

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE SAN LUIS POTOSÍ

FACULTADES DE CIENCIAS QUÍMICAS, INGENIERÍA Y MEDICINA

**PROGRAMA MULTIDISCIPLINARIO DE POSGRADO EN
CIENCIAS AMBIENTALES**

**ANÁLISIS DE GRADIENTE Y DINÁMICA SUCESIONAL DE BOSQUES DE
ENCINO (*Quercus*) EN LAS SIERRAS MADRE ORIENTAL Y OCCIDENTAL
DE MÉXICO**

**TESIS QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTOR EN CIENCIAS AMBIENTALES**

PRESENTA:

M.C. JORGE ALBERTO FLORES CANO

**DIRECTOR DE TESIS:
DR. RICHARD IVAN YEATON HAWKINS**

COMITÉ TUTELAR:

**DR. JUAN ANTONIO REYES AGÜERO
DR. JOSE LUIS FLORES FLORES
DR. ELADIO HERIBERTO CORNEJO OVIEDO**



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE SAN LUIS POTOSÍ

FACULTADES DE CIENCIAS QUÍMICAS, INGENIERÍA Y MEDICINA

PROGRAMA MULTIDISCIPLINARIO DE POSGRADO EN
CIENCIAS AMBIENTALES

ANÁLISIS DE GRADIENTE Y DINÁMICA SUCESIONAL DE BOSQUES
DE ENCINO (*Quercus*) EN LAS SIERRAS MADRE ORIENTAL Y
OCCIDENTAL DE MÉXICO

TESIS QUE PARA OBTENER EL GRADO DE

DOCTOR EN CIENCIAS AMBIENTALES

PRESENTA:

M.C. JORGE ALBERTO FLORES CANO


DIRECTOR DE TESIS:

DR. RICHARD IVAN YEATON HAWKINS

SINODALES:

PRESIDENTE:

DR. RICHARD IVAN YEATON HAWKINS



SECRETARIO:

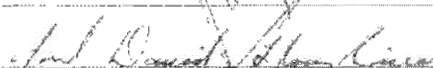
DR. JUAN ANTONIO REYES AGÜERO



DR. JOSÉ LUIS FLORES FLORES

DR. JAVIER FORTANELLI MARTÍNEZ

DR. JOEL DAVID FLORES RIVAS



SAN LUIS POTOSÍ, S.L.P.

FEBRERO DE 2007

ESTE PROYECTO FUE REALIZADO EN:

**INSTITUTO DE INVESTIGACIÓN DE ZONAS DESÉRTICAS DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA
DE SAN LUIS POTOSÍ**

CON FINANCIAMIENTO DE:

FONDO DE APOYO A LA INVESTIGACIÓN (UASLP)

PROYECTO C04-FAI-10-37.80

**DINÁMICA DE COMUNIDADES DE ENCINO SOBRE GRADIENTES AMBIENTALES EN LA
SIERRA DE ÁLVAREZ, SAN LUIS POTOSÍ**

**CONSEJO NACIONAL DE CIENCIA Y TECNOLOGÍA (CONACYT)
BECA-TESIS (CONVENIO No. 142774)**

**EL DOCTORADO EN CIENCIAS AMBIENTALES RECIBE APOYO A TRAVÉS
DEL PROGRAMA DE FORTALECIMIENTO AL POSGRADO NACIONAL
(PIFOP- SEP).**

AGRADECIMIENTOS

A los integrantes de mi Comité Tutelar, por sus atinados comentarios para finalizar este proyecto, Doctores: Juan Antonio Reyes Agüero, José Luis Flores Flores y Eladio H. Cornejo Oviedo.

Al Dr. Richard Ivan Yeaton Hawkins, por su asesoría para llevar a buen término este estudio, y por la amistad de varios años, gracias Dick.

Al Sr. Eusebio Camacho Flores, por su apoyo durante las salidas a campo para la obtención de los datos.

Al personal del Instituto de Investigación de Zonas Desérticas, en especial al Director, Dr. Juan Rogelio Aguirre Rivera, por las atenciones y facilidades otorgadas en equipo, vehículos e instalaciones.

A mis buenos amigos Pedro Castillo Lara y Guillermo Martínez de la Vega, por la amistad y el apoyo durante todos estos años.

