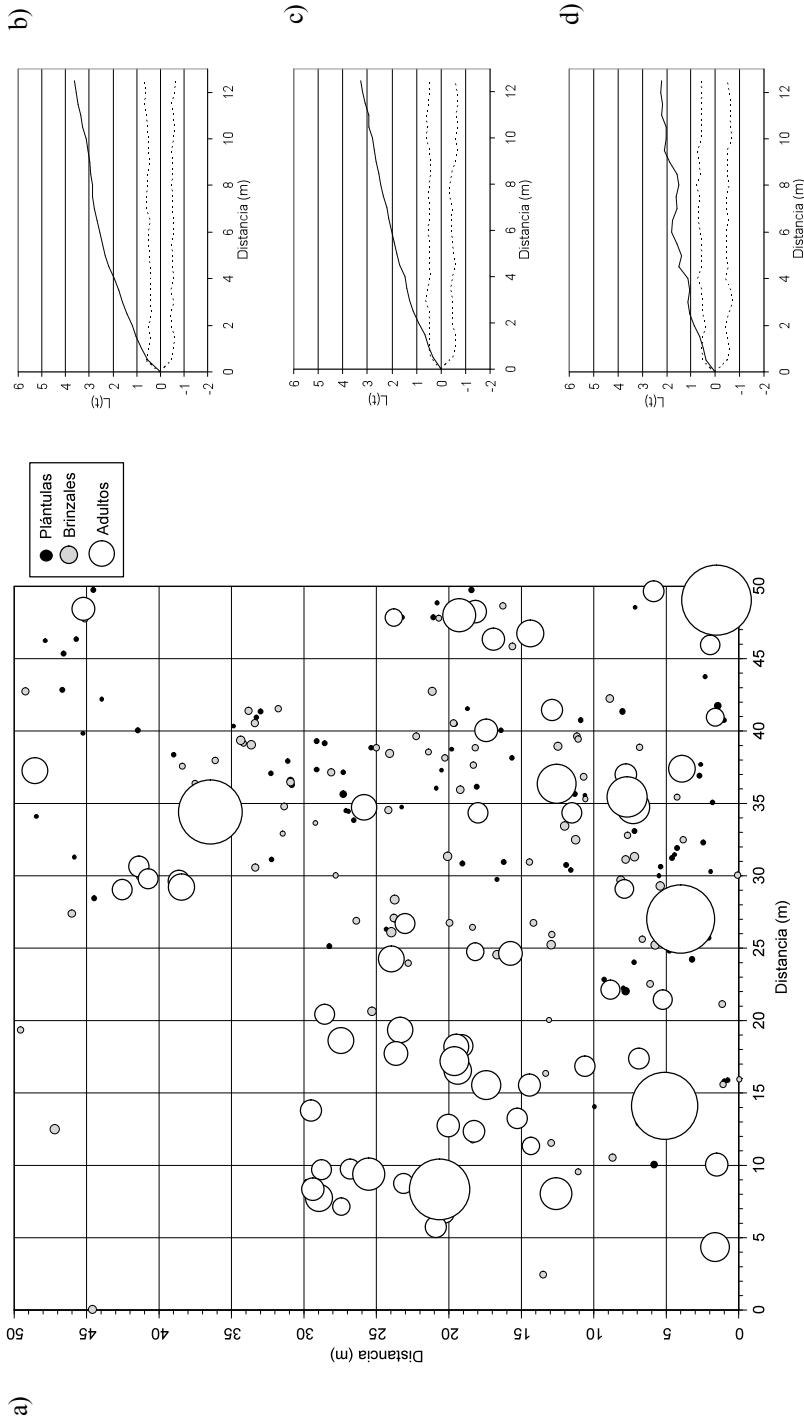
Gonzab 21/4/07 03:54 PM
 Formatted: Indent: Left: 0 cm, Hanging: 1.9 cm, Numbered + Level: 1 +
 Numbering Style: 1, 2, 3, ... + Start at: 3 +
 Alignment: Left + Aligned at: 1.88 cm +
 Tab after: 1.88 cm + Indent at: 2.52 cm,
 Tabs: Not at 0.63 cm + 1.88 cm



Nota: El círculo representa el tamaño de los diámetros

Figura 3.3 Distribución espacial (a) y análisis univariado $L(t)$ para: (b) plántulas ($n=103$); (c) brinzales ($n=169$); y (d) adultos ($n=57$) en la parcela 3 de un bosque de *P. chiapensis* en la Sierra Sur de Oaxaca. La línea sólida muestra los valores de $L(t)$ y las líneas discontinuas el intervalo de confianza con un 99% de confiabilidad

Gonzalo 21/4/07 03:54 PM
Formatted: Indent: Left: 0 cm, Hanging: 1.9 cm, Tabs: Not at 0.63 cm + 2 cm



Nota: El círculo representa el tamaño de los diámetros

Figura 3.4 Distribución espacial (a) y análisis univariado $L(t)$ para: (b) plántulas ($n=168$); (c) brinzales ($n=231$); y (d) adultos ($n=58$) en la parcela 4 de un bosque de *P. chiapensis* en la Sierra Sur de Oaxaca. La línea sólida muestra los valores de $L(t)$ y las líneas discontinuas el intervalo de confianza con un 99% de confiabilidad

3.7.2. Análisis bivariado

La interacción espacial que se establece entre las plántulas y brinzales de *P. chiapensis* y los individuos adultos de *P. chiapensis*, *P. tenuifolia* y *Q. scytophylla* (Figuras 3.5 - 3.8) es variable en las cuatro parcelas.

La relación intra-específica entre el grupo de plántulas y brinzales y los árboles adultos de *P. chiapensis*, generalmente, tiende a ser de independencia en distancias de 0 a 4 m, para posteriormente ser de atracción (Figuras 3.5, 3.6 y 3.7a, 3.8d), con excepción de la parcela 2 en donde se tiene una marcada repulsión entre los grupos que incrementa en magnitud hasta los 11 m (Figuras 3.6a). También se observa (Figura 3.6c) independencia hasta los 4 m y posteriormente repulsión.

La relación que se establece entre las plántulas, brinzales e individuos adultos de *P. chiapensis* y de *P. tenuifolia* es variable dentro de una misma parcela, presentándose independencia, atracción o bien repulsión (Figuras 3.5- 3.8).

Las plántulas de *P. chiapensis* y árboles adultos de *P. tenuifolia* presentan una relación de repulsión ($P < 0.01$) en distancias menores a 1 m (Figuras 3.5b y 3.6b) para posteriormente ser de independencia (Figura 3.5b) o de atracción siendo ésta máxima en distancias de 6 a 10 m (Figura 3.6b). En las demás parcelas, el patrón es de repulsión-independencia (Figura 3.7b) a diferentes distancias o bien de una marcada repulsión que aumenta en magnitud con la distancia (Figura 3.8b).

Los brinzales de *P. chiapensis* y árboles adultos de *P. tenuifolia* se caracterizan por presentar repulsión, independencia o atracción ($P < 0.01$) dentro de una misma parcela y en diferentes distancias. Sin embargo, la magnitud del índice $L_{12}(t)$ para cualquiera de estas relaciones, en general, es muy baja (3.5e, 3.6d, 3.7e y 3.8e).

