



COLEGIO DE POSTGRADUADOS
INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN
EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO
BOTÁNICA

**Dinámica de la regeneración de *Fagus grandifolia* Ehrh.
subsp. *mexicana* (Martínez) E. Murray
en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo**

OLIVA GODÍNEZ IBARRA

T E S I S
PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:

DOCTORA EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MÉXICO

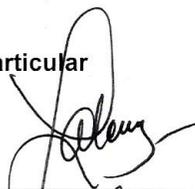
2007

La presente tesis titulada "Dinámica de la regeneración de *Fagus grandifolia* Ehrh. subsp. *mexicana* (Martínez) E. Murray en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo", realizada por OLIVA GODÍNEZ IBARRA, bajo la dirección del consejo particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

**DOCTORA EN CIENCIAS
BOTÁNICA**

Consejo Particular

CONSEJERO



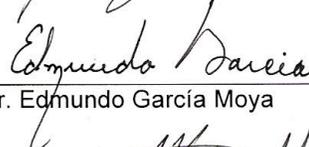
Dr. Lauro López Mata

DIRECTOR DE TESIS



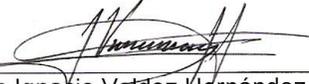
Dr. Gregorio Angeles Pérez

ASESOR



Dr. Edmundo García Moya

ASESOR



Dr. Juan Ignacio Valdez Hernández

ASESOR



Dr. Antonio Trinidad Santos

Montecillo, Texcoco Estado de México, enero de 2007

El presente trabajo se llevó a cabo bajo el financiamiento del Fondo Sectorial de Investigación para la Educación SEP-CONACyT a través del proyecto **44872**: “Dinámica y productividad del bosque mesófilo de montaña en la Sierra Hidalguense”.

AGRADECIMIENTOS

Al **pueblo de México**, ya que gracias a sus impuestos y por medio del **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología** (CONACyT) fue posible realizar mis estudios de Doctorado.

Al **Colegio de Postgraduados** y en particular al **Postgrado en Botánica** por haberme brindado la oportunidad de realizar mis estudios.

Al **Dr. Gregorio Ángeles Pérez**, por darme la oportunidad de integrarme a su equipo de trabajo, por su valiosa dirección en la investigación y por brindarme siempre el apoyo durante todas las fases de la investigación. Con respeto y admiración.

Al **Dr. Lauro López Mata**, por las aportaciones a este trabajo que ayudaron a mejorarlo, por sus consejos, disposición y apoyo durante mi formación profesional.

Al **Dr. Edmundo García Moya, Dr. Juan Ignacio Valdez Hernández y Dr. Antonio Trinidad Santos**, por su dirección y sugerencias para mejorar la calidad del trabajo de investigación.

Al **personal del Postgrado Forestal** del Colegio de Postgraduados, por haberme brindado su amistad y hacer muy agradable mi estancia por esos terrenos.

A la **M.C. Ma. Guadalupe Rodríguez Camarillo** por toda la ayuda en campo, que con su compañía las salidas siempre fueron muy divertidas, gracias por la ayuda y disposición, pero sobretodo por la amistad.

A **todos** aquellos que colaboraron en las múltiples salidas al campo, y de los cuales no pondré sus nombres por temor a olvidar alguno.

A la **Sra. Rosa Cornejo**, a su hija **Yesenia**, y a sus nietas **Anita** y **Monse**, por siempre estar en toda la disposición de ayudarnos, por su calidez y hospitalidad. Por enseñarme a través de sus palabras lo invaluable que es el bosque de *Fagus* para ellas. Con admiración y cariño.

A las **autoridades del Ejido La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo**, por permitir el desarrollo de la presente investigación en la localidad.

DEDICATORIA

A mis padres Juan y Ma. de Jesús por su amor, confianza y apoyo incondicional... que siempre serán bien correspondidos.

A mis hermanos Emilia, Antonia, Vidal, Imelda e Isaias, por su amor, confianza y por todos los buenos momentos compartidos y por los que están por venir que siempre serán mejores.

A mis sobrinos Tonatiuh, Diana y Ahkin, por formar parte de la familia, contagiarnos de energía y llenar de risas y esperanza la vida.

A mis cuñados Gerardo, José y Alejandra, por su apoyo y por enriquecer a mi familia con su presencia.

A Carlos Hugo Avendaño Arrazate, por formar parte de mi vida y llenarla de amor, por el presente y el futuro juntos.

A mis amigos que aún en la distancia están siempre presentes.

A Paty, por su amistad invaluable y porque su permanente hilo de arte contagia mi vida.

A todos ellos les dedico este trabajo con mucho amor.

CONTENIDO

	Página
Índice de cuadros	vii
Índice de figuras	ix
RESUMEN	xii
SUMMARY	xiii
CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN GENERAL	
1.1. Introducción	1
1.2. Antecedentes	3
1.2.1. <i>Fagus grandifolia</i> subsp. <i>mexicana</i>	3
1.2.2. Dinámica y regeneración	5
1.2.3. Estudios relacionados	6
1.3. Objetivos	7
1.3.1. General	7
1.3.2. Particulares	7
1.4. Área de estudio	7
CAPÍTULO 2. Lluvia de semillas y emergencia de plántulas de <i>Fagus grandifolia</i> subsp. <i>mexicana</i> en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo.	
2.1. Resumen	9
2.2. Summary	9
2.3. Introducción	10
2.4. Materiales y métodos	12
2.4.1. Lluvia de semillas	12
2.4.2. Emergencia y supervivencia de plántulas	13
2.4.3. Análisis estadístico	13
2.5. Resultados	15
2.5.1. Lluvia de semillas	15
2.5.2. Emergencia y supervivencia de plántulas	16
2.6. Discusión	18

2.6.1. Producción de semillas	18
2.6.2. Emergencia y mortalidad de plántulas	19
CAPÍTULO 3. Dinámica de <i>Fagus grandifolia</i> subsp. <i>mexicana</i> en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo.	
3.1. Resumen	30
3.2. Summary	31
3.3. Introducción	31
3.4. Materiales y métodos	34
3.4.1. Análisis de los datos	35
3.4.2. Análisis de componentes principales	36
3.5. Resultados	37
3.5.1. Tasas de cambio	38
3.5.2. Análisis con los factores ambientales asociados al sitio	39
3.6. Discusión	41
CAPÍTULO 4. Patrón espacial de la población de <i>Fagus grandifolia</i> subsp. <i>mexicana</i> en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo.	
4.1. Resumen	58
4.2. Summary	58
4.3. Introducción	59
4.4. Materiales y métodos	61
4.4.1. Análisis de los datos	61
4.5. Resultados	63
4.5.1. Patrón espacial	64
4.5.2. Asociación intra-específica	65
4.6. Discusión	65
CAPÍTULO 5. DISCUSIÓN GENERAL	77
CAPÍTULO 6. LITERATURA CITADA	82

Índice de cuadros

Cuadro		Página
CAPÍTULO 2		
1	Composición de especies del bosque de <i>Fagus grandifolia</i> subsp. <i>mexicana</i> en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo. Las especies están ordenadas de manera descendente de acuerdo con su valor de importancia relativo (VIR).	23
2	Producción de semillas por hectárea de <i>Fagus grandifolia</i> subsp. <i>mexicana</i> al final del estudio para cada condición de la semilla en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo. Se incluyen los intervalos de confianza al 95% inferior y superior y el porcentaje, ambos con referencia a la densidad total.	23
3	Bondad de ajuste y parámetros estimados para la supervivencia por fecha de emergencia de las plántulas de primer año de <i>Fagus grandifolia</i> subsp. <i>mexicana</i> en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo.	24
CAPÍTULO 3		
1	Clases diamétricas de los individuos arbóreos con $DAP \geq 1.0$ cm de la población de <i>Fagus grandifolia</i> subsp. <i>mexicana</i> en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo.	35
2	Cambios estructurales en la composición de especies del bosque de <i>Fagus grandifolia</i> subsp. <i>mexicana</i> en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo, entre el censo del 2002 (C-02) y el censo del 2005 (C-05). Las especies están ordenadas de manera descendente con su valor de importancia relativo (VIR).	47
3	Densidad de individuos en el censo del 2002 y de 2005, la tasa de daño y la de incorporación, por clase de tamaño de <i>Fagus grandifolia</i> subsp. <i>mexicana</i> en la parcela de 4,800 m ² en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo.	48

4	Tasa de crecimiento absoluto (<i>TCA</i>) y relativo (<i>TCR</i>) por clase de tamaño para los individuos de <i>Fagus grandifolia</i> subsp. <i>mexicana</i> en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo, en 2005. Se incluye también el número de individuos de la población en 2005 en cada clase (N).	49
5	Componentes principales (CP) con sus correspondientes valores propios, que explican la mayor variación en la población de <i>Fagus grandifolia</i> subsp. <i>mexicana</i> en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo.	50
6	Vectores propios correspondientes a los primeros tres componentes principales (CP) y coeficiente de correlación de Pearson R^2 de las variables con los componentes principales, en el análisis de la población de <i>Fagus grandifolia</i> subsp. <i>mexicana</i> en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo.	51
7	Datos generales por cuadro (C) de 10 x 10 m en la parcela de observación de 4800 m ² en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo, para la población de <i>Fagus grandifolia</i> subsp. <i>mexicana</i> .	52
8	Matriz de correlación entre las variables consideradas en el análisis de componentes principales para la población de <i>Fagus grandifolia</i> subsp. <i>mexicana</i> en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo.	54

CAPÍTULO 4

1	Densidad de <i>Fagus grandifolia</i> subsp. <i>mexicana</i> en cada uno de los estadios analizados en el bosque de La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo.	73
---	---	----

Índice de figuras

Figura		Página
CAPÍTULO 2		
1	Número de semillas al final del estudio: A) totales (llenas, dañadas y vanas) y B) sólo semillas llenas. C) número de plántulas emergidas y D) supervivientes al 30 de junio de <i>Fagus grandifolia</i> subsp. <i>mexicana</i> en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo. El tamaño del círculo indica la densidad de semillas en cada trampa de 0.5 m ² y plántulas en cada subparcela de 1 m ² . Las líneas indican curvas de nivel cada 2 m, y disminuyen en altitud de derecha a izquierda y de arriba hacia abajo.	25
2	Cantidad y condición de las semillas de <i>Fagus grandifolia</i> subsp. <i>mexicana</i> colectadas en 48 trampas de 0.5 m ² en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo.	26
3	Emergencia y supervivencia acumulada de plántulas de primer año de <i>Fagus grandifolia</i> subsp. <i>mexicana</i> por fecha de censo, en 48 subparcelas de 1 m ² en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo.	27
4	Curvas de supervivencia de plántulas de primer año de <i>Fagus grandifolia</i> subsp. <i>Mexicana</i> , por fecha de emergencia, en 48 subparcelas de 1 m ² en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo.	28
5	Probables causas de mortalidad de las plántulas de primer año de <i>Fagus grandifolia</i> subsp. <i>mexicana</i> , en cada fecha de censo en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo.	29
CAPÍTULO 3		
1	Número de individuos por clase diamétrica de <i>Fagus grandifolia</i> subsp. <i>mexicana</i> en los años de censo de 2002 y de 2005, en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo.	55

- 2 Representación de las variables más importantes en el componente principal 1 (Luz = porcentaje de la densidad de flujo de fotones fotosintéticos; BrpT = densidad total de brinzales pequeños; BrpI = densidad de brinzales pequeños incorporados; CobV = porcentaje de cubierta vegetal del suelo) vs. el componente principal 2 (pH y Hum = porcentaje de humedad). 56
- 3 Representación de las variables más importantes en el componente principal 1 (Luz = porcentaje de la densidad de flujo de fotones fotosintéticos; BrpT = densidad total de brinzales pequeños; BrpI = densidad de brinzales pequeños incorporados; CobV = porcentaje de cubierta vegetal del suelo) vs. el componente principal 3 (BrgI = densidad de brinzales grandes incorporados; JupI = densidad de juveniles pequeños incorporados). 57

CAPÍTULO 4

- 1 Distribución espacial de los individuos de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* en cada uno de los estadios analizados en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo. En **(a)** se presentan los brinzales pequeños (Brp, 0.6 m \leq altura < 2.0 m) y grandes (Brg, altura \geq 2.0 m y DAP < 5.0 cm); en **(b)**: juveniles pequeños (Jup, 5.0 cm \leq DAP < 10.0 cm), juveniles grandes (Jug, 10.0 cm \leq DAP < 20.0 cm), y adultos (Ad, DAP \geq 20.0 cm). Las líneas indican curvas de nivel cada 2 m y disminuyen en altitud de derecha a izquierda y de arriba hacia abajo. 74

- 2 Valores $L(t)$ para cada uno de los estadios de desarrollo de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo: brinzales pequeños (**I**), brinzales grandes (**II**), juveniles pequeños (**III**), juveniles grandes (**IV**), y adultos (**V**). La línea sólida muestra los valores de $L(t)$ y las líneas discontinuas el intervalo de confianza con 95% de confiabilidad del patrón de distribución aleatorio. Las escalas de $L(t)$ son diferentes para hacer más claro el patrón de distribución. 75
- 3 Matriz de relación de los valores de $L_{12}(t)$ de la distribución bivariada para los estadios de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo. **I**: brinzales pequeños, **II**: brinzales grandes, **III**: juveniles pequeños, **IV**: juveniles grandes, y **V**: adultos. La línea sólida muestra los valores de $L_{12}(t)$ y las líneas discontinuas muestran el intervalo de confianza con 95% de confiabilidad de la relación de independencia. Las escalas de $L_{12}(t)$ son diferentes para hacer más claro el patrón de relación. 76

RESUMEN

Esta investigación es una contribución al conocimiento de la dinámica de la regeneración de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana*, especie de distribución restringida a bosques mesófilos de la Sierra Madre Oriental de México y considerada susceptible a la extinción. El trabajo se desarrolló en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo, sitio donde se localiza la población de mayor extensión y mejor conservada. Se estableció una parcela de observación de 4,800 m² dividida en cuadrantes de 10 x 10 m; en el centro de cada uno se colocaron trampas de 0.5 m² para estimar la producción de semillas, y cuadrantes de 1 m² para registrar la emergencia y supervivencia de plántulas. La población se dividió en cinco estadios de desarrollo: brinzales pequeños (Brp), brinzales grandes (Brg), juveniles pequeños (Jup), juveniles grandes (Brg) y adultos (Ad), y cada individuo se localizó con sus coordenadas X y Y. Se realizó un análisis de los cambios estructurales de la población en un periodo de tres años entre censos. Se determinaron los patrones de distribución espacial de los estadios de desarrollo y la correlación espacial entre ellos mediante la función $L(t)$ y $L_{12}(t)$, respectivamente. La producción de semillas fue de 521,67 semillas ha⁻¹, de las cuales solo el 24.4 % fueron llenas. La densidad de plántulas emergidas varió de 1 a 33 plántulas m⁻² y el porcentaje de supervivencia fue de 2.8% después de nueve meses de observación. La causa principal de mortalidad fue herbivoría con 34.4%. La densidad de individuos con DAP ≥ 1.0 cm (Brg, Jup, Jug y Ad) no varió con el tiempo; mientras que los Brp ($0.6 \leq h < 2.0$ m) presentaron una alta tasa de incorporación (4,095 ind. ha⁻¹). La Tasa de Crecimiento Absoluto y la Tasa de Crecimiento Relativo en altura de los Brp fue de 0.115 m m⁻¹ año⁻¹, y de 0.099 m m⁻¹ año⁻¹, respectivamente. Los individuos con DAP ≥ 1.0 cm presentaron en promedio una TCA en diámetro de 0.086 cm cm⁻¹ año⁻¹ y 0.010 cm cm⁻¹ año⁻¹ en la TCR. Se encontró una correlación positiva altamente significativa entre la densidad de brinzales pequeños y el porcentaje de luz incidente. A pesar de que la especie es considerada como tolerante a la sombra, su regeneración se ve favorecida por la creación de claros en el dosel. El patrón espacial varió entre los estadios de desarrollo de la especie. Los Brp, Brg y Jup presentaron un patrón de distribución espacial agrupado. Los juveniles grandes y adultos mostraron que se distribuyen espacialmente en un patrón aleatorio. En general, el patrón de distribución espacial cambió de agrupado a aleatorio a medida que la población avanzó hacia el estadio adulto. La interacción espacial entre los estadios de desarrollo mostró independencia entre ellos. Sin embargo, los Brp presentaron una tendencia hacia la repulsión con los adultos. La presencia de claros en el dosel influyó de manera significativa sobre la distribución espacial de los estadios de desarrollo de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana*. Esta investigación permitió reconocer muchas de las interrogantes pendientes en el estudio de la ecología de esta especie en México.

Palabras clave. Año semillero, demografía de plántulas, brinzales, incorporación, Tasa de crecimiento absoluto, Tasa de crecimiento relativo, disponibilidad lumínica, $L(t)$, $L_{12}(t)$, patrones de distribución espacial.

SUMMARY

This investigation is a contribution to the understanding of the regeneration dynamics of *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana*, a species with restricted range at the mountain cloud forest along the Sierra Madre Oriental of Mexico, and considered in risk of extinction. The study was carried out at La Mojonera, municipality of Zacualtipán, Hidalgo, Mexico, where the largest and well preserved population is located. I established a 4,800 m² plot divided into quadrants of 10 x 10 m. At the center of each quadrant, I set a 0.5 m² seed trap to estimate the seed production, and a quadrant of 1 m² to register the emergence and survival of current year seedlings. The population was divided into five developmental stages: small saplings (Brp), large saplings (Brg), small juveniles (Jup), large juveniles (Jug), and adults (Ad). Each individual was located according to its coordinates X and Y. The spatial distribution and correlation patterns were analyzed using the $L(t)$ and $L_{12}(t)$. The seed production was estimated in 521,667 seeds ha⁻¹, from which, 24.4% were sound seeds. The seedling emergence density varied from 1 to 33 seedlings m⁻², and the survival was 2.8% after nine months. The main mortality cause was herbivory accounting 34.44% of dead seedlings. The stem density of individuals with DBH ≥ 1.0 cm (large saplings, small and large juveniles, and adults) did not change during the studied period. Meanwhile, small saplings ($0.6 \leq h < 2$ m) showed a high recruitment rate (4095 ind. ha⁻¹). The damage rate was consistently low in all developmental stages, only eight individuals died during three years. The Absolute Growth Rate (AGR) and Relative Growth Rate (RGR) in height for small saplings was 0.115 m m⁻¹ year⁻¹, and 0.099 m m⁻¹ year⁻¹, respectively. The individuals with DBH ≥ 1.0 cm showed a mean AGR and RGR of 0.086 and 0.010 cm cm⁻¹ year⁻¹, respectively. A highly significant positive correlation was detected between small sapling density and percentage of photosynthetic photon flux density. The high recruitment rate of small saplings was strongly correlated with high light availability, located preferably under the influence of canopy gaps. In spite of this species is considered as shade tolerant, its regeneration is favored by the creation of canopy gaps. The spatial pattern varied among the developmental stages of this species. The Brp, Brg and Jup showed a strong clumped spatial distribution. The large juveniles and adults had a random spatial distribution. In general, the spatial distribution pattern changed from clumped to random as the population advanced toward the adult stage. The developmental stages of this species showed an independent spatial correlation among them. However, the Brp showed a repulsion patterns with con-specific adults. The presence of canopy gaps had a significant effect on the spatial distribution of the developmental stages of *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana*. This investigation permits to identify much of the existing interrogates in the study of the ecology of this species in Mexico.

Keywords. Masting year, seedling demography, saplings, the Absolute Growth Rate, the Relative Growth Rate, light availability, $L(t)$, $L_{12}(t)$, spatial distribution patterns.

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1. INTRODUCCIÓN

El crecimiento de la población humana y la demanda creciente de satisfactores para ésta, han afectado de manera significativa a los ecosistemas en todo el mundo. Como resultado, un gran número de especies se encuentran en las diferentes categorías de la lista roja (Data List Criteria, IUCN; 2001); y muchas más aún no ingresan a ésta, pero su situación es crítica. Este es el caso del “haya mexicana” o *Fagus grandifolia* Ehrh. subsp. *mexicana* (Martínez) E. Murray (Vovides *et al.*, 1997; Williams-Linera *et al.*, 2003).

A nivel nacional se ha considerado que *F. grandifolia* subsp. *mexicana* es un taxón en peligro de extinción, ya que su número es inferior a 20,000 individuos, aunque en cada localidad del país su estatus de conservación es diferente (Pérez-Rodríguez, 1999), de ahí la importancia de que las poblaciones existentes de esta especie sean estudiadas (Williams-Linera *et al.*, 2003). La distribución restringida de esta especie a bosques mesófilos de la Sierra Madre Oriental de México (Hidalgo, Puebla, San Luis Potosí, Tamaulipas y Veracruz) la hace susceptible a la extinción por varios causales, entre ellos, el cambio climático (Williams-Linera *et al.*, 2003; Téllez-Valdéz *et al.*, 2006). Desde hace ya tres décadas Ern (1976) destacó la necesidad de reglamentar la utilización del bosque de *F. grandifolia* subsp. *mexicana* “antes de que se extingan las escasas poblaciones relictas de este interesante árbol”. Pérez-Rodríguez (1999) señala que desde el punto de vista biogeográfico esta especie representa la distribución más al sur del Hemisferio Norte, de este género. Rowden *et al.*, (2004) realizaron un análisis genético de cuatro poblaciones mexicanas de esta subespecie, en comparación con una población de *F. grandifolia* en Estados Unidos y encontraron un alto

grado de diferenciación genética en las poblaciones mexicanas, por lo que sugieren la protección urgente de *F. grandifolia* subsp. *mexicana*.

Es necesario el estudio de la biología y ecología de las poblaciones relictas de *F. grandifolia* subsp. *mexicana* porque ello dará los conocimientos precisos de su estado real, y éstos podrán ser usados para proponer mecanismos viables de conservación de la especie, al menos a nivel local (Williams-Linera *et al.*, 2000; Alcántara y Luna, 2001). En el ámbito nacional se le considera como una especie amenazada por la presión que la población humana ejerce, ya que los daños físicos y enfermedades que presentan sus poblaciones no son tan determinantes en la mortalidad de los individuos, en contraste con la tala y fuego que sí afectan la densidad de cada población (Pérez-Rodríguez, 1994, 1999).

El estudio ecológico de la dinámica de una población implica hacer referencia a su regeneración, proceso que se considera uno de los más importantes en el mantenimiento de las poblaciones (Harcombe, 1987; Brokaw, 1987; Lieberman y Lieberman, 1987; Swaine *et al.*, 1987). En este proceso se incluyen mecanismos de la propia especie que le confieren ventajas en las etapas que lo constituyen como: dispersión de la semilla, germinación, y establecimiento de plántulas, así como la incorporación de éstas como brinzales, individuos jóvenes y posteriormente adultos reproductivos y todos los factores bióticos y abióticos implicados (Cook, 1979; Schupp, 1990; Shibata y Nakashizuka, 1995). Los estudios de la incorporación de nuevos individuos a una población son muy importantes, ya que proveen información sobre la estructura y densidad de la población, pueden servir de base para proponer alternativas de conservación de una especie, particularmente para la población de *F. grandifolia* subsp. *mexicana* de Zacualtipán, Hidalgo.

Por la fragmentación de las poblaciones de *F. grandifolia* subsp. *mexicana* y su estado crítico, resultan de gran importancia los estudios relacionados a su dinámica y regeneración a

lo largo de sus estadios de desarrollo, pues el reservorio de plántulas y brinzales constituye un precursor importante antes de la formación de un claro (Clark *et al.*, 1999) y los procesos que ocurren en estos estadios influyen profundamente en la distribución de los adultos. Su análisis puede dar información útil sobre los mecanismos regenerativos de esta especie.

En este trabajo se estudió la dinámica de la regeneración de *F. grandifolia* subsp. *mexicana* en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo, en los siguientes aspectos: se estimó la producción de semillas en un año semillero y se estudió la emergencia y supervivencia de plántulas a través de la demografía de una cohorte de primer año (Capítulo 2); se analizaron los cambios estructurales en la población en un período de tres años, mediante un segundo censo de los individuos arbóreos y la relación con los factores ambientales asociados (Capítulo 3); y se determinaron los patrones de distribución de la población y su grado de asociación intra-específica (Capítulo 4).

1.2. ANTECEDENTES

1.2.1. *Fagus grandifolia* Ehrh. subsp. *mexicana* (Martínez) E. Murray

Las especies de *Fagus* en Norteamérica, Europa, norte de Asia y Japón constituyen grandes bosques con composición florística variable (Peters, 1997). En México sólo se tiene una especie, *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* (Fagaceae), conocida como “haya”, descrita por primera vez en 1939 por el profesor Maximino Martínez (1939), con base en ejemplares colectados en los montes de Zacatlamaya, cerca de Zacualtipán, Hidalgo, conociéndose como *Fagus mexicana*, lo que para Shen (anotación de herbario en 1992), la especie *mexicana* correspondería a la subespecie de *F. grandifolia* (Pérez-Rodríguez, 1999). Florísticamente los bosques mexicanos de *Fagus* están estrechamente relacionados con aquellos del este de los Estados Unidos de América (Miranda y Sharp, 1950).

Fagus grandifolia subsp. *mexicana* se distribuye naturalmente en la Sierra Madre Oriental dentro del bosque mesófilo de montaña con un patrón discontinuo, en los estados de Tamaulipas, San Luis Potosí, Hidalgo, Puebla y Veracruz, en áreas muy pequeñas, restringidas a cañadas húmedas con pendientes de más de 100% (Ehnis, 1981; Pérez-Rodríguez, 1999; Williams-Linera *et al.*, 2003). Estas poblaciones tienen diferente grado de perturbación y, en algunos casos, sólo quedan algunos árboles aislados (Peters, 1995).

Los árboles se caracterizan por tener fustes rectos y su diámetro máximo a la altura del pecho va de los 40 cm hasta 1 m. En los últimos días del mes de agosto o principios de septiembre se inicia el desarrollo de las yemas vegetativas y al iniciarse la época de heladas, al finalizar septiembre o a inicios de octubre, el follaje cae. La polinización se realiza en los meses de abril a mayo y de agosto a septiembre se observan en las ramas de los árboles maduros los frutos. La dispersión de los frutos se produce al presentarse las primeras heladas, éste cae en la hojarasca y cuando ya está maduro se abre en cuatro valvas, albergando en su interior dos nueces trígonoas que germinan hasta febrero o marzo (Ehnis, 1981; Pérez-Rodríguez, 1999); sin embargo en La Mojonera en Hidalgo, se ha observado que las semillas pueden caer directamente del árbol sin la cápsula, lo que ocurre de agosto a octubre y las semillas germinan casi de inmediato en el piso forestal. Está registrado que en el género *Fagus* existen años semilleros, en los que la población produce de manera sincrónica una gran cantidad de semillas, a intervalos de dos o más años (Sork, 1993). Se estima que el año semillero de *F. grandifolia* subsp. *mexicana* es cada siete años (Pérez-Rodríguez, 1999). Se consigna que la reproducción de la especie es por semilla y por producción de vástagos de las raíces (Ward, 1961; Held, 1983), aunque la población de La Mojonera en Hidalgo no presenta este tipo de multiplicación. Es una especie arbórea considerada como muy tolerante a la sombra (Baker, 1949; Kobe *et al.*, 1995; Beaudet *et al.*, 2004).