A los compañeros que he tenido la suerte de conocer en el PMPCA, Memo Espinosa, Gaby Cilia, Margarita García, Lupita Bárcenas, Paco, Walter, y sigue la lista....

A la Universidad Autónoma de San Luis Potosí.

ÍNDICE DE CONTENIDO

	Página
Índice de Cuadros	iv
Índice de Figuras	v
Resumen	1
Abstract	3
1. Introducción	5
Justificación	6
Objetivo General	7
Objetivos Particulares	8
Hipótesis	9
2. Revisión de bibliografía	10
2.1. Análisis de gradiente	10
2.2. Origen de los encinos	10
2.3. Distribución de encinos en el mundo	11
2.4. Distribución de encinos en México	11
2.5. Situación actual de los encinares	12
2.6. Biología reproductiva de los encinos	14
2.7. Grupos funcionales	15
2.8. Papel del sotobosque en los encinares	18
2.9. Dinámica sucesional en los encinares	18
3. Metodología	22
3.1. Distribución de encinos (<i>Quercus</i>) en gradientes altitudinales	22
3.1.1. Diseño de muestreo	26
3.2. Asociación de plántulas y plantas juveniles de encino con especies del sotobosque	28
3.2.1. Diseño de muestreo	29

3.3. Dinámica de los bosques de encino	30
3.3.1. Diseño de muestreo	30
4. Resultados	34
4.1. Distribución de encinos (<i>Quercus</i>) en gradientes altitudinales	34
4.2. Asociación de plántulas y plantas juveniles de encino con especies del sotobosque	48
4.3. Dinámica de los bosques de encino	51
5. Discusión	57
6. Conclusiones	71
7. Bibliografía	74

ÍNDICE DE CUADROS

	Página
Cuadro 1. Caracterización de los gradientes altitudinales de estudio en la Sierra Madre Occidental	24
Cuadro 2. Caracterización de los gradientes altitudinales de estudio en la Sierra Madre Oriental (Sierra de Álvarez, S.L.P.)	25
Cuadro 3. Características de las especies de encino (<i>Quercus</i>) registradas en la Sierra Madre Oriental y Occidental	35
Cuadro 4. Interacción y Tasa de Simetría (TS) \pm el error estándar (EE) de los doseles de pares de individuos (n) de especies de encino importantes en la dinámica vegetal de la Sierra de Álvarez, S.L.P.	47
Cuadro 5. Establecimiento de plántulas de encino y pino asociadas con especies del sotobosque en El Carrizal, Zaragoza, S.L.P.	49
Cuadro 6. Establecimiento de plántulas de encino y pino asociadas con especies del sotobosque en La Quitéria, Rioverde, S.L.P.	50
Cuadro 7. Establecimiento de plántulas de encino asociadas con especies del sotobosque en Las Mangas, Rioverde, S.L.P.	51
Cuadro 8. Diámetro (cm) basal del tronco, densidad (núm. de individuos ha ⁻¹) y densidad relativa de las especies dominantes en la comunidad vegetal de El Carrizal; Zaragoza. S.L.P.	52
Cuadro 9. Plántulas y plantas juveniles de cuatro especies de encino en cinco claros adyacentes al bosque.	52
Cuadro 10. Interacción y Tasa de Simetría (TS) \pm el error estándar (EE) de los doseles de pares de individuos (n) de tres especies de encino importantes en la dinámica vegetal de El Carrizal, Zaragoza, S.L.P.	54
Cuadro 11. Daño a los fustes principales de individuos de <i>Quercus coccolobifolia</i> y <i>Q. crassifolia</i> cuando interactúan con <i>Q. affinis</i>	55
Cuadro 12. Diferencia del crecimiento radial en árboles de <i>Quercus crassifolia</i> en interacción con <i>Q. affinis</i>	56