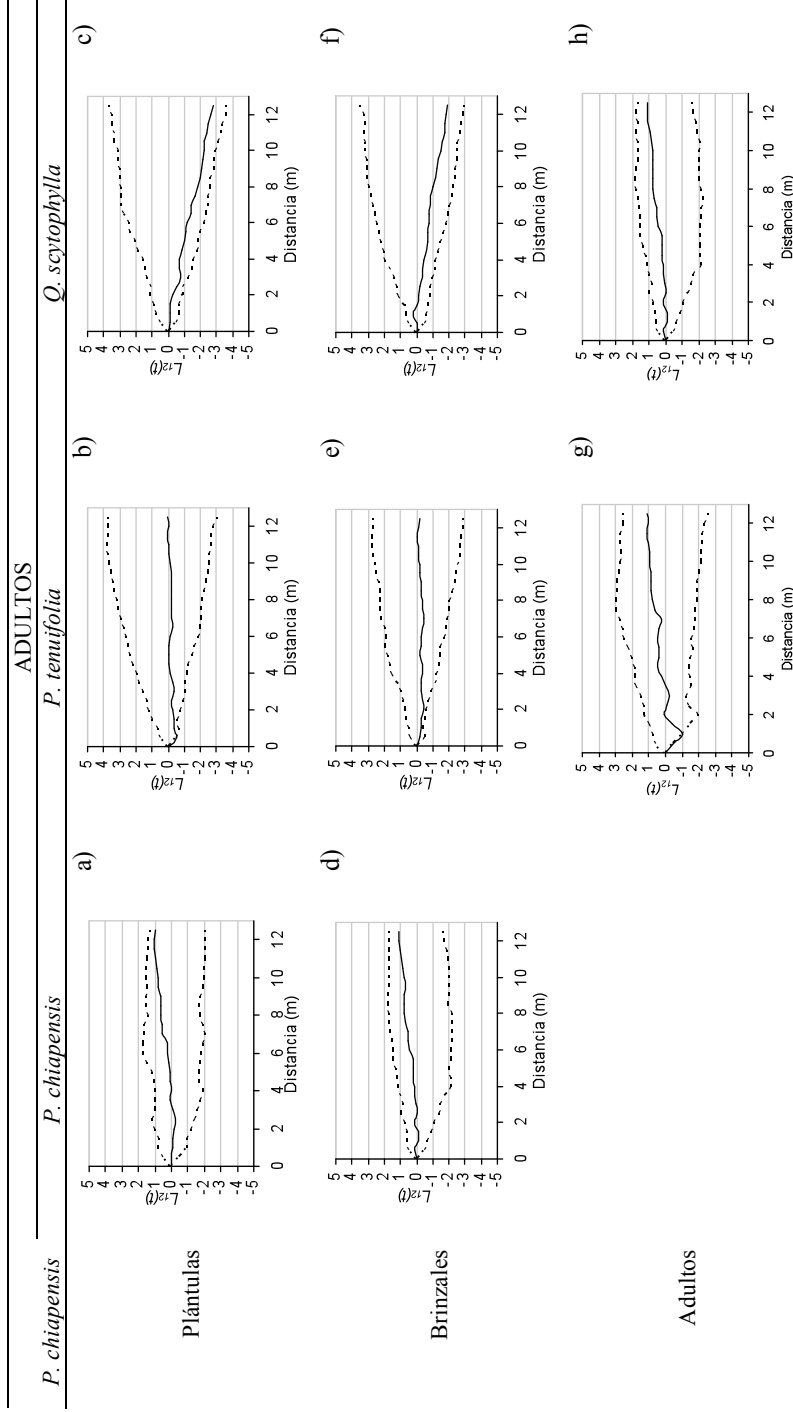


Figura 3.5 Matriz de relación de valores $L_{12}(t)$ de la distribución bivariada de *P. chiapensis* por estadios vs. adultos de *P. chiapensis*, *P. tenuifolia* y *Q. scytophylla* en la parcela 1 de un bosque de *P. chiapensis* en la Sierra Sur de Oaxaca. La línea sólida muestra los valores de $L_{12}(t)$ y las líneas discontinuas el intervalo de confianza con un 99% de confiabilidad de la relación de independencia.

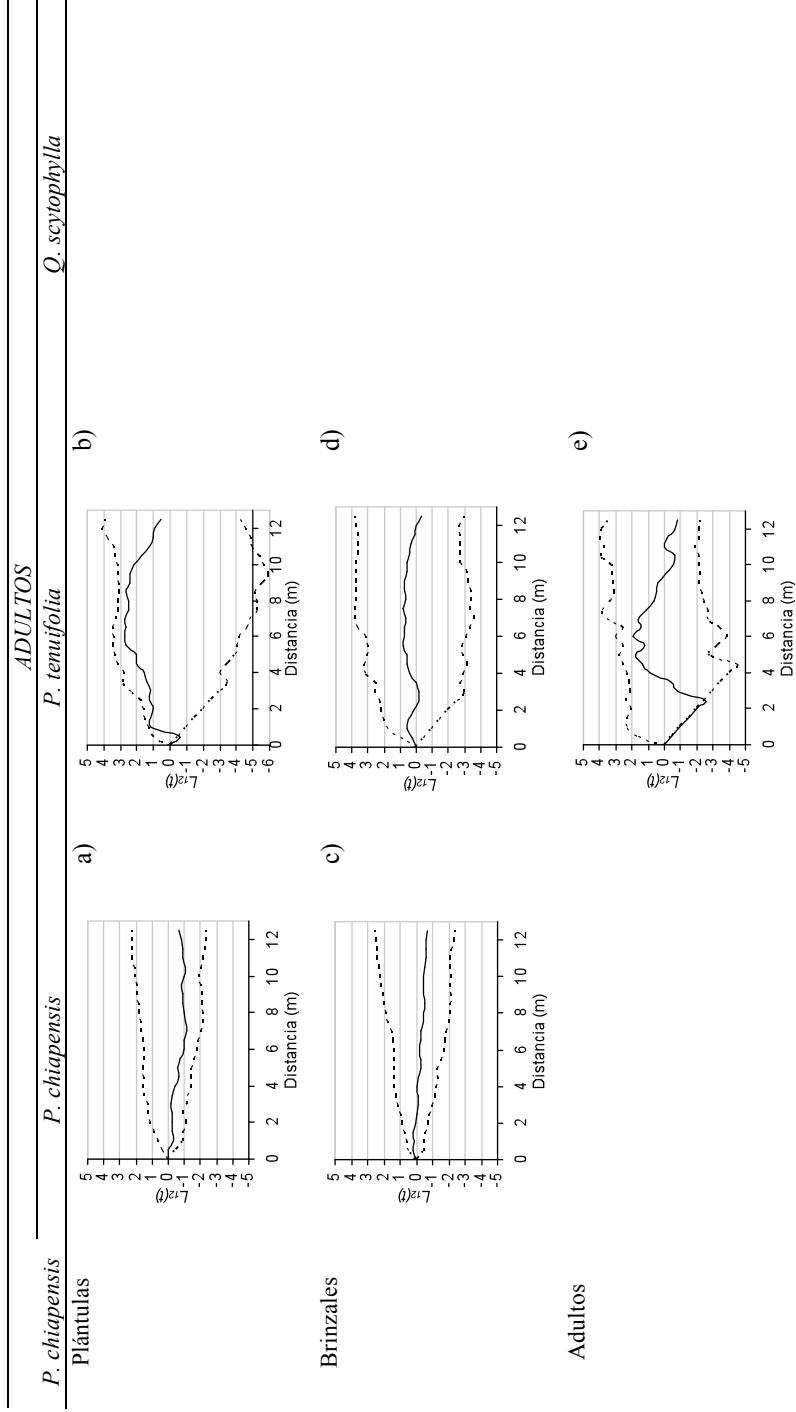


Figura 3.6 Matriz de relación de valores $L_{12}(t)$ de la distribución bivariada de *P. chiapensis* por estadios vs. adultos de *P. chiapensis*, *P. tenuifolia* y *Q. scytophylla* en la parcela 2 de un bosque de *P. chiapensis* en la Sierra Sur de Oaxaca. La línea sólida muestra los valores de $L_{12}(t)$ y las líneas discontinuas el intervalo de confianza con un 99% de confiabilidad de la relación de independencia.

