

# Caracterización estructural de bosques montanos dominados por encino en el centro-occidente de México

M. Olvera-Vargas<sup>1</sup>, B.L. Figueroa-Rangel<sup>1</sup>

(1) Departamento de Ecología y Recursos Naturales. Universidad de Guadalajara. Centro Universitario de la Costa Sur. Apartado Postal # 108. Autlán de Navarro, Jalisco. CP. 48900. México.

**Olvera-Vargas, M., Figueroa-Rangel, B.L. (2012). Caracterización estructural de bosques montanos dominados por encino en el centro-occidente de México. Ecosistemas 21(1-2):74-84.**

Se estudiaron tres asociaciones florísticas dominadas por encinos (*Quercus* spp) en bosques montanos del centro-occidente de México con el fin de conocer si existe diferenciación estructural de sus poblaciones en función de las características del sitio donde se localizan. Se establecieron 84 parcelas circulares a lo largo de un gradiente ambiental de 10 km. Las variables consideradas para caracterizar la estructura de las poblaciones fueron la densidad, el área basal, la distribución diamétrica y un índice de rendimiento (IR) estimado mediante la sumatoria de los valores de densidad relativa y volumen relativo de cada una de las especies presentes en cada asociación florística. Para cada especie se estimó el coeficiente de Gini con el fin de determinar si se presenta una desigualdad en la distribución diamétrica de las poblaciones en función de la asociación florística donde se localiza; además se aplicó una prueba no-paramétrica para evaluar la diferencia en tamaños diamétricos de las seis especies que presentaron las abundancias más sobresalientes entre asociaciones y un modelo lineal general para determinar si la especie y la asociación donde ésta se encuentra, tiene un impacto en el tamaño diamétrico.

Los resultados indicaron que existe diferenciación estructural entre especies de acuerdo a la asociación florística; la asociación donde se encontró el mayor número de especies de encino coexistiendo en el dosel (ocho especies), presentó valores intermedios de IR y la mayor desigualdad (G) en tamaños diamétricos. Con respecto a la variación de los tamaños diamétricos, solo tres especies mostraron diferencias significativas entre asociaciones. A partir de los resultados obtenidos se hipotetiza que la estructura diferencial de las especies por asociación, y en particular el tamaño diamétrico de las especies de encino, puede ser una respuesta estratégica de las especies para compartir, proporcionalmente al tamaño, los recursos del sitio y coexistir en el dosel.

**Palabras clave:** Coeficiente de Gini, Densidad, Distribución diamétrica, Índice de rendimiento, Volumen

**Olvera-Vargas, M., Figueroa-Rangel, B.L. (2012). Structural characterization of oak-dominated montane forests in west-central Mexico. Ecosistemas 21(1-2):74-84.**

Three floristic associations dominated by oaks (*Quercus* spp) in montane forests in west-central Mexico were studied in order to discern population differential structure among them. Eighty-four circular plots were established along a 10 km environmental gradient. Structural characterization included density, basal area, diametric distributions and index of performance (IP); the IP estimated through the sum of relative density and volume of each species by association. The analysis consisted of an estimation of the Gini coefficient (G) to determine diameter distribution equality, a non-parametric test to evaluate differences in diameter sizes for the six more important species among the three floristic associations, and a general lineal model to determine the effect of the species and the floristic association in diameter sizes.

Results indicated that there is structural differentiation among species in relation to the floristic association. The floristic association with the largest number of oak species (eight species) coexisting in the canopy presented intermediate values of IP and the highest inequality (G) in diameter sizes; only three species showed statistical significant differences in diameter sizes among associations.

Species structural differentiation by association, in particular oak species diameter size, seems to be a species strategic response to share site resources, proportional to their sizes, in order to coexist in the canopy.

**Keywords:** Density, Diameter distribution, Gini coefficient, Index of Performance, Volume

## Introducción

La estructura de un sitio forestal es el resultado de los hábitos de crecimiento de las especies arbóreas, así como de las condiciones ambientales y de las prácticas de manejo bajo las cuales se desarrolló y originó el sitio a través del tiempo

(Wenger 1984). De esta manera la caracterización estructural se constituye en uno de los fundamentos principales para el entendimiento de la distribución y dominancia espacial de las especies forestales. La variación estructural de las poblaciones forestales depende en gran medida de la composición de especies de las comunidades, de tal forma que una misma especie puede presentar diferente condición estructural de acuerdo a la asociación florística donde se encuentra coexistiendo (Johnson et al. 2002).

Los bosques dominados por encino, que se caracterizan por una amplia variación florística y estructural, son los más diversos y de gran distribución en los bosques neotropicales de montaña (Kappelle 2006). México, debido a su localización entre el Neártico y el Neotrópico, constituye una región muy particular donde confluyen elementos biogeográficos de origen templado y tropical. Los encinos son elementos dominantes de los bosques de esta región, y se distribuyen sobre un amplio rango de condiciones biogeográficas, que van desde los bosques templados hasta los bosques sub-tropicales de montaña, incluido el bosque mesófilo de montaña o bosque de niebla (Rzedowski 1978; González-Espinosa et al. 2012). La heterogeneidad ambiental, donde se incluye la altitud, la topografía, la pendiente y la exposición representa una de las principales explicaciones para entender la complejidad estructural y florística de los encinares mexicanos.

