

Gradientes ambientales en el establecimiento de poblaciones relictas de *Acer saccharum* subsp. *skutchii* y *Podocarpus reichei* en el occidente de México

YALMA L. VARGAS-RODRIGUEZ¹, J. ANTONIO VÁZQUEZ-GARCÍA² Y WILLIAM J. PLATT¹

¹107 Life Sciences Building, Department of Biological Sciences, Louisiana State University, Baton Rouge 70803, Louisiana, U.S.

²Departamento de Botánica y Zoología

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias,

Universidad de Guadalajara

km 15 carretera Guadalajara-Nogales, Las Agujas,

Apdo. 45110 Zapopan, Jalisco, México.

Resumen

Nosotros examinamos si tuvo lugar una regeneración exitosa en una comunidad relicto recientemente descubierta, dominada por *Acer saccharum* subsp. *skutchii* (arce o "maple") y *Podocarpus reichei* (podocarp), ambas listadas en la Norma Oficial Mexicana. También examinamos cuales variables pueden explicar la organización de estas comunidades. El arco y podocarp mostraron un patrón de "J" invertida, en su distribución de alturas, lo cual sugiere una regeneración exitosa. 1) la ordenación Bray-Curtis en 10 parcelas usando densidad, mostró: a) que el eje 1 de plántulas fue explicado por Ca y por Ca y Mg, mientras que el eje 2 fue explicado por capacidad de intercambio catiónico (CIC). 2) La ordenación de Bray-Curtis usando altura de plántulas y juveniles mostró que el eje 1 fue explicado por la textura arenosa. 3) el análisis de gradientes directo mostró: a) que la densidad de plántulas de *Podocarpus reichei* fue explicada por K, mientras que la altura de plántulas y juveniles de *Podocarpus* fue explicada por la textura arenosa. b) la altura de plántulas y juveniles de arco fue explicada por pH. La densidad de plántulas fue favorecida por Ca y Ca+Mg, esto es consistente con la noción de que la dominancia apical y la fotosíntesis son promovidas por Ca y Mg respectivamente, favoreciendo la sobrevivencia y el mantenimiento bajo la sombra. Para juveniles, la textura del suelo fue también relevante, sugiriendo que los limos más ricos en nutrientes y más húmedos son importantes para la densidad de juveniles y así como para la altura de plántulas y juveniles.

Abstract

We examined whether successful regeneration has taken place in a recently discovered relict community of *A. saccharum* subsp. *skutchii* (maple) and *P. reichei* (podocarp), forest dominants that are listed in the Mexican Endangered Species Act. In addition, we explore what environmental variables might explain variation in species density. Maple and podocarp presented inverted "J" height distributions, suggesting successful regeneration. 1) Bray-Curtis-ordinations of ten plots using density showed: a) axis 1 of seedlings was explained by soluble Ca ($r = 0.842$, $p < 0.01$) and by Ca+Mg ($r = 0.816$, $p < 0.01$), while axis 2 was explained by K ($r = -0.886$, $p < 0.01$); b) Axis 1 of saplings was explained by sand ($r = -0.776$, $p < 0.01$), silt ($r = 0.867$, $p < 0.01$), Ca+Mg ($r = 0.768$, $p < 0.01$), while axis 2 was explained by cation exchange capacity (CIC) ($r = 0.832$, $p < 0.01$). 2) Bray-Curtis-ordination using height for seedlings and saplings together showed axis 1 was explained by sand ($r = -0.774$, $p < 0.01$). 3) direct gradient analyses showed: a) podocarp seedlings density was explained by K ($r = -0.84$, $p < 0.01$), while height of podocarp seedlings and saplings together was explained by sand ($r = .799$, $p < 0.01$); b) height of maple seedlings and saplings was explained by pH ($r = 0.767$, $p < 0.01$). Seedling density is favored by Ca and Ca+Mg, this is consistent with the notion that apical dominance and photosynthesis are promoted by Ca and Mg respectively, favoring survival and maintenance under shade. For saplings, soil texture was relevant too, suggesting that nutrient-rich and more humid silt soils are important for density of saplings and height of seedlings and saplings.