ÍNDICE DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Distribución de especies de <i>Pinus</i> de tres hojas por fascículo (a), dos hojas (b), y cinco hojas (c), en un gradiente altitudinal en La Sierra Nevada, California, E.U.A.	16
Figura 2. Distribución de especies de <i>Pinus</i> en un gradiente altitudinal en La Sierra Madre Occidental, Durango, México.	17
Figura 3. Características de temperatura, precipitación, temporada de Crecimiento y número de especies arbóreas en un gradiente altitudinal de La Sierra Nevada, California, E.U.A.	23
Figura 4. Porcentaje de ocurrencia de a) <i>Quercus chihuahuensis</i> y <i>Q. resinosa</i> (pioneros) y b) <i>Q. eduardii</i> (intermedio) en un gradiente altitudinal en la Sierra Madre Oriental (Mesa de los Robles, Rioverde, S.L.P.)	35
Figura 5. Porcentaje de ocurrencia de a) <i>Quercus resinosa</i> y <i>Q. laeta</i> (pioneros), b) <i>Q. obtusata</i> y <i>Q. eduardii</i> (intermedios) y c) <i>Q. affinis</i> (tardío) en un gradiente altitudinal en la Sierra Madre Oriental (El Cristito, Rioverde, S.L.P.)	39
Figura 6. Porcentaje de ocurrencia de a) <i>Quercus coccolobifolia</i> (pionero), b) <i>Q. crassifolia</i> (intermedio), y c) <i>Q. affinis</i> (tardío) en un gradiente altitudinal en la Sierra Madre Oriental (El Carrizal, Zaragoza, S.L.P.)	40
Figura 7. Porcentaje de ocurrencia de a) <i>Quercus potosina</i> (pionero), y b) <i>Q. rugosa</i> y <i>Q. eduardii</i> (intermedios) en un gradiente altitudinal en la Sierra Madre Occidental (Sierra Fría, Ags.)	42
Figura 8. Porcentaje de ocurrencia de a) <i>Quercus emoryi</i> y <i>Q. chihuahuensis</i> (pioneros), b) <i>Q. urbanii</i> (intermedio) y c) <i>Q. hypoleucoides</i> (tardío) en un gradiente altitudinal en la Sierra Madre Occidental (Santa Bárbara, Dgo.)	44
Figura 9. Porcentaje de ocurrencia de a) <i>Quercus emoryi</i> y <i>Q. chihuahuensis</i> (pioneros), y b) <i>Q. obtusata</i> , <i>Q. crassifolia</i> y <i>Q. sideroxyla</i> (intermedios) en un gradiente altitudinal en la Sierra Madre Occidental (Sierra Tarahumara, Chih.)	45

RESUMEN

Se estudió la distribución altitudinal de especies de encino (*Quercus* spp.) en las Sierras Madre Oriental (San Luis Potosí) y Occidental (Chihuahua, Durango y Aguascalientes), con el objetivo de determinar los patrones de reemplazo espacial y su coexistencia. La hipótesis fue que dos o más especies de encino con características morfológicas similares no pueden coexistir, y una de ellas (la mejor adaptada a las condiciones del sitio) desplazará a la (s) otra (s) hacia la parte superior o inferior de su área de distribución. Las especies de encino se clasificaron en tres grupos funcionales de acuerdo con sus características morfológicas y ecológicas, las cuales podrían afectar su habilidad para colonizar sitios abiertos o competir con especies de los otros grupos funcionales.

Se registraron ocho especies de *Quercus* en la Sierra Madre Oriental. Cuatro se consideraron en el grupo de especies pioneras, tres especies intermedias que reemplazarán a las del grupo funcional previo, y una especie se considero como tardía. En la Sierra Madre Occidental se registraron diez especies, tres en el grupo de las pioneras, seis en el de las intermedias y una especie tardía. En ambas regiones, se mantienen bosques subclímax, dominados por especies de etapas pioneras e intermedias. Las especies pioneras e intermedias ocupan una mayor amplitud altitudinal, en comparación con las especies tardías, que requieren condiciones más favorables de humedad. Como resultado, las especies clímax están restringidas a relictos, los cuales cada vez son más pequeños y aislados.