En el centro-occidente de México, particularmente en los estados de Jalisco y Colima, se localizan diferentes asociaciones florísticas dominadas por encino, de las cuales destacan el bosque mesófilo de montaña o bosque de niebla (González-Espinosa et al. 2012), el bosque de pino-encino, el bosque de pino y el bosque de encino. Aun cuando el dosel de estos ecosistemas forestales se encuentra dominado por distintas especies de encinos, la composición florística y estructural varía de forma notable a escalas espaciales relativamente pequeñas, de tal manera que se pueden encontrar hasta 5 especies de encino coexistiendo sobre superficies no mayores a 500m<sup>2</sup> (Olvera-Vargas et al. 2010).

El conocimiento de la estructura de los bosques dominados por encino así como su relación con el ambiente donde se desarrollan, es un tema fundamental para sustentar el diseño de estrategias de conservación y manejo a largo plazo de estos ecosistemas (Kappelle 2006, Luna-Vega et al. 2006). En este sentido, los objetivos del presente estudio fueron i) caracterizar la estructura de las especies presentes en tres asociaciones florísticas dominadas por encino y ii) comparar sus diferencias estructurales con énfasis en la variación de tamaños diamétricos.

## Métodos

### Zona de estudio

El presente trabajo fue realizado en la Sierra de Manantlán, un área montañosa localizada en la Sierra Madre del Sur, en el centro-occidente de México. La Sierra de Manantlán forma parte del componente mexicano de montaña, particularmente del Eje Volcánico Transmexicano. Este es un complejo montañoso en donde convergen los límites de las regiones biogeográficas Neártica y Neotropical, constituyendo un área de alta diversidad florística. Se ubica entre los 19° 26' - 19° 42' norte y los 103° 51' - 104° 27' oeste (**Fig. 1**). En el área de estudio se presentan dos zonas climáticas bien definidas: una zona templada – sub-húmeda donde dominan las exposiciones norte, con una precipitación anual de 1200 a 1300 mm y una temperatura media anual que oscila entre 12 y 18°C, mientras que en las exposiciones sur y este, domina un clima semicálido–sub-húmedo, con una precipitación anual de 1000 a 1100 mm y una temperatura media anual superior a los 18°C (Martínez-Rivera et al. 1992).



**Figura 1.** Mapa del área de estudio.

En esta zona geográfica se localizan cinco ecosistemas forestales principales: el bosque de encino, el bosque mesófilo de montaña o bosque de niebla, el bosque de pino, el bosque de oyamel y el bosque tropical caducifolio, enmarcados por una alta heterogeneidad fisiográfica y ambiental a escalas espaciales relativamente pequeñas caracterizadas por depresiones kársticas, cañadas de extrema humedad, laderas secas y pendientes que varían de 10 a 60% de inclinación.

#### Método de muestreo

La información utilizada en este estudio se derivó de un sistema de 84 parcelas circulares de 500 m<sup>2</sup>, establecidas en bosques montañosos dominados por encino a lo largo de un gradiente florístico de 10 km de longitud y un rango altitudinal de 2000 a 2450 msnm que comprende las siguientes asociaciones forestales:

1. Asociación 1: Corresponde a sitios dominados en el dosel por *Quercus crassipes* y *Pinus leiophylla* con *Prunus serotina* y *Alnus jorullensis* co-dominando.
2. Asociación 2: Contiene sitios dominados en el dosel por *Quercus candicans*, *Quercus castanea* y *Quercus rugosa* con *Ternstroemia lineata* y *Garrya laurifolia* co-dominando.
3. Asociación 3: Corresponde a sitios donde convergen casi la totalidad de las especies de encino dominando el dosel; *Quercus laurina*, *Q. candicans*, *Q. castanea*, *Quercus aff. excelsa*, *Q. gentryi* y *Quercus scytophylla*.

En cada una de las asociaciones se establecieron 28 parcelas circulares de 500 m<sup>2</sup> en las cuales se registró la especie, el diámetro a la altura del pecho (DAP) y la altura de todos los árboles adultos (individuos  $\geq 5$  cm DAP y  $\geq 1.30$  m de altura).

#### Análisis de datos

Para caracterizar la condición estructural de cada asociación florística, se estimó la densidad total por hectárea, el área basal total por hectárea, el diámetro medio, así como el índice de rendimiento (IR) de todos los individuos de cada especie presente en cada asociación florística.

El índice de rendimiento es un estimador integrado por la densidad relativa y el volumen relativo de cada especie de acuerdo a la siguiente fórmula (Olvera-Vargas et al. 2010):

Donde:

$$IR = \text{Densidad Relativa} + \text{Volumen Relativo}$$

$$\text{Densidad Relativa} = \left( \frac{DSp_i}{\sum DSp_i} \right) * 100$$

$$\text{Volumen Relativo} = \left( \frac{VolSp_i}{\sum VolSp_i} \right) * 100$$

$DSp_i$  es el número de individuos de la especie  $i$  en la parcela  $j$ ;  $VolSp_i$  es el volumen de la especie  $i$  en la parcela  $j$ . El volumen se calculó de acuerdo a Husch et al. (1982):

$$Vol = (\bar{h})(G)(f)$$

Donde:

$$\bar{h} = \frac{n_1 g_1 h_1 + n_2 g_2 h_2 + \dots + n_z g_z h_z}{G} = \frac{\sum_{i=1}^z n_i g_i h_i}{\sum_{i=1}^z n_i g_i}$$

$n_i$  es el número de individuos por especie por clase diamétrica,  $g_i$  es el área basal media por especie por clase diamétrica, y  $h_i$  es la altura media por especie y clase diamétrica;  $G$  es el área basal total por parcela;  $f$  es el factor de forma que se definió con un valor de 0.5 para todas las especies. 0.5 se considera como un valor estandarizado para aquellas especies para las cuales el valor específico es desconocido (Husch et al. 1982).