Introducción

La estructura del dosel arbóreo y la dinámica de claros del bosque afectan la distribución y composición de especies en las comunidades vegetales (Whitmore

1989). Las diferencias en los tamaños de claros pueden producir variación en la composición de especies (Brokaw & Scheiner 1989, Spies & Franklin 1989,

Poulson & Platt 1989, Connell 1989, Svenning 2000, Arriaga 1998). Por otro lado, también existe evidencia de muchas especies de árboles que no presentan preferencia por establecerse en claros de diferentes tamaños, tampoco en zonas particulares dentro de los claros (Carvalho et al. 2000). Sin embargo, la estructura de la comunidad de juveniles de claros en un bosque mesófilo (bmm) sí muestra diferencias entre sitios con diferente suelo y topografía (con variación en el régimen de agua y en la fertilidad natural del suelo). Estas variables tienen una mayor influencia durante el establecimiento de árboles en claros (Carvalho et al. 2000). Estudios recientes en bosques tropicales muestran que los claros juegan un papel neutral en el mantenimiento de la diversidad de especies y sólo incrementan el rango de establecimiento de plántulas. Por lo tanto, la composición de especies en los claros está influenciada por limitantes en el proceso de reclutamiento (Hubbell et al. 1999).

Varias especies del género *Acer* muestran respuestas significativas a variaciones lumínicas. Por ejemplo, *Acer rubrum* responde a la apertura de claros con incremento de la densidad de plántulas (Canham 1989). El porcentaje de luz filtrada (1-2%) en claros de más de 500 m² es suficiente para liberar el crecimiento de plántulas y juveniles suprimidos (Marks & Gardescu 1998). Este patrón es consistente con lo descrito por Wilder et al. (1999), los juveniles de *A. saccharum* pueden estar mejor adaptados para su crecimiento en claros, su sobrevivencia depende de sitios con disponibilidad de luz alta más que de una falta de reclutamiento inicial.

El disturbio, la altitud, la topografía y la pendiente también pueden determinar los patrones de regeneración de los bosques. Estos factores demostraron estar relacionados a la distribución de plántulas en un bosque mixto de encino (Figueroa y Olvera 2000). Por otro lado, los ataques de patógenos, más que el disturbio, como los huracanes, puede explicar la baja densidad de árboles de ciertas especies (Arriaga 2000).

La regeneración de algunas especies de bmm como *P. reichei* es favorecida por un régimen de disturbio (Arriaga 2000). Esta especie puede formar bancos de semillas (Sosa & Puig 1987). Norton (1991), reportó mayor densidad de plántulas y juveniles de *Podocarpus* bajo árboles angiospermas, que bajo árboles de *Podocarpus*. Esto en parte puede ser debido a la dispersión de semillas lejos de los árboles padres y a la más alta irradiancia del piso del bosque de debajo de la copa de los árboles de angiospermas que del dosel de los *Podocarpus*. La asociación positiva observada entre

la regeneración de *Podocarpus* y el dosel de los árboles de angiospermas sugiere que los árboles angiospermas juegan un papel principal en este bosque de Nueva Zelanda.

Las propiedades del suelo como la disponibilidad de P, toxicidad de Al, drenaje, capacidad de retención de agua y la disponibilidad de K, Ca y Mg muy probablemente influyen la composición de especies en bosques tropicales de tierras bajas. El pH del suelo es muy importante porque varía inversamente con la toxicidad de Al y directamente con la disponibilidad de cationes principalmente por debajo de pH 5.3. El tamaño y arreglo de los poros del suelo son importantes también porque determinan la capacidad del suelo de infiltrar el agua, tasas de drenaje y aereación, las cuales afectan a las plantas (Sollins 1998, McCarthy et al. 2001). Se ha encontrado además, que muchos bosques de tierras bajas son limitados en su crecimiento por P y muchos bosques de montaña son limitados por N (Tanner et al. 1998).