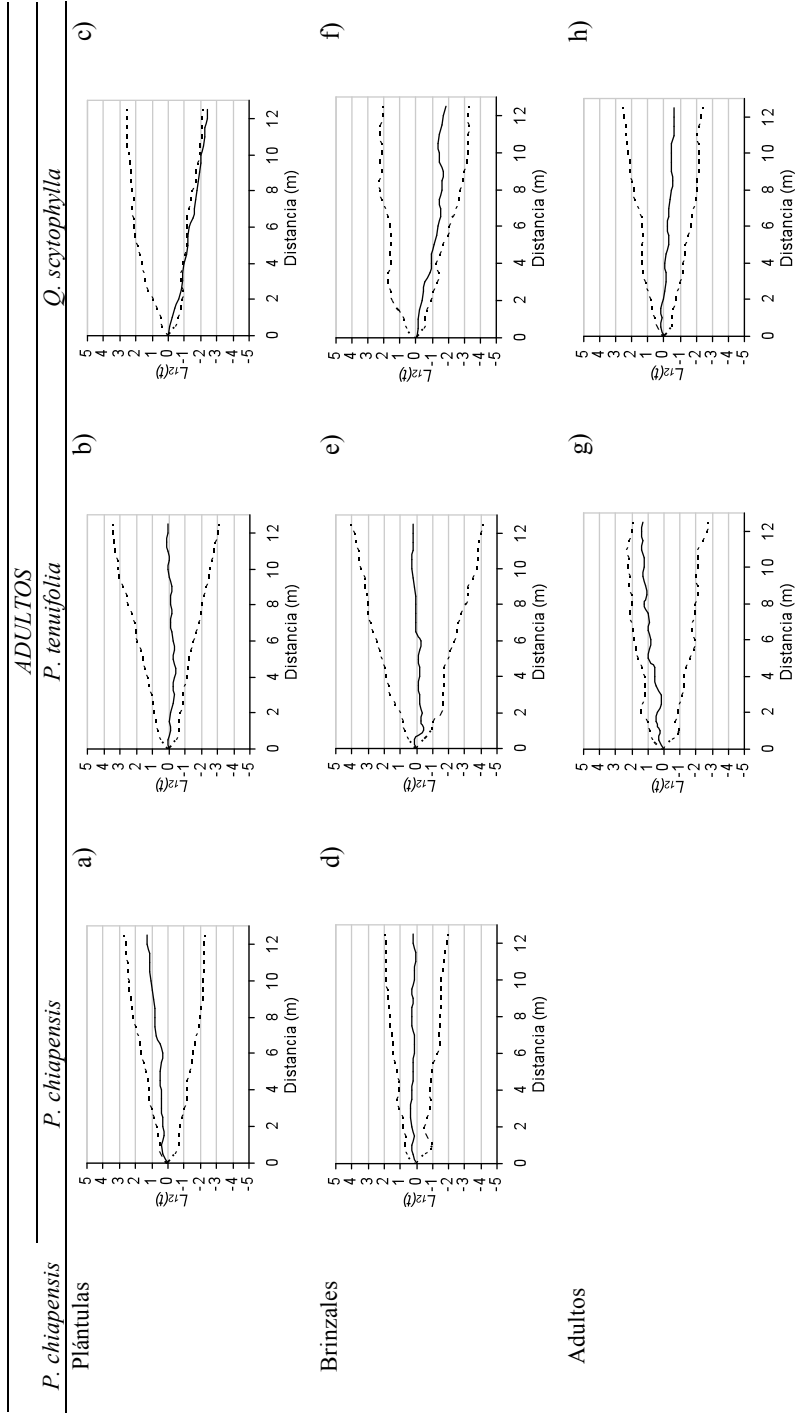


Figura 3.7 Matriz de relación de valores $L_{12}(t)$ de la distribución bivariada de *P. chiapensis* por estadíos vs. adultos de *P. chiapensis*, *P. tenuifolia* y *Q. scytophylla* en la parcela 3 de un bosque de *P. chiapensis* en la Sierra Sur de Oaxaca. La línea sólida muestra los valores de $L_{12}(t)$ y las líneas discontinuas el intervalo de confianza con un 99% de confiabilidad de la relación de independencia.

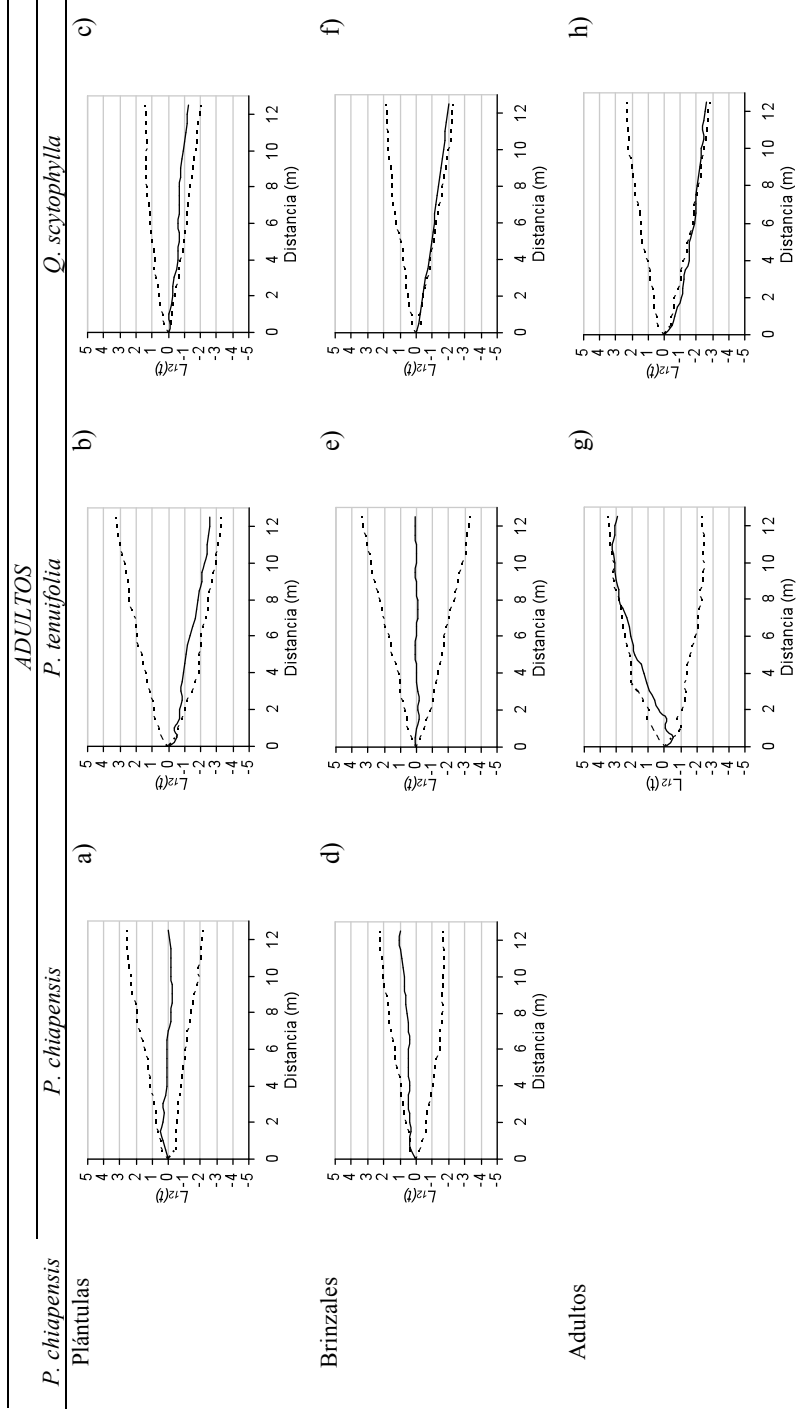


Figura 3.8 Matriz de relación de valores $L_{12}(t)$ de la distribución bivariada de *P. chiapensis* por estadios vs. adultos de *P. chiapensis*, *P. tenuifolia* y *Q. scytophylla* en la parcela 4 de un bosque de *P. chiapensis* en la Sierra Sur de Oaxaca. La línea sólida muestra los valores de $L_{12}(t)$ y las líneas discontinuas el intervalo de confianza con un 99% de confiabilidad de la relación de independencia.