Se aplicó la prueba no-paramétrica Kruskal-Wallis con la frecuencia de individuos por clase diamétrica para determinar si existían diferencias entre los tamaños diamétricos entre las especies que presentaron las densidades más sobresalientes en las tres asociaciones (*Q. candicans*, *Q. castanea*, *Q. crassipes*, *Q. rugosa*, *Symplocos citrea* y *T. lineata*); esto debido a que no se encontró homogeneidad de varianzas entre las diferentes asociaciones considerando la frecuencia de la clase diamétrica de cada especie como una variable cuantitativa ordenada en tamaños diamétricos de menor a mayor.

Para conocer si la diferencia en los tamaños diamétricos entre las cuatro especies de encino, son dependientes de la asociación y de la especie, se desarrolló un modelo lineal general en SPSS (2007); la asociación florística y la especie se consideraron como variables categóricas independientes.

Para evaluar la igualdad de las distribuciones diamétricas de las especies por asociación florística se utilizó el coeficiente de Gini ( $G$ );  $G$  es un índice basado en la curva de Lorenz; su rango va de 0 a 1; 0 representa igualdad perfecta y 1 desigualdad total. Se calculó el  $G$  utilizando los datos individuales de cada especie por asociación (Dixon 2001):

$$G = \frac{\sum_{i=1}^n (2i-n-1)X_i}{(n-1)\sum_{i=1}^n X_i}$$

Donde:  $n$  = número de individuos en la muestra;  $X_i$  es el tamaño (diámetro) del individuo  $i$ th, ordenado del menor al mayor,  $X_1 \leq X_2 \leq \dots \leq X_n$ ;  $i$  representa el diámetro individual de cada árbol.

## Resultados

### Variación estructural

La composición de especies de cada asociación reportó variaciones importantes, siendo la asociación 3 la de mayor riqueza florística con 34 especies de un total de 36 registradas en las tres asociaciones estudiadas. La asociación con menor número de especies fue la asociación 1, con solo 18 de las especies presentes, mientras que la asociación 2 registró 23 especies (**Tabla 1**).

Considerando esta diferenciación florística se encontró que la abundancia de las especies, medida a través de su densidad, varió dependiendo de la asociación donde esta se encuentra; *Quercus crassipes* fue la especie más abundante en la asociación 1 y *Ternstroemia lineata* en la asociación 3. Sin embargo, un gran número de especies presentaron densidades muy bajas, independientemente de la asociación, con valores de hasta 1 individuo/ha; de éstas resaltan en particular *Xylosma flexuosa* y *Zinowiewia concinna* con 1 individuo/ha en las tres asociaciones. Solo 6 especies (*Q. candicans*, *Q. castanea*, *Q. crassipes*, *Q. rugosa*, *Symplocos citrea* y *T. lineata*) con abundancias mayores a 2 individuos/ha estuvieron presentes en las tres asociaciones (**Tabla 1**).

En cuanto a la dominancia, evaluada por medio del área basal, tres especies de encino presentaron los valores más altos; *Q. crassipes* en la asociación 1 ( $17.5 \text{ m}^2/\text{ha}$ ) y 3 ( $7.3 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ ), *Q. rugosa* ( $6.79 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ ) y *Q. candicans* ( $5.77 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ ) en la asociación 2. Otras especies importantes en área basal fueron *Q. castanea* ( $3.0 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$  en la asociación 1 y  $3.67 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$  en la 2) y *Abies religiosa* ( $2.16 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$  en la asociación 3) (**Tabla 1**).

Para el caso de los valores del IR, que incorpora la densidad relativa y el volumen relativo, las especies de encino (e.g. *Q. aff. excelsa*, *Q. candicans*, *Q. castanea*, *Q. crassipes*, *Q. laurina*, *Q. scytophylla* y *Q. rugosa*) fueron las más sobresalientes en cada una de las asociaciones donde se encuentran; la más importante de todas las especies de encino, tanto en la asociación 1 como en la 3, fue *Q. crassipes*. Sin embargo algunas especies presentaron IR muy dispares entre asociaciones, por ejemplo *A. religiosa* presentó valores bajos en la asociación 1 y 2 (3.64% y 3.74% respectivamente), mientras que en la asociación 3 reportó el segundo valor de mayor IR (83%) de todas las especies. *Ilex tolucana* también presentó un contraste en IR con 2.88% en la asociación 1 y 39.38% en la 3. Otras especies por destacar son *Pinus pseudostrabus* con solo 7.35% en la asociación 2 y 34.61% y 42.84% en la asociación 1 y 3 respectivamente, y *S. citrea* y *T. lineata*, que se mantuvieron relativamente constantes en IR en las tres asociaciones (**Tabla 1**).