En algunas ocasiones, la disponibilidad de N no tiene influencia sobre la sobrevivencia de especies tolerantes a la sombra, sino que es más importante la presencia de semillas grandes y en el caso de especies intolerantes a la sombra, las especies con hojas anchas en suelo ricos compiten mejor interespecíficamente (Walters & Reich 2000). Sin embargo, Horsley et al. (2000), reportan que la mortalidad de *Acer saccharum*, estuvo asociada con los niveles foliares de Mg y Mn y su historial de defoliación. Peterson & Pickett (2000) encontraron que la sobrevivencia de plántulas de *Acer rubrum* fue baja en donde había herbivoría por mamíferos. El crecimiento de las plántulas se incrementó donde ellas estaban protegidas de la herbivoría. Canham et al. (1994), documenta que los efectos del ramoneo en la mortalidad de plántulas varía en respuesta a factores como época del ramoneo, intensidad, frecuencia, ambiente luminoso y la especie de planta. Esto sugiere que una generalización robusta a cerca del efecto del ramoneo por mamíferos sobre la regeneración árboles en el bosque requiere de estudios comparativos con un amplio rango de especies y hábitats.

La cañada El Refugio (Talpa de Allende, Jalisco, México) es una localidad descrita recientemente de *Acer saccharum* subsp. *skutchii* para Jalisco (Vázquez et al. 2000). *Acer saccharum* ssp. *skutchii* y *Podocarpus reichei*, ambos creciendo en la misma cañada, tienen los valores de importancia más altos en el bmm (Vázquez et al. 2000), la estructura diamétrica y de altura de los renuevos fue del tipo de "J" invertida. Tienen distribución fragmentaria y su límite de

distribución se encuentra en el occidente de México. Ambas especies se encuentran en la NOM. Se sugiere que esta localidad ha funcionado como un refugio de la flora del Pleistoceno ya que se registran la mayoría de los géneros característicos del bmm en el occidente de México, arbolado de viejo crecimiento, regeneración abundante del estrato arbóreo y la presencia de especies como *Acer saccharum* ssp. *skutchii* y *Magnolia pacifica*. De un total de 28 especies de árboles en una superficie de 0.2 ha, 21% de las especies presentes en la cañada El Refugio (Talpa de Allende) son consideradas en peligro de extinción, 20% endémicas al occidente de México. Además se reporta que son usadas como madera fina (*Acer saccharum* subsp. *skutchii*) y para la extracción de pulpa y cercas vivas (*Podocarpus reichei*) (Ortega Escalona y Castillo Campos 1996). El área de la cañada El Refugio se encuentra amenazada por aprovechamientos forestales, intentos de establecer cultivos ilegales, incendios forestales, ganadería, resinación de pino, desmontes para la introducción de electricidad, y por la frecuente visita de peregrinos a la virgen de Talpa.

Debido a la relevancia de estas especies en la comunidad de bmm recientemente descrita se pretende conocer cuales son las condiciones de sitio que determinan la presencia de regeneración natural de *Acer saccharum* subsp. *skutchii* y *Podocarpus reichei* en la cañada El Refugio (Talpa de Allende). Las preguntas a contestar son: 1. ¿Cuál es la estructura (densidad y altura) de las especies en los diferentes sitios?, 2. ¿Cuál es la relación entre la regeneración de *A. saccharum* subsp. *skutchii* y *P. reichei* con algunas condiciones del sitio como luz (apertura del dosel), pendiente, suelo (textura, capacidad de intercambio catiónico, nutrimentos, pH, materia orgánica), exposición, topografía, fisiografía y perturbaciones?