1.2.2. *Dinámica y regeneración*

Las características de los bosques de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* son de bosque mesófilo de montaña. Este bosque se regenera espontáneamente en los claros “pequeños” (< 1,000 m², aunque la mayoría mide entre 40 y 160 m²), que se abren en el dosel por la caída de árboles y ramas, así como en los claros “grandes” (más de 1,000 m²) que se forman por deslaves, fenómeno común en los bosques con laderas muy inclinadas (Long y Heath, 1991) o por perturbación antropógena (Arriaga, 1988; Whitmore, 1990). Brokaw (1982) definió un claro como una abertura vertical en el bosque que desciende del dosel hasta dos metros sobre el suelo o menos. Cuando un árbol cae al suelo, arrastra consigo las enormes comunidades de epífitas que se desarrollaron sobre él y, además, derriba muchos árboles pequeños y arbustos situados en su trayectoria de caída, de este modo caen también las ramas muertas de los árboles vivos (Challenger, 1998). Así la causa natural principal de formación de claros en el bosque es la caída de árboles del dosel; 75% de los claros presentes en el bosque mesófilo de montaña de la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas, tiene ese origen (Arriaga, 1988).

En el proceso de regeneración las especies tolerantes a la sombra como *F. grandifolia* subsp. *mexicana* son importantes, pues aunque crecen y sobreviven en condiciones de sombra, son capaces de responder ante las condiciones de mayor iluminación que prevalecen en los claros, también se incluyen plántulas e individuos juveniles de muchas especies de árboles del dosel y el subdosel (Challenger, 1998). El mecanismo de estas especies es la producción de semillas grandes abundantes, muchas de las cuales son depredadas, generalmente germinan en pocos meses después de la dispersión y forman un reservorio persistente de plántulas de lento crecimiento que forma parte de los estratos herbáceo y arbustivo (Sosa y Puig, 1987).

1.2.3. Estudios relacionados

Los estudios más detallados sobre *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* han sido hasta ahora los desarrollados por Ehnis (1981), quien describe la ecología e importancia de la especie así como un análisis de varias poblaciones; Peters (1995) refiere la arquitectura y desarrollo de esta especie en Zacualtipán, Hidalgo; Pérez-Rodríguez (1999) con su manual de Las hayas de México, realiza un registro histórico de la especie y una descripción biológica y ecológica en México.

Álvarez-Aquino (1997) realizó un estudio poblacional de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* en Acatlán Veracruz, comparando la cima y el cráter del volcán de Acatlán; incluye la estructura del bosque, la densidad y demografía de plántulas, el reservorio de semillas y la fenología. En otro estudio, en la misma área, se encontró que dicha población se estableció después de una perturbación severa que destruyó el bosque y que esta población puede mantenerse si no es fuertemente perturbada por actividades humanas o cambios climáticos (Williams-Linera *et al.*, 2000). Las mismas autoras (Álvarez-Aquino y Williams-Linera, 2002) analizaron la dinámica del reservorio de plántulas antes y después de un año semillero también en la misma población relictas de Acatlán.

Un estudio sobre la distribución y características de las poblaciones relictas de la especie (Williams-Linera *et al.*, 2003), sugirió que la especie sea incluida en la Lista Roja, que es apremiante su conservación y recuperación en los lugares donde se distribuye naturalmente; además señala que las poblaciones más importantes por conservar se encuentran en el volcán de Acatlán, Veracruz y en La Mojonera, Hidalgo.

En La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo, se estudió la estructura y regeneración de *F. grandifolia* subsp. *mexicana*, trabajo que es el antecedente directo de esta investigación (Jarillo, 2006).

1.3. OBJETIVOS

1.3.1. General

Estudiar los mecanismos de regeneración de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* en un bosque relicto en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo.

1.3.2. Particulares

1. Estudiar la demografía de una cohorte de plántulas de *F. grandifolia* subsp. *mexicana* de primer año de vida en una parcela de observación en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo. Además del estudio de la lluvia de semillas para estimar la producción de semillas en una especie que presenta años semilleros muy espaciados.
2. Estudiar la dinámica de *F. grandifolia* subsp. *mexicana* a través del análisis de los cambios estructurales de la población, mediante el censo periódico de los individuos arbóreos en una parcela permanente de observación en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo, y la relación de la dinámica de la población con factores ambientales y del sitio asociados a la parcela.
3. Determinar los patrones de distribución espacial y el grado de asociación intra-específica de *F. grandifolia* subsp. *mexicana*, como una contribución en el conocimiento de la regeneración de la especie.

1.4. ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio se localiza en el ejido La Mojonera del municipio de Zacualtipán (20°39'41" N, 98°39'17" O), en el estado de Hidalgo. La región se encuentra en la Provincia fisiográfica de la Sierra Madre Oriental y sub-provincia Sierra de Zacualtipán; se caracteriza por presentar un relieve accidentado con pendientes mayores a 45% (Pérez-Rodríguez, 1999).

El material litológico predominante son rocas volcánicas terciarias y cuaternarias. Los suelos predominantes son andisol vítrico y húmico, según la clasificación de la FAO-UNESCO. La altitud varía de 1900 a 2200 msnm. El clima es C(fm) templado húmedo con lluvias todo el año (García, 1988). La temperatura media anual es de 12.7°C, con una máxima extrema promedio de 38°C y mínima extrema de -10°C. La precipitación anual es de 2047mm. Las neblinas se presentan durante todo el año y en promedio, el número de días nublados es de 174 (Servicio Meteorológico Nacional, 1975).

En la parte nor-oriental del Ejido se encuentra una población de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* con superficie de 45 ha. Esta población es la más grande y mejor conservada en el país (Ehnis, 1981; Peters, 1995; Williams-Linera *et al.*, 2003). El estrato superior se encuentra dominado por *F. grandifolia* subsp. *mexicana*, en el que se asocian en menor grado especies como *Magnolia schiedeana* Schlecht., *Clethra macrophylla* M. Martens & Galeotti y varias especies de *Quercus*. El sotobosque es muy escaso debido a las limitadas condiciones de luz. El estrato intermedio lo constituyen especies como *Eugenia capuli* (Schltdl. & Cham) Hook. & Arn., *Ocotea klotzschiana* (Nees) Hemsl. y especies de *Cestrum*, y el estrato inferior es dominado por los géneros *Miconia*, *Deppea* y *Elaphoglossum*.

En este bosque se estableció una parcela de observación en 2002 de forma rectangular con dimensiones de 80 x 60 m (4,800 m²). La parcela se dividió en una retícula de 48 cuadros de 10 x 10 m. Los cuadros fueron señalados en sus vértices con estacas de madera. Para la caracterización estructural de la parcela, dentro de cada cuadro de 10 x 10 m se numeraron todos los individuos arbóreos con diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 1.0 cm, se identificaron y se localizaron por sus coordenadas cartesianas (x, y). Los métodos particulares a cada objetivo serán expuestos en cada uno de los capítulos siguientes.

CAPÍTULO 2

Lluvia de semillas y emergencia de plántulas de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo.¹

2.1. RESUMEN

Fagus grandifolia subsp. *mexicana* es una especie restringida a pequeñas poblaciones y sujeta a fuerte presión antropógena. Con el objetivo de obtener información relevante que permita proponer alternativas de conservación, se analizó la producción de semillas y la demografía de plántulas de primer año en la Mojonera, Hidalgo. Se estableció una parcela de observación de 4,800 m² dividida en cuadrantes de 10 x 10 m. Se utilizaron trampas de 0.5 m² para estimar la producción de semillas, así como subparcelas de 1 m² para registrar la emergencia y supervivencia de plántulas. La producción fue de 521,667 semillas ha⁻¹, de las que sólo el 24.44% fueron llenas, 46.01% vanas, y el 29.55% dañadas. La densidad de plántulas emergidas varió de 1 a 33 plántulas por m². El porcentaje de supervivencia de plántulas de primer año fue de 2.8% después de nueve meses de observación, las de mayor supervivencia fueron las que emergieron durante las primeras fechas. El 34.44% de las plántulas murieron por herbivoría, el 24.07% por damping-off y 23.65% por causa desconocida. La especie presenta el patrón general de supervivencia de especies arbóreas con alta mortalidad durante el primer año de vida.

Palabras clave. Año semillero, demografía de plántulas, supervivencia de plántulas, causas de mortalidad.

2.2. SUMMARY

Fagus grandifolia subsp. *mexicana* is a species restricted to small populations and under high anthropogenic pressure. With the aim to attain relevant information to propose conservation strategies of this species, the seed rain and demography of current-year seedlings were analyzed at La Mojonera, Hidalgo, Mexico. A 4,800 m² plot divided into 10 X 10 m quadrats was established. The seed rain, and seedling emergence and survival were analyzed using seed

¹ Artículo en prensa en la Revista Mexicana de Biodiversidad

traps of 0.5 m² and adjacent 1 m² sub-plots. The total seed rain was 521,667 seeds ha⁻¹. A high proportion of seeds were unsound (46.01%), followed by damaged seeds (29.5%) and only 24.44% were sound seeds. Emerged seedlings fluctuated from one to 33 seedlings m⁻². After nine months, 2.8% of emerged seedlings were alive. Seedlings that emerged first showed higher survival probability. Important mortality causes were herbivory (34.44%), damping-off (24.07%) and unknown causes (23.65%). This species presents the general pattern of tree species in seedlings survival, showing a high mortality rate during the first year.

Keywords. Mast year, seedling demography, seedling survival, mortality causes.

2.3. INTRODUCCIÓN

La regeneración natural de especies arbóreas, se identifica como el paso de las poblaciones a través de sucesivos filtros ambientales que selectivamente eliminan algunos individuos, mientras que otros pasan al siguiente estadio de desarrollo (Harper, 1977). En general, los cambios más drásticos en las poblaciones ocurren en los estadios de semilla y plántula (Brokaw, 1987; Harcombe, 1987; Lieberman y Lieberman, 1987; Swaine *et al.*, 1987).

En el estadio de plántula las especies enfrentan las mayores presiones de selección, lo que resulta en elevadas tasas de mortalidad, característica común de la demografía de plántulas de especies arbóreas (Collins y Good, 1987; Shibata y Nakashizuka, 1995). Por esta razón, el tipo de regeneración de una especie, es del mayor interés al estudiar su dinámica poblacional (Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1990), debido a que los procesos que ocurren en esta etapa pueden ayudar a explicar varios aspectos de la población en el estadio adulto.

En las especies que presentan una producción sincrónica de semillas en diferentes años, llamado año semillero, el estadio de semilla se convierte también en uno de los más importantes. Janzen (1971, 1978) argumentó que el año semillero es una respuesta evolutiva a la depredación, ya que una densidad alta de semillas saciará a los depredadores, permitirá que

las semillas que no son consumidas puedan llegar a convertirse en individuos reproductivos y de esta forma se mantenga la población. El intervalo entre un año semillero y otro representa el trueque entre la necesidad de reducir la depredación y de maximizar la oportunidad de reproducción (Taylor y Aarssen, 1989).

Las limitaciones básicas en la incorporación de nuevos individuos son la disponibilidad de semillas o propágulos y la disponibilidad de sitios seguros para su establecimiento (Ward, 1961; Glitzenstein *et al.*, 1986; Erickson y Ehrlen, 1992). Varios estudios han demostrado que la disponibilidad de luz, micro-topografía, tipo de sustrato, profundidad del mantillo y cobertura de la vegetación rasante, son factores importantes que afectan la supervivencia de las plántulas (Facelli y Pickett, 1991; Jones *et al.*, 1994, Shibata y Nakashizuka, 1995; Seiwa, 1998; Ángeles-Pérez y Sakimoto, 1999).

La identificación de las causas probables de mortalidad y los factores que rigen la demografía de plántulas de primer año, es de especial importancia para explicar los mecanismos que permiten el mantenimiento de la reserva de plántulas en el piso forestal de especies con producción de semillas en periodos relativamente espaciados.

Los árboles de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* (Fagaceae) presentan, en México una producción abundante de semillas cada 4 a 7 años (Pérez-Rodríguez, 1999), en la población ubicada en La Mojonera, Hidalgo. Esta especie, tiene una distribución natural muy restringida y confinada a 10 poblaciones en el bosque mesófilo de montaña de la Sierra Madre Oriental (Williams-Linera *et al.*, 2003; Rowden *et al.*, 2004).

La distribución restringida y el reducido tamaño de las poblaciones de *F. grandifolia* subsp. *mexicana* en bosques mesófilos de la Sierra Madre Oriental de México, la coloca en algún estado de riesgo e incluso la hace susceptible a la extinción. Por tanto, es necesario el estudio de la ecología de sus poblaciones relictas, porque ello proporcionará información que

podrá utilizarse para proponer mecanismos viables para su conservación (Williams-Linera *et al.*, 2003).

El objetivo de esta investigación es el estudio de la demografía de una cohorte de plántulas de *F. grandifolia* subsp. *mexicana* de primer año de vida en una parcela de observación permanente en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo. Debido a que ésta es una especie que presenta la característica de “año semillero” se hizo un análisis de la producción de semillas de la población.

2.4. MATERIALES Y MÉTODOS

El capítulo anterior refiere que en el bosque de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo, se estableció una parcela de observación de forma rectangular con dimensiones de 80 x 60 m (4,800 m²). La parcela se dividió en una retícula de 48 cuadros de 10 x 10 m. Los cuadros fueron señalados en sus vértices con estacas de madera. Para la caracterización estructural de la parcela, dentro de cada cuadro se identificaron, numeraron y se localizaron por sus coordenadas cartesianas (x, y) todos los individuos arbóreos con diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 1.0 cm. Para el caso de *F. grandifolia* subsp. *mexicana*, se localizaron y registraron todos los individuos con altura (h) ≥ 0.6 m.

2.4.1. Lluvia de semillas

La estimación de la producción de semillas se realizó mediante el estudio de la lluvia de semillas de la especie. Se utilizaron 48 trampas circulares de 0.5 m² colocadas en el centro de cada uno de los cuadros de 10 x 10 m, a 1.0 m de altura del piso forestal. La instalación de las trampas se hizo a principios del mes de mayo, antes del periodo de liberación de las semillas. Las semillas colectadas en las trampas se recogieron mensualmente y fueron caracterizadas en: llenas, vanas y dañadas. Se analizaron algunas semillas mediante disección para discriminar las semillas llenas de las vanas. Las semillas dañadas fueron aquellas que

presentaron algún indicio de haber sido consumidas por insectos, tales como un orificio visible o muestras de excremento.

2.4.2. Emergencia y supervivencia de plántulas

La demografía de las plántulas de primer año, se estudió a través de su emergencia y supervivencia. Se establecieron sub-parcelas de 1 m² al lado de la trampa de semillas para evaluar la emergencia de plántulas. Dentro de cada sub-parcela se registraron las plántulas emergidas, las cuales fueron marcadas para dar seguimiento a su supervivencia. En cada censo semanal, se registraron las nuevas plántulas emergidas y se determinaron las posibles causas de mortalidad.

Las posibles causas de mortalidad se clasificaron en cinco categorías (Shibata y Nakashizuka, 1995; Ángeles-Pérez y Sakimoto, 1999; Moles y Westoby, 2004): 1) herbivoría, para las plántulas muertas con cotiledones o hipocótilo consumidos; 2) damping-off (ahogamiento), para las plántulas muertas con indicios de tallo podrido a nivel de suelo causado por hongos; 3) sequía, para plántulas presentes en el suelo pero con los cotiledones secos; 4) daño físico, para plántulas que murieron por micro derrumbes (exposición del sistema radical), rodamiento de piedras o disturbios en el suelo; y 5) desconocida, para plántulas que desaparecieron de la sub-parcela.

2.4.3. Análisis estadístico

La lluvia de semillas se analizó bajo el enfoque de muestreo simple aleatorio y los valores estimados de producción de semillas por hectárea que se ofrecen usan los estimadores clásicos de este tipo de muestreo (Cochran, 1980). De esta forma se estimó el número de semillas por hectárea en el bosque de *F. grandifolia* subsp. *mexicana*.

Para la supervivencia de las plántulas tanto a nivel de sub-parcela como de plántula se planteó el uso de un modelo lineal generalizado (MLGEN). Dado que los datos de

supervivencia no se distribuyen de manera normal se utilizó la distribución binomial vinculada directamente con un módulo lineal a una función log-log (Agresti, 2002). El ajuste se realizó con el procedimiento GENMOD de SAS (SAS, 1997).

El ajuste de la supervivencia total a nivel de parcela fue descrito bajo una estructura de vínculo log-log complementaria. El módulo lineal utilizado parte de la forma básica $\eta = \beta_0 + \beta_1 t$. Donde η es el módulo lineal de la función log-log complementaria, β_i son los parámetros del módulo y t es el tiempo en días en el que se da el cambio de la proporción de plantas vivas y muertas.

De esta forma la mortalidad es una función del tiempo en días, a partir de la emergencia. De hecho, la supervivencia dada por β_1 depende del momento en que hayan emergido las plántulas y la tasa de mortalidad varía con la fecha de emergencia. Para considerar ambas hipótesis el módulo lineal se amplió a la siguiente expresión:

$$\eta = \beta_0 + \beta_{01}I_{F1} + \beta_{02}I_{F2} + \beta_{04}I_{F4} + (\beta_1 + \beta_{12}I_{F2} + \beta_{13}I_{F3} + \beta_{14}I_{F4}) \times t$$

donde: I_{Fk} es la variable indicadora por cada una de las k fechas de emergencia definidas como:

16-Sep	Fecha 1
24-Sep	Fecha 2
02-Oct	Fecha 3
08-Oct	Fecha 4

El valor de referencia del modelo fue la fecha 5 que la componen todas las observaciones tomadas después del 15 de octubre (fechas de emergencia del 15, 22 y 28 de octubre), ya que las dos últimas fechas tienen muy pocas observaciones para poder lograr que

los parámetros que las componen generen valores estimados para los parámetros del modelo definidos en siete clases.

2.5. RESULTADOS

El bosque de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* en La Mojonera, Zacualtipán, está compuesto en su mayoría por ocho especies arbóreas y otras de menor importancia estructural (Cuadro 1). Este bosque tiene un predominio de *F. grandifolia* subsp. *mexicana* con un valor de importancia relativo (VIR) de 63.57 y como codominantes se encuentran *Nectandra salicifolia* (Humb., Bonpl. & Kunth) Ness con un VIR de 9.21 y *Quercus affinis* Scheidw. con 8.63 de VIR. La densidad de árboles por hectárea es de 2,119 que alcanzan un total de 43.34 m² de área basal.

2.5.1. Lluvia de semillas

La población de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* en La Mojonera presentó una densidad variable en la lluvia de semillas, tanto en el número total por trampa como en el número de semillas llenas por trampa, que se registraron durante todo el estudio (Figura 1A y 1B, respectivamente). En una trampa no hubo presencia de semillas, mientras que en 15 de ellas las semillas fueron vanas o dañadas. La presencia de semillas llenas en las trampas también fue variable en la parcela. La producción de semillas fue de 521,667 por ha, el mayor porcentaje de 46.01% corresponde a semillas vanas, seguida de las dañadas con 29.55% y las semillas llenas con 24.44% (Cuadro 2).

La dispersión de las semillas comenzó en junio; sin embargo, la mayoría de ellas fueron vanas o dañadas. La mayor producción de semillas de *F. grandifolia* subsp. *mexicana*, ocurrió en septiembre, seguida de agosto y julio. En enero se obtuvo el último registro de lluvia de semillas en las trampas. La presencia de semillas llenas se registró a partir de agosto,

prolongándose hasta octubre, y fue también en septiembre cuando cayó la mayor cantidad de éstas (Figura 2).

2.5.2. Emergencia y supervivencia de plántulas

El número de semillas emergidas en toda la parcela presentó una gran variación, concentrándose de manera preferencial en la parte baja (Figura 1C). La densidad de plántulas emergidas por metro cuadrado osciló de una a 33 plántulas; las sub-parcelas con menos de 10 plántulas fueron las de mayor frecuencia. La emergencia de las plántulas comenzó el 16 de septiembre y terminó el 28 de octubre. La máxima emergencia se presentó en el periodo comprendido entre el 24 de septiembre y el 15 de octubre (Figura 3). Del total de 248 plántulas emergidas en los 48 m², hasta el 30 de junio, sólo sobrevivían siete (Figura 1D, Figura 3).

La mortalidad de plántulas se presentó a partir de la primera semana de octubre; fue máxima en las subsecuentes tres fechas de censo (Figura 5). La supervivencia de las plántulas de primer año presentó valores más altos en el mes de octubre. Para los meses siguientes de noviembre a junio, la supervivencia de las plántulas disminuyó de manera constante. Para finales de junio, la supervivencia fue muy baja con sólo el 2.8% del total de plántulas emergidas (Figura 3). En general, las plántulas que emergieron durante las primeras fechas de registro, presentaron mayor tasa de supervivencia; las siete plántulas vivas hasta el 30 de junio corresponden a las emergidas el 24 de septiembre y el 2 y 8 de octubre (Figura 4).

El análisis de supervivencia mostró que la fecha de emergencia es determinante en la supervivencia de las plántulas (Cuadro 3). Así, el hecho que los parámetros β_{01} y β_{02} sean positivos y estadísticamente diferentes significan mejores probabilidades iniciales de supervivencia para las plántulas nacidas antes de octubre. No así la fecha 4 que es la que tiene

para los datos las condiciones menos favorables de supervivencia inicial. Las plántulas que emergieron el 16 y 24 de septiembre tuvieron una mayor probabilidad de sobrevivir que aquellas que emergieron en fechas posteriores (Figura 4).

La fecha 2 tiene la tasa unitaria de mortalidad menor $\beta_1 + \beta_{12} = -0.198$, seguida de la fecha 3 y 4, cuya mortalidad aproximada es -0.3041 y -0.3308, respectivamente. La tasa de mortalidad del módulo lineal en cualquiera de las otras fechas es muy acelerada incluyendo la fecha 1 (-0.7785). Tomando en cuenta que estos resultados son específicos del año y temporada en que se realizó el estudio, estos sugieren que la ventana en la cual las condiciones óptimas de supervivencia de las plántulas de la regeneración se dan sólo durante un par de semanas al año, en el mes de septiembre cuando se presentó la mayor liberación de semillas (Figura 2).

La revisión periódica de la supervivencia y mortalidad de las plántulas permitió registrar las posibles causas de mortalidad (Figura 5). Las cinco causas de mortalidad estuvieron presentes en las fechas de mayor mortalidad, sin embargo se presentó cierta variación estacional. Del 15 al 22 de octubre se observó la máxima mortalidad, se presentaron las cinco causas de muerte, la más importante fue la herbivoría, seguida de damping-off. Para las fechas posteriores de censo, las causas más comunes de mortalidad fueron las mismas pero en proporciones diferentes. En los censos de abril a junio la causa predominante de mortalidad fue la sequía. En general, en este bosque, las causas probables de mortalidad de plántulas de primer año de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* son herbivoría con 34.44%, seguida del damping-off con 24.07%, la desconocida con 23.65%, la sequía con 13.69% y el daño físico con 4.15%.

2.6. DISCUSIÓN

La composición de especies arbóreas del bosque de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* de La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo, concuerda con lo referido para este bosque y para otros de la misma región (Alcántara y Luna, 2001; Luna y Alcántara, 2004), como un bosque con claro predominio estructural de *Fagus* con más del 45% de densidad y más de 80% de área basal, como lo ha mencionado Álvarez-Aquino (1997) para un bosque similar en una población en Acatlán.

2.6.1. Producción de semillas

La producción de semillas de esta especie en 2004 fue variable en toda la parcela. En promedio, la densidad fue de 52.2 semillas m⁻². No existen informes para la especie en otras poblaciones que permitan confrontar estos valores y determinar qué tan baja o alta es esta producción. Sin embargo, Houle (1992) consigna promedios de 13.30 semillas m⁻², 19.94 semillas m⁻² y 23.27 semillas m⁻² en la lluvia de semillas de *Fagus grandifolia* Ehrenb. en Norte América, lo que sitúa al bosque de La Mojonera con una mayor producción. Para *F. crenata* Bl. se mencionan hasta 47.8 semillas m⁻² (Tomita *et al.*, 2002). Para *F. sylvatica* L. se reportan años semilleros con producción baja, intermedia y alta, y ello determina no sólo la cantidad sino también, en gran medida, la calidad de las semillas (Nilsson, 1985).

El estadio de semilla al momento de su liberación de las cápsulas es, sin duda, determinante en el potencial de germinación. En este estudio, el mayor porcentaje de las semillas que cayeron fueron vanas (46.01%), en comparación con las semillas llenas (24.44%) (Cuadro 2). Estas últimas tuvieron una capacidad germinativa de 75.4%. Resultados semejantes han sido encontrados para otras especies en el hemisferio norte. Para *F. sylvatica*, más del 60% de las semillas que se dispersan corresponden a semillas vanas o depredadas por vertebrados e invertebrados (Nilsson, 1985). En *F. crenata*, se ha referido que cerca del 90%

de las semillas son consumidas por vertebrados e invertebrados en años con baja producción de semillas (Yasaka *et al.*, 2003; Ida *et al.*, 2004).

2.6.2. Emergencia y mortalidad de plántulas

Los procesos que ocurren durante el estadio de plántulas tienen un gran impacto en la población de adultos de especies arbóreas (Clark y Clark, 1989), y en bosques naturales el piso forestal que provee un lecho para la emergencia de las plántulas y la subsiguiente supervivencia es heterogénea en el tiempo y el espacio (Ángeles-Pérez y Sakimoto, 1999). Esta heterogeneidad espacial explica, en parte, la densidad diferencial en la emergencia de las plántulas de *F. grandifolia* subsp. *mexicana* en este bosque. En condiciones controladas, las semillas provenientes del sitio de estudio presentaron un porcentaje de germinación del 75.4%, mientras que semillas de la misma especie de las poblaciones de Acatlán, Veracruz, presentaron un porcentaje de germinación mayor al 80% (Álvarez-Aquino y Williams-Linera, 2002).