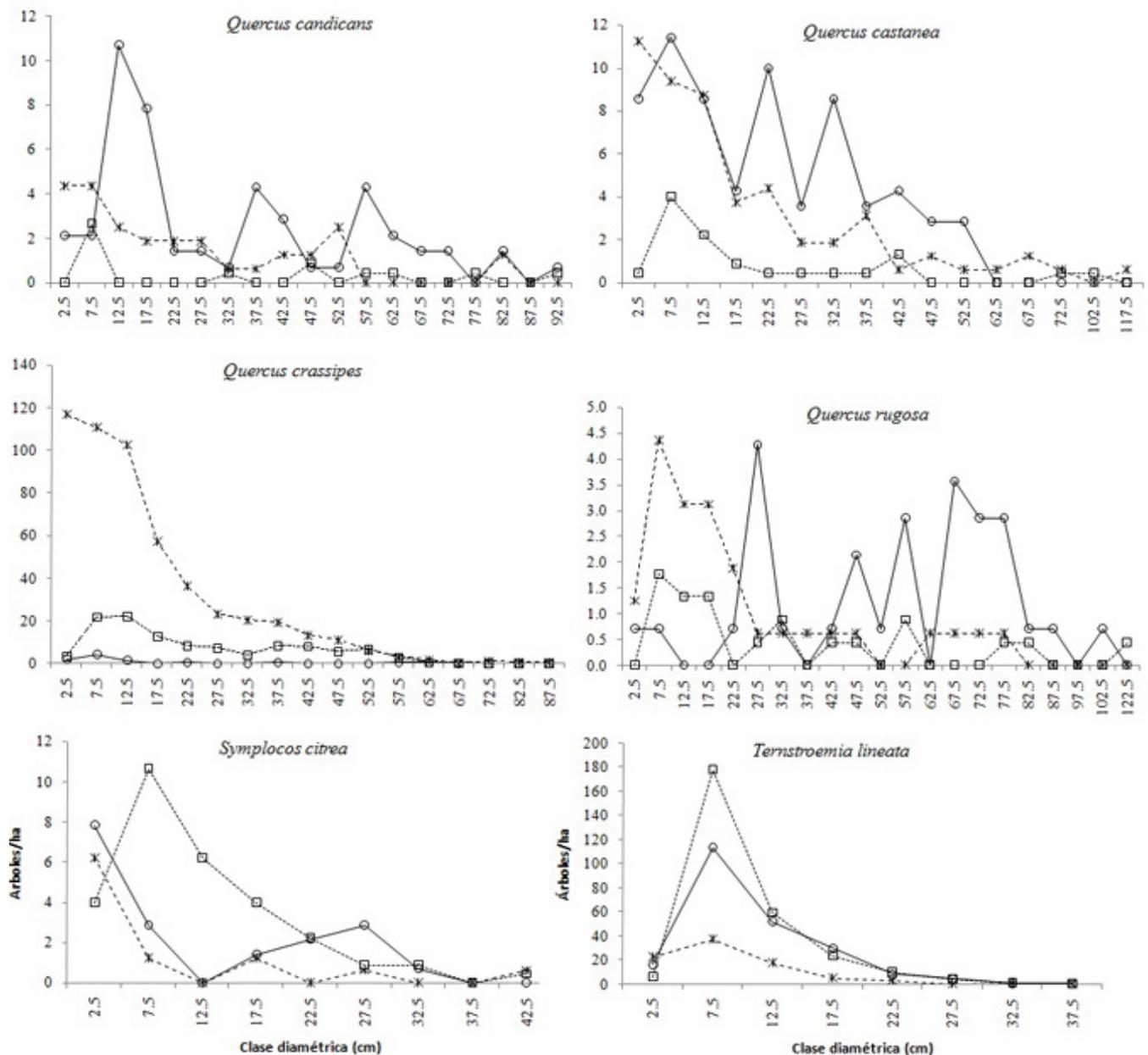
Especie	DAP (cm)			Densidad (individuos ha <sup>-1</sup> )			Area basal (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )			IR (%)		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
<b>Asociaciones</b>												
<i>Acacia farnesiana</i>	-	20.3	-	-	2	-	-	0.07	-	-	21.27	-
<i>Alnus jorullensis</i>	20.4	11.3	24.5	44	1	18	1.7	0.01	0.96	14.86	3.61	26.97
<i>Abies religiosa</i>	17.0	22.8	24.8	1	1	36	0.01	0.02	2.16	3.64	3.74	83.0
<i>Arbutus xalapensis</i>	16.8	20.3	28.4	7	1	7	0.18	0.07	0.62	12.94	8.56	16.77
<i>Buddleja parviflora</i>	-	-	15.0	-	-	1	-	-	0.01	-	-	3.91
<i>Clethra vicentina</i>	-	-	44.0	-	-	3	-	-	0.51	-	-	23.12
<i>Comarostaphylis discolor</i>	-	17.5	18.6	-	4	13	-	0.10	0.59	-	7.25	10.35
<i>Cornus excelsa</i>	14.6	9.8	5.6	6	11	1	0.11	0.10	0.01	17.27	5.42	2.10
<i>Crataegus pubescens</i>	-	-	10.4	-	-	1	-	-	0.01	-	-	4.51
<i>Dendropanax arboreous</i>	-	-	28.0	-	-	15	-	-	1.22	-	-	24.92
<i>Fraxinus uhdei</i>	-	35.4	37.1	-	6	1	-	0.69	0.04	-	17.98	8.50
<i>Garrya laurifolia</i>	32.0	23.1	19.0	5	19	7	0.5	0.88	0.25	19.36	12.21	6.74
<i>Ilex tolucana</i>	8.7	20.9	20.8	1	24	44	0.01	0.97	1.94	2.88	26.50	39.38
<i>Lippia umbellata</i>	-	13.6	-	-	1	-	-	0.01	-	-	3.09	-
<i>Oreopanax xalapensis</i>	51.8	36.0	32.5	1	3	16	0.26	0.25	1.73	66.80	9.71	21.06
<i>Ostrya virginiana</i>	-	-	15.7	-	-	16	-	-	0.47	-	-	28.38
<i>Persea hintonii</i>	-	-	15.8	-	-	1	-	-	0.02	-	-	2.27
<i>Pinus douglasiana</i>	-	-	27.0	-	-	2	-	-	0.15	-	-	13.70
<i>Pinus leiophylla</i>	27.9	-	22.1	21	-	5	1.9	-	0.26	22.07	-	12.42
<i>Pinus pseudostrobus</i>	27.8	21.9	38.3	16	1	2	0.79	0.05	0.27	34.61	7.35	42.84
<i>Prunus serotina</i>	10.2	26.0	19.3	74	1	1	0.78	0.07	0.03	18.69	6.17	5.65
<i>Quercus aff. excelsa</i>	-	-	15.0	-	-	46	-	-	2.04	-	-	47.86
<i>Quercus candicans</i>	29.0	33.5	35.3	20	44	6	2.0	5.77	0.94	54.94	61.41	33.60
<i>Quercus castanea</i>	23.7	24.4	23.3	39	60	35	3.0	3.67	1.18	50.55	68.37	26.64
<i>Quercus crassipes</i>	19.1	19.7	24.6	409	9	108	17.5	0.52	7.3	119.82	20.03	123.75
<i>Quercus gentryi</i>	-	-	12.2	-	-	7	-	-	0.28	-	-	14.14
<i>Quercus laurina</i>	-	23.8	17.9	-	47	120	-	3.12	5.63	-	64.44	49.28
<i>Quercus scytophylla</i>	-	-	21.5	-	-	20	-	-	1.12	-	-	66.88
<i>Quercus rugosa</i>	25.0	55.4	34.0	18	24	9	1.36	6.79	1.45	26.30	75.14	22.35
<i>Styrax ramirezii</i>	-	12.7	17.5	-	31	40	-	0.49	1.20	-	16.56	10.11
<i>Symplocos citrea</i>	20.3	19.8	13.6	4	10	25	0.16	0.39	0.50	16.42	8.23	9.15
<i>Temstroemia lineata</i>	10.0	11.0	10.0	63	210	276	0.59	2.41	2.66	68.53	52.44	40.19
<i>Tilia americana var. mexicana</i>	-	-	23.1	-	-	4	-	-	0.19	-	-	62.65
<i>Viburnum hartwegii</i>	-	-	9.9	-	-	1	-	-	0.01	-	-	13.43
<i>Xylosma flexuosa</i>	11.7	11.7	17.7	1	1	1	0.01	0.02	0.02	5.16	2.92	6.23
<i>Zinowiewia concinna</i>	17.8	25.0	6.4	1	1	1	0.01	0.07	0.01	5.79	5.72	2.40