Finalmente, los individuos adultos de ambas especies presentan repulsión en distancias que van de 0 a 3.5 m (Figuras 3.5g y 3.6e), posteriormente es de atracción con excepción de la parcela 2 en donde a partir de los 9 a 12 m se vuelve a dar repulsión entre los dos grupos (Figura 3.6e).

En general, los grupos de plántulas, brinzales y adultos de *P. chiapensis* mostraron repulsión ($P < 0.01$) con los árboles adultos de *Q. scytophylla* (Figuras 3.5, 3.7 y 3.8c, 3.8f y 3.8h) y la magnitud del índice $L_{12}(t)$ aumenta directamente con la distancia, siendo máxima a los 12 m. Una excepción a este patrón es el que se muestra en las Figuras 3.5h y 3.7h, ya que en distancias que van de 0 a 4 m se da independencia entre los árboles adultos de *P. chiapensis* y *Q. scytophylla*, sin embargo, a partir de los 4 m ésta cambia a atracción (Figura 3.5h) y repulsión (Figura 3.7h) entre adultos. Por otro lado, los brinzales de *P. chiapensis* y adultos de *Q. scytophylla* muestran independencia y atracción en distancias menores de 1 m ($P < 0.01$), a partir de los 2 m nuevamente se presenta repulsión entre ambos grupos (Figura 3.5f).

La apertura de claros en el dosel tiene una influencia directa en la intensidad lumínica que se recibe en el sotobosque y que es necesaria para el crecimiento de las especies (Duncan, 1993; Szwagrzyk y Czerwczak, 1993), lo cual parece estar sucediendo en la especie bajo estudio.

En *P. chiapensis*, la germinación y el crecimiento de plántulas se ven favorecidos por la apertura de claros (sitios abiertos, *sensu* del Castillo *et al.*, 1995) ya que al ser un sitio sin aparente intervención humana sólo los disturbios naturales de pequeña magnitud (desprendimiento de ramas o muerte de árboles individuales) y la competencia intra e inter-específica estarían dando origen a la distribución espacial. El establecimiento y crecimiento de nuevos individuos se reduce a medida que los árboles en el estrato superior incrementan su

cobertura y por tanto reducen de manera considerable las condiciones de luz en el sotobosque (del Castillo, 1996).

La magnitud del valor de $L(t)$ tiende a disminuir con el avance hacia mayores estadios de desarrollo de *P. chiapensis*, lo cual implica que el grado de agrupamiento disminuye de manera progresiva con el incremento en altura, diámetro e implícitamente la edad de los individuos. Estudios similares realizados por Nanami *et al.*, (1999); Wang *et al.*, (2003) y Godínez, (2007) sugieren que las plántulas y los brinzales presentan patrones agregados pero en etapa adulta tienden a presentar patrones aleatorios. Estos autores clasifican como adultos a los individuos con diámetros ≥ 20 , ≥ 30 y ≥ 7.5 cm. La existencia de una distribución en agregados para la plántula y brinzales y de un patrón que tiende a la aleatoriedad en adultos puede deberse, entre otras causas, a la clasificación de clases o formas de vida tal como lo señalan Wang *et al.*, (2003) y Godínez (2007). En esta investigación en particular no se descarta que exista una influencia al considerar como adultos a los individuos con diámetros mayores a 5 cm de diámetro, considerados en etapa pre-reproductiva por del Castillo (1996). Lo anterior deja otras preguntas por contestar en relación a la influencia que tendría adoptar otra clasificación de tamaño.

El cambio relativo en el patrón de distribución a medida que incrementa la etapa de desarrollo de *P. chiapensis* coincide con lo que menciona del Castillo (1996) en cuanto a tener “una distribución relativamente simétrica” a medida que la edad de los individuos aumenta y que de acuerdo con la información obtenida en esta investigación refleja que en la etapa adulta se presenta un patrón de distribución aleatorio y en algunas distancias uniforme. Wada y Ribbens (1997) estudiaron el patrón espacial de establecimiento de semillas, plántulas y brinzales en *Acer palmatum* var *matsumurae*, el cual está influenciado de manera significativa por la cercanía a los adultos de la misma especie más que por la distribución de claros o la

incidencia de luz. La cercanía a individuos adultos reduce el crecimiento y sobrevivencia de las plántulas durante su transición a brinzales. Por otro lado, en bosques templados de *Fagus grandifolia* y *Acer saccharum* las plántulas tienden a establecerse, primordialmente, bajo las copas de otras especies (Wada y Ribbens, 1997).

Las especies tolerantes y semi-tolerantes a la sombra presentan ventajas competitivas con las especies intolerantes. En este trabajo los valores de repulsión que se establecen entre los adultos de *Q. scytophylla* y las etapas de plántulas y brinzales de *P. chiapensis* puede explicarse en parte a que el encino es una especie semi-tolerante y con una alta capacidad de colonización además, la arquitectura de su copa crea condiciones poco favorables para el establecimiento de las plántulas y brinzales de *P. chiapensis* bajo o cerca de los individuos adultos. Particularmente, en la parcela cuatro en donde existe más del 30% de piedras en el sitio limitan físicamente el establecimiento aunque no la germinación de *P. chiapensis* y por el contrario le dan una ventaja competitiva que coincide con una alta densidad para el encino.

Los valores de independencia o repulsión que se presentan en las relaciones intra e inter-específica de *P. chiapensis*, sobre todo en distancias menores a los seis metros puede ser un indicador de las relaciones de competencia que se establecen por recursos como el agua, nutrientes y luz principalmente (Nanami *et al.*, 1999). Del Castillo (1996) reporta que a medida que los árboles de *P. chiapensis* incrementan su biomasa aérea impiden el paso de la luz y por tanto el establecimiento de nuevos individuos bajo el dosel o cercanos al arbolado adulto.

En general, *P. chiapensis* en su etapa adulta tiende a presentar repulsión con *Q. scytophylla*, aunque también puede darse atracción. Lo anterior no ocurre con los adultos de *P. tenuifolia* en donde a partir de ciertas distancias se pueden encontrar consistentemente en atracción con *P. chiapensis*. Godínez (2007) señala que en el caso de *Fagus grandifolia* var. *mexicana* esto podría deberse a que los individuos adultos se encuentran distribuidos de

manera regular en el sitio y pueden de esta forma estar cerca de otros individuos sin que se vea afectada seriamente su supervivencia.