La densidad de plántulas (10.8 ± 2.1 plántulas m^{-2}) es baja comparada con la referida para el bosque de la misma especie en Acatlán, Veracruz de 51.5 plántulas m^{-2} (Álvarez-Aquino y Williams-Linera, 2002), pero es una densidad alta al compararla con la de los bosques de *F. grandifolia* en Estados Unidos de Norteamérica, que presentan 2.4 plántulas m^{-2} (Wisconsin), 4.7 plántulas m^{-2} (Tennessee), 4.0 plántulas m^{-2} (Indiana), 3.2 plántulas m^{-2} (Ohio) y 0.6 plántulas m^{-2} (Michigan) (Ward, 1961). Mientras que para *F. sylvatica* en Suecia la densidad fue de 0.2 plántulas m^{-2} (Nilsson, 1985), y en *F. crenata* en Japón fue de 1.0 plántulas m^{-2} (Hara, 1987) y 2.9 plántulas m^{-2} (Akashi, 1997).

La presencia del año semillero no garantiza un alto porcentaje de establecimiento de plántulas en el piso forestal (Álvarez-Aquino y Williams-Linera, 2002), debido a que normalmente después de dispersadas, una alta proporción es atacada por patógenos o

consumidas por vertebrados, aunque existen evidencias que la presencia del año semillero es una respuesta evolutiva para el escape al ataque de depredadores (Nilsson y Wästljung, 1987). En este estudio, de la producción total de semillas únicamente el 9.9% resultó en plántulas emergidas. Sin embargo, este porcentaje es mayor al referido en Suecia, ya que después del año semillero, la densidad de plántulas de *F. sylvatica* fue de 0.04% de la producción estimada de semillas (Nilsson, 1985). Existe una restricción muy importante para las poblaciones de *Fagus* en el paso de semilla a plántulas. Después, el estadio de plántula es también muy sensible, por lo que la incorporación al siguiente estadio (juveniles) de vida es casi nulo.

Las plántulas de *F. grandifolia* subsp. *mexicana* en La Mojonera que emergieron primero, mostraron una tendencia a tener mayores tasas de supervivencia (aunque nula), lo que permite establecer que la fecha de emergencia es importante en la supervivencia de las mismas. Resultados semejantes se han encontrado en *Abies firma* Sieb. & Zucc. (Ángeles-Pérez y Sakimoto, 1999), *Carpinus* spp. (Shibata y Nakashizuka, 1995), *Acer rubrum* L. (Jones *et al.*, 1997), *Acer mono* Maxim. (Seiwa, 1998), *F. sylvatica* (Szwagrzyk *et al.*, 2001), entre otras especies. Las hipótesis que intentan explicar este fenómeno se han clasificado en dos categorías: efectos genéticos y maternos y efectos ambientales (Jones *et al.*, 1997). Los primeros proponen que las semillas que son más grandes y, por tanto, más vigorosas, o bien que poseen genotipos mejor adaptados, tienden a germinar primero, lo que implica que el tiempo de emergencia de las plántulas está correlacionada con el tamaño de la semilla. Los segundos, proponen que las semillas que germinan primero toman ventaja de ciertos factores ambientales que están disponibles en forma temporal al momento de la germinación, tales como luz y disponibilidad de agua o nutrientes (Jones y Sharitz, 1989).

Una diferencia importante de las especies antes mencionadas con relación a *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana*, radica en el hecho de que sus semillas almacenadas en el piso

forestal pasan un periodo de bajas temperaturas durante el invierno y la emergencia ocurre en la siguiente estación de crecimiento. Aquellas plántulas que emergen antes de que las especies en el dosel expandan sus hojas, tienen una ventaja comparativa que les permite un uso eficiente de la luz disponible en el sotobosque. En contraste, las semillas de *F. grandifolia* subsp. *mexicana* germinan poco después que son dispersadas, si la disponibilidad de humedad es adecuada. En el bosque mesófilo de montaña Hidalguense, a menudo, el agua no es el factor limitativo para la emergencia de las plántulas, más bien con frecuencia se convierte en un factor limitativo si se presenta en exceso, ya que propicia el ataque de diversas especies de hongos que ocasionan pudriciones a nivel del suelo. De hecho, el damping-off fue una de las causas de mortalidad que estuvo presente durante los primeros meses después de la emergencia de las plántulas (Figura 5).

La supervivencia de las plántulas de *F. grandifolia* subsp. *mexicana* fue muy baja (2.8% en 10 meses), comparada con la consignada en Acatlán para la misma especie de 17% en 16 meses (Álvarez-Aquino y Williams-Linera, 2002). En otras especies también se observó mayor porcentaje de supervivencia como en *Abies firma* (40.85% en 9 meses; Ángeles-Pérez y Sakimoto, 1999), *Carpinus* spp. (< 10% en 7 meses; Shibata y Nakashizuka, 1995) y *Acer mono* (de 55 a 68% en 7 meses; Seiwa, 1998). La elevada tasa de mortalidad en plántulas es característica de muchas especies de árboles y ello puede producir la selección natural más intensa en todo el ciclo de vida de la planta y afectar fuertemente los patrones de distribución de los adultos (Clark y Clark, 1989).

Las plántulas de *F. grandifolia* subsp. *mexicana* murieron principalmente a causa de la herbivoría y aunque no se hizo un análisis específico sobre los depredadores se observaron insectos como ortópteros (Figura 5). El predominio de las causas de mortalidad de plántulas en las diferentes especies es diferencial, en *F. crenata* las principales causas son la depredación y

el damping-off (Abe *et al.*, 2001), para *Abies firma* (Ángeles-Pérez y Sakimoto, 1999) al igual que en plántulas de *F. grandifolia* subsp. *mexicana* la herbivoría, el damping-off y la sequía predominaron en un principio, considerando que esta última causa es muy específica tanto a la especie como al sitio; y estas mismas causas son las que se consignan como las principales causas de mortalidad en plántulas de otras especies (Moles y Westoby, 2004).

Como causa menos importante de mortalidad para las plántulas de *F. grandifolia* subsp. *mexicana* se encontró el daño físico, causado por la caída de ramas y hojarasca, rocas rodantes, derrumbes y las pisadas por vertebrados del sotobosque. Todos estos agentes potencialmente mortales son importantes en el bosque de *Fagus*, donde las variaciones topográficas, de luminosidad y de humedad son muy altas. Cualesquiera que sean las causas de mortalidad de plántulas de especies arbóreas está documentado que es muy elevada durante el primer año de vida de las plántulas, pero que disminuye en función de las condiciones ambientales prevalecientes (Berkowitz *et al.*, 1995) y de las características propias de las especies.

Para *F. grandifolia* subsp. *mexicana*, después de nueve meses de observación, se registró una supervivencia de sólo 2.8% de las plántulas que emergieron, tasa que es relativamente baja, comparada con la misma especie en otras áreas de su distribución. Si con esta incorporación de plántulas se asegura o no la permanencia de la especie, es una pregunta que necesita ser contestada a través de la observación de la supervivencia de las plántulas que aún están vivas, así como de las siguientes generaciones de plántulas producto de años semilleros en el futuro. Por otro lado, es importante analizar la dinámica de la incorporación de individuos hacia subsecuentes estadios de desarrollo.

Cuadro 1. Composición de especies del bosque de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo. Las especies están ordenadas de manera descendente de acuerdo con su valor de importancia relativo (VIR).

Especie	Densidad (ind ha ⁻¹)	Densidad (%)	Área basal (m ² ha ⁻¹)	Área basal (%)	VIR*
<i>Fagus grandifolia</i> subsp. <i>mexicana</i>	954	45.03	35.58	82.10	63.57
<i>Nectandra salicifolia</i>	335	15.83	1.12	2.59	9.21
<i>Quercus affinis</i>	148	6.98	4.45	10.28	8.63
<i>Symplocos limoncillo</i>	181	8.55	0.20	0.45	4.50
<i>Magnolia schiedeana</i>	144	6.78	0.68	1.58	4.18
<i>Clethra macrophylla</i>	125	5.90	0.70	1.63	3.76
<i>Nectandra heydeana</i>	111	5.21	0.14	0.33	2.77
<i>Ilex discolor</i>	65	3.05	0.05	0.11	1.58
<i>Befaria aestuans</i>	4	0.20	0.25	0.58	0.39
<i>Cleyera integrifolia</i>	13	0.59	0.06	0.15	0.37
<i>Prunus serotina</i> subsp. <i>capuli</i>	8	0.39	0.01	0.02	0.21
<i>Quercus</i> sp.	4	0.20	0.02	0.05	0.12
<i>Ternstroemia sylvatica</i>	4	0.20	0.01	0.01	0.10
Otras especies	23	1.08	0.06	0.13	0.61
Total	2119		43.34		

*el VIR es un promedio de los porcentajes de densidad y área basal relativas.

Cuadro 2. Producción de semillas por hectárea de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* al final del estudio para cada condición de la semilla en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo. Se incluyen los intervalos de confianza al 95% inferior y superior y el porcentaje, ambos con referencia a la densidad total.

Condición de la semilla	Densidad (No. ha ⁻¹)	Intervalos de confianza al 95%		Porcentaje
		(Inf.)	(Sup.)	
Llena	127,500	75,879.11	179,120.89	24.44
Dañada	154,167	101,669.34	206,663.99	29.55
Vana	240,000	125,690.48	354,309.52	46.01
Total	521,667	348,024.69	695,308.64	

Cuadro 3. Bondad de ajuste y parámetros estimados para la supervivencia por fecha de emergencia de las plántulas de primer año de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo.

Criterios de Bondad de Ajuste

Criterio de Ajuste	GL	Valor	Valor/GL
Desviación	75	434.7653	5.7969
Desviación Escalada	75	434.7653	5.7969
Ji-Cuadrada de Pearson	75	493.1563	6.5754
Log-Máxima Verosimilitud		-1478.0717	

Parámetros estimados

Parámetro	GL	Valor estimado	Error Estándar	Intervalo de 95% del Valor estimado		Ji-cuadrada calculada	Valores de rechazo
β_0	1	0.4906	0.0810	0.3310	0.6487	36.68	<.0001
β_{01}	1	2.2652	0.3713	1.5409	2.9955	37.22	<.0001
β_{02}	1	0.3716	0.1423	0.0927	0.6509	6.82	0.0090
β_{04}	1	-0.3702	0.1270	-0.6201	-0.1220	8.49	0.0036
β_1	1	-0.7785	0.0632	-0.9106	-0.6623	151.71	<.0001
β_{12}	1	0.5805	0.0649	0.4605	0.7155	80.03	<.0001
β_{13}	1	0.4744	0.0603	0.3639	0.6008	61.99	<.0001
β_{14}	1	0.4477	0.0667	0.3236	0.5857	45.06	<.0001

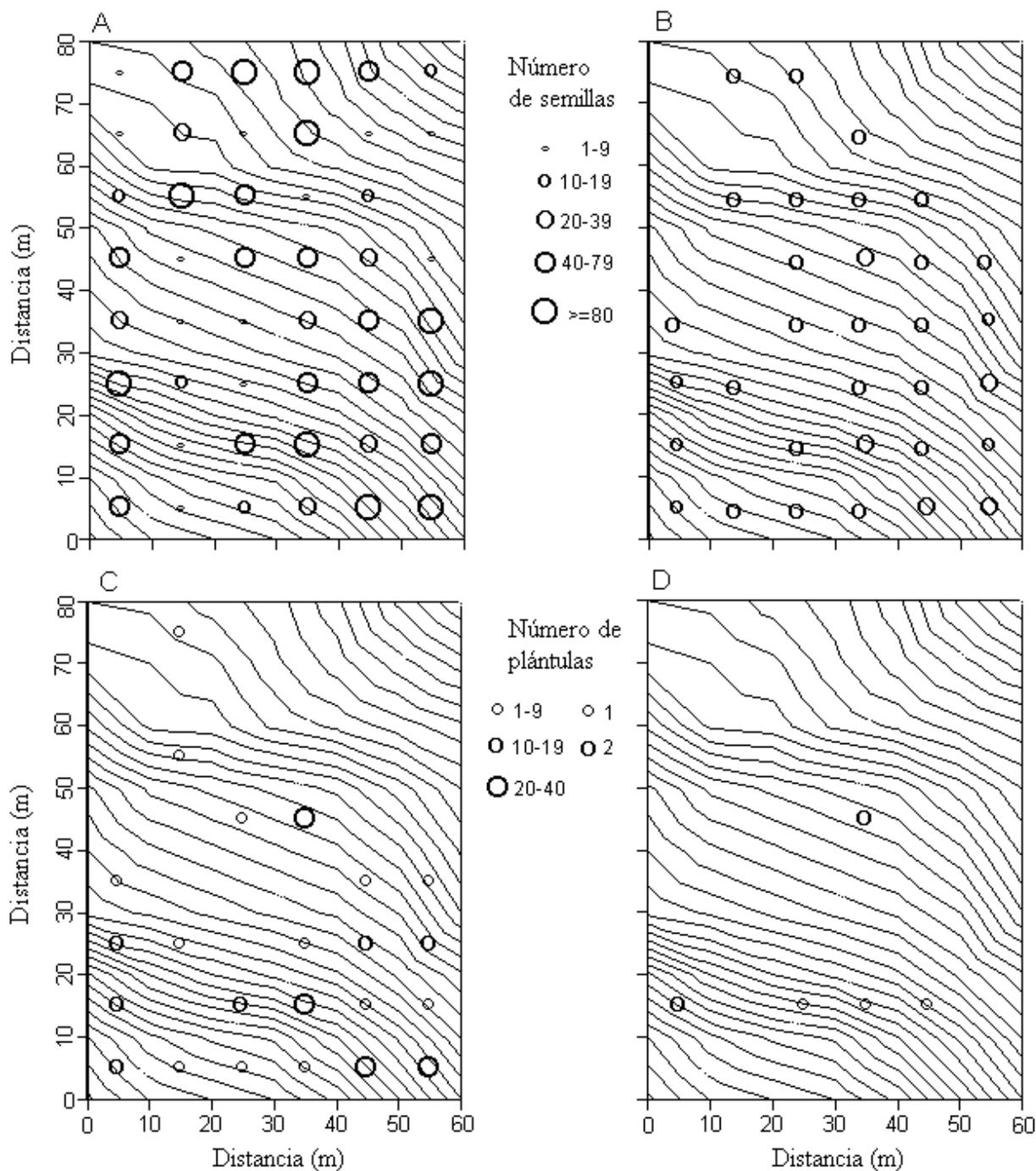


Figura 1. Número de semillas al final del estudio: A) totales (llenadas, dañadas y vanas) y B) sólo semillas llenas. C) número de plántulas emergidas y D) supervivientes al 30 de junio de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo. El tamaño del círculo indica la densidad de semillas en cada trampa de 0.5 m^2 y plántulas en cada subparcela de 1 m^2 . Las líneas indican curvas de nivel cada 2 m, y disminuyen en altitud de derecha a izquierda y de arriba hacia abajo.

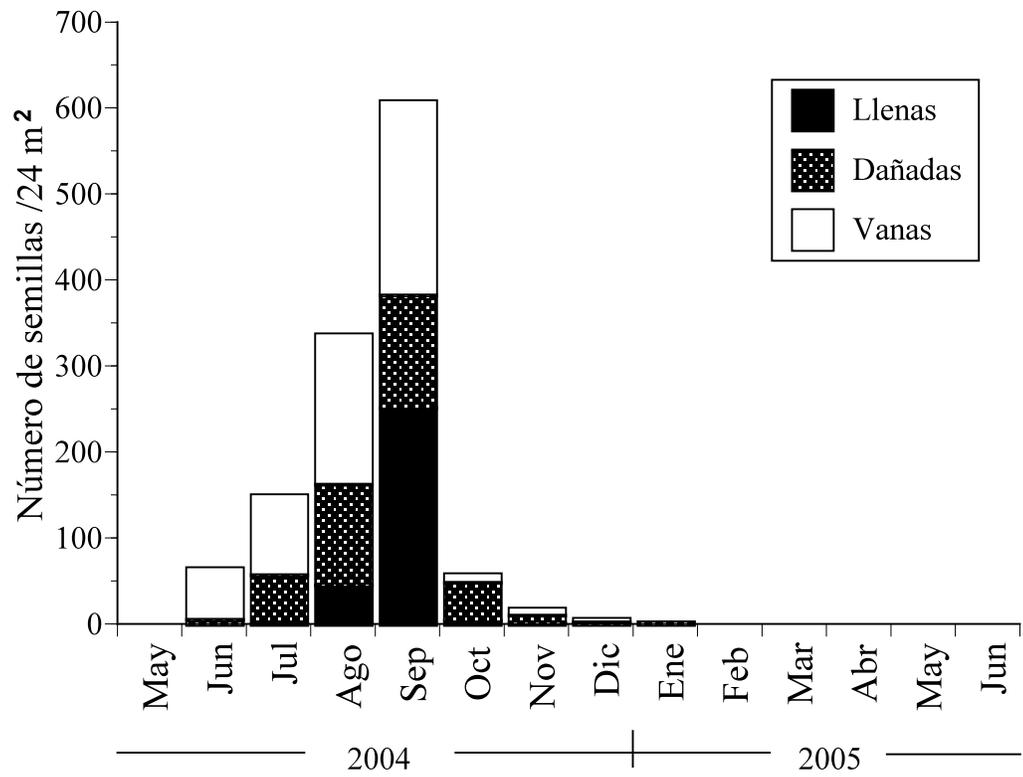


Figura 2. Cantidad y condición de las semillas de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* colectadas en 48 trampas de 0.5 m² en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo.

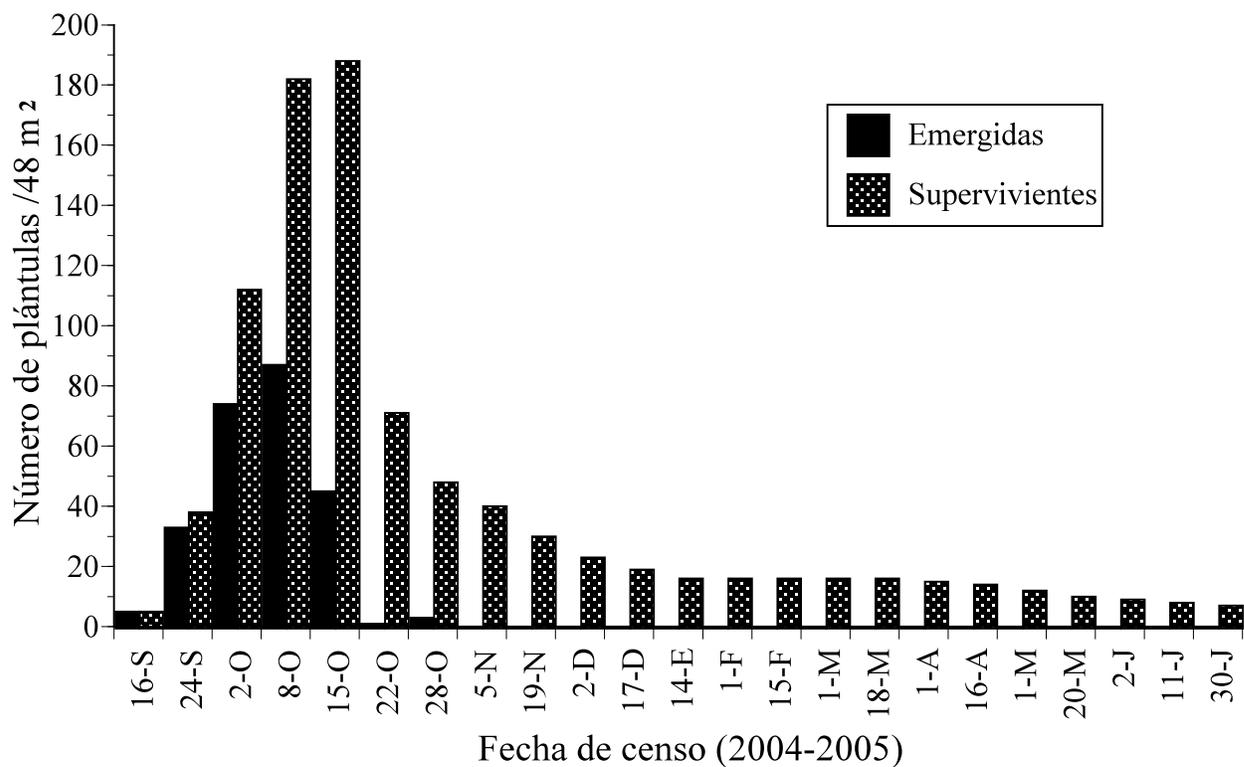


Figura 3. Emergencia y supervivencia acumulada de plántulas de primer año de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* por fecha de censo, en 48 subparcelas de 1 m² en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo.

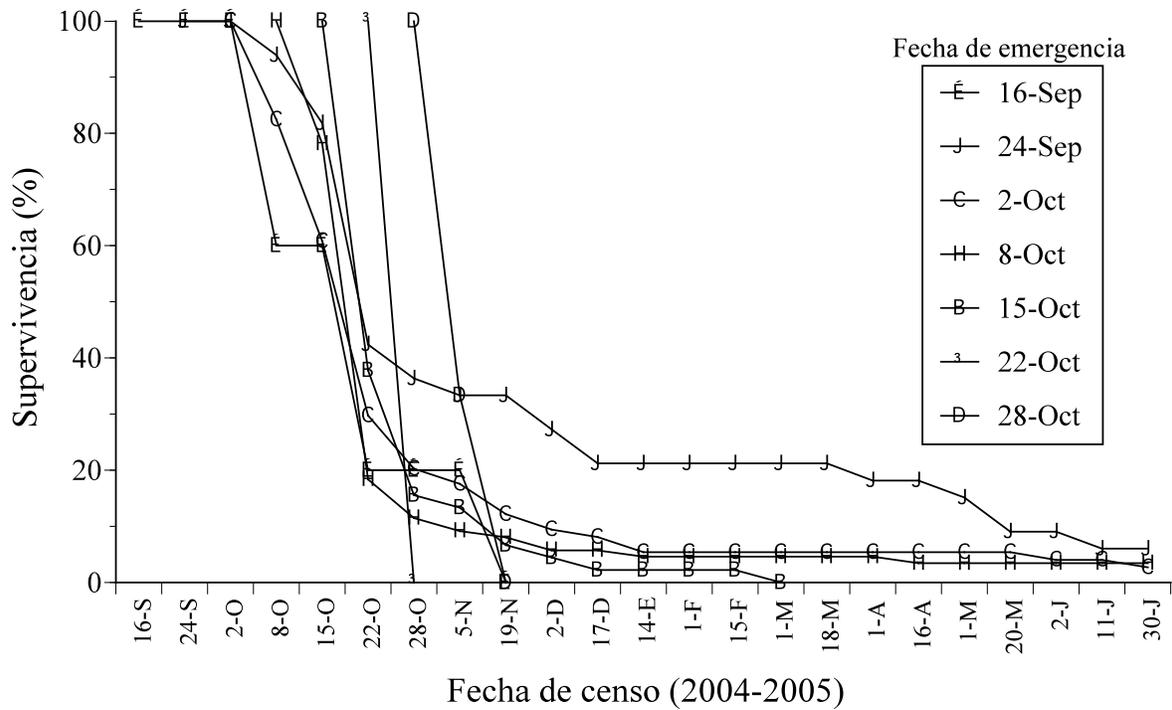


Figura 4. Curvas de supervivencia de plántulas de primer año de *Fagus grandifolia* subsp. *Mexicana*, por fecha de emergencia, en 48 subparcelas de 1 m² en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo.

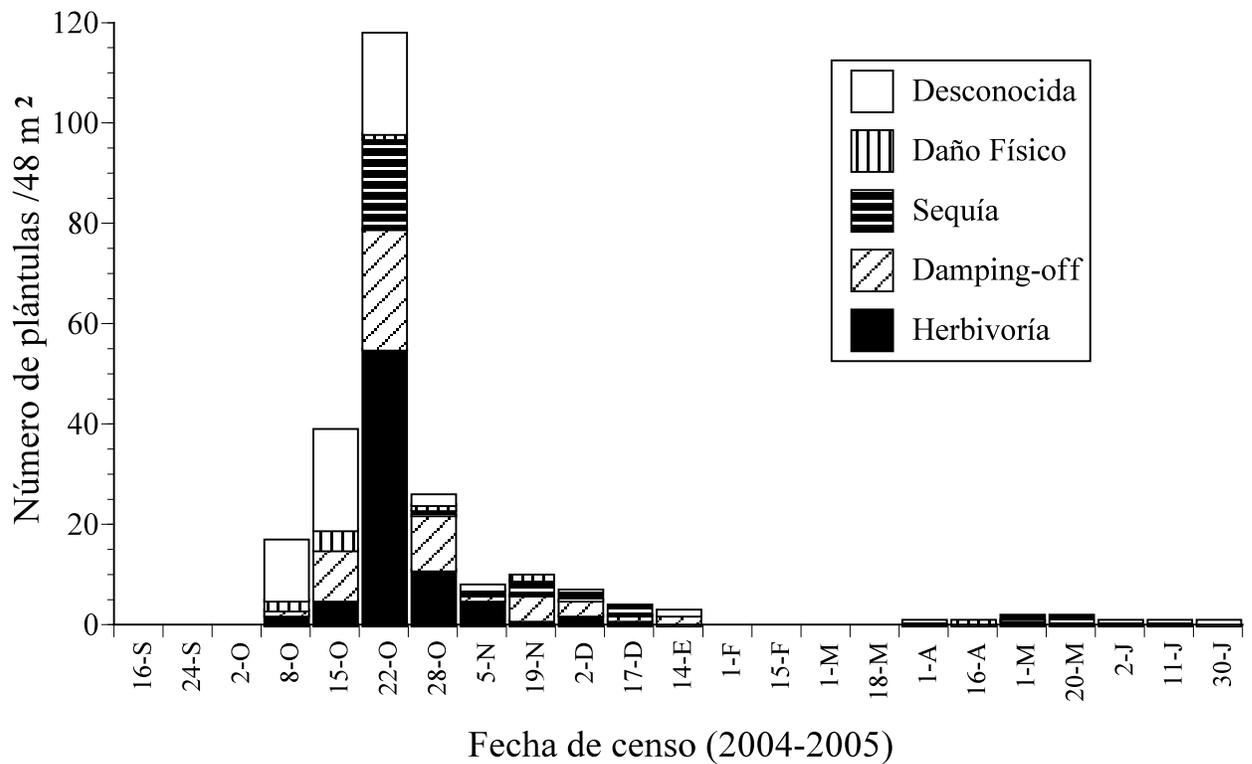


Figura 5. Probables causas de mortalidad de las plántulas de primer año de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana*, en cada fecha de censo en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo.