Metodología

ÁREA DE ESTUDIO

El sitio de estudio se ubica en la cañada «El Refugio», al noroeste de la Cumbre de Guadalupe, municipio de Talpa de Allende, aproximadamente a 20° 12' de latitud N y 104° 15' de longitud W y a 1800 m s.n.m. El clima es Cw2 subhúmedo templado (García 1997). La temperatura media anual registrada en Talpa de Allende es de 21°C y la precipitación pluvial de 1,002.9 mm promedio al año. Las rocas son ígneas extrusivas ácidas y datan del Cretácico (CETENAL, 1975). El tipo de suelo predominante es regosol distríco, el suelo secundario es cambisol crómico y feozem háplico

(CETENAL, 1976). Se registran 60 especies arbóreas en la cañada, características del bmm, entre ellas *Magnolia pacifica* subsp. *pacifica*, *Matudaea trinervia*, *Alchornea latifolia*, *Cleyera integrifolia*, *Carpinus tropicalis*, *Symplocos citraea*, *Zinowewia concina*, *Clusia salvini*, *Abies guatemalensis* var. *jaliscana*, *Cyathea costaricensis*. Los géneros *Quercus* y *Pinus* son los más ricos en especies. 24% de los géneros tienen afinidad pantropical, 32% boreal y 18% neotropical (Vázquez et al. 2000). 21% de las especies presentes en la cañada El Refugio (Talpa de Allende) son consideradas en peligro de extinción, 20% endémicas al occidente de México. Un total de 28 especies de árboles en una superficie de 0.2 ha.

TRABAJO DE CAMPO

Se realizó un muestreo de un sitio de 0.1 ha, el cual consistió de 10 círculos de 100 m² y de 5.64 m de radio, con arreglo aleatorio estratificado en una cuadrícula de 20 secciones dentro de un rectángulo de 60 por 48. El muestreo se realizó durante el mes de diciembre de 2000. Se midieron y registraron (especie, número de individuo, altura y en su caso diámetro a la altura del pecho) todos los individuos de *A. saccharum* subsp. *skutchii* y *P. reichei* presentes en cada círculo. Se anotó el diámetro de todos los individuos mayores de 2.5 cm de dap y la altura a aquellos menores de 2.5 cm de dap. Se consideró árbol a aquellos individuos con diámetro mayor a 2.5 cm de dap; juveniles a los individuos <2.5 cm dap y >1.30 m de altura y plántulas a individuos <1.30 m de altura. La altura de las plántulas se dividió en las siguientes categorías: 0-30 cm, 31-70 cm y de 71 cm-1.30 m (Olvera et al. 1996).

En el centro de cada círculo se tomaron cuatro medidas de luz con un densiómetro, cada medida fue orientada a un punto cardinal, las que se promediaron y se obtuvo la superficie no ocupada por el dosel. En cada círculo se registraron como variables cuantitativas la apertura del dosel arbóreo, con densiómetro y pendiente. Como variables cualitativas se registraron la altitud y coordenadas del sitio por medio de un GPS. Las especies que componen el dosel, exposición, fisiografía (parteaguas, meseta, ladera inferior, ladera media, ladera superior, bajo o dolina) y perturbaciones (incendios, erosión, pastoreo, árboles derribados por el viento o desramados) (Olvera et al. 1996). Se tomó una muestra de suelo en cada círculo, a una profundidad de 20 cm, y se analizaron las siguientes variables: la textura, capacidad de intercambio catiónico, nutrimentos, pH y materia orgánica.

ANÁLISIS DE DATOS

Ordenación. Se realizó un análisis de Bray-Curtis varianza regresión en plántulas, juveniles y árboles de manera separada. Se usaron cuatro matrices para la ordenación sociológica; tres matrices con datos cuantitativos (densidad, altura y área basal) y una matriz ambiental incluyendo 22 variables cuantitativas de porcentaje de apertura de claros, pendiente, perturbaciones, arena, arcilla, limo, agua aprovechable, materia orgánica, capacidad de intercambio catiónico (Ca+Mg, Ca, Mg, Na, K), pH, nutrimentos (NH₃, NH₄, P, K, Ca, Mg, Manganeseo) y dos variables cualitativas: exposición y fisiografía.

Relación densidad de plantas y claros. Para conocer la relación entre la densidad de plántulas y juveniles de *A. saccharum* subsp. *skutchii* y *P. reichei* con el porcentaje de apertura del dosel de los árboles, se empleó una regresión lineal simple.

Estructura. Para conocer las características estructurales de las dos especies estudiadas en 0.1 ha, se obtuvo la densidad de individuos en cada clase diamétrica y de altura. Se calculó el área basal por árbol adulto y su distribución diamétrica y la distribución en clases de alturas para plántulas y juveniles de cada especie.