Considerar el tema de distribución espacial tiene como objetivo final la determinación de la dinámica espacial y la evaluación del impacto en la estructura y dinámica de las comunidades, que en un futuro permitan tomar mejores decisiones de manejo. Sin embargo, en este estudio resultó evidente que el análisis espacial en etapas múltiples dentro de un ciclo de vida puede resultar complicado, sobre todo en lo que se relaciona a la clasificación de las etapas de desarrollo y sus implicaciones en los patrones de distribución, algo que requiere un mayor análisis. Lo anterior coincide con Wada y Ribbens (1997) al considerar que examinar solamente el patrón en una etapa de crecimiento no es suficiente si se espera determinar la dinámica espacial o evaluar su impacto en la estructura y dinámica de la comunidad.

3.8. CONCLUSIONES

El patrón de distribución que presenta la especie *P. chiapensis* en el sitio de estudio es marcadamente agregado en las etapas de plántula, brinzales y adultos. Sin embargo, la magnitud que define este patrón disminuye con la edad, llegándose a presentar un patrón aleatorio, en ciertas distancias, en la etapa adulta.

La especie de interés presenta una asociación espacial de independencia para todas las etapas de desarrollo de *P. chiapensis* y la etapa adulta de *Q. scytophylla*. En el caso de *P. tenuifolia* las etapas tempranas de *P. chiapensis* (plántula y brinzal) son independientes o de repulsión con los adultos de *P. tenuifolia*, esta relación cambia a positiva o de atracción en las etapas adultas y a mayores distancias.

CAPITULO IV. CONCLUSIONES GENERALES

El sitio no presenta cambios evidentes de tipo antropogénico por lo que su estructura diamétrica (“J” invertida) sigue un patrón característico de un bosque maduro, además de presentar edades estimadas que sobrepasan los 200 años y una baja diversidad. La estructura vertical presenta varios estratos, llegando a tener alturas superiores a los 50 m y diámetros 1.54 m medidos a 1.30 m de altura.

La distribución espacial de la regeneración (plántulas y brinzales) y adultos se presentó en grupos, sin embargo, la magnitud que define este patrón disminuye con la edad, llegándose a presentar un patrón aleatorio, en ciertas distancias, en la etapa adulta.

El análisis bivariado presentó una asociación espacial de independencia para todas las etapas de desarrollo de *P. chiapensis* y la etapa adulta de *Q. scytophylla*. En el caso de *P. tenuifolia* las etapas tempranas de *P. chiapensis* (plántula y brinzal) son independientes o de repulsión con los adultos de *P. tenuifolia*, esta relación cambia a positiva o de atracción en las etapas adultas y a mayores distancia.

CAPITULO V. LITERATURA CITADA

- Adam, J. H and M. Zahiruddin. 2005. Floristic composition and structural comparison of limestone forests at three different elevations in Bau, Kuching, Sarawak, Malasya. *Journal of Biological Sciences* 5 (4): 478-485.
- Aguirre C., O. A. 2004. Índices para la caracterización de la estructura del estrato arbóreo de ecosistemas forestales. *Ciencia Forestal en México*. 27(92): 5-27.
- Aguirre O., G., Y. Hui, K. Gadow and J. Jiménez. 2003. An analysis of spatial forest structure using neighborhood-based variables. *Forest Ecology and Management*. 183: 137–145.
- Ansley, J. A . S. and J. J. Battles. 1998. Forest composition, structure, and change in an old-growth mixed conifer forest in the Northern Sierra Nevada. *Journal of the Torrey Botanical Society*. 125(4): 297-308.
- Bautista, A., R. F. del Castillo, y C. Gutiérrez. 2003. Patrones de desarrollo del suelo asociados con sucesión secundaria en un área originalmente ocupada por bosque mesófilo de montaña. *Ecosistemas* 2003/3
(URL:<http://www.aeet.org/ecosistemas/033/investigacion1.htm>)
- Besag, J. 1977. Contribution to the discussion of Dr. Ripley's paper. *Journal of the Royal Statistical Society* 9: 193-195
- Caldato, L. S., N. Vera, y P. Mac Donagh, 2002. Estructura poblacional de *Ocotea puberula* en un bosque secundario y primario de la selva mixta misionera. *Ciencia Florestal Santa Maria* 13(1): 25-32.
- Centro de Estudios para el Manejo Sustentable de los Recursos Naturales A. C. (CEMASREN). 1999. Programa de Manejo para el aprovechamiento de Madera Aserrada en la comunidad de San Jerónimo Coatlán Miahuatlán, Oaxaca. 107 p.

- Chhetri, P. B. 2004. Structure and composition of mixed conifer forest in western. Bhutan. Institute of Forest Ecology. University of Natural Resources and Applied Life Sciences. Viena. 67 p.
- Clutter, L. J., C. J. Fortson, V.L. Pienaar and L.R. Bailey. 1992. Timber management. A quantitative approach. 2nd ed. Krieger. John Wiley and Sons, Inc. New York. 333 p.
- Comisión Nacional Forestal (CONAFOR). Paquetes Tecnológicos. Disponible en línea <http://www.conafor.gob.mx>. Consultado en mayo del 2006.
- Cooper, C. F. 1961. Pattern in ponderosa pine forests. *Ecology* 42:493–499.
- Corella J., F., J. I. Valdez H., V. M. Cetina A., F. V. González C., A. Trinidad S. y J. R. Aguirre R. 2001. Estructura de un bosque de mangles en el noreste del estado de Tabasco, México. *Ciencia Forestal en México* 26(90): 73-102.
- Cuanalo C., H. 1975. Manual para la descripción de perfiles de suelo en el campo. Colegio de Postgraduados. Centro de Edafología. Chapingo, Méx. 41 p.
- Dai, X. 1996. Influence of light conditions in canopy gaps on forest regeneration: a new gap light index and its application in a boreal forest in eastcentral Sweden. *Forest Ecology and Management* 84:187-197.
- Dale M., R. T. 1999. Spatial pattern analysis in plant ecology. Cambridge University Press. New York. 326 p.
- de la Cruz, R. M. 2006. Introducción al análisis de datos mapeados o algunas de las (muchas) cosas que puedo hacer si tengo coordenadas. *Ecosistemas. Revista Científica y Tecnológica del medio ambiente*. 2006/3 (URL: <http://www.revistaecosistemas.net/articulo.asp>)

- del Castillo, R. F. and S. Acosta. 2002. Ethnobotanical notes on *Pinus strobus* var. *chiapensis*.
Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. Serie
Botánica 73(2): 319-327.
- del Castillo, R. F. 1996. Aspectos autoecológicos de *Pinus chiapensis*. En: Memorias del 2do.
Coloquio Regional de Investigación, Ciencias Exactas y Naturales. Garduño, L.,
Chavarría, G.V. y Pérez, I. M., Universidad Autónoma del Estado de México. Toluca,
Méx. pp. 63-68
- del Castillo, R. F., S. Acosta, y N. V. Sánchez 1995. Estudio ecológico preliminar de *Pinus*
chiapensis en el estado de Oaxaca. Informe Técnico. Secretaría de Desarrollo Social y
Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional. Instituto
Politécnico Nacional, Oaxaca, Oax. 160 p.
- del Río, M., F. Montes, I. Cañellas y G Montero. 2003. Revisión: Índices de diversidad
estructural en masas forestales. Investigación Agrícola: Sistema de Recursos Forestales.
12(1): 159-176.
- Díaz G., J. R., O. Castillo A. y G. García, G. 2002. Distribución espacial y estructura arbórea
de la selva baja subperenifolia en un ejido de la reserva de la biosfera Calakmul,
Campeche, México. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. Universidad y Ciencia.
18(35): 11-28.
- Diggle, P. J. 1983. Statistical Analysis of Spatial Point Patterns. Academic Press. New York.
148 p.
- Diggle, P. J., 2003. Statistical Analysis of Spatial Point Patterns. 2nd ed. Oxford University
Press. New York. 159 p.
- Domínguez A., F. 1996. *Pinus chiapensis* (Martínez) Andresen: nuevo registro para Oaxaca,
México. Ciencia Forestal en México 21(80): 131-137.