Se estudió el reemplazo temporal (sucesional) de miembros de encino de los tres grupos funcionales, a lo largo de un gradiente altitudinal en la Sierra de Álvarez

(San Luis Potosí). La especie pionera en este sitio fue *Quercus coccolobifolia*, cuyas plántulas se establecieron mayormente en áreas agrícolas abandonadas adyacentes al bosque. Las plántulas de encino de las otras tres especies de esta comunidad (*Q. crassifolia*, *Q. obtusata* y *Q. affinis*) sólo se establecieron en el borde del bosque o dentro de este (bajo el dosel). Mediante el uso de técnicas de asimetría de dosel, se infirió la secuencia de reemplazo entre las especies de encino. En esta comunidad, la especie pionera *Q. coccolobifolia*, es reemplazada por *Q. crassifolia*. *Q. crassifolia* a su vez es reemplazada por *Q. affinis*, y *Q. obtusata*, el único miembro presente del grupo de los encinos blancos, es reemplazado por la especie dominante, *Q. affinis*. Los árboles de encino con doseles asimétricos muestran un crecimiento hacia el lado opuesto al dosel de los individuos dominantes, y tienden a tener un mayor daño en sus fustes principales que los individuos cuyos doseles crecen simétricamente.

ABSTRACT

The altitudinal distributions of oak species (*Quercus* spp.) were quantified in the Sierra Madre Oriental (state of San Luis Potosí) and Occidental (states of Chihuahua, Durango and Aguascalientes) with the idea of determining patterns of spatial replacement and coexistence. The fundamental hypothesis was that two or more oak species with similar morphological characteristics could not coexist, and that the species, best adapted to the conditions of a site would displace the other species present. Oak species were classified into three functional groups based on their morphological and ecological characteristics which could affect their ability to either colonize open sites or compete with members of the other functional groups.

Eight species of *Quercus* were present in the study sites of the Sierra Madre Oriental. Depending on the locality, four species were members of the colonizing guild, three species members that replace members of the previous functional group and one species, that given sufficient time dominates the forest. In the Sierra Madre Occidental, ten species of *Quercus* were common enough to quantify, three pioneers, six intermediate-stage species and one late succession species. In both regions, the forests were at sub-climax dominated by early and intermediate stage oak species. The pioneer and intermediate stage species occupy a wide range of altitudes in comparison to the climax stage, where the species require relatively more humid environmental conditions. As a result the climax oak species are relicts, populations of which are small and isolated.

The successional replacement of oak members of the three functional groups was studied along one such gradient in the Sierra de Álvarez (San Luis Potosí). The

pioneer species in this area was *Quercus coccolobifolia*, seedlings of which establish in abandoned agricultural fields next to the oak forest. Seedlings of the other three members of this community (*Q. crassifolia*, *Q. obtusata*, *Q. affinis*) only establish at the immediate edge of the forest or within the forest. Using measurements of canopy asymmetry, the sequence of species replacements was inferred within the forest. In this site the pioneer species, *Q. coccolobifolia*, was replaced by *Q. crassifolia*, *Q. crassifolia* replaced by *Q. affinis*, and *Q. obtusata*, the only member of the white oak group present, replaced by the dominant *Q. affinis*. Trees with asymmetric canopies tend to grow away from the dominant individual and tend to have more damage to their trunks than individuals growing symmetrically.

1. INTRODUCCIÓN

La importancia de los bosques templados es que brindan servicios ambientales, desde su participación en los ciclos biogeoquímicos y el clima hasta fenómenos globales como mantener la biodiversidad. La variedad de factores abióticos (clima, suelo, altitud y latitud) ha permitido en México la conformación de una diversidad biológica extraordinaria, considerada como una de las floras más ricas del mundo (SFF, 1994; WRM, 2002). Florísticamente, los bosques templados son importantes, pues el 70% de su flora es endémica (Rzedowski, 1991); asimismo, estos bosques son una fuente de ingresos y que proveen de bienes, recursos y espacios para la recreación (Eguiluz, 1982; Villalón y Estrada, 2003).

México es el centro de diversidad de encinos (*Quercus* spp.) en el hemisferio occidental, en este país existen entre 135-165 especies registradas (Nixon, 1993b; Valencia, 2004) de las 300 a 600 consideradas en nivel mundial (Lawrence, 1951; Jones, 1986). Los encinos están presentes prácticamente en todo el país, a excepción de los estados de Yucatán y Quintana Roo (Rzedowski, 1978). La mayor diversidad se registra hacia el centro y sur de México (Valencia *et al.*, 2002). Las especies de *Quercus* son de valor excepcional por la calidad de su madera, además de productos como leña, carbón, corcho, taninos, colorantes, y frutos como alimento para el hombre y el ganado. También proporcionan hábitat para la fauna silvestre y para la recreación.