Resultados

DENSIDAD DE PLÁNTULAS

Ordenación indirecta. Los círculos 8 y 5 fueron los puntos extremos para el eje 1, los cuales extrajeron el 45.14% de la matriz de distancia original; este eje fue explicado por Ca+Mg ($r=.816$, $n=8$, $p<.01$), Ca ($r=.842$, $n=8$, $p<.01$). Los círculos 6 y 12 fueron los puntos extremos para el eje 2, los cuales extrajeron el 27.28% de la matriz de distancia original; este eje fue explicado por K ($r=.866$, $n=8$, $p<.01$). Los círculos 5 y 20 fueron los puntos extremos para el eje 3, los cuales extrajeron el 20.05% de la matriz de distancia original; este eje no fue explicado por ninguna variable.

Ordenación directa. La densidad de plántulas de *P. reichei* mostró una relación significativa con K ($r=.841$, $p<.01$), Ca ($r=.769$, $p<.01$).

JUVENILES

Ordenación indirecta. Los círculos 12 y 19 fueron los puntos extremos para el eje 1, los cuales extrajeron el 59.81% de la distancia original; este eje fue explicado por arena ($r=.776$, $n=8$, $p<.01$), limo ($r=.867$, $n=8$, $p<.01$) y por Ca+Mg ($r=.768$, $n=8$, $p<.01$).

Los círculos 6 y 18 fueron los puntos extremos para el eje 2, los cuales extrajeron el 17.34% de la distancia original; este eje fue explicado por CIC ($r=.832$, $n=8$, $p<.01$).

Los círculos 9 y 11 fueron los puntos extremos para el eje 3, los cuales extrajeron el 17.98% de la distancia original; este eje no fue explicado por las variables medidas.

Ordenación directa. La densidad de juveniles de *P. reichei* mostró una relación significativa con la arena ($r=.765$, $p<.01$).

ADULTOS

Ordenación indirecta. Los círculos 19 y 5 fueron los puntos extremos para el eje 1, los cuales extrajeron el 51.98% de la matriz de distancia original; este eje fue explicado por Ca+Mg ($r=.664$, $n=8$, $p<.05$).

Los círculos 19 y 20 fueron los puntos extremos para el eje 2, los cuales extrajeron el 45.64% de la matriz de distancia original; este eje fue explicado por materia orgánica ($r=.690$, $n=8$, $p<.05$).

Los círculos 8 y 20 fueron los puntos extremos para el eje 3, los cuales extrajeron el 2.16% de la matriz de distancia original; este eje fue explicado por arcilla ($r=.654$, $n=8$, $p<.05$).

ALTURA, PLÁNTULAS Y JUVENILES

Ordenación indirecta. Los círculos 11 y 19 fueron elegidos como extremos para el eje 1, el cual extrajo el 79.45% de la matriz de distancia original; este eje fue explicado por la arena ($r=.774$, $n=8$, $p<.01$).

Los círculos 20 y 6 fueron elegidos como puntos extremos para el eje 2, el cual extrajo el 14.70% de la matriz de distancia original, este eje fue explicado por la arcilla ($r=.662$, $n=8$, $p<.05$).

Los círculos 8 y 12 fueron elegidos como puntos extremos para el eje 3, el cual extrajo el 5.81% de la matriz de distancia original, este eje fue explicado por pH ($r=.653$, $n=8$, $p<.05$).

Ordenación directa. La altura de las plántulas y juveniles de *A. saccharum* subsp. *skutchii* mostró una relación significativa con pH ($r=.767$, $p<.01$) y una relación no significativa con la arena y la arcilla.

La altura de las plántulas y juveniles de *P. reichei* mostró una relación significativa con la arena ($r=.799$, $p<.01$).

RELACIÓN DENSIDAD DE PLANTAS Y CLAROS

No se encontró una relación significativa entre la densidad de plántulas, juveniles y árboles adultos de *A.*

saccharum subsp. *skutchii* con el porcentaje de la apertura del dosel arbóreo; tomando la densidad como variable dependiente.