**Tabla 1.** Características estructurales de las especies de acuerdo a la asociación florística. IR: Índice de Rendimiento, DAP: Diámetro a la altura del pecho.

### Variación del tamaño diamétrico

Con relación a los tamaños diamétricos, se encontró un amplio rango de variación entre las especies, así como entre los individuos de la misma especie; la especie con menor tamaño diamétrico fue *Cornus excelsa* (5.6 cm) en la asociación 3, mientras que *Oreopanax xalapensis* en la asociación 1 (51.8 cm) y *Q. rugosa* en la asociación 2 (55.4 cm), presentaron los mayores tamaños diamétricos (**Tabla 1**). *Q. castanea* y *T. lineata* mostraron una alta similitud en tamaños diamétricos mientras que *I. tolucana* y *Prunus serotina* fueron muy diferentes en tamaños en las tres asociaciones (**Tabla 1**).

En las tres asociaciones, seis especies (*Q. candicans*, *Q. castanea*, *Q. crassipes*, *Q. rugosa*, *S. citrea* y *T. lineata*), de las 36 encontradas en el área de estudio presentaron abundancias altas en las diferentes clases diamétricas. La forma de las distribuciones fue irregular en las cuatro especies de encino, excepto por una ligera tendencia de J-invertida, a partir de los 7.5 cm de diámetro, para *Q. crassipes* en la asociación 1 y para *S. citrea* y *T. lineata* en la asociación 3 (**Fig. 2**).



**Figura 2.** Distribuciones diamétricas de las 6 especies con densidades importantes en las tres asociaciones florísticas. Línea con guiones grandes representa a la asociación 1; línea continua a la asociación 2, y línea con guiones chicos a la asociación 3.

Los resultados de la prueba Kruskal-Wallis indicaron que solo tres especies de encino (*Q. candicans*, *Q. castanea* y *Q. crassipes*) presentaron diferencias significativas ( $p= 0.001$ ,  $0.009$ ,  $0.001$  respectivamente) en diámetro en las tres asociaciones, mientras que *Q. rugosa*, *S. citrea* y *T. lineata* ( $p=0.06$ ,  $0.19$  y  $0.30$  respectivamente) no presentaron diferencias significativas entre las tres asociaciones.

El modelo lineal general mostró que tanto la especie como la asociación, así como la interacción entre ambas, ejercen influencia en los tamaños diamétricos ( $F=12.26$ ,  $8.67$  y  $8.42$ ;  $p=0.001$ ,  $0.001$ ,  $0.001$  respectivamente).

Los resultados de coeficiente de Gini indicaron que, dependiendo de la asociación donde se encuentre la especie, existe desigualdad en los tamaños diamétricos entre sus individuos (**Tabla 2**). En este sentido, *Q. crassipes* de la asociación 2 presentó la mayor desigualdad de tamaños diamétricos ( $G=0.55$ ) de todas las especies. En contraste *Clethra vicentina* de la asociación 3, así como *Comarostaphylis discolor*, *Fraxinus uhdei* y *Oreopanax xalapensis* de la asociación 2 presentaron las mayores similitudes en diámetros (**Tabla 2**). Las cuatro especies de encino más importantes en las tres asociaciones (*Q. candicans*, *Q. castanea*, *Q. crassipes* y *Q. rugosa*) presentaron coeficientes muy similares entre la asociación 1 y la 3 y, con excepción de *Q. crassipes*, los valores menores en el Gini fueron para la asociación 2. La asociación 3, en general, presentó mayores diferencias de tamaños diamétricos para una misma especie (**Tabla 2**).