CAPITULO 3

Dinámica de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo.

3.1. RESUMEN

Los cambios estructurales de una población que ocurren en el tiempo son determinantes para el futuro de una especie. El éxito en la reproducción de ésta, depende de las respuestas funcionales a factores bióticos y abióticos de los diferentes estadios de desarrollo de la especie. Con el objetivo de analizar la dinámica de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana*, en relación con factores ambientales y del sitio, se realizó un análisis de los cambios estructurales de la población en una parcela de observación de 4,800 m², y en un periodo de tres años entre censo y censo. La densidad de individuos con DAP ≥ 1.0 cm (brinzales grandes, juveniles pequeños y grandes y adultos) no varió con el tiempo. Mientras que los brinzales pequeños ($0.6 \leq h < 2.0$ m) presentaron una alta tasa de incorporación (4,095 ind. ha⁻¹). La tasa de daño en todos los estadios de desarrollo fue muy baja, y sólo se registraron ocho individuos muertos durante el periodo de estudio. La Tasa de Crecimiento Absoluto (*TCA*) y la Tasa de Crecimiento Relativo (*TCR*) de los brinzales pequeños fue de 0.115 m m⁻¹ año⁻¹ y de 0.099 m m⁻¹ año⁻¹, respectivamente. Los individuos con DAP ≥ 1.0 cm presentaron en promedio una *TCA* en diámetro de 0.086 cm cm⁻¹ año⁻¹ y 0.010 cm cm⁻¹ año⁻¹ en la *TCR*. Se encontró una correlación positiva altamente significativa entre la densidad de brinzales pequeños y el porcentaje de luz incidente. La alta incorporación de brinzales pequeños estuvo fuertemente correlacionada con alta disponibilidad de luz en el sitio, localizándose preferentemente bajo la influencia de claros en el dosel. A pesar de que la especie es considerada como tolerante a la sombra, su regeneración se ve favorecida por la creación de claros en el dosel.

Palabras clave. Tasa de crecimiento absoluto, Tasa de crecimiento relativo, brinzales, intensidad lumínica, incorporación.

3.2. SUMMARY

The structural changes of a population that take place during periods of time are determinants for the future of a particular species. The exit in the reproduction of a species depends on the functional responses to biotic and abiotic factors of its developmental stages. With the objective of analyze the population dynamics of *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* in relation to site and environmental factors, we conducted a survey of the population structural changes within a plot of 4,800 m², during a period of three years between censuses. The stem density of individuals with DBH \geq 1.0 cm (large saplings, small and large juveniles, and adults) did not change during the studied period. Meanwhile, small saplings ($0.6 \leq h < 2$ m) showed a high recruitment rate (4,095 ind. ha⁻¹). The damage rate was consistently low in all developmental stages, only eight individuals died during three years. The Absolute Growth Rate (*AGR*) and Relative Growth Rate (*RGR*) in height for small saplings was 0.115 m m⁻¹ year⁻¹, and 0.099 m m⁻¹ year⁻¹, respectively. The individuals with DBH \geq 1.0 cm showed a mean *AGR* and *RGR* of 0.086 and 0.010 cm cm⁻¹ year⁻¹, respectively. A highly significant positive correlation was detected between small sapling density and percentage of photosynthetic photon flux density. The high recruitment rate of small saplings was strongly correlated with high light availability, located preferably under the influence of canopy gaps. In spite of this species is considered as shade tolerant, its regeneration is favored by the creation of canopy gaps.

Keywords. The Absolute Growth Rate, the Relative Growth Rate, saplings, light availability, recruitment.

3.3. INTRODUCCIÓN

La dinámica de una especie está basada en los cambios estructurales que ocurren en su población en el tiempo, lo que implica aumentos y decrementos en densidad de individuos en las diferentes clases de tamaño. La permanencia y predominio de la especie en un sitio depende, en gran medida, del éxito de la especie para acceder a los recursos y de sus

respuestas a los cambios en el ambiente. El crecimiento y la mortalidad son dos procesos críticos en la determinación del destino de los árboles jóvenes durante la regeneración natural (Harcombe, 1987; King, 1990). Los enfoques hacia la mortalidad de individuos juveniles facilitará una mejor comprensión de la sucesión del bosque y de su dinámica (Kobe *et al.*, 1995).

Las plántulas y brinzales de especies tolerantes a la sombra como *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* a menudo superviven y crecen lentamente durante largo tiempo en el sotobosque donde las condiciones son de poca luminosidad o de sombra. Algunas especies tienen la capacidad de formar un reservorio de plántulas que constituye una ventaja potencial para estas especies; este reservorio permanecerá en el sotobosque en “espera” de la formación de un claro en el dosel que permita el ingreso de luz y la disponibilidad de otros recursos (Messier *et al.*, 1999). El incremento en luz está disponible en los claros, pero puede estar también presente localmente por heterogeneidad estructural del dosel (Lieberman *et al.*, 1989).

Aunque la densidad de plántulas y brinzales de especies tolerantes a la sombra que se encuentran en un claro, no dependieron de éste en su etapa de establecimiento sus tasas de crecimiento sí pueden depender del tamaño del claro (Fajardo y de Graaf, 2004). Las tasas de crecimiento altas están generalmente relacionadas con elevadas tasas de respiración, lo cual podría ser un problema en condiciones de poca luminosidad, a menos que las especies sean capaces de presentar plasticidad fisiológica y morfológica (Bazzaz, 1979; Lin *et al.*, 2002; Bloor y Grubb, 2003). Varios estudios en plántulas y brinzales han registrado evidencia de que hay un intercambio entre altas tasas de crecimiento relativo en claros y la supervivencia de los individuos en condiciones de sombra (Kitajima, 1994; Kobe *et al.*, 1995; Kobe y Coates, 1997; Collet *et al.*, 2001). En este sentido, la tasa de crecimiento relativo y una mejor comprensión de la dinámica de una especie puede estar correlacionada con variables propias

del individuo como área foliar, número y posición de las ramas; variables del sitio como porcentaje de luz, humedad, ángulo de inclinación del terreno, entre otros (Bloor y Grubb, 2003). El éxito de la población depende, en gran medida, de las respuestas funcionales de los brinzales a los cambios de factores bióticos y abióticos en el sotobosque, principalmente aberturas en el dosel (Messier *et al.*, 1999).

El estudio de los cambios a corto y largo plazos que ocurren en una especie, tales como la muerte e incorporación de individuos y su incremento en tamaño, pueden ayudar a contestar preguntas relacionadas con los mecanismos de regeneración natural de la especie. Particularmente los estudios en los estadios de menor tamaño ya que éstos son los responsables de la estructura de la población en el futuro. En especies con distribución restringida y en peligro de extinción como *F. grandifolia* subsp. *mexicana* resultan de gran importancia las aportaciones que se pueden hacer sobre su dinámica, cómo se llevan a cabo de manera natural los cambios en la población, y si la especie se está regenerando de qué depende y cuáles son los estadios de tamaño de mayor éxito en la población. Los estudios de dinámica de una especie en riesgo pueden ser la base para comprender el estado real de la población y cómo repercute ésta en la conservación de la especie.

El objetivo de esta investigación es el estudio de la dinámica de *F. grandifolia* subsp. *mexicana* a través del análisis de los cambios estructurales de la población, mediante el censo periódico de los individuos arbóreos en una parcela permanente de observación en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo, y la relación de la dinámica de la población con factores ambientales y del sitio asociados a la parcela.

3.4. MATERIALES Y MÉTODOS

La dinámica de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo, se evaluó a través de los cambios en la estructura de la población, para lo cual se realizó un censo en 2005 de todos los individuos arbóreos de la especie con una altura ≥ 60 cm, que fueron marcados con números consecutivos, identificados y localizados por sus coordenadas cartesianas (x, y) en 2002, cuando se estableció la parcela de observación de 4,800 m² de superficie (Jarillo, 2006). Para los individuos con diámetro a la altura del pecho (DAP, medido a 1.3 m de altura) ≥ 1.0 cm se registró este además de sus coordenadas. Durante el segundo censo todos los datos anteriores fueron considerados para facilitar su localización. Se registraron los incrementos en altura o diámetro, los individuos muertos, así como los incorporados durante el periodo de tiempo entre censo y censo. La caracterización estructural de la parcela incluyó a todas las especies arbóreas con DAP ≥ 1.0 cm, a las cuales se les tomaron los datos antes descritos.

El análisis de los cambios en densidad en el tiempo, de los individuos de *F. grandifolia* subsp. *mexicana* implicó la división en clases de tamaños: brinzales pequeños (Brp: $0.6 \text{ m} \leq \text{altura} < 2.0 \text{ m}$), brinzales grandes (Brg: $\text{altura} \geq 2.0 \text{ m}$ y $\text{DAP} < 5.0 \text{ cm}$), juveniles pequeños (Jup: $5.0 \text{ cm} \leq \text{DAP} < 10.0 \text{ cm}$), juveniles grandes (Jug: $10.0 \text{ cm} \leq \text{DAP} < 20.0 \text{ cm}$) y adultos (Ad: $\text{DAP} \geq 20.0 \text{ cm}$). Para mayor detalle en el análisis dinámico que permita identificar de qué tamaño son los individuos que murieron, así como aquellos que se incorporaron entre censo y censo, los individuos con DAP ≥ 1.0 cm se clasificaron en clases diamétricas cada cinco centímetros de DAP (Cuadro 1).

Cuadro 1. Clases diamétricas de los individuos arbóreos con DAP ≥ 1.0 cm de la población de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo.

Clase diamétrica	Amplitud de la clase	Clase de tamaño
I	1.0 cm \leq DAP < 5.0 cm	Brg
II	5.0 cm \leq DAP < 10.0 cm	Jup
III	10.0 cm \leq DAP < 15.0 cm	Jug
IV	15.0 cm \leq DAP < 20.0 cm	Jug
V	20.0 cm \leq DAP < 25.0 cm	Ad
VI	25.0 cm \leq DAP < 30.0 cm	Ad
VII	30.0 cm \leq DAP < 35.0 cm	Ad
VIII	35.0 cm \leq DAP < 40.0 cm	Ad
IX	40.0 cm \leq DAP < 45.0 cm	Ad
X	45.0 cm \leq DAP < 50.0 cm	Ad
XI	50.0 cm \leq DAP < 55.0 cm	Ad
XII	55.0 cm \leq DAP < 60.0 cm	Ad
XIII	60.0 cm \leq DAP < 65.0 cm	Ad
XIV	65.0 cm \leq DAP < 70.0 cm	Ad
XV	70.0 cm \leq DAP < 75.0 cm	Ad
XVI	75.0 cm \leq DAP < 80.0 cm	Ad
XVII	80.0 cm \leq DAP < 85.0 cm	Ad
XVIII	85.0 cm \leq DAP < 90.0 cm	Ad
XIX	90.0 cm \leq DAP < 95.0 cm	Ad
XX	95.0 cm \leq DAP < 100.0 cm	Ad

3.4.1. Análisis de los datos

La tasa de cambio en crecimiento en la población se evaluó en cada una de las clases de tamaño (brinzales y clases diamétricas de juveniles y adultos), para ello se estimaron la Tasa de Crecimiento Absoluto (*TCA*) y la Tasa de Crecimiento Relativo (*TCR*) (Hunt, 1978; 1982; 2002):

$$TCA = \frac{w_2 - w_1}{t_2 - t_1} \dots\dots\dots (1)$$

$$TCR = \frac{\ln w_2 - \ln w_1}{t_2 - t_1} \dots\dots\dots (2)$$

w_1 y w_2 es la altura o DAP en 2002 y en 2005, respectivamente,

t_1 y t_2 , corresponde al año del censo 2002 y 2005, respectivamente.

En las clases de tamaño en las que se registró muerte de individuos se estimó una medida para evaluar el daño denominada Tasa de Daño (TD) (Kubota *et al.*, 1994):

$$TD = \frac{m_i}{v_i + m_i} \dots\dots\dots (3)$$

v_i y m_i , es la densidad de individuos vivos y muertos, respectivamente, en cada clase de tamaño.

Para evaluar el cambio en densidad en las clases de tamaño entre censo y censo se consideró una medida aquí denominada Tasa de Incorporación (TI) para cada clase y está dada por:

$$TI = \frac{v_i + in_{2005}}{v_{2002}} \dots\dots\dots (4)$$

v_i , densidad de individuos vivos en 2005, sin los incorporados en ese año,

v_{2002} , es la densidad de individuos en el 2002 sin los muertos,

in_{2005} es la densidad de individuos incorporados en 2005.

La definición de individuos incorporados considera aquellos que cuando se realizó el censo de 2005 alcanzaron el límite de altura o diámetro de la clase inmediata superior. Para valores de $TI < 1.0$ existe una disminución en la densidad, para $TI > 1.0$ existe un aumento en la densidad, y $TI = 1.0$ no hay cambios en la densidad de individuos entre el periodo de tiempo de los censos.

3.4.2. Análisis de Componentes Principales

Se realizó un análisis global mediante un análisis de componentes principales con la matriz de correlación PRINCOMP de SAS (SAS, 1997), con las densidades de individuos en las clases de tamaño (Cuadro 1). Las densidades de individuos en cada una de estas clases

fueron consideradas como variables para cada uno de los 48 cuadros de 10 x 10 m, de ellas se consideró una densidad total (las suma de la densidad en censo del 2002 y la densidad de incorporados en 2005) y densidad de incorporados.

Además de las variables de densidad en cada cuadro se consideraron como variables: el porcentaje de la densidad de flujo de fotones fotosintéticos (% DFFF: Luz), el ángulo de inclinación del terreno (Pen), la profundidad de la hojarasca (Hoj), el potencial de H (pH), el porcentaje de humedad (Hum), y el porcentaje de la cubierta vegetal del suelo (CobV). La DFFF fue medido con un medidor portátil de luz (LICOR-250) que se colocó a 0.5 m por encima del piso forestal, esta lectura fue referida en porcentaje respecto a una lectura en un sitio abierto. La medición se realizó en un día nublado para disminuir la variabilidad horizontal de luz recibida. La profundidad de la capa de hojarasca se midió por excavación de un perfil del suelo \leq a 0.5 m. Todas estas variables se tomaron en el centro de cada cuadro de 10 x 10 m.

3.5. RESULTADOS

Los valores estructurales de la comunidad de La Mojonera, mostraron un cambio entre el año 2002 y el 2005. La densidad de todas las especies arbóreas con $DAP \geq 1.0$ cm fue mayor en el censo de 2002, que en el de 2005, pero disminuyó con el área basal total; aunque los cambios en cada especie en particular son pocos. El predominio estructural, de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* expresado como el valor de importancia relativa (VIR) no varió, fue mayor a 60 en los dos censos 64.23 en 2002 y 63.57 en 2005 (Cuadro 2).

La densidad de la población de *F. grandifolia* subsp. *mexicana* en la parcela de observación de 4,800 m² en la medición de 2005 fue de 2,827 individuos con altura \geq 60 cm, dominada por los individuos de tamaño más pequeño. Ello fue evidente en la estructura de la

población censada en 2002 y aún más fuerte en la estructura de la población en el 2005 (Figura 1). La elevada densidad de brinzales pequeños ($0.6 \text{ m} \leq h < 2.0 \text{ m}$) tanto en 2002 (405 individuos) como en el 2005 y la incorporación de estos (2,369 individuos) contrasta con las densidades en las clases de tamaño siguientes; la densidad de individuos disminuye con el incremento en diámetro a la altura del pecho (Cuadro 3).

Los individuos de *F. grandifolia* subsp. *mexicana* que murieron entre el 2002 y el 2005 fueron sólo ocho, son, en general, de clases de tamaño pequeño; igual, la incorporación a la población estuvo dominada principalmente por brinzales pequeños (1,966 individuos, equivalente a $4,095 \text{ ind. ha}^{-1}$) alcanzando el 69.54% de la densidad total de la población en 2005 (Cuadro 3).

3.5.1. Tasas de cambio

La mortalidad en la población de *F. grandifolia* subsp. *mexicana* fue muy baja. Sólo ocho individuos murieron en el periodo de los tres años, con una tasa de daño (*TD*) menor a 1 ($TD = 0.009$) (Cuadro 3). No se registraron las causas de mortalidad de estos individuos, pero en general, se les encontró derribados sobre el piso forestal.

La incorporación de individuos a la población fue muy importante, en particular los brinzales pequeños fueron los que presentaron la mayor tasa de incorporación ($TI = 5.88$), ya que 1,966 nuevos individuos se agregaron a la población (Cuadro 3). El análisis por clases diamétricas permitió identificar el cambio en densidad en cada una de las clases verificando así si hubo aumento o disminución de ésta entre censo y censo. Las clases de tamaño en las cuales disminuyó la densidad de individuos en el periodo fueron: brinzales grandes (clase I) y adultos (clases V, VII, VIII, X y XV), ya que los individuos pasaron a las siguientes clases diamétricas. Y en los juveniles grandes (clase IV) y adultos (de las clases XII, XIII, XIV, XVII y XX) no hubo cambios en la densidad entre censo y censo. Mientras que las clases

diamétricas donde la TI fue > 1.0 fueron las de los juveniles pequeños (II), juveniles grandes (III y IV), y adultos (VI, XIX, XI y XVI), refiriendo un aumento en la densidad de individuos en el periodo de tres años.

Los brinzales pequeños censados en 2005 mostraron un promedio en la Tasa de Crecimiento Absoluto en altura (TCA) de $0.115 \text{ m m}^{-1} \text{ año}^{-1}$ y de $0.099 \text{ m m}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en la Tasa de Crecimiento Relativo en altura (TCR); ambos con una varianza y error estándar pequeño (Cuadro 4). Para los juveniles y adultos ($DAP \geq 1.0 \text{ cm}$) ambas tasas son menores y se incrementa su variación; por ello como se vió en el Cuadro 3 es conveniente su análisis en clases diamétricas de menor amplitud. Correspondiendo con la variación en densidad de individuos en las clases diamétricas, la media de la TCA y la TCR también cambian, el promedio de la TCR disminuye al incrementar el diámetro, de tal forma que las clases con mayor TCR son las más pequeñas (brinzales grandes y juveniles pequeños) y las de menor TCR son las clases diamétricas más grandes (adultos: XIII, XIV y XV-XX). La clase IX de adultos presenta la excepción, pues con sólo 12 individuos tiene una TCR superior que las clases más pequeñas precedentes. El 100% de los brinzales pequeños presentaron incremento en altura durante los tres años, mientras que los brinzales grandes, juveniles pequeños y grandes, y adultos sólo el 66.89% presentó incremento en diámetro entre censo y censo.

3.5.2. Análisis con los factores ambientales asociados al sitio

El análisis de componentes principales mostró que los primeros cinco componentes principales (CP) explican el 70% de la variación (Cuadro 5). Las variables de mayor importancia en el CP1 fueron: Luz (porcentaje de la densidad de flujo de fotones fotosintéticos), BrpT (densidad total de brinzales pequeños); BrpI (densidad de brinzales pequeños incorporados) y CobV (porcentaje de la cubierta vegetal del suelo); en el CP2 fueron: pH y Hum (porcentaje de humedad del suelo); y en el CP3 fueron: BrgI (densidad de

brinzales grandes incorporados) y JupI (densidad de juveniles pequeños incorporados), de mayor a menor importancia, estas variables resultaron ser altamente significativas ($P \leq 0.01$) en correlación con el componente principal (Cuadro 6).

Destaca la importancia del porcentaje de la densidad de flujo de fotones fotosintéticos (luz) sobre la densidad de brinzales pequeños, en particular en los incorporados, pues es posible que la variable BrpT esté fuertemente dominada por los BrpI, (la primera es una suma de los brinzales pequeños del 2002 más los incorporados en 2005), y resultar por eso de gran importancia en el CP1. Lo anterior también puede evidenciarse al revisar todas las variables en cada uno de los cuadros; se observa que la densidad de brinzales en 2002 (DBr) está restringida a unos pocos cuadros, pero esto es aún más remarcado con los brinzales incorporados (BrpI), lo que evidencia que la incorporación de individuos es casi exclusiva de los brinzales pequeños (Cuadro 7).

Las figuras 2 y 3 muestran gráficamente la relación de los componentes principales CP1, CP2 y CP3. La mayor densidad de brinzales pequeños incorporados, y altos niveles de luz (CP1) sitúan a sólo cinco cuadros de 10 x 10 m en el CP1 y CP2 (C3, C4, C9, C10 y C11) (Figura 2, Cuadro 7). Mientras que las mayores densidades de brinzales grandes y juveniles pequeños incorporados en conjunción con el CP1 reúnen a los cuadros C3, C4, C9, C10, C17, entre otros (Figura 3, Cuadro 7). La mayoría de los cuadros en la parcela presentaron valores bajos en las variables importantes en los componentes principales, infiriéndose la heterogeneidad en el sitio.

La matriz de correlación entre todas las variables mostró que el porcentaje de la densidad de flujo de fotones fotosintéticos (luz) fue la variable que presentó mayor correlación altamente significativa ($P \leq 0.01$) con las variables, destaca la correlación positiva con los

brinzales pequeños totales e incorporados (BrpT, BrpI), aunque en general presenta correlaciones significativas ($P \leq 0.05$) con todas las variables de densidad; pero también de manera negativa con la profundidad de hojarasca (Hoj) y el ángulo de inclinación del terreno (Pen), y positiva con la cobertura vegetal (CobV) (Cuadro 8). El ángulo de inclinación del terreno (Pen) también presentó correlaciones significativas con las variables de densidad de las clases de tamaño, pero cabe destacar que esta correlación es negativa altamente significativa con los brinzales pequeños, es decir, los brinzales pequeños se encuentran en donde el porcentaje de luz es mayor, pero donde el ángulo de inclinación es menor. La cobertura vegetal del suelo está correlacionada significativamente ($P \leq 0.05$) de manera positiva con la elevada densidad de brinzales pequeños de *F. grandifolia* subsp. *mexicana*.

3.6. DISCUSIÓN

Los cambios estructurales encontrados en La Mojonera, se deben a la muerte e incorporación de individuos de las especies que integran la comunidad. Aunque la densidad disminuyó en el periodo de tiempo analizado, los individuos de algunas de las especies incrementaron en diámetro (el área basal si aumentó). Estas especies fueron las de mayor importancia estructural como: *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* y *Nectandra salicifolia*; sin embargo, la comparación entre estas dos especies o cualquier otra de la comunidad resulta poco significativa, pues la diferencia entre los valores tanto en densidad como en área basal es muy grande, por el fuerte predominio de *F. grandifolia* subsp. *mexicana*. Esta especie presentó los más altos valores de importancia relativa 64.23 y 63.57 en los dos censos, respectivamente.

Las consideraciones anteriores no contemplaron los brinzales, pues sólo se han incluido individuos con diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 1.0 cm, y esta clase de tamaño

es la principal responsable de la incorporación de individuos a la población (Cuadro 3). El disturbio que se presentó en el bosque fue determinante en la incorporación de los individuos a la población. Como suele pasar en poblaciones con una estructura diamétrica en forma de “J” invertida, las densidades van disminuyendo con el incremento de tamaño, lo que indica que las poblaciones se están regenerando con éxito (Ward, 1961).

El periodo entre censo y censo presentó baja mortalidad. Menos del 1% (2 individuos) de los brinzales censados en 2002, y en contraste más del 480% (1,966 brinzales) se incorporaron, aunque la incorporación en las clases de tamaño mayores ($DAP \geq 1.0$ cm) no fue tan significativa, estuvo prácticamente igualada a la mortalidad. Ya se ha registrado en otros bosques (Great Mountain Forest al noroeste de Connecticut) en que *F. grandifolia* tiene baja probabilidad de muerte (Kobe *et al.*, 1995). La muerte de los individuos de gran talla fue ocasionada por la derriba del viento, una posible causa es la pudrición observada en algunos árboles grandes, pues esto los hace más vulnerables a ráfagas de vientos fuertes. Por otro lado, la alta frecuencia de individuos desenraizados puede explicarse en términos de profundidad del suelo, siendo este el factor más importante en la susceptibilidad, frecuencia y magnitud de caída de árboles (Fajardo y de Graaf, 2004). En un bosque tropical de Jamaica la pendiente estuvo correlacionada positivamente con la mortalidad de árboles durante un huracán (Bellingham y Tanner, 2000), ya que los árboles están más expuestos a los fuertes vientos o por caída en forma de domino, cuando un árbol cae o es derribado arrastra a varios árboles y ramas consigo creando claros más grades.

La muerte de los árboles es un proceso natural en los bosques, y es una de las causas de perturbación por la que se forman las aberturas o claros en el dosel. La dinámica de claros está caracterizada por la formación y el cierre de estos a través de su sucesiva recolonización; afecta profundamente la dinámica de las especies de un bosque. La formación de claros en el

dosel induce los procesos de reemplazo de árbol por árbol y da la oportunidad a que otras especies arbóreas puedan mantener sus poblaciones (Fujita *et al.*, 2003).

Los individuos de menor porte son los principales responsables de la incorporación a la población, como los brinzales y los de clases diamétricas pequeñas, también son los que tienen tasas de crecimiento mayores. Una tasa de crecimiento rápida está asociada a la explotación de aberturas en el dosel por especies tolerantes a la sombra como *F. grandifolia*, que presentó 5.24 ± 1.35 cm año⁻¹ en condiciones de dosel cerrado y 12.5 ± 2.37 cm año⁻¹ en dosel abierto (Canham, 1988). Aunque esta es una especie catalogada como muy tolerante a la sombra (Canham, 1988; Poage y Peart, 1993), su crecimiento se ve favorecido con los claros en el dosel, que le permiten acceder a la luz. Árboles grandes (de 5 a 10 m de altura) de *F. crenata* tuvieron tasas de crecimiento mayores en claros grandes que aquellos localizados en claros pequeños (Nakashizuka, 1984; 1987). Diferencias inter-específicas en mortalidad y bajas tasas de crecimiento ocasionadas por las limitaciones de luz son una medida cuantitativa de la tolerancia a la sombra (Kobe y Coates, 1997).