Algunos bosques han desaparecido debido a su sobre aprovechamiento, cambio en el uso del suelo (tala, desmontes) e incendios, lo cual afecta la dinámica sucesional de esta vegetación (Rzedowski, 1978). Rzedowski (1978) considera

necesario fomentar la conservación de los encinares, en especial donde su presencia es importante para preservar el equilibrio ecológico de las cuencas. Los encinares tienen relaciones complejas con los pinares. Esta complejidad es determinada por la semejanza en requerimientos ecológicos, y se ve incrementada por la intervención humana (Rzedowski *et al.*, 1977; Rzedowski, 1978).

Justificación

Los encinos son el grupo vegetal dominante en la Sierra Madre Oriental, pero también son comunes en la Occidental, en el Eje Volcánico Transversal, en la Sierra Madre del Sur, Sierras del Norte de Oaxaca, en las de Chiapas y Baja California, y en las sierras aisladas del Desierto Chihuahuense. Se conoce poco de su ecología y de su impacto sobre las especies asociadas de plantas y animales. La conservación y aprovechamiento sostenido de los encinos requiere del conocimiento de la dinámica e interacciones de las especies vegetales de estas comunidades. En esta investigación se busca estudiar la distribución de encinos en gradientes altitudinales localizados en la Sierra Madre Occidental y Oriental y la dinámica sucesional del bosque de encino en una sección de la Sierra Madre Oriental, conocida como Sierra de Álvarez.

La Sierra de Álvarez se encuentra prácticamente aislada. Está rodeada en su parte norte, sur y oeste por grandes planicies semiáridas y valles (sección sur del Desierto Chihuahuense), y únicamente en su parte este limita con parte de la Sierra Gorda, Querétaro. Aunque se ha estudiado la vegetación en la región (Rzedowski, 1961; Hernández y García, 1985; García, 1999; Ramírez, 2000; Castillo, 2003; Flores, 2003), se requiere mayor conocimiento sobre los cambios que han sufrido

estas comunidades, en dónde han ocurrido y cuáles son sus causas (INE, 2002; SEGAM, 2003).

Se carece de estudios de sucesión en bosques dominados por encinos en México, los que existen se han realizado en bosques de coníferas (Robert 1979; Yeaton, 1981, 1982; Yeaton *et al.*, 1987; González-Espinosa *et al.*, 1991; Sánchez-Velásquez y García-Moya, 1993; Casas *et al.* 1995). El papel de la competencia en la dinámica de los bosques de México es muy poco conocido, y los estudios del reemplazo a través del tiempo entre especies de encino no existen en la literatura científica en nivel mundial.

En este estudio se pretende identificar las rutas sucesionales con el fin de construir los grupos funcionales de encino que coexisten en un gradiente ambiental. Las fases sucesionales se han construido con *Pinus* en el oeste de Estados Unidos de América (Sierra Nevada) y México (Sierra Madre Occidental) (Yeaton, 1982). Estos conocimientos pueden permitir la restauración de áreas degradadas que previamente estuvieron ocupadas por especies de pino.

Objetivos generales

Estudiar la dinámica organizacional de bosques de encino, determinar la secuencia de las especies arbóreas en un gradiente ambiental y utilizar este conocimiento para recomendar métodos de conservación, restauración y/o rehabilitación de bosques similares, para un uso sostenido como recurso renovable.

Objetivos particulares

1. Describir la distribución de especies de encino en gradientes altitudinales, que permitan conocer si hay patrones que las especies siguen para reemplazarse espacialmente.

2. Describir las estrategias de establecimiento de los grupos funcionales (especies que cumplen una misma función ecológica) en una sección del gradiente, para determinar su habilidad para mantenerse en la comunidad en el régimen de disturbio actual.

3. Documentar la dinámica de la sucesión en bosques maduros de encino, por medio de técnicas de inferencia fuerte, para responder a las siguientes preguntas:

¿Cómo establecer las especies que son más importantes en la dinámica de una asociación arbórea?

¿Cuáles especies colonizan primero las áreas abiertas?

¿Existe algún patrón de reemplazo entre las especies de los bosques de encino a través del tiempo?

¿Cómo una especie reemplaza a otra especie de la etapa previa?