- Donahue, J. K., W. S. Dvorak, and E. A. Gutiérrez, 1991. The distribution, ecology and gene conservation of *Pinus ayacahuite* and *Pinus chiapensis* in Mexico and Central America. CAMCORE Bulletin on Tropical Forestry, No. 8. College of Forest Resources. North Carolina State University. USA. 28 p.
- Drury, W. H. and I. C. T. Nisbet. 1971. Inter-relations between developmental models in geomorphology, plant ecology, and animal ecology. *General Systems* 16:57-68.
- Duncan, R. P. 1993. Testing for life historical changes in spatial patterns of four tropical tree species in Westland, New Zealand. *Journal of Ecology* 81:403-416.
- Eguiluz P., T. 1978. Ensayo de integración de los conocimientos sobre el género *Pinus* en México. Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Agricultura. Chapingo, México. 623 p.
- Eguiluz P., T. 1988. Distribución natural de los pinos en México. Nota Técnica No. 1. Centro de Genética Forestal, A.C. Chapingo, México. 6 p.
- Fisher, M. 2000. Software available for sophisticated spatial statistics. University of the South Pacific, Suva, Fiji.
- Forrester, J. A. and J. R. Runkle. 2000. Mortality and Replacement Patterns of an Old-Growth Acer-Fagus Woods in the Holden Arboretum, Northeastern Ohio. *American Midland Naturalist* 144(2):227-242.
- Foster, D. R., D. H. Knight and J. F. Franklin 1998. Landscape patterns and legacies resulting from large, infrequent forest disturbances. *Ecosystems* 1: 497-510
- Franklin, J. F., T. A. Spies, R. Van Pelt, A. B. Carey, D. A. Thornburgh, D. R. Berg, D. B. Lindenmayer, M. E. Harmon, W. S. Keeton, D. C. Shaw, K. Bible and J. Chen, 2002. Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural

- implications, using Douglas-fir forests as an example. *Forest Ecology and Management* 155: 399-423.
- Franklin, J. F., T. Spies and R. Van Pelt. 2005. Report by the Old Growth Definition Committee. Section 1. Washington State Old Growth Definition Committee. Washington. 21 p.
- Gallardo C., J. A., J. A. Meave, y E. A. Pérez G. 2005. Estructura y diversidad de la selva baja caducifolia del Cerro Verde, Nizanda (Oaxaca), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 76:19-35.
- Godínez I., O. y L. López M. 2002. Estructura, composición, riqueza y diversidad de árboles en tres muestras de selva mediana subperennifolia. *Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Botánica* 73(2): 283-314.
- Godínez I., O. 2007. Dinámica de la regeneración de *Fagus grandifolia* Ehrh. Subs. *mexicana* (Martínez) E. Murria en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo. Tesis Doctorado en Ciencias. Colegio de Postgraduados, Montecillo, Edo. de México. 94 p.
- Gray, A. N. and T. A. Spies. 1996. Gap size, within-gap position, and canopy structure effects on conifer seedling establishment in forest gaps. *Journal Ecology*. 84:635-645.
- Haase, P. 1995 Spatial pattern analysis in ecology based on Ripley's K function: Introduction and methods of edge correction. *Journal of Vegetation Science* 6:575-582.
- Harper, J. L., J. N. Clatworthy, I. H. McNaughton and G. R. Sagar. 1961. The evolution and ecology of closely related species living in the same area. *Evolution* 15: 209-227.
- Harper, K. A. and S. E. MacDonald. 2002. Structure and composition of edges next to regenerating clear-cuts in mixed-wood boreal forest. *Journal of Vegetation Science* 13: 535-546.
- Hartshorn, G. S. 1980. Neotropical forest dynamics. *Biotropica*, 12: 23-30.

- He, F and R. P. Duncan. 2000. Density-Dependent effects on tree survival in an old-growth Douglas Fir Forest. *The Journal of Ecology* 88(4): 676-688.
- Hirayama, K. and H. Sakimoto. 2003. Regeneration of *Cryptomeria japonica* on a sloping topography in a cool-temperate mixed forest in the snowy region Japan. *Canadian Journal Forest Resource* 33: 543-551.
- Hou, J. H., X. C. Mi, C. R. Liu and K. P. Ma. 2004. Spatial patterns and associations in a *Quercus-Betula* forest in northern China. *Journal of Vegetation Science* 15: 407-414.
- Howe, H. F. 1989. Scatter and clump dispersal and seedling demography hypothesis and implications. *Oecologia* 79:417-426.
- Hubbell, S. P. and R. B. Foster, 1987. La estructura espacial en gran escala de un bosque tropical. *Revista de Biología Tropical* 35:7-22.
- Hunter, M. L. Jr. 1990. *Wildlife, forest, and forestry: principles of managing forest for biological diversity*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, N. J. 370 p.
- Hunter, M. L. Jr. (ed). 1999. *Maintaining biodiversity in forest ecosystems*. Cambridge University Press. UK. 698 p.
- Hutcheson, K. 1970. A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *Journal of Theoretical Biology* 29(1): 151-154.
- Kenkel, N. C. 1988. Pattern of self-thinning in jack pine: testing the random mortality hypothesis. *Ecology* 69: 1017-1024.
- Kimmins, J. P. 1999. Biodiversity, beauty and the beast: Are beautiful forests sustainable, are sustainable forests beautiful, and is small always ecologically desirable? *The Forestry Chronicle* 75(6): 955-960.
- Lemay, V. and C. Staudhammer. 2005. Indices of Stand Structural Diversity: Mixing Discrete, Continuous, and Spatial Variables. Presented at the IUFRO Sustainable Forestry in

Theory & Practice: Recent Advances in Inventory & Monitoring Conference. Edinburgh, UK. 21 p.

- Lencinas, M. V., G. Martínez-Pastur, P. L. Peri y M. C. Fernández. 1998. Patrones de espaciamiento en bosques de Lengua de Tierra del Fuego. *En*: Primer Congreso Latinoamericano SUFRO. El manejo sustentable de los recursos forestales, desafío del Siglo XXI. Valdivia, Chile pp. 3-12
- Loftis, D. L. 1990. A shelter wood method for regenerating red oak in the southern Appalachians. *Forest Science* 36: 917-929.
- López U., J. and J. K. Donahue, 1991. *Pinus chiapensis* (Martínez) Andresen. Species description. Encyclopedia of Stanford Trees, Shrubs & Vines Parte II. Información en línea: <http://trees.stanford.edu/PDF/PINchi.pdf>
- Lorimer, C. G. 1992. Causes of the oak regeneration problem. *In*: Oak Regeneration: Serious problems practical recommendation. USDA Forest Service. Report SE-84: 14-39.
- Lorimer, C. G. and A. G. Krug. 1983. Diameters distributions in even-aged stands of shade tolerant and mid-tolerant tree species. *American Midland Naturalist*. 109(2): 331-345.
- Magurran, A. E. 1988. Ecological Diversity and its Measurement. Princeton University Press, Princeton. N. J. 179 p.
- Magurran, A. E. 2004. Measuring Biological Diversity. Oxford RU: Blackwell Publishing. 256 p.
- Martin, P. H, R. E. Sherman and T. J. Fahey. 2004. Forty years of tropical forest recovery from agriculture: Structure and floristic of secondary and old-growth riparian forests in the Dominican Republic. *Biotropica* 36:3 297.