Los claros provocan un incremento significativo en el crecimiento en altura en *F. sylvatica*, pero no en el crecimiento en diámetro (Collet *et al.*, 2001); en el caso de *F. grandifolia* subsp. *mexicana* puede ser que el tiempo entre censo y censo no fue suficiente como para registrar incrementos mayores en el diámetro de los árboles, sí observados en el crecimiento en altura de los brinzales. Aunque el crecimiento en altura es importante para una mejor interceptación de la luz (King, 1990) este crecimiento también está asociado a costos; de hecho el incremento en altura sólo puede ser benéfico si está ligado con un incremento en disponibilidad de luz (Messier *et al.*, 1999). Es de suponer que los brinzales que presentaron una mayor tasa de crecimiento se encuentren en zonas más favorables de la parcela que los de talla mediana y grande, pues está documentado que las plántulas y brinzales pequeños tienen

altas tasas de crecimiento en hábitat favorables, en comparación con los desfavorables (Wright y Westoby, 1999). Estos hábitat favorables pueden ser pequeñas aberturas en el dosel o claros que hacen que la intensidad lumínica se incremente y así favorecer el crecimiento de los brinzales; debido a ello, los brinzales pequeños presentaron una correlación positiva con el porcentaje de luz. Se ha consignado que individuos pequeños de *F. grandifolia* tienen altas tasas de crecimiento en pequeños claros, en contraste con el crecimiento bajo dosel cerrado (Canham, 1988). Los individuos pequeños de *F. grandifolia* responden positivamente a pequeños claros, los cuales pueden cerrarse rápidamente. Por lo tanto, la dinámica de esta especie está ligada a su habilidad para responder repetidamente a pequeñas aberturas en el dosel (Poage y Peart, 1993).

Una de las características más sobresalientes, de esta población es su elevada incorporación de brinzales (Cuadro 3). No hay datos en la literatura relacionadas con las tasas de incorporación de esta especie, que nos permitan contrastar los resultados obtenidos; sin embargo, la alta incorporación de individuos es una respuesta a un cambio favorable en las condiciones del sitio, como se discutió anteriormente esta condición favorable es el aumento en los porcentajes lumínicos en el bosque. El papel que juega la incorporación en una población depende de las probabilidades de transición de los individuos, desde la producción de semillas, su paso a plántula, brinjal, juvenil y adulto, es decir al crecimiento de la población (Clark *et al.*, 1999). Es necesario continuar con el estudio de la incorporación y mortalidad de esta población en el tiempo, para comprender más claramente cómo está ocurriendo la dinámica de la especie en este bosque.

La densidad de la población, sus tasas de crecimiento, incorporación y mortalidad son las bases de la estructura de la población de *F. grandifolia* subsp. *mexicana* en La Mojonera, y su análisis conjunto permitió vislumbrar cómo estos cambios se ven influenciados por otros

factores. La densidad de flujo de fotones fotosintéticos (luz) resultó ser la variable más correlacionada con las demás y una de las más importantes en el componente principal 1, en el cual se encuentra también la densidad de brinzales pequeños totales e incorporados. Un alto porcentaje de los brinzales pequeños se ubican en cuadros donde el porcentaje de luz es mayor (Cuadro 7), de ahí la correlación positiva altamente significativa ($P \leq 0.01$), la intensidad lumínica es mayor por la caída de varios árboles grandes en el pasado, pues se observan troncos en degradación en el piso forestal, lo que creó un gran claro en el dosel. Y es en este claro en donde se localiza la mayor densidad de brinzales pequeños en todo el bosque. En la Figura 2, los cuadros que se ubican en el cuadrante positivo (+,+) corresponden a estas características (C3, C4, C9, C10, C11), donde con excepción del C4 los porcentajes de luz son los mayores y, además, presentaron densidades elevadas de brinzales pequeños. Las tasas de crecimiento tanto de brinzales como juveniles estuvieron positivamente correlacionada con el porcentaje de luz, en concordancia con lo referido para otras especies del mismo género, es decir, aunque son especies muy tolerantes a la sombra su regeneración se ve favorecida con los pequeños claros en el dosel, donde la intensidad lumínica es mayor (Nakashizuka, 1984; 1987; Canham, 1988; Yamamoto, 1992; Canham *et al.*, 1994; Wright y Westoby, 1999).

Otra variable importante en la dinámica de esta población es el ángulo de inclinación del terreno. Se correlaciona en forma negativa con la luz y con la densidad de brinzales pequeños. Las elevadas densidades de brinzales incorporados se ubican en la parte superior de la parcela, justamente donde el ángulo de inclinación del terreno es menor. En la parte media e inferior de la parcela donde se incrementa la pendiente del terreno la presencia de brinzales pequeños incorporados es escasa o nula. La pendiente del terreno se ha relacionado con regeneración en forma de parches elipsoidales en pendientes pronunciadas ya que los rayos del

sol penetran de manera oblicua a través del follaje, como se ha registrado en *F. sylvatica* (Closset-Kopp *et al.*, 2006).

Es necesario continuar estudios de dinámica de la especie por más de un corto periodo entre censo y censo, lo ideal sería tener más censos y poder hacer comparaciones e interpretaciones más completas en conjunción con una mayor inclusión de factores bióticos y abióticos, y proponer nuevas metodologías que ayuden a evaluar si realmente el porcentaje de luz es uno de los principales responsables de la dinámica de esta especie en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo.

Cuadro 2. Cambios estructurales en la composición de especies del bosque de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo, entre el censo del 2002 (C-02) y el censo del 2005 (C-05). Las especies están ordenadas de manera descendente con su valor de importancia relativo (VIR).

Especies	Densidad (ind. ha ⁻¹)		Densidad (%)		Área Basal (m ² ha ⁻¹)		Área Basal (%)		V I R	
	C-02	C-05	C-02	C-05	C-02	C-05	C-02	C-05	C-02	C-05
<i>Fagus grandifolia</i> subsp. <i>mexicana</i>	967	954	44.96	45.03	34.99	35.58	83.51	82.10	64.23	63.57
<i>Nectandra salicifolia</i>	340	335	15.81	15.83	0.94	1.12	2.24	2.59	9.03	9.21
<i>Quercus affinis</i>	148	148	6.88	6.98	3.90	4.45	9.31	10.28	8.09	8.63
<i>Symplocos limoncillo</i>	183	181	8.51	8.55	0.18	0.20	0.43	0.45	4.47	4.50
<i>Magnolia schiedeana</i>	146	144	6.79	6.78	0.64	0.68	1.53	1.58	4.16	4.18
<i>Clethra macrophylla</i>	127	125	5.90	5.90	0.67	0.70	1.60	1.63	3.75	3.76
<i>Nectandra heydeana</i>	117	111	5.44	5.21	0.15	0.14	1.36	0.33	2.90	2.77
<i>Ilex discolor</i>	65	65	3.02	3.05	0.04	0.05	0.10	0.11	1.56	1.58
<i>Befaria aestuans</i>	6	4	0.28	0.20	0.25	0.25	0.60	0.58	0.44	0.39
<i>Cleyera integrifolia</i>	13	13	0.60	0.59	0.06	0.06	0.14	0.15	0.37	0.37
<i>Prunus serotina</i> subsp. <i>capuli</i>	8	8	0.37	0.39	0.005	0.01	0.01	0.02	0.19	0.21
<i>Quercus</i> sp.	4	4	0.19	0.20	0.02	0.02	0.05	0.05	0.12	0.12
<i>Ternstroemia syhatica</i>	4	4	0.19	0.20	0.004	0.01	0.01	0.01	0.10	0.10
Otras especies	23	23	1.07	1.08	0.05	0.06	0.12	0.13	0.59	0.61
Total	2,151	2,119			41.90	43.34				

* el VIR es un promedio de los porcentajes de densidad y área basal relativas.

Cuadro 3. Densidad de individuos en el censo del 2002 y de 2005, la tasa de daño y la de incorporación, por clase de tamaño de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* en la parcela de 4,800 m² en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo.

Clase de tamaño	Censo 2002	Ind. vivos del 2002 (v_{2002})	Censo (v_i) 2005	Muertos (m_i) 2005	Incorporados 2005 (in_{2005})	Total 2005 ($v_i + in_{2005}$)	Tasa de Daño (TD)*	Tasa de Incorporación (TI)**
Brinzales	405	403	403	2	1966	2369	0.005	5.88
Cl. diamétricas:								
I	151	147	142	4	4	146	0.027	0.99
II	119	118	120	1	1	121	0.008	1.03
III	45	45	46	0	0	46	0.000	1.02
IV	26	26	26	0	0	26	0.000	1.00
V	28	28	26	0	0	26	0.000	0.93
VI	20	20	22	0	0	22	0.000	1.10
VII	17	16	15	1	0	16	0.063	0.94
VIII	19	19	18	0	0	18	0.000	0.95
IX	8	8	12	0	0	12	0.000	1.50
X	5	5	4	0	0	4	0.000	0.80
XI	4	4	5	0	0	5	0.000	1.25
XII	3	3	3	0	0	3	0.000	1.00
XIII	5	5	5	0	0	5	0.000	1.00
XIV	4	4	4	0	0	4	0.000	1.00
XV	2	2	1	0	0	1	0.000	0.50
XVI	1	1	2	0	0	2	0.000	2.00
XVII	1	1	1	0	0	1	0.000	1.00
XVIII	0	0	0	0	0	0	0.000	-
XIX	0	0	0	0	0	0	0.000	-
XX	1	1	1	0	0	1	0.000	1.00
Total	864	856	856	8	1971	2827	0.009	3.30

* $TD = m_i / (v_i + m_i)$; ** $TI = \text{Total } 2005 / v_{2002}$; $TI < 1.0$ disminución, $TI > 1.0$ incorporación, $TI = 0$ sin cambio.

Cuadro 4. Tasa de crecimiento absoluto (*TCA*) y relativo (*TCR*) por clase de tamaño para los individuos de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo, en 2005. Se incluye también el número de individuos de la población en 2005 en cada clase (N).

Clases de tamaño	N	<i>TCA</i>	<i>TCR</i>
		m m ⁻¹ año ⁻¹	m m ⁻¹ año ⁻¹
Brinzales pequeños	403	0.115 (0.002)*	0.099 (0.0020)*
		cm cm ⁻¹ año ⁻¹	cm cm ⁻¹ año ⁻¹
Juveniles y adultos (DAP ≥ 1.0 cm)	453	0.086 (0.006)	0.010 (0.0009)
Clases diamétricas:			
I	142	0.046 (0.006)	0.017 (0.0023)
II	120	0.071 (0.128)	0.010 (0.0018)
III	46	0.079 (0.022)	0.006 (0.0018)
IV	26	0.109 (0.018)	0.006 (0.0010)
V	26	0.120 (0.022)	0.005 (0.0010)
VI	22	0.129 (0.023)	0.005 (0.0009)
VII	15	0.180 (0.048)	0.006 (0.0015)
VIII	18	0.139 (0.022)	0.004 (0.0007)
IX	12	0.286 (0.070)	0.007 (0.0017)
X	4	0.109 (0.088)	0.002 (0.0019)
XI	5	0.140 (0.087)	0.003 (0.0017)
XII	3	0.178 (0.045)	0.003 (0.0010)
XIII	5	0.080 (0.043)	0.001 (0.0007)
XIV	4	0.042 (0.025)	0.001 (0.0005)
XV-XX	5	0.100 (0.056)	0.001 (0.0008)

*Los números entre paréntesis representan el error estándar.

Cuadro 5. Componentes principales (CP) con sus correspondientes valores propios, que explican la mayor variación en la población de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo.

Componentes Principales	Valores propios	Proporción	Acumulada
CP1	4.484	0.280	0.280
CP2	2.260	0.141	0.421
CP3	1.737	0.109	0.530
CP4	1.352	0.084	0.614
CP5	1.337	0.084	0.698

Cuadro 6. Vectores propios correspondientes a los primeros tres componentes principales (CP) y coeficiente de correlación de Pearson R^2 de las variables con los componentes principales, en el análisis de la población de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo.

Variables ¹	Componente			R^2		
	CP1	CP2	CP3	CP1	CP2	CP3
BrTCR	0.226	-0.227	0.080	0.479**	-0.341*	0.106ns
JATCR	0.179	0.026	0.186	0.380**	0.037ns	0.243*
BrpT	0.386	0.236	0.153	0.818**	0.356*	0.201ns
BrpI	0.378	0.236	0.152	0.800**	0.355*	0.201ns
BrgT	-0.262	0.213	0.313	-0.554**	0.319*	0.413**
BrgI	-0.010	0.145	0.553	-0.022ns	0.218ns	0.729**
JupT	-0.244	0.256	0.133	-0.516**	0.385**	0.176ns
JupI	-0.116	0.134	0.387	-0.246*	0.201ns	0.510**
JugT	-0.109	0.210	-0.139	-0.231ns	0.315*	-0.183ns
AdT	-0.221	0.163	0.220	-0.468**	0.245*	0.290*
Luz	0.386	0.172	0.159	0.817**	0.259*	0.209ns
Hoj	-0.236	-0.052	0.057	-0.499**	-0.078ns	0.075ns
Pen	-0.320	0.139	0.139	-0.679**	0.210ns	0.183ns
pH	0.078	-0.503	0.315	0.165ns	-0.756**	0.415**
Hum	-0.059	0.478	-0.351	-0.125ns	0.719**	-0.463**
CobV	0.325	0.289	-0.054	0.688**	0.434**	-0.072ns

¹Variables: BrTCR = tasa de crecimiento relativo de brinzales; JATCR = tasa de crecimiento relativo de juveniles y adultos (DAP \geq 1.0 cm); BrpT = densidad total (2002+2005) de brinzales pequeños; BrpI = densidad de brinzales pequeños incorporados (2005); BrgT = densidad total de brinzales grandes; BrgI = densidad de brinzales grandes incorporados; JupT = densidad total de juveniles pequeños; JupI = densidad de juveniles pequeños incorporados; JugT = densidad total de juveniles grandes; AdT = densidad total de adultos; Luz = porcentaje de la densidad de flujo de fotones fotosintéticos; Hoj = profundidad de la hojarasca; Pen = ángulo de inclinación del terreno; pH = potencial de H; Hum = porcentaje de humedad; y CobV = porcentaje de cubierta vegetal del suelo.

** = altamente significativo ($P \leq 0.01$); * = significativo ($P \leq 0.05$); ns = no significativo

Cuadro 7. Datos generales por cuadro (C) de 10 x 10 m en la parcela de observación de 4800 m² en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo, para la población de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana*.

C	VARIABLES DE DENSIDAD															pH	Hum% CobV%				
	DBr	DJA	BrTCR	JATCR	BrpT	BrpI	BrgT	BrgI	JupT	JupI	JupT	JupI	JugT	JugI	AdT			AdI	LUZ%	HOJ	Pen%
C1	0	1	0.000	0.003	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3.28	2.73	63.50	6.90	10.00	10.00
C2	0	10	0.000	0.012	4	4	2	0	3	0	0	2	0	3	0	4.60	3.17	39.50	6.90	10.00	20.00
C3	40	3	0.099	0.008	545	505	1	1	0	0	1	0	1	0	0	28.65	5.67	22.00	6.90	10.00	35.00
C4	51	6	0.104	0.021	497	446	0	0	3	0	0	2	0	1	0	6.81	8.00	26.00	6.90	10.00	40.00
C5	1	12	0.181	0.025	17	16	3	0	7	0	1	0	1	0	0	8.34	2.67	28.50	7.00	0.00	2.00
C6	0	9	0.000	0.002	1	1	0	0	5	0	2	0	2	0	0	8.27	4.67	28.50	7.00	5.00	10.00
C7	0	0	0.000	0.000	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5.58	6.17	68.00	7.00	0.00	1.00
C8	22	1	0.081	0.008	128	106	0	0	0	0	0	0	0	1	0	5.61	5.67	53.50	7.00	5.00	2.00
C9	48	5	0.106	0.012	366	318	0	0	0	0	1	0	1	0	4	12.83	4.33	38.50	7.00	0.00	90.00
C10	67	6	0.109	0.021	429	362	2	0	1	0	2	0	2	0	1	22.32	4.17	26.00	7.00	10.00	60.00
C11	0	5	0.000	0.019	216	149	3	0	0	0	1	0	1	0	0	27.59	3.50	20.00	7.00	20.00	90.00
C12	4	4	0.122	0.014	6	2	0	0	1	0	3	0	0	0	0	12.78	3.00	40.50	7.00	5.00	12.00
C13	67	1	0.109	0.011	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2.74	4.50	66.00	7.00	10.00	1.00
C14	4	6	0.067	0.004	14	10	0	0	1	0	2	0	0	3	0	7.41	7.17	87.50	7.00	35.00	6.00
C15	11	9	0.080	0.038	30	19	2	0	4	0	1	0	1	0	2	13.28	5.17	96.00	7.00	4.00	20.00
C16	16	7	0.107	0.015	15	0	3	1	1	0	2	0	2	0	2	12.49	4.17	92.50	7.00	4.00	2.00
C17	17	8	0.060	0.034	17	0	5	1	0	0	0	0	0	4	0	9.82	3.57	91.00	7.00	10.00	5.00
C18	1	14	0.178	0.030	0	0	5	0	4	0	2	0	2	0	3	1.49	6.00	90.50	7.00	0.00	1.00
C19	3	0	0.109	0.000	7	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3.71	4.33	47.00	7.00	10.00	30.00
C20	2	4	0.074	0.013	4	2	0	0	1	0	2	0	2	0	1	2.42	10.00	55.00	7.00	30.00	5.00
C21	23	8	0.066	0.014	34	11	3	0	3	0	0	0	0	2	0	1.68	8.00	53.50	7.00	0.00	5.00
C22	1	10	0.093	0.012	1	0	4	0	2	0	2	0	2	0	2	4.61	10.17	53.50	7.00	0.00	5.00
C23	2	12	0.115	0.014	2	0	5	0	1	0	2	0	2	0	4	4.09	5.83	53.50	7.00	4.00	6.00
C24	1	10	0.112	0.006	5	4	4	0	1	0	2	0	2	0	3	6.93	10.17	45.50	7.00	0.00	1.00
C25	4	11	0.109	0.011	8	4	5	0	1	0	1	0	1	0	4	3.95	6.50	48.00	7.00	0.00	40.00

Cuadro 7. Continuación.

VARIABLES DE DENSIDAD																				
C	DBr	DJA	BrTCR	JATCR	BrpT	BrpI	BrgT	BrgI	JupT	JupI	JugT	JugI	AdT	AdI	LUZ%	HOJ	Pen%	pH	Hum% CobV%	
C26	0	8	0.000	0.009	0	0	2	0	2	0	0	0	4	0	5.50	7.67	51.50	6.90	30.00	0.00
C27	7	5	0.086	0.017	8	1	1	0	1	0	3	0	0	0	1.79	10.67	48.00	7.00	4.00	0.00
C28	2	6	0.121	0.002	2	0	0	0	2	0	1	0	3	0	1.77	5.93	47.00	7.00	0.00	1.00
C29	0	14	0.000	0.004	0	0	3	0	4	0	3	0	4	0	1.65	6.17	48.50	7.00	4.00	0.90
C30	0	18	0.000	0.006	0	0	9	0	3	0	3	0	3	0	1.60	9.83	44.00	7.00	0.00	0.00
C31	1	20	0.012	0.006	1	0	10	1	6	0	1	0	4	0	1.62	6.60	71.50	7.00	10.00	1.00
C32	0	23	0.000	0.006	0	0	9	0	7	0	1	0	6	0	2.02	8.17	64.00	7.00	4.00	1.00
C33	0	9	0.000	0.008	0	0	2	0	3	0	2	0	2	0	0.85	10.33	76.50	7.00	10.00	0.90
C34	1	12	0.030	0.009	2	1	7	0	3	0	1	0	1	0	1.03	7.50	82.50	7.00	0.00	20.00
C35	0	27	0.000	0.006	0	0	12	0	8	0	2	0	5	0	2.96	8.67	95.00	7.00	4.00	3.00
C36	0	6	0.000	0.006	0	0	4	1	1	0	1	0	2	0	1.09	10.17	124.50	7.00	4.00	0.00
C37	0	11	0.000	0.007	0	0	3	0	2	0	1	0	0	0	2.09	5.50	66.00	7.00	4.00	2.00
C38	0	11	0.000	0.005	0	0	3	0	3	0	4	0	1	0	1.26	8.83	86.00	7.00	15.00	20.00
C39	0	11	0.000	0.005	0	0	3	0	2	0	2	0	4	0	0.95	9.50	106.00	7.00	10.00	2.00
C40	0	21	0.000	0.009	0	0	7	0	8	0	3	0	3	0	0.90	5.33	116.00	5.80	65.00	30.00
C41	0	16	0.000	0.003	0	0	6	1	7	1	2	0	3	0	1.61	8.67	110.00	7.00	10.00	0.00
C42	0	11	0.000	0.004	0	0	3	0	2	0	1	0	5	0	2.01	6.50	103.00	7.00	4.00	0.90
C43	4	9	0.096	0.013	4	0	5	0	1	0	2	0	1	0	1.75	8.83	62.50	7.00	0.00	0.00
C44	0	18	0.000	0.008	0	0	9	0	2	0	2	0	5	0	1.21	8.33	67.50	6.90	15.00	0.00
C45	0	10	0.000	0.005	0	0	1	0	4	0	2	0	3	0	0.88	6.17	66.50	6.90	10.00	40.00
C46	0	6	0.000	0.005	0	0	1	0	0	0	3	0	2	0	1.23	7.33	65.50	7.00	15.00	2.00
C47	2	11	0.142	0.004	2	0	1	0	5	0	1	0	4	0	1.11	9.83	60.00	7.00	4.00	5.00
C48	1	9	0.102	0.011	1	0	2	0	5	0	0	0	2	0	1.75	5.17	47.00	7.00	4.00	0.00

¹Variables: DBr = densidad total de brinzales; DJA = densidad total de juveniles y adultos (DAP \geq 1.0 cm); para el resto de las variables ver Cuadros 6 y 8.

Cuadro 8. Matriz de correlación entre las variables consideradas en el análisis de componentes principales para la población de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo.

VAR ¹	JATCR	BrpT	BrpI	BrgT	BrgI	JupT	JupI	JugT	AdT	Luz	Hoj	Pen	PH	Hum	CobV
BrTCR	0.467**	0.248*	0.247*	-0.301*	-0.063ns	-0.172ns	-0.145ns	-0.146ns	-0.231ns	0.242*	-0.197ns	-0.352*	0.184ns	-0.298*	0.080ns
JATCR		0.232ns	0.201ns	0.013ns	0.068ns	-0.025ns	-0.133ns	-0.049ns	-0.113ns	0.377**	-0.284*	-0.060ns	0.038ns	-0.077ns	0.200ns
BrpT			0.997**	-0.259*	0.137ns	-0.247*	-0.055ns	-0.059ns	-0.204ns	0.709**	-0.195ns	-0.477**	-0.010ns	0.003ns	0.665**
BrpI				-0.257*	0.142ns	-0.232ns	-0.052ns	-0.048ns	-0.197ns	0.683**	-0.177ns	-0.469**	-0.018ns	0.002ns	0.635**
BrgT					0.214ns	0.534**	0.139ns	0.187ns	0.548**	-0.251*	0.291*	0.362*	-0.159ns	-0.015ns	-0.201ns
BrgI						0 ns	0.386**	-0.126ns	0.072ns	0.223ns	-0.035ns	0.322*	0.050ns	-0.023ns	-0.105ns
JupT							0.286*	0.209ns	0.397**	-0.331*	0.129ns	0.251*	-0.329ns	0.127ns	-0.208ns
JupI								0.073ns	0.059ns	-0.086ns	0.125ns	0.265*	0.033ns	0.017ns	-0.090ns
JugT									0.041ns	-0.111ns	0.333*	0.083ns	-0.199ns	0.201ns	-0.016ns
AdT										-0.262*	0.199ns	0.298*	-0.070ns	0.043ns	-0.125ns
Luz											-0.471**	-0.455**	0.077ns	0.027ns	0.629**
Hoj												0.276*	0.111ns	-0.036ns	-0.375**
Pen													-0.246ns	0.235ns	-0.386**
pH														-0.749**	-0.145ns
Hum															0.146ns

¹ Variables: BrTCR = tasa de crecimiento relativo de brinzales; JATCR = tasa de crecimiento relativo de juveniles y adultos (DAP \geq 1.0 cm); BrpT = densidad total (2002+2005) de brinzales pequeños; BrpI = densidad de brinzales pequeños incorporados (2005); BrgT = densidad total de brinzales grandes; BrgI = densidad de brinzales grandes incorporados; JupT = densidad total de juveniles pequeños; JupI = densidad de juveniles pequeños incorporados; JugT = densidad total de juveniles grandes; AdT = densidad total de adultos; Luz = porcentaje de la densidad de flujo de fotones fotosintéticos; Hoj = profundidad de la hojarasca; Pen = ángulo de inclinación del terreno; pH = potencial de H; Hum = porcentaje de humedad; y CobV = porcentaje de cubierta vegetal del suelo. ** = altamente significativo (P \leq 0.01); * = significativo (P \leq 0.05); ns = no significativo.

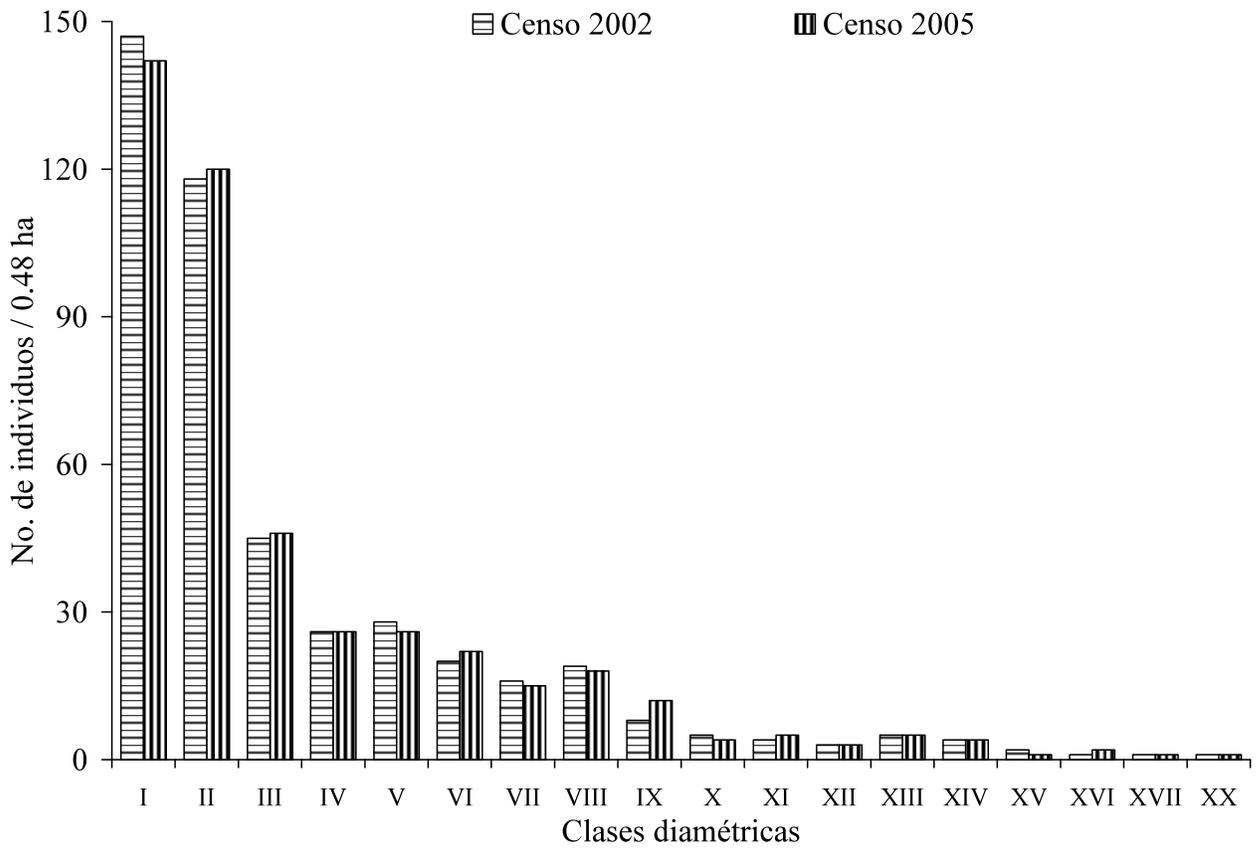


Figura 1. Número de individuos por clase diamétrica de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* en los años de censo de 2002 y de 2005, en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo.