Se encontró una relación significativa ($r=0.6280$, $n=8$, $p<0.1$) de la densidad de plántulas de *P. reichei* con la apertura del dosel arbóreo (figura 1). Analizando la relación de la densidad de individuos en la categoría de 0-30 cm de altura, se encontró una relación significativa con la apertura del dosel arbóreo ($r=0.6161$, $n=8$, $p<0.1$). Ninguna otra categoría de altura o diamétrica de *P. reichei* mostró una relación significativa con la apertura del dosel de árboles (figura 1).

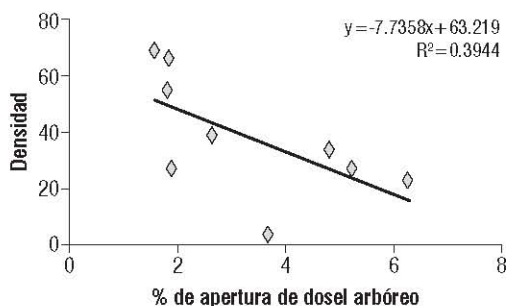


Figura 1. La densidad de plántulas de *Podocarpus reichei* disminuye con el incremento de la apertura del dosel arbóreo.

ESTRUCTURA DE LA POBLACIÓN

En el estado de plántula, específicamente en la categoría de altura de 0-30 cm *A. saccharum* subsp. *skutchii* y *P. reichei* mostraron mayor densidad. *A. saccharum* subsp. *skutchii* registró 731 individuos en los diez círculos muestreados, siendo el de mayor densidad el círculo 12. *P. reichei* registró 384 individuos en los diez círculos muestreados, siendo también el círculo 12 el que presentó mayor densidad.

En el estado juvenil la densidad fue menor que en el estado de plántula para ambas especies. *P. reichei* registró la mayor densidad (52 individuos) y *A. saccharum* subsp. *skutchii* menor densidad comparada con *P. reichei* (23 individuos).

En el estado adulto la densidad fue menor que en las categorías anteriores para ambas especies. *P. reichei* fue el más abundante, con 49 individuos y *A. saccharum* subsp. *skutchii* con dos individuos.

A. saccharum subsp. *skutchii* y *P. reichei* presentan una distribución en forma de "J" invertida, presentando una población con numerosos individuos en las

categorías de altura pequeñas y rápidamente decreciendo el número de individuos en clases de alturas y diamétricas mayores. Se considera que estas especies presentan una "buena regeneración", con muchas plántulas con la capacidad de crecer a juveniles.

Discusión

Las variables de suelo explicaron la mayor parte de la variación en densidad y distribución de *A. saccharum* subsp. *skutchii* y *Podocarpus reichei*. La dominancia apical y fotosíntesis favorecida por Ca y Mg respectivamente, promueven la sobrevivencia de plántulas y su mantenimiento bajo condiciones de sombra. Interacciones en el suelo, como la colonización de raíces por micorrizas tiene una influencia directa en la regeneración de *A. saccharum*, la colonización se incrementa con Mn (Schier & McQueattie 2000) y con el pH (Coughlan et al. 2000), pero también pueden aparecer síntomas de toxicidad al Mn en plántulas bajo ciertas cantidades de Mn. En estudios de invernadero, el Mn puede afectar la regeneración disminuyendo la densidad del maple (Schier & McQueattie 2000). Por otro lado, los niveles foliares de Mg y Mn y su nivel de defoliación pueden determinar la persistencia de la regeneración de maple (Horsley et al. 2000). La humedad del suelo no fue registrada, por lo que se sugiere que en estudios posteriores se analice, ya que puede ser una variable más relevante para la persistencia de la regeneración de arce y *Podocarpus*.

La distribución de tamaños de altura de la regeneración de ambas especies sugiere que la baja densidad de juveniles y árboles adultos refleja la extracción de *A. saccharum* subsp. *skutchii* y *P. reichei* con fines comerciales en años anteriores y la creación de brechas cercanas a la cañada.