- Martínez C., N. 1998. Atributos poblacionales y reproductivos de *Pinus chiapensis* en Chiapas, México. Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica 62(2): 119-134.
- Martínez Ch., M. 2000. Edad de transición de la madera juvenil a la madera madura de *Pinus chiapensis* (Martínez) Andresen de Tanetze de Zaragoza, Oaxaca. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma Chapingo. División de Ciencias Forestales. Chapingo, México. 65 p.
- Mejía D., N. R., J. A. Meave, y C. A. Ruiz J. 2004. Análisis estructural de un bosque mesófilo de montaña en el extremo oriental de la Sierra Madre del Sur (Oaxaca), México. Boletín de la Sociedad Botánica de México 74:13-29.
- Moravie, M. A. and A. Robert. 2003. A model to assess relationships between forest dynamics and spatial structure. Journal of Vegetation Science 14: 823-834.
- Mueller-Dombois, D. and H. Ellenberg, 1974. Aims and methods of vegetation ecology. Wiley and Sons, Inc. New York. 547 p.
- Nanami, S., H. Kawaguchi, and T. Yamakura. 1999. Dioecy-induces spatial patterns of two codominant tree species, *Podocarpus nagi* and *Neolitsea aciculate*. Journal Ecology 87: 678-687.
- Nebel, G., J. Dragsted and J. K. Vanclay. 2000. Estructura y composición florística del bosque de la llanura aluvial inundable de la amazonía peruana: II. El sotobosque de la restinga. Folia Amazónica 10:1-2.
- North, M. and J. Greenberg. 1998. Stand conditions associated with truffle abundance in western hemlock/Douglas-fir forests. Forest Ecology and Management 112:55-66.

- North, M., J. Chen, B. Oakley, B. Song, M. Rudnicki, A. Gray and J. Innes. 2004. Forest stands structure and pattern of oldgrowth western hemlock/Douglas-fir and mixed-conifer forests. *Forest Science* 50: 299-311.
- Nowacki, G. J. and M. G. Kramer. 1998. The Effects of Wind Disturbance on Temperate Rain Forest Structure and Dynamics of Southeast Alaska. General Technical Report PNW-GTR-421. Forest Service. Pacific Northwest. Research Station. United States Department of Agriculture (USDA.). Portland, OR. 21 p.
- Onaindia, M., I. Dominguez, I. Albizu, C. Garbisu and I. Amezaga. 2004. Vegetation diversity and vertical structure as indicators of forest disturbance. *Forest Ecology and Management* 195:341-354.
- Parker, K. C., A. J. Parker, R. M. Beaty, M. M. Fuller y T. D. Faust. 1997. Population structure and spatial pattern of two coastal populations of Ocala sand pine (*Pinus clausa* (Chapm. ex Engelm.) Vasey ex Sarg. var. *clausa* D. B. Ward). *Journal of the Torrey Botanical Society* 124(1):22-33.
- Pelissier, R. 1998. Tree spatial patterns in three contrasting plots of a Southern Indian tropical moist evergreen forest. *Journal of Tropical Ecology* 14(1):1-16
- Peña C., M. 2003. Changes in forest structure and species composition during secondary forest succession in the Bolivian Amazon. *Biotropica* 35(4): 450-461.
- Pickett, S. T. A. and P. S. White. 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press. Sn Diego CA, 472 p.
- Pielou., E. C. 1975. *Ecological Diversity*. Wiley and Sons. New York. 165 p.
- Pinazo, M. A., N. I. Gasparri, J. F. Goya y M. F. Arturo. 2003. Caracterización estructural de un bosque de *Podocarpus parlatorei* y *Juglans australis* en Salta, Argentina. *Revista de Biología Tropical* 51(2): 361-368.

- Pommerening, A. 2006. Evaluating structural indices by reversing forest structural analysis. *Forest Ecology and Management* 224: 266–277.
- Ricklefs, R. E. 1977. Environmental heterogeneity and plant species diversity. An hypothesis. *American Naturalist* 111: 376-381.
- Ripley, B. D. 1977. Modelling spatial patterns. *Journal of Royal Statistical Society* 39: 172-211
- Rodríguez A., M. 2004. Índice de sitio para *Pinus chiapensis* (Martínez) Andresen, en su área de distribución natural en los estados de Puebla y Veracruz, México. Tesis de Maestría en Ciencias Forestales. Universidad Autónoma Chapingo. División de Ciencias Forestales. Chapingo, México. 59 p.
- Romero H., A. E. 2005. Tabla de volúmenes para *Pinus chiapensis* (Martínez) Andresen, en su área de distribución natural en los estados de Puebla y Veracruz. Tesis de Licenciatura. Chapingo, México. 79 p.
- Rozas, V. y J. A. Fernández P. 1998. Patrones espaciales de tamaño y mortalidad del roble (*Quercus robur* L.) en un bosque del litoral de Cantabria, España. *Orsis* 13:79-90
- Rozas, V. 2002. Estructura y patrones de regeneración del roble y el haya en un bosque maduro del litoral occidental de Cantabria. *Investigación Agrícola. Sistema de Recursos Forestales* 11(1): 107-136.
- Runkle, J. R. 1981. Gap regeneration in some old growth forests of the Eastern United States. *Ecology* 62: 1041-1051.
- SAS, Institute 1998. SAS User Guide. SAS Institute Inc., Cary, NC. 595 p.
- Sánchez G., A. 2004. Análisis sinecológico, florístico y biogeográfico de la vegetación del norte de la Sierra Nevada, México. Tesis de Doctorado. Colegio de Postgraduados. Montecillo, México. 153 p.

- Seabloom, E. W., O. N. Bjornstad, B. Bolker and O. J. Reichman. 2005. The spatial signature of dispersal and competition in successional grasslands. *Ecological Monographs* 75:199-214.
- Secretaria del Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). 2002. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001. Protección ambiental especies nativas de México de flora y fauna silvestre- Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio- Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación. México, 6 de marzo, pp: 1-85
- Spurr, S. H. y E. Barnes, 1980. *Ecología forestal*. AGT Editor, S. A. México. 690 p.
- Szwagrzyk, J. and M. Czerwczak, 1993. Spatial patterns of trees in natural forests of East - Central Europe. *Journal of Vegetation Science* 4:469-476.
- Téllez P., M. C. L. 1999. Estado del conocimiento de *Pinus chiapensis* (Martínez) Andresen. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma Chapingo. División de Ciencias Forestales. Chapingo, México. 395 p.
- Torres R., J. M. y A. Velásquez M. 2000. Índice de densidad relativa para rodales coetáneos mezclados. *Agrociencia* 34(4): 497-507.
- Vázquez A., A. 2000. Interpretación de análisis químicos del suelo y agua. Universidad Autónoma Chapingo. Departamento de Suelos. Chapingo, México. 24 p.
- Veblen, T. T. 1989. Tree regeneration responses to gaps along a transandean gradient. *Ecology* 70(3): 541-543
- Veblen, T. T., B. R. Burns, T. Kitzberger A. Lara and R. Villalba. 1995. The ecology of the conifers of southern South America. Pages 120-155 in N. J. Enright y R. S. Hill, editors. *Ecology of the Southern Conifers*. Melbourne University Press, Melbourne, Australia.