Especie	G		
	Asociación		
	1	2	3
<i>Acacia farnesiana</i>	-	-	-
<i>Alnus jorullensis</i>	0.23	-	0.24
<i>Abies religiosa</i>	-	-	0.27
<i>Arbutus xalapensis</i>	0.30	-	0.38
<i>Buddleja parviflora</i>	-	-	-
<i>Clethra vicentina</i>	-	-	0.16
<i>Comarostaphylis discolor</i>	-	0.13	0.40
<i>Cornus excelsa</i>	0.22	0.25	-
<i>Crataegus pubescens</i>	-	-	-
<i>Dendropanax arboreous</i>	-	-	0.31
<i>Fraxinus uhdei</i>	-	0.19	-
<i>Garrya laurifolia</i>	-	0.21	0.32
<i>Ilex toluicana</i>	-	0.26	0.30
<i>Lippia umbellata</i>	-	-	-
<i>Oreopanax xalapensis</i>	-	0.17	0.28
<i>Ostrya virginiana</i>	-	-	0.34
<i>Persea hintonii</i>	-	-	-
<i>Pinus douglasiana</i>	-	-	-
<i>Pinus leiophylla</i>	0.29	-	0.35
<i>Pinus pseudostrobus</i>	0.20	-	-
<i>Prunus serotina</i>	0.24	-	-
<i>Quercus aff. excelsa</i>	-	-	0.47
<i>Quercus candicans</i>	0.40	0.39	0.48
<i>Quercus castanea</i>	0.44	0.32	0.48
<i>Quercus crassipes</i>	0.36	0.55	0.36
<i>Quercus gentry</i>	-	-	0.38
<i>Quercus laurina</i>	-	0.47	0.41
<i>Quercus scytophylla</i>	-	-	0.40
<i>Quercus rugosa</i>	0.44	0.23	0.49
<i>Styrax ramirezii</i>	-	0.26	0.29
<i>Symplocos citrea</i>	0.40	0.29	0.31
<i>Ternstroemia lineata</i>	0.23	0.26	0.25
<i>Tilia mexicana</i>	-	-	0.22
<i>Viburnum hartwegii</i>	-	-	-
<i>Xilosma flexuosum</i>	-	-	-
<i>Zinowewia concinna</i>	-	-	-

**Tabla 2.** Coeficiente de Gini por asociación florística. *G*: Coeficiente de Gini. *G* es un índice basado en la curva de Lorenz; su rango va de 0 a 1; 0 representa igualdad perfecta y 1 desigualdad total.

## Discusión

### Diferenciación estructural

Los resultados de la caracterización estructural de los bosques dominados por encinos en el centro-occidente de México indican que la composición florística ejerce una influencia importante en la forma como se estructuran las poblaciones que los componen.

Al igual que en otras latitudes del Neotrópico donde los encinos son los elementos dominantes (Kappelle 2006), en el área de estudio las especies de encino dominan es su mayoría los valores estructurales, ya sea en densidad o área basal, seguidos por las especies de pino, en tanto que el resto de las especies se presentan como especies raras que contribuyen poco en la conformación de la estructura de los rodales.

La asociación 3, la más diversa en cuanto número de especies de encino, presentó valores intermedios de IR en las cuatro especies de encino que se comparten entre las asociaciones (*Q. candicans*, *Q. castanea*, *Q. crassipes* y *Q. rugosa*). Tanto la estructura como la composición florística de esta asociación se interpreta como una etapa sucesional intermedia por donde transitan las ocho diferentes especies de encino del área de estudio; su coexistencia puede deberse a que las especies de encino estratégicamente equilibran su composición estructural con valores de dominancia y abundancia intermedios, como lo expresan sus respectivos IR. El IR también puede ser interpretado como un indicador de la influencia de la calidad del sitio sobre la heterogeneidad estructural observada entre asociaciones, ya que comprende características de los árboles como la densidad y el volumen que son afectadas por condiciones del sitio (Daehler 2003).

En lo que concierne a las tres especies de pino, encontramos que éstas solo coinciden en la asociación 3; sin embargo en la asociación 1, *P. leiophylla* fue importante en densidad e IR con lo cual se corrobora lo encontrado en otros estudios (Galindo-Jaimes et al. 2002, González-Espinosa et al. 1991, Ramírez-Marcial et al. 2001) donde se establece que, bajo regímenes de alta perturbación, generalmente se presenta una tendencia de reemplazo de encinos por especies de pino y que dicha sustitución se acentúa en sitios ambientalmente secos. Este proceso parece llevarse a cabo en el área de estudio, donde observamos la ocurrencia de aprovechamientos forestales dirigidos hacia la extracción de individuos de pino; igualmente estos sitios son los más secos dada su exposición en laderas sur, los cuales se encuentran orientadas en dirección opuesta al Océano Pacífico (Olvera-Vargas 2006). En este sentido, el aprovechamiento forestal diferencial de especies en las tres asociaciones, ligado a las características de sitio, explica la desigualdad en la importancia de las especies entre asociaciones, situación que ha sido observada en otros bosques dominados por encino en otras regiones del país (Galindo-Jaimes et al. 2002, Johnson et al. 2002, Luna-Vega et al. 2006, Ramírez-Marcial et al. 2001).