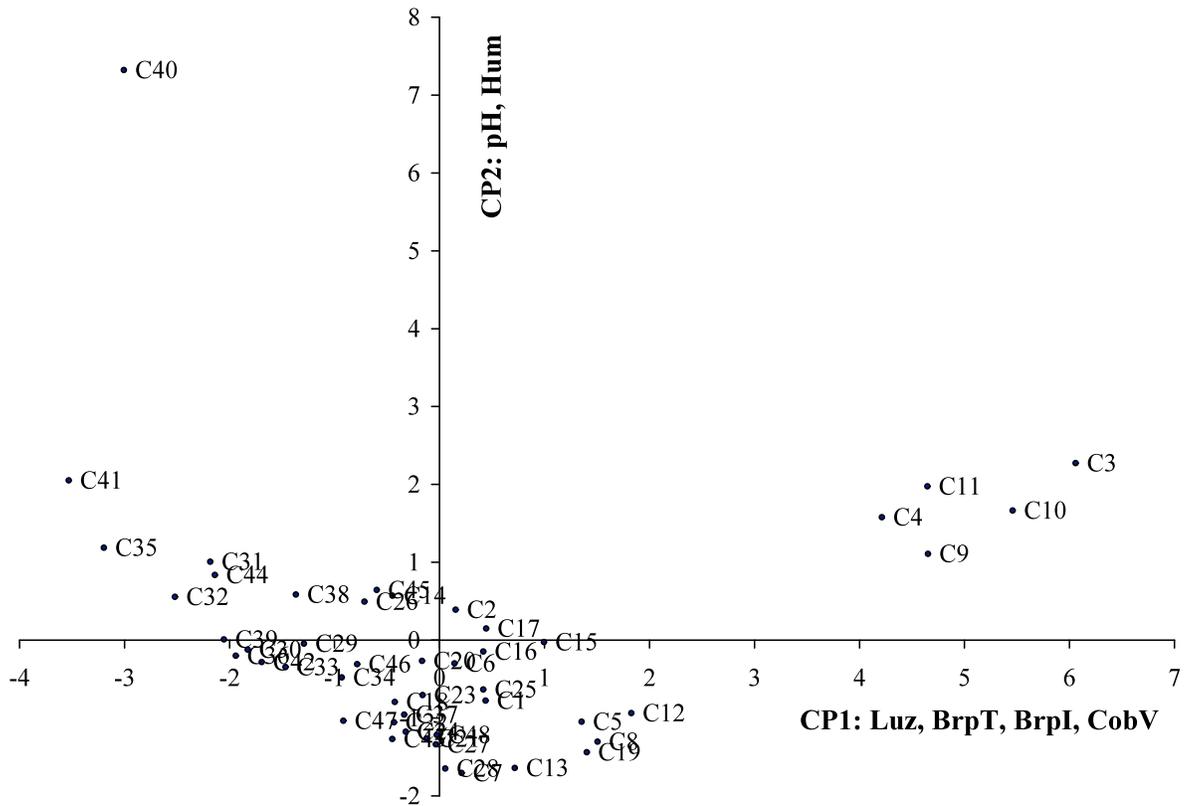


Figura 2. Representación de las variables más importantes en el componente principal 1 (Luz = porcentaje de la densidad de flujo de fotones fotosintéticos; BrpT = densidad total de brinzales pequeños; BrpI = densidad de brinzales pequeños incorporados; CobV = porcentaje de cubierta vegetal del suelo) vs. el componente principal 2 (pH y Hum = porcentaje de humedad).

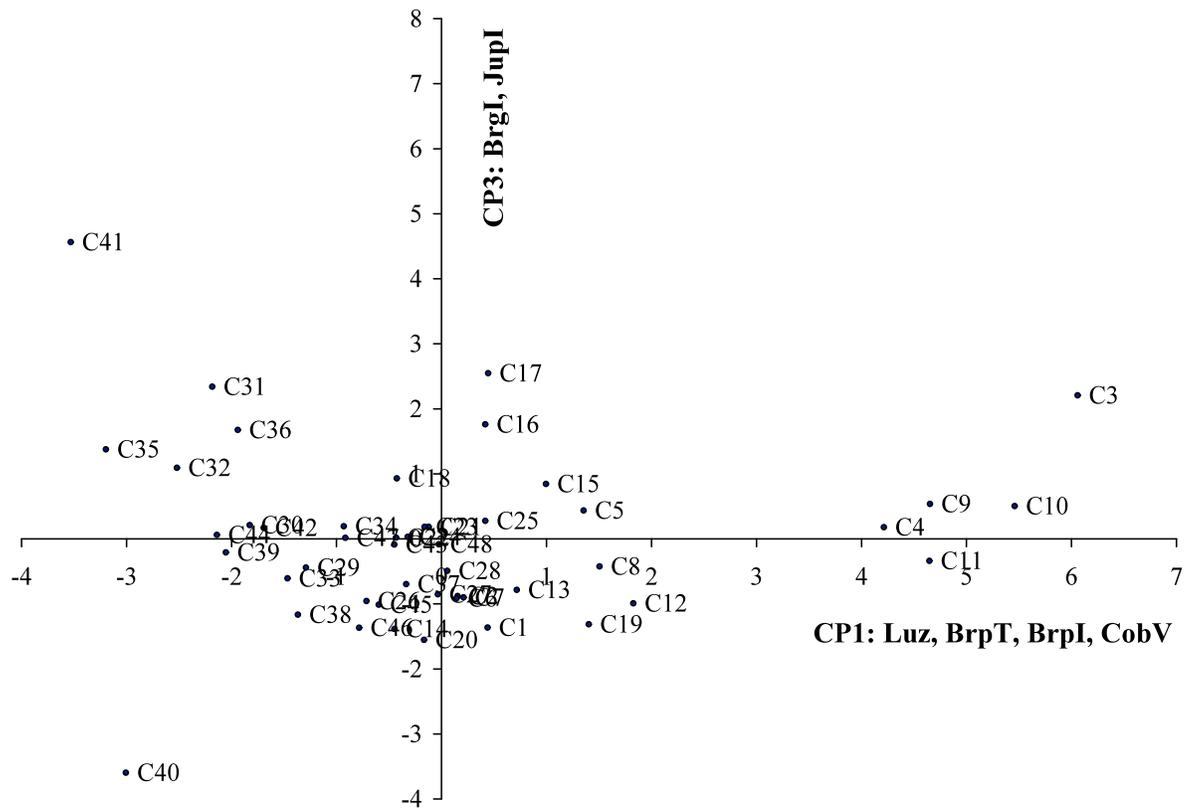


Figura 3. Representación de las variables más importantes en el componente principal 1 (Luz = porcentaje de la densidad de flujo de fotones fotosintéticos; BrpT = densidad total de brizales pequeños; BrpI = densidad de brizales pequeños incorporados; CobV = porcentaje de cubierta vegetal del suelo) vs. el componente principal 3 (BrgI = densidad de brizales grandes incorporados; JupI = densidad de juveniles pequeños incorporados)

CAPITULO 4

Patrones de distribución espacial de la población de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo.

4.1. RESUMEN

Con el objetivo de analizar los patrones de distribución espacial y el grado de asociación intra-específica de los estadios de desarrollo de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana*, en La Mojonera Zacualtipán, Hidalgo, la población se dividió en brinzales pequeños (Brp); brinzales grandes (Brg); Juveniles pequeños (Jup); Juveniles grandes (Jug); y adultos (Ad). El patrón de distribución y correlación espacial se analizó mediante la función $L(t)$ y $L_{12}(t)$, respectivamente. El patrón espacial varió entre los estadios de desarrollo de la especie. Los Brp, Brg y Jup presentaron un patrón de distribución espacial agrupado. Los juveniles grandes y adultos mostraron se distribuyen espacialmente en un patrón aleatorio. En general, el patrón de distribución espacial cambió de agrupado a aleatorio a medida que la población avanzó hacia el estadio adulto. La interacción espacial entre los estadios de desarrollo mostró independencia entre ellos. Sin embargo, los Brp presentaron una tendencia hacia la repulsión con los adultos. La presencia de claros en el dosel influyó de manera significativa sobre la distribución espacial de los estadios de desarrollo de la *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana*.

Palabras clave. Interacción espacial, $L(t)$, $L_{12}(t)$, agrupación, repulsión, atracción.

4.2. SUMMARY

With the aim to analyze the spatial distribution patterns and the intra-specific association among developmental stages of *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana*, at La Mojonera Zacualtipán, Hidalgo, we divided the population into small saplings (Brp); large saplings (Brg); small juveniles (Jup); large juveniles (Jug); and adults (Ad). The spatial distribution and correlation patterns were analyzed by using the $L(t)$ y $L_{12}(t)$ functions, respectively. The spatial pattern varied among the developmental stages of this species. The Brp, Brg and Jup showed a strong clumped spatial distribution. The large juveniles and adults had a random spatial distribution. In general, the spatial distribution pattern changed from clumped to random as the population advanced toward the adult stage. The developmental stages of this

species showed an independent spatial correlation among them. However, the Brp showed a repulsion patterns with con-specific adults. The presence of canopy gaps had a significant effect on the spatial distribution of the developmental stages of *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana*.

Keywords. Correlation patterns, $L(t)$, $L_{12}(t)$, clumped, repulsion, attraction.

4.3. INTRODUCCIÓN

El conocimiento del patrón de distribución espacial de especies particulares es útil para clarificar la influencia de los factores bióticos y abióticos en una población y obtener información de las respuestas de las especies a éstos (Pielou, 1977; Greig-Smith, 1979; Uriarte *et al.*, 2004). El análisis de la estructura espacial local de las especies puede reflejar los cambios que han ocurrido en el tiempo, e indirectamente el efecto de los factores durante el desarrollo de las poblaciones (Llambi *et al.*, 2004). La heterogeneidad en el ambiente determina el patrón espacial a todas las escalas e intensidades y aunque una gran variedad de otras causas pueden estar involucradas, finalmente son mediadas por cambios en el ambiente (Greig-Smith, 1979).

La distribución espacial de los árboles adultos refleja el patrón espacial de incorporación y la influencia de factores de mortalidad, los cuales difieren en intensidad y de un sitio a otro, y por ello afectan de manera diferencial a los estadios de desarrollo de una especie. Comúnmente la mortalidad es dependiente de la densidad y por ello la distribución de los adultos maduros se vuelve menos agregada que la distribución de las etapas juveniles. Sin embargo, la baja densidad no implica que los patrones de distribución sean uniformes o aleatorios (Hutchings, 1986). El agrupamiento de plántulas y brinzales puede ser el reflejo de un establecimiento en claros del dosel (Duncan, 1993) pero también, aunque esto es poco común, podría resultar en distribuciones agrupadas en los adultos (Silvertown, 1987; Greig-

Smith, 1979). La mayoría de estudios de patrones espaciales en poblaciones de plantas revelan que tienen algún nivel de agregación, mientras que los patrones espaciales aleatorios son relativamente raros, al igual que las distribuciones regulares o uniformes son poco comunes (Hutchings, 1986; Legendre y Fortin, 1989).

Los árboles usualmente tienen una vida larga y durante sus estadios de desarrollo tienen diferentes habilidades para tomar el espacio, ocupando diversos tamaños y posiciones en la comunidad (Chang-Ming *et al.*, 2004). Por ello para esclarecer los procesos de regeneración de una especie del dosel, es necesario analizar sus patrones espaciales en cada estadio de crecimiento, para saber la fase de madurez o nivel de desarrollo del rodal (Wada y Ribbens, 1977; Dovciak *et al.*, 2001). El análisis de los patrones espaciales de plantas puede ser usado para inferir interacciones intra- e inter-específicas entre especies, incluso de su descendencia, porque la evidencia de sus interacciones se preserva en sus patrones espaciales (Pielou, 1977; Greig-Smith, 1979). De este modo, el análisis de la asociación espacial entre los estadios de crecimiento de especies particulares proporcionará un conocimiento específico sobre como se relacionan los diferentes individuos de una especie en el espacio, particularmente en aquellas especies que se encuentran en gradientes ambientales. Conforme las plantas crecen ocupan más y más espacio y tarde o temprano los claros entre las plantas se llenan y los individuos ejercen interferencia con otros por el acceso a los recursos (Silvertown y Charlesworth, 2001).

Las investigaciones en la estructura de la población y los patrones espaciales de las especies dominantes en comunidades boscosas son muy importantes para proporcionar ideas que permitan: explorar los mecanismos en el origen y sostenibilidad de estos ecosistemas, la estabilidad de la comunidad, las reglas de sucesión y las características ecológicas y de regeneración de las especies (Chang-Ming *et al.*, 2004). Por ello, el objetivo, de esta

investigación fue determinar los patrones de distribución espacial y el grado de asociación intra-específica del bosque de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana*, como una contribución en el conocimiento de la regeneración de la especie.

4.4. MATERIALES Y MÉTODOS

En la parcela de 4,800 m² en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo se realizó el análisis espacial de la población de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana*; para lo cual todos los individuos con altura (h) ≥ 0.6 m fueron localizados, numerados y registrados. Los individuos fueron clasificados en: brinzales pequeños (Brp: $0.6 \text{ m} \leq h < 2.0 \text{ m}$), brinzales grandes (Brg: $h \geq 2.0 \text{ m}$ y $\text{DAP} < 5.0 \text{ cm}$), juveniles pequeños (Jup: $5.0 \text{ cm} \leq \text{DAP} < 10.0 \text{ cm}$), juveniles grandes (Jug: $10.0 \text{ cm} \leq \text{DAP} < 20.0 \text{ cm}$) y adultos (Ad: $\text{DAP} \geq 20.0 \text{ cm}$).

4.4.1. Análisis de los datos

La distribución de individuos adultos reproductivos en una población es la principal determinante de la distribución de sus semillas durante la dispersión (Wada y Ribbens, 1997). Por tal motivo resulta importante analizar qué patrón espacial siguen los individuos de *F. grandifolia* subsp. *mexicana*, según los estadios de desarrollo, para identificar si los patrones son mantenidos desde la etapa de brinzal hasta la etapa adulta, mediante un análisis univariado de estos. También se realizó un análisis bivariado de los diferentes estadios: los brinzales, los juveniles y los adultos para identificar el grado de asociación que hay entre ellos.

Como todos los individuos están localizados mediante sus coordenadas X y Y, fue posible usar un análisis de modelo espacial de puntos para evaluar el grado de auto-correlación espacial. El patrón de distribución espacial de la población fue analizado usando la función $K(t)$ de Ripley (Ripley, 1977). La función $\lambda K(t)$ (λ = intensidad) es definida como el número esperado de plantas dentro de la distancia t de una planta arbitraria, $K(t)$ se define como:

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

n es el número de individuos en la parcela A ;

$|A|$ es el área de la parcela;

u_{ij} es 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;

W_{ij} es la proporción de la circunferencia de un círculo con centro en la i -ésimo individuo y radio u_{ij} que está dentro de A ; y la sumatoria es de todos los pares de individuos no mayor que t (Ripley, 1977; Diggle, 1983).

La transformación de la raíz cuadrada de la función $K(t)$ sugerida por Besag (1977) se usa por su sencillez, la cual está dada por:

$$L(t) = \sqrt{\frac{K(t)}{\pi}} - t \dots\dots\dots (2)$$

$K(t)$ es la función de Ripley,

π es 3.1416,

t es la distancia.

Un valor de $L(t)=0$ indica que el patrón espacial con radio t es aleatorio; valores de $L(t)>0$ indican agrupación, mientras que valores de $L(t)<0$ indican distribución uniforme.

Para el análisis del grado de asociación intra específica de los diferentes estadios de desarrollo, se usó la relación bivariada $L_{12}(t)$, también derivada de la función bivariada $K_{12}(t)$ de Ripley (Ripley, 1977; Besag, 1977) la cual está dada por:

$$L_{12}(t) = \sqrt{\frac{K_{12}(t)}{\pi}} - t \dots\dots\dots (3)$$

$K_{12}(t)$ es la función de Ripley,

π es 3.1416,

t es la distancia.

Un valor de $L_{12}(t)=0$ indica que los dos grupos son espacialmente independientes. Valores de $L_{12}(t)>0$ indican asociación positiva (atracción), y valores de $L_{12}(t)<0$ indican asociación negativa (repulsión).

La significancia de ambas funciones fue determinada por simulaciones de Monte Carlo (Besag y Diggle, 1977). Para el análisis univariado espacial la hipótesis nula es la aleatoriedad espacial, y para el análisis bivariado espacial de las interacciones entre dos grupos, la hipótesis nula es la independencia espacial. Se definió un 95% de confiabilidad ($P<0.05$) como los valores altos y bajos de $L(t)$ y $L_{12}(t)$ para cada escala espacial encontrada en 19 análisis de distribución de puntos aleatorios. Los análisis se realizaron con el programa TOOLBOX (Fisher, 2000).

4.5. RESULTADOS

El bosque de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* de La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo, aunque con fuerte predominio de esta especie, se compone también de otras especies codominantes como *Nectandra salicifolia* y *Quercus affinis*, presentado en los capítulos anteriores (Cuadro 1 del Capítulo 1). La densidad de árboles por hectárea es de 2,119 que alcanzan un total de 43.34 m² de área basal.

La densidad de individuos de *F. grandifolia* subsp. *mexicana* varía entre los estadios de desarrollo. Los de menor tamaño (plántulas, Brp, Brg) presentaron las densidades más altas y ésta disminuyó en los estadios de mayor tamaño (Jup, Ad), con excepción de los individuos juveniles grandes (Jug) en los cuales la densidad es menor que en los juveniles pequeños (Jup). El porcentaje de avance al siguiente estadio de desarrollo, que podría tomarse como una medida indirecta de la supervivencia del estadio, fue menor en los brinzales grandes pues sólo

el 6% de los brinzales pequeños pasaron al siguiente estadio, mientras que el mayor porcentaje lo tuvieron los adultos (164.8%), ya que la densidad de este estadio supera al de los juveniles grandes (Cuadro 1).

4.5.1. Patrón espacial

La distribución espacial de *F. grandifolia* subsp. *mexicana* en el bosque en estudio mostró una variación entre los estadios de desarrollo (Figura 1). Los brinzales pequeños (Brp) con la mayor densidad se observaron abundantes en la parte superior de la parcela (Figura 1a), y en el análisis univariado resultó un patrón espacial significativo ($P < 0.05$) agrupado a todas las distancias (Figura 2 I). Los brinzales grandes (Brg) con una considerable menor densidad se observaron mejor distribuidos en la parcela (Figura 1a); sin embargo, su patrón espacial también fue significativo ($P < 0.05$), agrupado a todas las distancias, aunque no con la intensidad de los brinzales pequeños (Figura 2 II).

Los juveniles pequeños (Jup) mostraron una distribución espacial en toda la parcela (Figura 1b), aunque su patrón espacial fue significativo ($P < 0.05$), agrupado a todas las distancias con la misma intensidad que los brinzales grandes (Figura 2 III). Mientras que los juveniles grandes (Jug) con una baja densidad se observaron distribuidos en toda la parcela (Figura 1b). De esta manera su patrón espacial predominante fue aleatorio (Figura 2 IV). Los individuos adultos distribuidos en toda la parcela (Figura 1b) tuvieron un patrón espacial aleatorio a todas las distancias (Figura 2 V).

Estos resultados implican que la distribución de *F. grandifolia* subsp. *mexicana* cambia gradualmente con el incremento de tamaño, de agrupada a aleatoria.

4.5.2. Asociación intra-específica

La interacción espacial de *F. grandifolia* subsp. *mexicana* mostró, de manera general, la independencia entre los estadios (Figura 3, Cuadro 2). Los brinzales pequeños fueron espacialmente independientes ($P < 0.05$) de los brinzales grandes, juveniles pequeños y juveniles grandes a todas las distancias (Figura 3 I), mientras que con los adultos la independencia no fue muy intensa, y es a partir de 15 m de distancia, donde se presentó repulsión entre los brinzales pequeños y los adultos. Los brinzales grandes mostraron atracción con los juveniles pequeños hasta 10 m de distancia; con los juveniles grandes la independencia se presentó hasta los 15 m de distancia y después atracción entre ellos. Con los adultos se observó predominantemente la atracción (Figura 3 II).

En los juveniles pequeños se observó independencia con los juveniles grandes de 5 m a 16 m de distancia y a distancias menores y mayores presentaron atracción; y con los adultos se presentó la independencia a todas las distancias (Figura 3 III). Los juveniles grandes mostraron atracción de 5 m a 25 m con los adultos y la independencia a distancias menores y mayores (Figura 3 IV).

4.6. DISCUSIÓN

La estructura de tamaños de la población de *F. grandifolia* subsp. *mexicana* fue de forma de “J” invertida, ya que las plántulas y los brinzales tuvieron mayor densidad, misma que decreció a los juveniles y adultos (Cuadro 1), este tipo de estructura indica que la población se regenera continuamente. El hecho de que los árboles juveniles grandes fueran pocos con referencia a los adultos, ha sido consignado en otras especies como un efecto de ciclos de vida muy largo (Chang-Ming *et al.*, 2004); y particularmente para el caso de *F. grandifolia* subsp. *mexicana* puede ser el reflejo de procesos históricos en el pasado, tales como factores bióticos y abióticos, que alteraron las proporciones de individuos en las clases

de tamaño (Llambi *et al.*, 2004). Como se refirió en el Capítulo 2, de la dinámica de la población, un elevado porcentaje de estos brinzales pequeños son los incorporados y se encuentran preferentemente en una zona muy particular de la parcela, donde el ambiente lumínico es mayor por la creación de un claro, el evento del pasado que disparó el proceso de regeneración.

En un análisis espacial de *Abies faxoniana* Rehd. et Wils. se encontró que el principal factor que afecta la distribución espacial de plántulas, brinzales y árboles juveniles fue la competencia por luz (Chang-Ming *et al.*, 2004). Es este mismo factor el responsable de la distribución espacial de plántulas (Jarillo, 2006) y brinzales pequeños de la población de *F. grandifolia* subsp. *mexicana* en La Mojonera, ya que estos individuos se encuentran preferentemente donde la cantidad de luz es mayor al 20%. La incorporación de brinzales pequeños estuvo significativamente ($P \leq 0.01$) correlacionada en forma positiva con el porcentaje de luz en la parcela (Cuadro 7 y 8 Capítulo 3). Es evidente que los estadios de plántula y brinzales pequeños se encuentran localizados en los claros, aún cuando la especie es tolerante a la sombra. Las siguientes clases de tamaño (brinzales grandes, juveniles y adultos) se distribuyen tanto en la parte de mayor luminosidad como en la de menor luz en la parcela (Figura 1b; Cuadro 7 del Capítulo 3).

En los patrones espaciales en cada estadio de la población también se observaron variaciones. Con base en lo referido para otras especies las clases de menor tamaño tienen patrones agregados y las de mayor tamaño se alejan de estos tendiendo generalmente a la aleatoriedad (Greig-Smith, 1979; Sarukhán *et al.*, 1985; Nanami *et al.*, 1999; Cullen *et al.*, 2001; Chang-Ming *et al.*, 2004); sin embargo, en otro análisis para la misma población de La Mojonera, con el índice de dispersión de Morisita (Morisita, 1959a, b) se obtuvieron patrones de distribución agrupado en plántulas, brinzales y adultos (Jarillo, 2006), esta discordancia en

el patrón espacial de los adultos se puede explicar porque este autor considera en esta clase de tamaño a todos los individuos con diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 5 cm lo que no permite un análisis más detallado, mientras que en este estudio los adultos son los de DAP ≥ 20 cm por ser los árboles reproductivos. En el cráter del volcán Acatlán en Veracruz, Álvarez-Aquino (1997) reportó también un patrón espacial agregado para plántulas, mientras que para adultos (DAP ≥ 5 cm) presenta dos resultados diferentes debido al método de análisis, un patrón uniforme según el método de Clark y Evans y un patrón aleatorio según Morisita. Distribuciones uniformes se han mencionado en incrementos de tamaño o edad en otras especies (Laessle, 1965; Sterner *et al.*, 1986; Kenkel, 1988; Duncan, 1991; Kenkel *et al.*, 1997; Fulé y Covington, 1998).

El patrón de distribución agrupado en las clases de tamaño pequeñas ha sido ampliamente referido en la literatura; algunos ejemplos son *Cryptomeria japonica* (L.f.) D.Don (Hirayama y Sakimoto, 2003), *Nothofagus menziesii* (Hook.f.) Oerst. (Cullen *et al.*, 2001), *Abies lasiocarpa* (Hooker) Nuttall y *Picea engelmannii* Parry ex Engelmann (Antos y Parish, 2002). En *Fagus sylvatica* los patrones espaciales de plántulas fueron predominantemente aleatorios, aunque algunos presentaron agregación o regularidad; esta variación es atribuida a diferencias de sitio y en el tiempo, sugiriendo que existen sitios donde las características favorecen la germinación y supervivencia de las plántulas de *F. sylvatica* (Szwagrzyk *et al.*, 2001).