- Vilela E., A y C. S. Acosta, 2001. *Pinus chiapensis*: Un enfoque ecológico de su anatomía foliar. Polibotánica 11: 111-120.
- Villavicencio E., L. y J. I. Valdez H. 2003. Análisis de la estructura arbórea del sistema agroforestal rusticano de café en San Miguel, Veracruz, México. Agrociencia 37(4): 413-423.
- Wada, N. and E. Ribbens. 1997. Japanese maple (*Acer palmatum* var. *Matsumurae*, Aceraceae) recruitment patterns: seeds, seedling, and saplings in relation to conspecific adult neighbors. American Journal of Botanic 84: 1294-1300.
- Wang, Z. F., S. L. Peng, S. Z. Liu, and Z. Li 2003. Spatial pattern of *Cryptocarya chinensis* life stages in lower subtropical forest, China. Botanical Bulletin of Academia Sinica 44:159-166
- Watt, A. S. 1947. Pattern and process in the plant community. Journal of Ecology 35:1-22
- White, D. L. and F. T. Lloyd. 1998. An old-growth definition for dry-mesic oak-pine forest. General Technical Report. United States Department of Agriculture. Forest Service, Southern Research Station. Report SRS-23. 42 p.
- Whitmore, T. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. Ecology 70: 536-538.
- Wiegand, T., F. Jeltsch, I. Hanski, and V. Grimm. 2003. Using pattern-oriented modeling for revealing hidden information: a key for reconciling ecological theory and application. Oikos 100: 209-222.
- Woodall, C. W. and J. M. Gram. 2004. A technique for conducting point pattern analysis of cluster plot stem-maps. Forest Ecology and Management 198:31-37.

- Wright, J. A., M. J. Jameel, and W. S. Dvorak. 1996. Laboratory kraft pulping from CAMCORE trials of *Pinus patula*, *P. tecunumanii*, *P. maximinoi* and *P. chiapensis* grown in Colombia. *Forest Ecology and Management* 88: 283-288.
- Zamora S., C. y J. F. Castellanos B. 1999. Tecnología para la conservación de *Pinus chiapensis* (Mart.) Andresen. Folleto Técnico Forestal. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. Centro de Investigación Regional Pacífico Sur. Campo Experimental Centro de Chiapas. 24 p.
- Zar, J. H. 1974. *Biostatistical analysis*. Englewood Cliffs: Prentice-Hall. 620 p.

ANEXOS

Anexo 1. Perfiles de suelo en un bosque de *Pinus chiapensis* en San Jerónimo Coatlán, Oaxaca.

Parcela 1 Cuadrante 3C Fecha 13-Jul-05
Descrito por Gonzalo López Gijón y Fortunato Agudo García
Localización San Jerónimo Coatlán, paraje "La Resina"
Localidad San Jerónimo Coatlán, Miahuatlán, Oaxaca

Topografía Convexa

Altitud 1752 msnm

Pendiente 40%

Exposición SE

Erosión No

Material parental Piroclásticos

Vegetación nativa *P. chiapensis* y *P. tenuifolia*

Uso actual del suelo Forestal

Drenaje Bueno

Horizonte	Profundidad cm	Color		Pedregosidad	Estructura	Consistencia		pH	Raíces	Poros	M.O.	Humedad
		Seco	Húmedo			Seco	Húmedo					
Líter	0-4											
A	4-17	10YR4/6	10YR6/6	0	Bloque sub-angular	Duro	Friable	6.9	Pocas raíces 2mm	Ligeramente finos	Abundante	20%
B	17-28	7.5YR6/8	10yr7/8	0	Bloques sub-angulares	Muy duro	Friable	6.7	Muy raras y finas	Finos	No	42%
C	28-100	2.5YR5/8	5YR7/8	0	Bloques sub-angulares	Muy duro	Friable	6.5	Muy pocos finos	Finos	No	40%

Parcela 2 Cuadrante 3C Fecha 13-Jul-05
Descripción por Gonzalo López Gijón y Fortunato Agudo García
Localización San Jerónimo Coatlán paraje "La Resina"
Localidad San Jerónimo Coatlán, Miahuatlán, Oaxaca
Topografía Regular
Altitud 1822 msnm
Pendiente 40%
Exposición SE
Erosión No
Material parental Piroclásticos
Vegetación nativa *P. chiapensis* y *P. tenuifolia*
Uso actual del suelo Forestal
Drenaje Bueno

Horizonte	Profundidad cm	Color		Pedregosidad	Estructura	Consistencia		pH	Raíces	Poros	M.O.	Humedad
		Seco	Húmedo			Seco	Húmedo					
Líter 0-6.5												
A	6.5-23	5YR3/2	5YR4/3	0	Bloque sub-angular	Ligeramente duro	Muy friable	6.4	Muy pocas raíces 2mm	Finos	Si	50%
B	23-100	10YR7/8	10YR8/6	0	Bloques sub-angulares	Muy duro	Friable	6.8	Pocas raíces	Ligeramente finos	No	35%
C	100-130	2.5YR5/8	5YR7/8	0	Bloques angulares	Blando	Muy friable	6.5	No presenta	Ligeramente finos	No	52%

Parcela 3 Cuadrante 3C Fecha 13-Jul-05

Descrito por Gonzalo López Gijón y Fortunato Agudo García

Localización San Jerónimo Coatlán paraje "La Resina"

Localidad San Jerónimo Coatlán, Miahuatlán Oaxaca

Topografía Regular

Altitud 1716 msnm

Pendiente 34%

Exposición SE

Erosión No

Material parental Piroclásticos

Vegetación nativa *P. chiapensis* y *P. tenuifolia*

Uso actual del suelo Forestal

Drenaje Bueno

Horizonte	Profundidad cm	Color		Pedregosidad	Estructura	Consistencia		pH	Raíces	Poros	M.O.	Humedad
		Seco	Húmedo			Seco	Húmedo					
Litfer 0-6												
A	6-33	5YR4/3	5YR4/2	0	Bloque sub-angular	Duro	Friable	4.7	Pocas raíces gruesas 35 mm	Ligeramente finos	Si	20%
B	33-100	10YR7/8	10YR8/6	0	Bloques sub-angulares	Muy duro	Friable	6.8	Pocas raíces	finos	No	35%
C	100-130	2.5YR5/8	5YR7/8	0	Bloques sub-angulares	Muy duro	Friable	6.4	No presenta	finos	No	50%

Parcela 4 Cuadrante 3C Fecha 13-Jul-05

Descrito por Gonzalo López Gijón y Fortunato Agudo García

Localización San Jerónimo Coatlán paraje "La Resina"

Localidad San Jerónimo Coatlán, Miahuatlan Oaxaca

Topografía Cóncava

Altitud 1709 msnm

Pendiente 36%

Exposición SE

Erosión No

Material parental Piroclásticos

Vegetación nativa *P. chiapensis* y *P. tenuifolia*

Uso actual del suelo Forestal

Drenaje Bueno

Horizonte	Profundidad cm	Color		Pedregosidad	Estructura	Consistencia		pH	Raíces	Poros	M.O.	Humedad
		Seco	Húmedo			Seco	Húmedo					
Litfer 0-5												
A	5-20	10YR3/3	2.5Y5/4	15	Bloque angulares	Duro	Friable	5.4	Abundantes raíces gruesas	Moderadamente grandes	Si	30%
B	20-100	2.5YR4/8	2.5YR6/8	10	Bloques sub-angulares	Muy duro	Muy friable	6	Raíces presentes gruesas	Ligeramente finos	No	50%
C	100-130	2.5YR5/8	5YR7/8	5	Bloques sub-angulares	Duro	Friable	6.5	Pocas gruesas	Finos	No	60%

Anexo 2. Parámetros estimados y bondad de ajuste para el modelo de Chapman-Richards en el bosque de *P. chiapensis* en Oaxaca.

	Suma de cuadrados del error	Cuadrado medio del error	R²
	3676.0	76.5843	0.9561

Parámetro	Estimado	Error Estándar	't' calculada	Prob> t
b0	130.5275	12.7104	10.27	<.0001
b1	0.008483	0.00230	3.68	0.0006
b2	1.08784	0.1390	7.83	<.0001