Otra de las especies importantes, tanto en abundancia como en dominancia fue *T. lineata*. Esta especie, aun considerando sus tamaños diamétricos así como sus alturas relativamente más bajas que las especies de encino, domina estructuralmente el estrato medio de los rodales en el área de estudio, lo cual también fue observado por Rubio-Licona et al. (2011) en bosques dominados por encino en el Estado de México. Esto se debe, probablemente, a su tolerancia a la sombra y su baja palatabilidad, lo que le permite, por un lado, compartir los estratos intermedios del dosel bajo especies de pino y encino, que generalmente se encuentran dominando en altura, y lograr que sus renuevos se establezcan sin ser consumidos por el ganado, el cual se observó abundante en la zona de estudio.

### Desigualdad de tamaños

La asociación 3, la más diversa de las tres asociaciones, presentó las mayores desigualdades en tamaños diamétricos. Esta desigualdad se asume como una respuesta diferencial de las especies presentes en esta asociación, en particular las especies de encino, que efectúan procesos competitivos con mayor número de especies, por tanto la distribución de la población en tamaños diferentes, a lo largo de la asociación, les permite compartir los recursos del sitio proporcionalmente a su tamaño, así como responder equitativamente a las perturbaciones, sean naturales o antrópicas.

La desigualdad en los tamaños diamétricos es un efecto asociado a procesos competitivos que llevan a cabo las especies durante las diferentes etapas de desarrollo del rodal. De acuerdo a Metsaranta y Lieffers (2008) un valor de  $G < 0.5$  indica que el tamaño de todos los individuos en la población es el mismo. Consecuentemente, la competencia entre los individuos de la población es simétrica entre todos los tamaños. Cuando los individuos de una población presentan en su mayoría tamaños diamétricos pequeños o relativamente similares, la competencia es simétrica como el caso de *T. lineata*, sin embargo a medida que los individuos crecen y envejecen, la competencia se torna asimétrica y se presenta un efecto negativo sobre clases diamétricas inferiores, como en el caso de la mayoría de las especies de encino en el área de estudio.

Aun cuando las ocho especies de encino mostraron valores de  $G < 0.5$  en la asociación 3, la mayoría presentó valores cercanos a 0.5 y su estructura fue irregular; esta estrategia de distribuir su densidad en tamaños diamétricos diferentes les permite coexistir compartiendo diferencias micro-ambientales, en donde cada categoría de tamaño se beneficia proporcionalmente con relación a sus dimensiones. Otro factor importante puede estar relacionado con las diferentes respuestas de los encinos a las intensidades de las perturbaciones en las tres asociaciones. Por ejemplo, especies como *Q. crassipes*, *Q. castanea* y *Q. rugosa* se ven favorecidas por incendios forestales periódicos de mediana intensidad, mientras que especies como *Q. candicans*, *Q. laurina* y *Q. scotyphylla* no son capaces de responder favorablemente a los incendios forestales (Olvera Vargas 2006).

El hecho de que solo *Q. rugosa* no presentó diferencias significativas en las distribuciones diamétricas de las tres asociaciones puede deberse al pequeño rango de sus tamaños diamétricos. Lo mismo ocurrió con *S. citrea*, cuyos rangos de densidad por clase diamétrica fueron muy similares. Por su parte *T. lineata*, que mostró gran diferencia en densidad en la asociación 3, con referencia a las otras dos asociaciones, no presentó diferencias significativas entre estas debido, probablemente, a la igualdad en la forma de sus distribuciones en forma de *J*-invertida. La forma de la distribución en *J*-invertida corresponde al patrón típico de especies tolerantes o semi-tolerantes a la sombra; altas densidades en sitios de alta riqueza de especies experimentan competencia por recursos entre individuos de la misma especie, lo cual conduce a la eliminación de los individuos menos competitivos produciendo una configuración donde generalmente se presenta un mayor número de individuos pequeños y un reducido número de individuos grandes (Lehman y Tilman 2000, Mouquet et al. 2002, Zobel 1997).

La distribución en forma de *J*-invertida en especies tolerantes a la sombra como *T. lineata*, *S. citrea* y *Q. crassipes* también es un patrón relacionado con especies que se regeneran o establecen por semilla a diferentes intervalos de tiempo, con una alta densidad de individuos en las categorías diamétricas más pequeñas y una disminución logarítmica a medida que aumenta el tamaño de los diámetros (Swaine et al. 1987).

La dependencia en la reproducción por semilla como el único recurso para restablecer un nuevo rodal después de un aprovechamiento es una estrategia poco adecuada, particularmente para aquellas especies que no manifiestan una producción regular de semillas como es el caso de especies tales como *Q. laurina* y *Q. scytophylla* de zonas más húmedas. En cambio, las especies de encino de la asociación 1 (*Q. crassipes* y *Q. rugosa*) se desarrollan mejor en sitios abiertos donde rebrotan con facilidad pero presentan baja producción de semillas (Olvera Vargas et al. 1998).

## Conclusiones

La caracterización estructural de bosques montanos dominados por encino en el centro-occidente de México demuestra que la diferenciación en la composición florística del dosel de estos bosques actúa sustancialmente en la forma como se estructuran las especies para coexistir. Esta diferenciación, se presenta en función de las condiciones de sitio donde cada especie se encuentre, así como de las prácticas de manejo a la cuales han sido sujetas.

La diferenciación en los tamaños diamétricos, en particular de las distintas especies de encino dentro de una misma asociación florística, desempeña una estrategia fundamental para que individuos del mismo género puedan compartir con eficiencia los recursos disponibles en el sitio.