La dispersión de la semilla a cortas distancias puede explicar los patrones de distribución agregada en los estadios pequeños, pero también la distribución de los árboles padre se considera que afecta la heterogeneidad espacial de los estadios pequeños (Nanami *et al.*, 1999). El cambio de distribución agregada de las plántulas, hacia el aleatorio en los

adultos, puede deberse a la forma de dispersión de las semillas y a la mortalidad de los individuos a medida que crecen (Álvarez-Aquino, 1997). En general, el patrón de distribución tiende a ser agregado cuando la reproducción es vegetativa o cuando las semillas son dispersadas a corta distancia del árbol progenitor. En diversas especies del género *Fagus* la dispersión de semillas alcanza en promedio una distancia de 5 m, por lo que las plántulas se agrupan cerca de los árboles maduros (Peters *et al.*, 1992). Diversos estudios han consignado que a medida que la comunidad madura, el patrón de distribución cambia, la agregación ocurre entre los individuos más jóvenes y, debido a la competencia intra-específica, se van eliminando y el patrón tiende a cambiar a aleatorio o uniforme a medida que los individuos de la población maduran. Por lo observado en la distribución de los estadios pequeños de esta población, puede afirmarse que a pesar de la tolerancia a la sombra de la especie, en los bosques de *Fagus* las perturbaciones y la formación de claros en el dosel son importantes para que las plántulas lleguen a juveniles y a adultos y estas perturbaciones son eventos que ocurren al azar (Matteucci y Colma, 1982). La heterogeneidad del ambiente es una de las características de mayor impacto en los patrones espaciales de las plantas y puede generalizarse que a mayor heterogeneidad mayor impacto en la distribución espacial de todos los estadios de tamaño de una especie (Greig-Smith, 1979; Cullen *et al.*, 2001; Chang-Ming *et al.*, 2004).

La competencia intra e inter-específica entre individuos pequeños y el componente herbáceo es muy severa debido a las características de dispersión de la semilla, a la intensidad de disturbios y a la proximidad de claros donde la regeneración es abundante, de manera que la distribución espacial en los estadios pequeños tiende a ser agrupada. Los individuos de tamaño mediano o juveniles toman el espacio medio de la comunidad y su supervivencia es el resultado de la competencia entre individuos durante las diferentes fases de crecimiento, lo

que explica la presencia de un patrón espacial aleatorio. Los adultos toman la parte más alta de la comunidad y ocupan grandes áreas y espacio, llegan a ser los más importantes en la estabilización de la comunidad y su ambiente; su supervivencia es el resultado del crecimiento favorable de los juveniles, por eso tienden a tener la misma distribución espacial que estos últimos (Chang-Ming *et al.*, 2004). Cuando se registra una marcada distribución aleatoria o uniforme en árboles adultos se presenta una ocupación total del espacio (Chokkalingam y White, 2001); lo que podría reflejar bosques donde no existen grandes disturbios, indicando una estructura del dosel completamente desarrollada tanto vertical como horizontal, lo que se llama un bosque de viejo crecimiento (Mori y Takeda, 2004). Por el contrario en los árboles de *Weinmannia racemosa* (DAP \geq 20 cm) donde la distribución espacial es aleatoria se sugiere que los claros se presentan continuamente en todo el bosque (Duncan, 1993).

La asociación intra-específica entre los estadios de desarrollo de la población puede ser un indicador de las relaciones e interacciones que se establecen entre los individuos. La relación de independencia de los brinzales pequeños con todos los estadios, refiere la clara preferencia de estos por los sitios donde se presentan los mayores porcentajes de luminosidad (Figura 2 y 3). La correlación entre patrones de vegetación y condiciones ambientales es el primer paso en el entendimiento de las causas que generan los patrones espaciales en la vegetación (Ne'eman *et al.*, 1992). La relación de los brinzales grandes y juveniles pequeños con los demás estadios de desarrollo fluctuó entre la atracción y la independencia, lo cual puede explicarse porque si bien aún presentan un patrón espacial agrupado, estos individuos ya se localizan de manera más constante en la parcela y pueden así estar cerca de otros individuos de mayor tamaño sin que su supervivencia se vea drásticamente afectada.

Los juveniles grandes presentaron una relación de atracción con los adultos, lo que implica que la cercanía entre ambos estadios de desarrollo no afecta la supervivencia de

ninguno de los dos, ya que los juveniles grandes son individuos que en un futuro serán los adultos reproductivos de la población. Por otro lado, esta atracción entre ellos refleja el establecimiento en los sitios que quizá sean los más exitosos para llegar hasta adultos reproductivos.

Los patrones espaciales y la relación espacial de los individuos resultan de interacciones a largo plazo entre todos los estadios de una población y su ambiente natural y los mecanismos de regeneración natural particular a cada especie (Chang-Ming *et al.*, 2004). En un análisis para la misma población con el índice de correlación espacial de Morisita se encontró el mayor valor positivo entre los adultos y los brinzales grandes, lo que no contradice a los valores de $L_{12}(t)$ en este estudio; mientras que el valor más negativo fue entre los brinzales pequeños y las plántulas (Jarillo, 2006), y aunque en este estudio no se analizaron las plántulas puede pensarse que quizá sea esta relación negativa un indicio de la repulsión que se presenta con los estadios de mayor tamaño.

La asociación que merece un análisis más detallado es la repulsión observada en la relación de los brinzales pequeños con los adultos. Esta relación podría ser explicada de acuerdo a lo reportado sobre la alta mortalidad de semillas, plántulas y brinzales cerca de los árboles progenitores. Las enfermedades específicas y la depredación se concentran cerca de árboles progenitores causando mortalidad denso-dependiente que con el tiempo reducirá las densidades en los estadios subsiguientes, ya que a mayor distancia hay entre la descendencia de tamaños pequeños y los adultos la probabilidad de supervivencia es mayor (Janzen, 1970; Connell, 1971; Augspurger, 1984; Augspurger y Kelly, 1984; Clark y Clark, 1984; Sarukhán *et al.*, 1985; Silvertown, 1987; Condit *et al.*, 1994; Silvertown y Charlesworth, 2001). Este fenómeno es conocido como la hipótesis de Janzen-Connell y es particularmente observada en bosques tropicales, aunque recientemente se ha sugerido que estos mecanismos ecológicos

operan también en bosques templados (Houle, 1992; Packer y Clay, 2000; Hyatt *et al.*, 2003). Aunque para la población de *F. grandifolia* subsp. *mexicana* no se evaluó esta hipótesis, es importante su mención como una de las posibles respuestas a este tipo de asociaciones en La Mojonera. Como los brinzales pequeños cerca de los adultos tienden a morir, existen pocos en su proximidad y por ello se registró la repulsión entre estos dos estadios. En *F. crenata* se encontró que el ataque de roedores y hongos a semillas se incrementaba considerablemente cerca de los árboles padre (Tomita *et al.*, 2002), lo mismo que puede ocurrir en las plántulas y los brinzales pequeños de *F. grandifolia* subsp. *mexicana*. Además de explorar esta hipótesis vale la pena plantear este tipo de relación entre brinzales pequeños y adultos como un mecanismo regenerativo de la especie, pues la distribución de los individuos pequeños lejos de los progenitores implica una mayor colonización de la especie en el área.

La presencia de claros en el dosel influye de manera muy significativa en la regeneración de la población, ya que en los primeros estadios de desarrollo de *F. grandifolia* subsp. *mexicana*, particularmente en los brinzales pequeños, se encontró un patrón de distribución agrupado a todas las distancias con alta intensidad; mientras que la tolerancia a la sombra de la especie permite a los juveniles grandes y adultos distribuirse prácticamente en toda la parcela con un patrón de distribución aleatorio.

Aunque la mortalidad de plántulas y brinzales causada por enfermedades y depredadores es alta cerca de los árboles padre u otros adultos de la misma especie, provocando relaciones intra-específicas de repulsión, este efecto es más débil mientras un claro en el dosel permanece abierto por donde penetra la luz (Silvertown, 1987). En el sitio de estudio en el claro se agrupa una alta densidad de individuos de los estadios más pequeños, principalmente de brinzales pequeños. Con el tiempo, el porcentaje de luz en el claro va disminuyendo pues éste se va cerrando y la competencia por recursos además del espacio,

provocará la muerte de una gran cantidad de los brinzales pequeños que se encuentran ahora en gran cantidad en el claro. Y es de esperarse que en futuro los patrones de distribución de los estadios cambien, y por supuesto las relaciones espaciales entre ellos.

Cuadro 1. Densidad de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* en cada uno de los estadios analizados en el bosque de La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo.

Estadio de desarrollo	No. de individuos ha ⁻¹	Porcentaje de avance (%)
Plántulas* (altura < 0.6 m)	16210	-
Brinzales pequeños (0.6 m ≤ altura < 2.0 m)	5510	34.0
Brinzales grandes (altura ≥ 2.0 m y DAP** < 5.0 cm)	331	6.0
Juveniles pequeños (5.0 cm ≤ DAP < 10.0 cm)	248	74.8
Juveniles grandes (10.0 cm ≤ DAP < 20.0 cm)	148	59.7
Adultos (DAP ≥ 20.0 cm)	244	164.8
Total	22691	

*Datos tomados de Jarillo (2006).

**DAP: diámetro a la altura del pecho (1.3 m de altura).

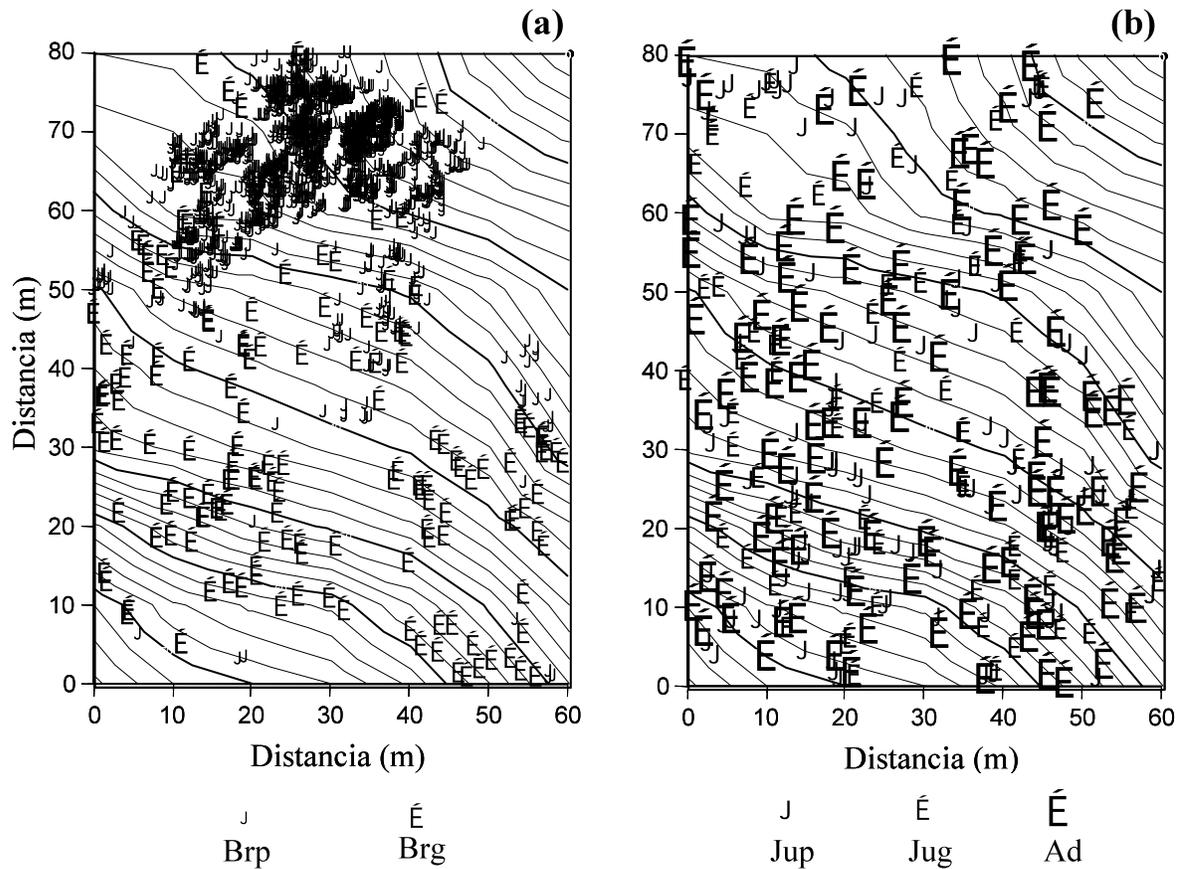


Figura 1. Distribución espacial de los individuos de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* en cada uno de los estadios analizados en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo. En (a) se presentan los brinzales pequeños (Brp, $0.6 \text{ m} \leq \text{altura} < 2.0 \text{ m}$) y grandes (Brg, $\text{altura} \geq 2.0 \text{ m}$ y $\text{DAP} < 5.0 \text{ cm}$); en (b): juveniles pequeños (Jup, $5.0 \text{ cm} \leq \text{DAP} < 10.0 \text{ cm}$), juveniles grandes (Jug, $10.0 \text{ cm} \leq \text{DAP} < 20.0 \text{ cm}$), y adultos (Ad, $\text{DAP} \geq 20.0 \text{ cm}$). Las líneas indican curvas de nivel cada 2 m y disminuyen en altitud de derecha a izquierda y de arriba hacia abajo.

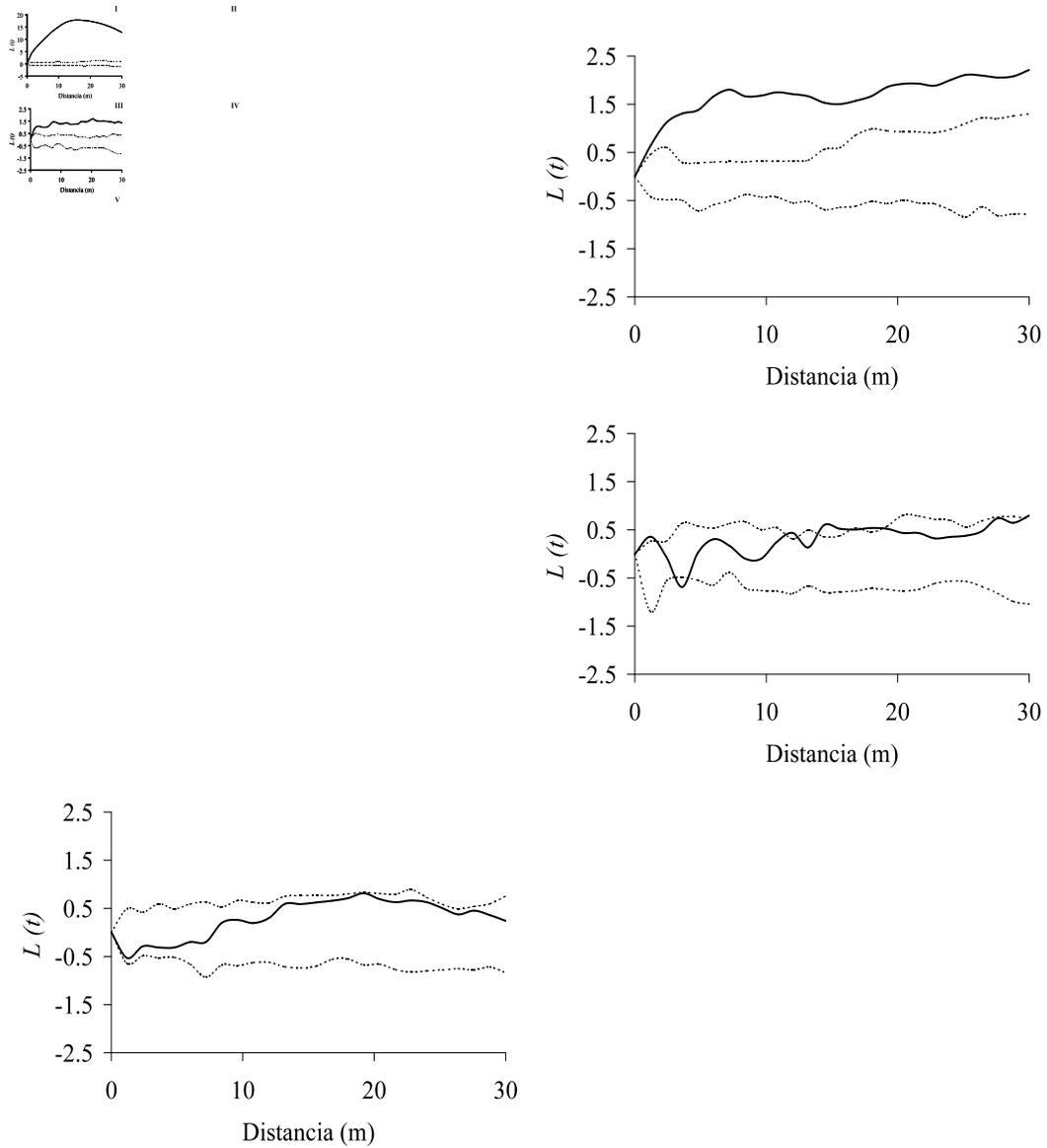


Figura 2. Valores $L(t)$ para cada uno de los estadios de desarrollo de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo: brinzales pequeños (**I**), brinzales grandes (**II**), juveniles pequeños (**III**), juveniles grandes (**IV**), y adultos (**V**). La línea sólida muestra los valores de $L(t)$ y las líneas discontinuas el intervalo de confianza con 95% de confiabilidad del patrón de distribución aleatorio. Las escalas de $L(t)$ son diferentes para hacer más claro el patrón de distribución.

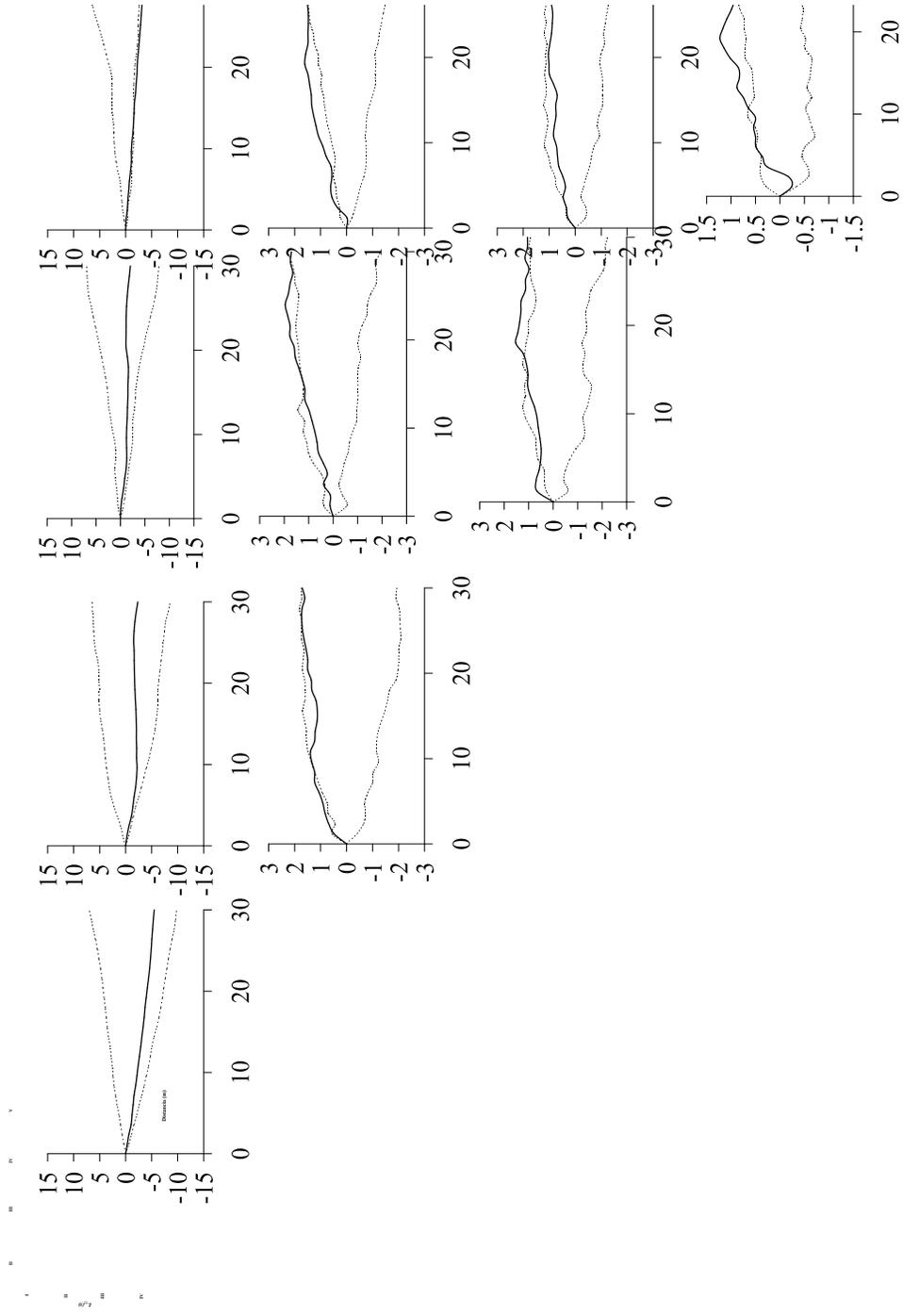


Figura 3. Matriz de relación de los valores de $L_{12}(t)$ de la distribución bivariada para los estadios de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo. **I**: brinzales pequeños, **II**: brinzales grandes, **III**: juveniles pequeños, **IV**: juveniles grandes, y **V**: adultos. La línea sólida muestra los valores de $L_{12}(t)$ y las líneas discontinuas muestran el intervalo de confianza con 95% de confiabilidad de la relación de independencia. Las escalas de $L_{12}(t)$ son diferentes para hacer más claro el patrón de relación.

CAPITULO 5

DISCUSIÓN GENERAL

Fagus grandifolia subsp. *mexicana* es una especie endémica de México y de distribución muy restringida. La Mojonera en Zacualtipán, Hidalgo, es considerada como la población con mayor densidad y mejor conservada (Pérez-Rodríguez, 1999; Williams-Linera *et al.*, 2003). Como se ha visto en los capítulos anteriores (2, 3 y 4) una de las características más sobresalientes de este bosque es su heterogeneidad, principalmente el ambiente lumínico y la pendiente del terreno. Y son estos dos factores los que gobiernan, en gran medida, la regeneración de esta especie. Aunque la producción de semillas fue alta, en La Mojonera, en comparación con bosques de *F. grandifolia* en Norteamérica (Houle, 1992), sólo el 9.9% de ellas resultaron en plántulas emergidas en la cohorte en estudio, por lo que puede considerarse que este año semillero fue de baja densidad y calidad (Nilsson, 1985), o al menos insuficiente como precursor de las plántulas emergidas de esta producción. Los individuos reproductivos (diámetro a la altura del pecho DAP ≥ 20.0 cm), están distribuidos casi en toda el área (Figura 1 – Capítulo 4) y, al parecer, no todos produjeron semillas llenas que resultarán en plántulas (Figura 1 – Capítulo 1). Sin embargo, considerando las plántulas de cohortes pasadas la densidad si es alta (16,210 plántulas ha⁻¹, Jarillo, 2006) y aunque no se analizó la edad de éstas para datar años semilleros abundantes en el pasado, es muy probable que provengan de más de un año semillero. Cabe destacar que esta gran densidad de plántulas registradas en el 2002 constituyeron un gran reservorio para la incorporación como brinzales pequeños, aunque sólo el 34% de plántulas tuvieron éxito e incrementaron su altura y fueron registrados como brinzales pequeños (Cuadro 1 – Capítulo 1; Cuadro 3 – Capítulo 3) en el censo del 2005.

Las plántulas que emergieron en esta cohorte, además de ser baja su densidad, presentaron una gran mortalidad, común en plántulas de primer año de varias especies

(Kozlowski, 2002), sólo el 2.8% en 10 meses lograron sobrevivir. Cómo transita una plántula a brinzal depende justamente de la capacidad de “espera” en condiciones de sotobosque, dosel cerrado o sombra. Aunque *F. grandifolia* subsp. *mexicana* es tolerante a la sombra su crecimiento se favorece con los claros en el dosel que permiten un aumento en la intensidad lumínica, especialmente si los claros son grandes (Nakashizuka, 1984, 1987; Canham, 1988; Kobe y Coates, 1997). Los datos de porcentajes de luz consignados en el Cuadro 7 (Capítulo 3) exhiben la gran variabilidad que hay en el ambiente lumínico. Tanto la elevada incorporación de brinzales pequeños (Cuadro 3 - Capítulo 3) en la parte superior de la parcela (Figura 1a - Capítulo 4), reunidos en unos pocos cuadros (C3, C9, C10 y C11), como su patrón espacial significativamente agrupado a todas las distancias (Figura 2 I - Capítulo 4), ponen de manifiesto la presencia de un claro, donde se han establecido con éxito los brinzales pequeños. Estos lugares de gran densidad de brinzales (Figura 1a - Capítulo 4), son los sitios donde se registraron las mayores densidades de plántulas de cohortes pasadas y de brinzales pequeños (Jarillo, 2006), lo que hace pensar que este claro se formó hace ya bastante tiempo.

La correlación positiva entre el porcentaje de luz y la densidad de brinzales pequeños (Cuadro 8 – Capítulo 3), exhibe la clara preferencia de este estadio de desarrollo por los lugares en el bosque donde la intensidad lumínica es mayor, es por eso que también la tasa de crecimiento de estos individuos presentó la misma correlación. La especie sí es tolerante a la sombra, pero cuando el porcentaje de luz aumenta tiene la capacidad de responder rápidamente con incrementos en altura y diámetro; quizá por eso en los individuos de mayor tamaño, los cambios en crecimiento fueron poco revelados, ya que este estadio creció rápidamente porque mejoró su condición lumínica drásticamente (Collet *et al.*, 2001). Puede decirse que la dinámica de esta especie está ligada a su habilidad para responder repetidamente a pequeñas aberturas en el dosel (Poage y Peart, 1993; Wright y Westoby, 1999; Fajardo y de

Graaf, 2004), y los eventos que pudieron afectar negativamente a la población entre censo y censo provocando elevadas tasas de daño no ocurrieron, pues por las condiciones topográficas de la parcela se pudieron haber favorecido ya que el terreno tiene mucha inclinación, donde el derribe o rompimiento de árboles grandes puede fácilmente arrastrar consigo a otros individuos o partes de ellos y crear alta mortalidad, además de la formación de nuevos claros en el dosel.