Este trabajo propone que las variables de suelo son más importantes para el establecimiento exitoso del arce en la cañada de Talpa de Allende. Por otro lado, se plantea que las condiciones lumínicas, específicamente las creadas por claros del dosel pequeños, son determinantes para el establecimiento y persistencia de la regeneración del podocarpus. Las modificaciones en el microambiente de la cañada como resultado de la extracción forestal de los bosques adyacentes (fragmentación y efecto de borde), pueden afectar negativamente las poblaciones de arce y podocarpus aumentando así su mortalidad y revirtiendo la tendencia actual de crecimiento poblacional.

Estos resultados sugieren: 1) que Ca, Mg y K juegan un papel importante para la regeneración de

ambos, arce y podocarp. Una constante lixiviación del suelo puede estar causando la observada acidez en las 10 parcelas, las cuales en consecuencia tienen un efecto pronunciado en la disponibilidad de nutrientes. Por lo tanto, la disponibilidad de Ca, Mg, y K resultan más importantes bajo estas condiciones. Esto es consistente con la noción de que la dominancia apical y la fotosíntesis son promovidas por el Ca y el Mg respectivamente, apoyando su sobrevivencia y mantenimiento bajo la sombra. 2) Que la arena fue específicamente importante para la densidad juveniles y también para la altura de plántulas y juveniles. Las partículas más grandes juegan un papel preponderante en el movimiento del aire y del agua así como en la penetración de las raíces, dando una ventaja competitiva a la planta para alcanzar altura a través de crecimiento vertical con menor inversión de nutrientes. 3) Que la regeneración está teniendo lugar para la mayoría de las clases de altura y dap tanto para arce como para podocarp. Esto se infiere de la observada distribución de "J" invertida. Las condiciones apropiadas de temperatura y humedad pueden estar favoreciendo una exitosa germinación mientras que los anteriores factores de suelo junto con una adecuada dinámica de claros y relativa ausencia de forrajeo por ganado pueden contribuir al éxito de la regeneración de estas especies.❖