Sin embargo, no todas las especies manifiestan variación estructural aun cuando se encuentren creciendo en condiciones ambientales relativamente contrastantes, tal como se observó con *Q. rugosa*; esta especie no presentó variación significativa en las tres asociaciones florísticas, por lo que se asume que manifiesta mayor plasticidad a variaciones ambientales que las demás especies de encino.

La distribución de los encinos en el espacio horizontal y vertical expresada a través de su densidad, área basal y volumen en las tres asociaciones florísticas asegura el éxito de auto-reemplazo de estas especies. Es factible que este comportamiento sea una de las principales estrategias que les permite a los encinos dominar la mayoría de los bosques neotropicales de montaña, en particular los del área de estudio.

## Agradecimientos

Agradecemos la valiosa colaboración de J. Martín Vázquez López, Oscar Sánchez Rodríguez y Saúl Moreno Gómez en el establecimiento y remediación de las parcelas permanentes. Los comentarios de Luis Cayuela e Iñigo de la Cerda, así como dos revisores anónimos, mejoraron sustancialmente el contenido del presente artículo.

## Referencias

- Daehler, C.C. 2003. Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: Implications for conservation and restoration. *Annual Review of Ecology and Systematics* 34:183-211.
- Dixon, P.M. 2001. Design and Analysis of Ecological Experiments. En: Scheiner, S.M., Gurevitch, J. (eds.), *The Bootstrap and the Jackknife. Describing the precision of ecological indices*, pp.267-288, Oxford University Press, Oxford, U.K.
- Galindo-Jaimes, L., González-Espinosa, M., Quintana-Ascencio, P.F. García-Barios, L. 2002. Tree composition and structure in disturbed stands with varying dominance by *Pinus* spp. in the highlands of Chiapas, Mexico. *Plant Ecology* 162:259-272.
- González-Espinosa, M., Meave, J.A., Ramírez-Marcial, N., Toledo-Aceves, T., Lorea-Hernández, F.G., Ibarra-Manríquez, G. 2012. Los bosques de niebla de México: conservación y restauración de su componente arbóreo. *Ecosistemas* 21(1):36-52.
- González-Espinosa, M., Quintana-Ascencio, P.F., Ramírez-Marcial, N. Gaytán-Guzmán, P. 1991. Secondary succession in disturbed *Pinus-Quercus* forests of the highlands of Chiapas, Mexico. *Journal of Vegetable Science* 2:351-360.
- Husch, B., Miller, C.I. Beers, T.W. 1982. *Forest Mensuration*. Wiley, Ronald Press, New York, USA.
- Johnson, P.S., Shifley, S.R. Rogers, R. 2002. *The Ecology and Silviculture of Oaks*. CABI Publishing, Oxford, UK.
- Kappelle, M. 2006. *Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests*. Springer-Verlag, Berlin, Germany.

- Lehman, C.L. Tilman, D. 2000. Biodiversity, stability and productivity in competitive communities. *The American Naturalist* 156:534-552.
- Luna-Vega, I., Alcántara-Ayala, O., Ruíz-Jiménez, C.A. Contreras-Medina, R. 2006. Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests. En: Kappelle, M., (ed.), *Composition and structure of humid montane oak forests at different sites in Central and Eastern Mexico*, pp.102-112, Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Martínez-Rivera, L.M., Sandoval-Legaspi, J.J. Guevara, R.D. 1992. El clima en la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán (Jalisco-Colima, México) y en su área de influencia. *Agrociencia* 2:107-119.
- Metsaranta, J.M. Lieffers, V.J. 2008. Inequality of size and size increment in *Pinus banksiana* in relation to stand dynamics and annual growth rate. *Annals of Botany* 101:561-571.
- Mouquet, N., Moore, J.L. Loureau, M. 2002. Plant species richness and community productivity: why the mechanism that promotes coexistence matters. *Ecology letters* 5:56-65.
- Olvera-Vargas, M., Figueroa-Rangel, B.L. Vázquez-López, J.M. 2010. Is there environmental differentiation in the Quercus-dominated forests of west-central Mexico? *Plant Ecology* 211:321-335.
- Olvera-Vargas, M. 2006. *Spatio-temporal dynamics of Neotropical high-altitude mixed-oak forest in Western Mexico*. Doctoral Thesis, University of Oxford, Oxford, UK.
- Olvera-Vargas, M., Figueroa-Rangel, B.L., Moreno Gómez, S. Solís-Magallanes, A. 1997. Resultados preliminares de la fenología de cuatro especies de encino (*Quercus*) en Cerro Grande, Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán. *Biotam* 9:7-18.
- Ramírez-Marcial, N., González-Espinosa, M. Williams-Linera, G. 2001. Anthropogenic disturbance and tree diversity in the montane rain forest in Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management* 154:311-326.
- Rubio-Licona, L.E., Romero-Rangel, S. Rojas-Zenteno, E.C. 2011. Estructura y composición florística de dos comunidades con presencia de *Quercus* (Fagaceae) en el Estado de México. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 17:77-90.
- Rzedowski, J. 1978. *La vegetación de México*. Editorial Limusa, México City, DF, México
- SPSS 2007. *SPSS Statistics for Windows (version 16.0)*. IBM Software. Disponible en: <http://www-01.ibm.com/software/analytics/spss/downloads.html> .
- Swaine, M.D., Hall, J.B. Alexander, I.J. 1987. Tree population dynamics at Kade, Ghana (1968-1982). *Journal of Tropical Ecology* 3:331-345.
- Wenger, K.F. 1984. *Forestry Handbook*. Wiley-Interscience, New York, USA.
- Zobel, M. 1997. The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology and Evolution* 12:266-269.