Como se discutió anteriormente, la producción de semillas no fue abundante al igual que las plántulas emergidas y supervivientes, además de que estas últimas estuvieron localizadas en partes muy exclusivas (Figura 1 – Capítulo 2). Mientras que en los siguientes estadios de la regeneración (brinzales, juveniles y adultos) se incrementa su densidad y se encuentran mejor distribuidos a lo largo del área (Figura 1 – Capítulo 4), las relaciones intra-específicas mostraron en general la independencia entre ellos (Figura 3 – Capítulo 4), especialmente los brinzales pequeños, ya que, en general, todos se agrupan en la parte superior de la parcela, mientras que entre los otros estadios de desarrollo quizá a largo plazo pudiera ser más evidente su comportamiento, pues con excepción de los juveniles grandes y los adultos que mostraron patrón de distribución aleatorio, el resto de los estadios fue significativamente agrupado a todas las distancias, lo que denota relaciones muy estrechas entre los estadios de desarrollo de la especie.

Al final, ya que el estudio de la regeneración de *F. grandifolia* subsp. *mexicana* en La Mojonera, fue abordado a través de la demografía de sus plántulas, la dinámica de sus estadios en un periodo de tiempo y sus patrones de distribución espacial en el área de estudio, puede pensarse que se contestaron varias interrogantes; sin embargo, como suele pasar cuando una investigación se adentra más en el problema, las preguntas que surgen pueden ser más que al inicio. Entre ellas: ¿Con qué periodicidad se presentan en La Mojonera los años semilleros y

cuál es la variación en la producción de semillas entre uno y otro? ¿Existen años de mayor producción? ¿Es suficiente la baja incorporación de plántulas de esta cohorte para mantener a la población? ¿Cuáles son los factores más determinantes en la supervivencia de las plántulas en este sitio? ¿De qué manera responderían las plántulas que se encuentran en la parte de mayor pendiente en la parcela a la presencia de un claro? ¿Con qué frecuencia y de qué tamaño son los claros que se abren en el dosel y que son los responsables en gran medida de la incorporación de individuos? ¿Cuál será la tasa de mortalidad a corto y largo plazo de esta alta densidad de brinzales pequeños que ahora se agrupan en la zona de mayor porcentaje de luz? ¿Qué tan fuertes son las atracciones o repulsiones entre los estadios de crecimiento de esta especie si la presencia de claros favorece la incorporación de nuevos individuos? ¿Juega algún papel la reproducción vegetativa a través de brotes de las raíces en esta población en la dominancia estructural de la especie en la comunidad?, entre otras. La respuesta a estas preguntas y muchas más sólo podrá ser contestada con el seguimiento del estudio a largo plazo y la propuesta de nuevas metodologías que permitan explorar más la dinámica de la regeneración de la población.

Sin lugar a dudas, el estudio de esta especie en un sitio considerado como el de mayor extensión y mejor conservación en su restringida distribución, implica un gran compromiso, pues esta investigación puede ser de las pocas desarrolladas en México con carácter de estudiar su dinámica. Por lo que sólo se pretende hacer una contribución para una zona que apenas comienza a ser estudiada y aunque los resultados no permiten hacer recomendaciones más allá de la conservación del área, por lo interesante que resulta su estudio para contestar las preguntas antes citadas, además de todas aquellas relacionadas más específicamente a la conservación del sitio, sí se considera que vale la pena su protección.

CAPITULO 6

LITERATURA CITADA

- Abe, M., H. Miguchi, y T. Nakashizuka. 2001. An interactive effect of simultaneous death of dwarf bamboo, canopy gap, and predatory rodents on beech regeneration. *Oecologia* 127:281-286.
- Agresti, A. 2002. *Categorical data analysis*. 2a ed. Wiley-Interscience. USA. 710 p.
- Akashi, N. 1997. Dispersion pattern and mortality of seed and seedling of *Fagus crenata* Blume in a cool temperate forest in Western Japan. *Ecological Research* 12:159-165.
- Alcántara, A. O. y V. I. Luna. 2001. Análisis florístico de dos áreas de bosque mesófilo de montaña en el estado de Hidalgo, México: Eloxochitlán y Tlahuelompa. *Acta Botánica Mexicana* 54:51-87.
- Álvarez-Aquino, C. 1997. Estudio poblacional de *Fagus mexicana* Martínez en Acatlán, Veracruz. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz, México. 81 p.
- Álvarez-Aquino, C. y G. Williams-Linera. 2002. Seedling bank dynamics of *Fagus grandifolia* var. *mexicana* before and after a mast year in a Mexican cloud forest. *Journal of Vegetation Science* 13:179-184.
- Álvarez-Buylla, R. E. y M. Martínez-Ramos. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of tropical pioneer tree. *Oecologia* 84:314-325.
- Ángeles-Pérez, G. y M. Sakimoto. 1999. Emergence-disappearance processes and mortality factors of current-year seedlings of *Abies firma* in a natural *Abies-Tsuga* forest, Wakayama. *Forest Research Kyoto* 71:27-33.
- Antos J. A. y R. Parish. 2002. Structure and dynamics of a nearly steady-state subalpine forest in south-central British Columbia, Canada. *Oecologia* 130:126-135.

- Arriaga, L. 1988. Gap dynamics of a tropical cloud forest in northeastern Mexico. *Biotropica* 20 (3):178-184.
- Augspurger, C. K. 1984. Offspring recruitment around tropical trees: changes in cohort distance with time. *OIKOS* 40:189-196.
- Augspurger, C. K. y C. K. Kelly. 1984. Pathogen mortality of tropical tree seedling: experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density, and light conditions. *Oecologia* 61:211-217.
- Baker, F. S. 1949. A revised tolerance table. *Journal of Forestry* 47:179-181.
- Bazzaz, F. A. 1979. The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10:351-371.
- Beaudet, M., C. Messier, y A. Leduc. 2004. Understorey light profiles in temperate deciduous forests: recovery process following selection cutting. *Journal of Ecology* 92:328-338.
- Bellingham, P. J., y E. V. J. Tanner. 2000. The influence of topography on tree growth, mortality, and recruitment in a tropical montane forest. *Biotropica* 32 (3):378-384.
- Berkowitz, A. R., C. D. Canham, y V. R. Kelly. 1995. Competition of tree seedling growth and survival in early successional communities. *Ecology* 76:1156-1158.
- Besag, J. 1977. Contribution to the discussion on Dr. Ripley's paper. *Journal of the Royal Statistical Society B* (39):193-195.
- Besag, J. y P. J. Diggle. 1977. Simple Monte Carlo tests for spatial pattern. *Applied Statistics* 26:327-333.
- Bloor, J. M. G. y P. Grubb. 2003. Growth and mortality in high and low light: trends among 15 shade-tolerant tropical rain forest tree species. *Journal of Ecology* 91: 77-85.
- Brokaw, N. V. L. 1982. The definition of treefall gap and its effect on measures of forest dynamics. *Biotropica* 11:158-160.

- Brokaw, N. V. L. 1987. Algunos aspectos importantes en el estudio de la demografía de plantas en los bosques tropicales. *Revista de Biología Tropical* 35 (suplemento 1): 205-206.
- Canham, C. D. 1988. Growth and canopy architecture of shade-tolerant trees: response to canopy gaps. *Ecology* 69 (3):786-795.
- Canham, C. D., A. C. Finzi, S. W. Pacala, y D. H. Burbank. 1994. Causes and consequences of resource heterogeneity in forests: interspecific variation in light transmission by canopy trees. *Canadian Journal of Forest Research* 24:337-349.
- Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México, pasado, presente y futuro. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México y Agrupación Sierra Madre. México. pp. 443-518.
- Chang-Ming, Z., Ch. Qing-Heng, Q. Yong-Kang y P. Kai-Wen. 2004. Structure and spatial pattern of a natural *Abies faxoniana* population on the eastern edge of Qinghai-Tibetan Plateau. *Acta Phytocologica Sinica* 28 (3):341-350.
- Chokkalingam, U., y A. White. 2001. Structure and spatial patterns of trees in old-growth northern hardwood and mixed forests of northern Maine. *Plant Ecology* 156:139-160.
- Clark, D. A. y D. B. Clark. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *The American Naturalist* 124 (6):769-788.
- Clark, D. A. y D. B. Clark. 1989. The role of physical damage in the seedling mortality regime of a Neotropical rain forest. *OIKOS* 55:225-230.
- Clark, J. S., B. Beckage, P. Camill, B. Cleveland, J. HillerRisLambers, J. Lichter, J. McLachlan, J. Mohan, y P. Wyckoff. 1999. Interpreting recruitment limitation in forests. *American Journal of Botany* 86 (1):1-16.

- Closset-Kopp, D., A. Schnitzler, y D. Aran. 2006. Dynamics in natural mixed-beech forest of the Upper Vosges. *Biodiversity and Conservation* 15:1063-1093.
- Cochran, G. W. 1980. Técnicas de muestreo. Compañía editorial continental. México. 513 p.
- Collet, C., O. Lanter, y M. Pardos. 2001. Effects of canopy opening on height and diameter growth in naturally regenerated beech seedlings. *Annals of Forest Science*. 58:127-134.
- Collins, S. L. y R. E. Good. 1987. The seedling regeneration niche: habitat structure of tree seedling in an oak-pine forest. *OIKOS* 48:89-98.
- Condit, R., S. P. Hubbell, y R. B. Foster. 1994. Density-dependence in two understory tree species in a Neotropical forest. *Ecology* 75:671-680.
- Connell, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *In*: den Boer P. J. y G. R. Gradwell (eds.). *Dynamics of populations. Proceeding of the Advanced Study Institute on Dynamics of Numbers in Populations*, Oosterbeek, 1970. Centre for Agriculture Publishing and Documentation. Wageningen. pp. 298-310.
- Cook, R. E. 1979. Patterns of juvenile mortality and recruitment in plants. *In*: Solbrig, O. T., S. Jain, G. B. Johnson, y P. H. Raven (eds.). *Topics in plant population biology*. Columbia University press. New York, USA. pp. 207-231.
- Cullen, L. E., G. H. Stewart, R. P. Duncan y J. G. Palmer. 2001. Disturbance and climate warming influences on New Zealand *Nothofagus* tree-line population dynamics. *Journal of Ecology* 89:1061-1071.
- Diggle, P. J. 1983. *Statistical analysis of spatial point patterns*. Academic Press, London, UK. 148 p.

- Dovciak, M., L. E. Frelich y P. B. Reich. 2001. Discordance in spatial patterns of white pine (*Pinus strobus*) size-classes in a patchy near-boreal forest. *Journal of Ecology* 89:280-291.
- Duncan, R. P. 1991. Competition and the coexistence of species in a mixed podocarp stand. *Journal of Ecology* 79:1073-1074.
- Duncan, R. P. 1993. Flood disturbance and the coexistence of species in a lowland podocarp forest, south Westland, New Zealand. *Journal of Ecology* 81:403-416.
- Ehnis, D. A. 1981. *Fagus mexicana* Martínez, su ecología e importancia. Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de México. 123 p.
- Erickson, O. y J. Ehrlen. 1992. Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations. *Oecologia* 91:360-364.
- Ern, H. 1976. Descripción de la vegetación montañosa en los estados de Puebla y Tlaxcala. Mueller-SAI, Chile. 128 p.
- Facelli, J. M. y S. T. A. Pickett. 1991. Indirect effects of litter on woody seedlings subject to herb competition. *OIKOS* 62:129-138.
- Fajardo, A. y R. de Graaf. 2004. Tree dynamics in canopy gaps in old-growth forest of *Nothofagus pumilio* in Southern Chile. *Plant Ecology* 173:95-105.
- Fisher, M. 2000. Software available for sophisticated spatial statistics. University of the South Pacific, Suva, Fiji.
- Fujita, T., A. Itaya, M. Miura, T. Manabe, y S. Yamamoto. 2003. Long-term canopy dynamics analysed by aerial photographs in a temperate old-growth evergreen broad-leaved forest. *Journal of Ecology* 91:686-693.
- Fulé, P. Z. y W. W. Covington. 1998. Spatial patterns of Mexican pine-oak forests under different recent fire regimes. *Plant Ecology* 134:197-209.

- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). 4a ed. Editado por la autora. México. 217 p.
- Glitzenstein, J. S., P. A. Harcombe, y D. R. Streng. 1986. Disturbance, succession, and maintenance of species diversity in an east Texas forest. *Ecological Monographs* 56:243-258.
- Greig-Smith, P. 1979. Pattern in vegetation. *Journal of ecology* 67:755-779.
- Hara, M. 1987. Analysis of seedling bank of a climax beech forest: ecological importance of seedling spouts. *Vegetatio* 71:67-74.
- Harcombe, P. A. 1987. Tree life tables: simple birth, growth, and death data encapsulates life histories and ecological roles. *Bioscience* 37: 557-568.
- Harper, J. L. 1977. Population biology of plants. Academic, Press. New York. USA. 892 p.
- Held, M. E. 1983. Pattern of beech regeneration in the east-central United States. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 110 (1):55-62.
- Hirayama, K. y M. Sakimoto. 2003. Regeneration of *Cryptomeria japonica* on a sloping topography in a cool-temperate mixed forest in the snowy region of Japan. *Canadian Journal of Forest Research*. 33:543-551.
- Houle, G. 1992. Spatial relationship between seed and seedling abundance and mortality in a deciduous forest of north-eastern north American. *Journal of Ecology* 80:99-108.
- Hunt, R. 1978. Plant growth analysis. The Institute of biology's studies in biology no. 96. Edward Arnold. London. 67 p.
- Hunt, R. 1982. Plant growth curves. The functional approach to plant growth analysis. Edward Arnold. London. 247 p.

- Hunt, R. 2002. A modern tool for classical plant growth analysis. *Annals of Botany* 90:485-488.
- Hutchings, M. J. 1986. The structure of plant populations. *In: Crawley (ed.). Plant ecology.* Blackwell scientific publications. pp. 97-136.
- Hyatt, L. A., M. S. Rosenberg, T. G Howard, G. Bole, W. Fang, J. Anastasia, K. Brown, R. Grella, K. Hinman, J. P. Kurdziel y J. Gurevitch. 2003. The distance dependence prediction of the Janzen-Connell hypothesis: a meta-analysis. *OIKOS* 103 (3):590-602.
- Ida, H., M. Hotta, y Y. Ezaki. 2004. Predispersal predation by rodents to beechnuts (*Fagus crenata* Blume). *Ecological Research* 19:503-509.
- IUCN, 2001. The IUCN Red List Categories and Criteria. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, World Conservation Union, Gland.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104 (940):201-528.
- Janzen, D. H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2:465-492.
- Janzen, D. H. 1978. Seedling patterns of tropical trees. *In: Tomlinson, P. B. y M. H. Zimmermann (eds.). Tropical trees as living systems,* Cambridge University Press, Cambridge, England. pp. 83-128.
- Jarillo, M. H. 2006. Estructura, distribución espacial y regeneración de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo. Tesis Maestría. Colegio de Postgraduados, Montecillo, Estado de México. México. 54 p.
- Jones, R. H. y R. R. Sharitz. 1989. Potential advantages and disadvantages of germinating early for trees in floodplain forests. *Oecologia* 81:443-449.

- Jones, R. H., B. Allen, y R. R. Sharitz. 1997. Why do early-emerging seedlings have survival advantage?: a test using *Acer rubrum* (Aceraceae). *American Journal of Botany* 84:1714-1718.
- Jones, R. H., R. R. Sharitz, P. M. Dixon, D. S. Segal, y R. L. Schneider. 1994. Woody plant regeneration in four floodplain forests. *Ecological Monographs* 64:345-367.
- Kenkel, N. C, M. L. Hendrie y I. E. Bella. 1997. A long-term study of *Pinus banksiana* population dynamics. *Journal of Vegetation Science* 8:241-254.
- Kenkel, N. C. 1988. Pattern of self-thinning in jack pine: testing the random mortality hypothesis. *Ecology* 69:1017-1024.
- King, D. A. 1990. The adaptive significance of tree height. *American Naturalist* 135:809-828.
- Kitajima, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia* 98:419-428.
- Kobe, R. K. y D. Coates. 1997. Model of sapling mortality as a function of growth to characterize interspecific variation in shade tolerance of eight tree species of northwestern British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research* 27:227-236.
- Kobe, R. K., S. W. Pacala, J. A. Sirlander Jr., y C. D. Canham. 1995. Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. *Ecological Applications* 5 (2):517-532.
- Kozlowski, T. T. 2002. Physiological ecology of natural regeneration of harvested and disturbed forest stands: implications for forest management. *Forest Ecology and Management* 158:195-221.
- Kubota, Y., Y. Konno, y T. Hiura. 1994. Stand structure and growth patterns of understorey trees in a coniferous forest, Taisetsuzan National Park northern Japan. *Ecological Research* 9:333-341.

- Laessle, A. M. 1965. Spacing and competition in natural stands of sand pine. *Ecology* 46:65-72.
- Legendre, P. y M. Fortín. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80:107-138.
- Lieberman, D. y M. Lieberman. 1987. Forest growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969-1982). *Journal of Tropical Ecology* 3, 4 (Suplemento especial):347-358.
- Lieberman, M., D. Liberman, y R. Peralta. 1989. Forest are not just swiss cheese: canopy stereogeometry of non-gaps in tropical forest. *Ecology* 70:550-552.
- Lin, J., P. A. Harcombe, y M. R. Fulton. 2002. Sapling growth and survivorship as a function of light in a mesic forest of southeast Texas. USA. *Oecologia* 132:428-235.
- Llambi, D. L., R. Law y A. Hodge. 2004. Temporal changes in local spatial structure of late-successional species: establishment of an Andean caulescent rosette plant. *Journal of ecology* 92:122-131.
- Long, A. y M. Heath. 1991. Flora of the El Triunfo Biosphere Reserve, Chiapas, Mexico: A preliminary floristic Inventory and the plant communities of Polygon 1. *Anales del Instituto de Biología, Serie Botánica* 62 (2):133-172.
- Luna, V. I. y A. O. Alcántara. 2004. Florística del bosque mesófilo de montaña de Hidalgo. *In*: Luna, V. I., J. J. Morrone, y D. Espinosa (eds.). *Biodiversidad de las Sierra Madre Oriental*, Las prensas de Ciencias. México. pp. 169-191.
- Martínez, M. 1939. Una nueva especie de haya, descubierta en México. *México Forestal* 17:66.
- Matteucci, S. D. y A. Colman. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. Serie de Biología. Monografía No. 22.

- Messier, C., R. Doucet, J. Ruel, Y. Claveau, C. Kelly, y M. J. Lechowicz. 1999. Functional Ecology of advance regeneration in relation to light in boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research* 29:812-823.
- Miranda, F. y A. J. Sharp. 1950. Characteristics of the vegetation in certain temperate regions of eastern Mexico. *Ecology* 31 (3):313-333.
- Moles, T. A y M. Westoby. 2004. What do seedling die from and what are the implications for evolution of seed size? *OIKOS* 106:193-199.
- Mori, A. y H. Takeda. 2004. Effects of disturbed canopy structure on population structure and species coexistence in an old-growth subalpine forest in central Japan. *Forest Ecology and Management* 200:89-100.
- Morisita, M. 1959a. Measuring of the dispersion of individuals and analysis of distributional patterns. *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ., Ser. E. (Biol.)* 2:215-235.
- Morisita, M. 1959b. Measuring interespecific association and similarity between communities. *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ., Ser. E. (Biol.)* 3:65-80.
- Nakashizuka, T. 1984. Regeneration process of climax beech (*Fagus crenata* Blume) forests IV. Gap formation. *Japanese Journal of Ecology* 34:75-85.
- Nakashizuka, T. 1987. Regeneration dynamics of beech forests in Japan. *Vegetatio* 69:169-175.
- Nanami, S., H. Kawaguchi y T. Yamakura. 1999. Dioecy-induced spatial patterns of two codominant tree species, *Podocarpus nagi* and *Neolitsea aciculata*. *Journal of Ecology* 87:678-687.
- Ne'eman, G., H. Lahay y I. Izhaki. 1992. Spatial pattern of seedlings 1 year after fire in a Mediterranean pine forest. *Oecologia* 91:365-370.

- Nilsson, G. S. 1985. Ecological and evolutionary interactions between reproduction of beech *Fagus sylvatica* and seed eating animals. OIKOS 44:157-164.
- Nilsson, G. S. y U. Wästljung. 1987. Seed predation and cross-pollination in mast-seedling beech (*Fagus sylvatica*) patches. Ecology 68:260-265.
- Packer, A. y K. Clay. 2000. Soil pathogens and spatial patterns of seedling mortality in a temperate tree. Nature 404:278-281.
- Pérez-Rodríguez, P. M., 1999. Las hayas de México, monografía de *Fagus grandifolia* spp. *mexicana*. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, México. 51 p.
- Pérez-Rodríguez, P.M., 1994. Revisión sobre el conocimiento dendrológico silvícola y un censo de las poblaciones actuales del género *Fagus* en México. Tesis de Maestría. UNAM. México.
- Peters, R., T. Nakashizuka, y T. Okhubo. 1992. Regeneration and development beech-dwarf bamboo forest in Japan. Forest Ecology and Management 55:35-50.
- Peters, R. 1995. Architecture and development of Mexican beech forest. In: Peet, E. O., R. K. Masuzawa, T. Yamada, L. Fijwara, y P. F. Maycock (eds.). Vegetation Science in Forestry, Kluwer Academic Pub. The Netherlands. pp. 325-343.
- Peters, R. 1997. Beech forests. Kluwer Academic Pub Netherlands. 169 p.
- Pielou, E. C. 1977. Mathematical ecology. John Wiley and Sons, New York.
- Poage, N. J. y D. R. Peart. 1993. The radial growth responses of American beech (*Fagus grandifolia*) to small canopy gaps in a northern hardwood forest. Bulletin of the Torrey Botanical Club 120 (1):45-48.
- Ripley, B.D. 1977. Modeling spatial patterns. Journal of the Royal Statistical Society B, 39:172-212.

- Rowden, A., A. Robertson, T. Allnutt, S. Heredia, G. Williams-Linera., y A. C. Newton. 2004. Conservation genetics of Mexican beech, *Fagus grandifolia* var. *mexicana*. Conservation Genetics 5:475-484.
- Sarukhán, J., D. Piñero, M. Martínez-Ramos. 1985. Plant demography: a community-level interpretation. In: White, J. (ed.). Studies on plant demography: a Festschrift for John L. Harper. Academic Press Inc. pp. 15-31.
- SAS Institute Inc. 1997. SAS/STAT User Guide, Ver.6, 4a ed., vol. 2. Cary North Carolina, USA.
- Seiwa, K. 1998. Advantages of early germination for growth and survival of seedling of *Acer mono* under different overstorey phenologies in deciduous broad-leaved forest. Journal of Ecology 86:219-228.
- Servicio Meteorológico Nacional. 1975. Normales climatológicas. Dirección General de Geografía y Meteorología. Secretaría de Agricultura y Ganadería. México.
- Shibata, M. y T. Nakashizuka. 1995. Seed and seedling demography of four co-occurring *Carpinus* species in a temperate deciduous forest. Ecology 76:099-1108.
- Schupp, E. W. 1990. Annual variation in seedfall, postdispersal predation, and recruitment of a Neotropical tree. Ecology 71:504-515.
- Silvertown, J. 1987. Introduction to plant Population Ecology. Second edition. Longman Scientific and Technical. 229 p.
- Silvertown, J. y D. Charlesworth. 2001. Introduction to plant population biology. Fourth edition. Blackwell science. 347 p.
- Sork, V. L. 1993. Evolutionary ecology of mast-seeding in temperate and tropical oaks (*Quercus* spp.) Vegetatio 107/108:133-147.

- Sosa, V. J. y H. Puig. 1987. Regeneración del estrato arbóreo en bosque mesófilo de montaña. *In*: Puig, H. y R. Bracho (eds.). El bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas. Instituto de Ecología, México. pp.107-133.
- Sterner, R. W., C. A. Ribic y G. E. Schatz. 1986. Testing for life historical changes in spatial patterns of four tropical tree species. *Journal of Ecology* 74: 621-633.
- Swaine, M. D., D. Lieberman, y F. E. Putz. 1987. The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. *Journal of Tropical Ecology* 3, 4 (Suplemento especial):359-366.
- Szwagrzyk, J., J. Szewczyk, y J. Bodziarezyk. 2001. Dynamics of seedling banks in beech forest: results of a 10-year study on germination, growth and survival. *Forest Ecology and Management* 141:237-250.
- Taylor, M. K. y L. W. Aarssen. 1989. Neighbor effects in mast year seedlings of *Acer saccharum*. *American Journal of Botany* 76:546-554.
- Téllez-Valdés, O., P. Dávila-Aranda, y R. Lira-Saade. 2006. The effects of climate change on the long-term conservation of *Fagus grandifolia* var. *mexicana*, an important species of the Cloud Forest in Eastern Mexico. *Biodiversity and Conservation* 15:1095-1107.
- Tomita, M., Y. Hirabuki, y K. Seiwa. 2002. Post-dispersal changes in the spatial distribution of *Fagus crenata* seeds. *Ecology* 83:1560-1565.
- Uriarte, M., R. Condit, C. D. Canham y S. P. Hubbell. 2004. A spatial explicit model of sapling growth in a tropical forest: does the identity of neighbours matter? *Journal of Ecology* 92:348-360.
- Vovides, A. P., V. Luna, y G. Medina. 1997. Relación de algunas plantas y hongos mexicanos raros, amenazados o en peligro de extinción y sugerencias para su conservación. *Acta Botánica Mexicana* 39:1-42.

- Wada, N. y E. Ribbens. 1997. Japanese maple (*Acer palmatum* var. *matsumurae*, Aceraceae) recruitment patterns: seeds, seedlings, and sapling in relation to conspecific adult neighbors. *American Journal of Botany* 84 (9):1294-1300.
- Ward, R. T. 1961. Some aspects of regeneration habitats of the American beech. *Ecology* 42:828-832.
- Whitmore, T. C. 1990. An introduction to topical rainforests. Clarendon. Oxford, England. 226 p.
- Williams-Linera, G., A. Rowden, y A. C. Newton. 2003. Distribution and stand characteristics of relict population of Mexican beech (*Fagus grandifolia* var. *mexicana*). *Biological Conservation* 109:27-36.
- Williams-Linera, G., M. Duvell, y C. Alvarez-Aquino, 2000. A relict population of *Fagus grandifolia* var. *mexicana* at the Acatlan Volcano, Mexico: structure, phenology, litterfall and dendroecology. *Journal of Biogeography* 21:1297-1309.
- Wright, I. J. y M. Westoby. 1999. Differences in seedling growth behaviour among species: trait correlations across species, and trait shifts along nutrient compared to rainfall gradients. *Journal of Ecology* 87:85-97.
- Yamamoto, S. 1992. The gap in forest dynamics. *The Botanical Magazine, Tokyo* 105:375-383
- Yasaka, M., K. Terazawa, H. Koyama, y H. Kon. 2003. Masting behavior of *Fagus crenata* in northern Japan: spatial synchrony and pre-dispersal seed predation. *Forest Ecology and Management* 184:227-284.