Literatura citada

- ARRIAGA, L. 1988. «Gap dynamics of a tropical cloud forest in Northeastern Mexico». *Biotropica* **20**: 178–184.
- ARRIAGA, L. 2000. «Types and causes of tree mortality in a tropical montane cloud forest of Tamaulipas, Mexico». *Journal of Tropical Ecology* **16**: 623–636 Part 5.
- BROKAW, N. V. L. y SCHEINER, S. M. 1989. «Species composition in gaps and structure of a tropical forest». *Ecology* **70**: 538–541.
- CANHAM, C. D. 1989. «Different responses to gaps among shade tolerant tree species». *Ecology* **70**: 548–550.
- CANHAM, C. D., MCANINCH, J. B., y WOOD, D. M. 1994. «Effects of the frequency, timing, and intensity of simulated browsing on growth and mortality of tree seedlings». *Canadian Journal of Forest Research* **24**: 817–825.
- CARVALHO, L. M., FONTES, M. A. y OLIVEIRA-FILHO, A. T. 2000. «Tree species distribution in canopy gaps and mature forest in an area of cloud forest of the Itaipoca Range, southeastern Brazil». *Plant Ecology* **149**: 9–22.
- CETENAL. 1975. *Carta geológica*, escala 1:50 000. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, México.
- CETENAL. 1976. *Carta edafológica*, escala 1:50 000. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, México.
- CONNELL, J. H. 1989. «Some processes affecting the species composition in forest gaps». *Ecology* **70**: 560–562.
- COUGHLAN, A. P., DALPE, Y., LAPOINTE, L., y PICHE, Y. 2000. «Soil pH-induced changes in root colonization, diversity, and reproduction of symbiotic arbuscular mycorrhizal fungi from healthy and declining maple forests». *Canadian Journal of Forest Research* **30**: 1543–1554.
- FIGUEROA-RANGEL, B. L., y OLIVERA-VARGAS, M. 2000. «Regeneration patterns in relation to Canopo species composition and site variables in mixed oak forest in the Sierra de Manantlan Biosphere Reserve, Mexico». *Ecological Research* **15**: 249–261.
- GARCÍA, E. 1997. *Carta de climas* (clasificación de Koeppen, modificado por García). Escala 1: 1000,000. Jalisco. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Mexico, City, Mex.
- HORSLEY, S. B., LONG, R. P., BAILEY, S. W. 2000. «Factors associated with the decline disease of sugar maple on the Allegheny Plateau». *Canadian Journal of Forest Research* **30**: 1365–1378.
- HUBBELL, S. P., FOSTER, R. B., O'BRIEN, S. T., HARMS, K. E., CONDIT, R., WECHSLER, B., WRIGHT, S. J., y DE LAO, S. L. 1999. «Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest». *Science* **283** (5401): 554–557.
- MARKS, P. L., y GARDESCU, S. 1998. «A case study of sugar maple (*Acer saccharum*) as a forest seedling bank species». *Journal of the Torrey Botanical Society* **125**: 287–296.
- MCCARTHY, B. C., SMALL, C. J., y RUBINO, D. L. 2001. «Composition, structure and dynamics of Dysart Woods, an old-growth mixed mesophytic forest of southeastern Ohio». *Forest Ecology and Management* **140**: 193–213.
- NORTON, D. A. 1991. «Seedling and sapling distribution in a coastal podocarp forest, Hokitika Ecological District, New Zealand». *New Zealand Journal of Botany* **29**: 463–466.
- OLIVERA-VARGAS, M., MORENO-GÓMEZ, S. y FIGUEROA-RANGEL, B. 1996. *Sitios permanentes para la investigación silvícola: manual para su establecimiento*. Universidad de Guadalajara, Guadalajara.
- ORTEGA-ESCALONA, F. y CASTILLO-CAMPOS, G. 1996. «Notas sobre los recursos forestales en México: 40». *Universidad y Ciencia* **12**: 23–31.
- PETERSON, C. J., y PICKETT, S. T. A. 2000. «Patch type influences on regeneration in a western Pennsylvania, USA, catastrophic windthrow». *OIKOS* **90**: 489–500.
- POULSON, T. L. y PLATT, W. J. 1989. «Gap light regimes influence canopy tree diversity». *Ecology* **70**: 553–555.
- SCHIER, G. A., y MCQUATTIE, C. J. 2000. «Effect of manganese on endomycorrhizal sugar maple seedlings». *Journal of Plant Nutrition* **23**: 1533–1545.
- SOLLINS, P. 1998. «Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest: Does soil matter?». *Ecology* **79**: 23–30.

- SPIES, T. A. y FRANKLIN, J. F. 1989. «Gap characteristics and vegetation response in coniferous forest of the Pacific Northwest». *Ecology* **70**: 543–545.
- SVENNING, J. C. 2000. «Small canopy gaps influence plant distributions in the rain forest understory». *Biotropica* **32**: 252–261.
- TANNER, E. V. J., VITOUSEK, P. M., y CUEVAS, E. 1998. «Experimental investigation of nutrient limitation of forest growth on wet tropical mountains». *Ecology* **79**: 10–22.
- VÁZQUEZ-GARCÍA, A., VARGAS-RODRIGUEZ, Y.L., AND ARAGON, F. 2000. «Descubrimiento de un bosque de *Acer-Podocarpus-Abies* en el municipio de Talpa de Allende, Jalisco, México». *Boletín del Instituto de Botánica, Universidad de Guadalajara* **7**: 159–183.
- WALTERS, M. B., REICH, P. B. 2000. «Seed size, nitrogen supply, and growth rate affect tree seedling survival in deep shade». *Ecology* **81**: 1887–1901.
- WHITMORE, T. C. 1989. «Canopy gaps and the two major groups of forest trees». *Ecology* **70**: 536–538.
- WILDER, C. M., HOLTZCLAW, F. W., y CLEBSCH, E. E. C. 1999. «Succession, sapling density and growth in canopy gaps along a topographic gradient in a second growth East Tennessee forest». *American Midland Naturalist* **142**: 201–212.

Fecha efectiva de publicación
diciembre 29 de 2005