¿Hay una especie que domina la fase final de la sucesión en estos bosques de encino?

Estos datos permitirán identificar las rutas de reemplazo que permitan predecir cuáles especies de encino estarán presentes en los sistemas montañosos aislados, del norte-centro de México.

Hipótesis

La hipótesis fundamental es que dos o más especies con características morfológicas y ecológicas similares (mismo grupo funcional), no pueden coexistir juntas, por lo tanto la especie mejor adaptada a ese sitio desplazará a la (s) otra (s) hacia la parte inferior o superior de su área de distribución (reemplazo espacial o zonación). Por el contrario, especies de diferente grupo funcional, al tener características morfológicas y ecológicas diferentes, difieren en su capacidad para efectuar los procesos ecofisiológicos, por lo que en dependencia de ello, se efectuarán patrones de reemplazo entre especies a través del tiempo (reemplazo temporal o sucesión).

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

2.1. Análisis de gradiente

El análisis de la vegetación en relación con las variables medio ambientales es conocido como análisis directo de gradiente. El estudio a través de los patrones observados dentro de la propia vegetación es llamado análisis indirecto de gradiente (Whittaker, 1967). La técnica de análisis de gradiente fue implementada por Whittaker y Niering (1965) y Whittaker (1967) a partir del concepto de comunidad abierta de Gleason (1929) y Tansley (1939). El concepto del "continuo" de Whittaker indica que "cambios a lo largo de gradientes ocurren gradualmente sobre vastas distancias geográficas". Los ejes para el continuo pueden ser frío a caliente (gradiente de temperatura), húmedo a seco (gradiente de humedad), factores de suelo (gradiente edáfico), etc.

2.2. Origen de los encinos

El registro fósil muestra abundancia de *Quercus* desde el cretácico superior (hace 100 millones de años), aunque existen áreas donde ya no se encuentra, como Groenlandia e Islandia (Van Steenis, 1972). Los registros fósiles sugieren que los encinos actuales se diversificaron grandemente en el oligoceno, el 85% del polen corresponden a ellos. Lo anterior se atribuye a los rápidos cambios de clima del eoceno al oligoceno (Nixon, 1993a).

2.3. Distribución de encinos en el mundo

Los encinos están distribuidos ampliamente en las zonas templadas, templado cálidas y montañas tropicales del hemisferio septentrional. Se extienden en América desde el sur de Canadá hasta las montañas de Colombia. En el Viejo Mundo se encuentran en el norte de Europa y África, a través de la región Mediterránea, y en el sur y sureste de Asia, hasta el Archipiélago de la India, Indonesia y Nueva Guinea (Nixon, 1984).

2.4. Distribución de encinos en México

Los bosques de encino están presentes en aproximadamente 5.5% de la superficie nacional, el bosque templado (bosque de encino, bosque de pino y variantes de los dos) cubre el 21% (Rzedowski, 1991). Los encinos se distribuyen en todo el país, excepto en Yucatán y Quintana Roo. Son parte del elemento dominante de la vegetación en la Sierra Madre Oriental, pero también son comunes en la Occidental, en el Eje Volcánico Transversal, en la Sierra Madre del Sur, Sierras del Norte de Oaxaca, en las de Chiapas y Baja California, y en las sierras aisladas del Desierto Chihuahuense (Rzedowski, 1978; González, 1993; Nixon, 1993a).

Se desarrollan en suelos de origen sedimentario, ígneo o metamórfico, y en cualquier exposición topográfica. Alrededor del 95% de las especies de *Quercus* se extienden en altitudes intermedias (1200 a 2800 m), debido a que se encuentran principalmente en las montañas altas, aunque las especies del norte del país crecen a altitudes comparativamente bajas, en montañas áridas, mientras que en el sur los encinos están confinados especialmente a la parte alta de la montaña (Rzedowski, 1978; de la Cerda, 1989).

Los encinos se encuentran en una variedad de climas, además del templado y semihúmedo, en los climas calientes, en los típicamente húmedos e incluso en los áridos, aunque aquí tienen con frecuencia las formas arbustivas (Rzedowski, 1978). Son predominantes en el encinar arbustivo, bosque de encino, encino-pino, y parcialmente en el bosque mesófilo y matorral submontano. Los encinares presentan en su composición florística una mezcla de elementos neotropicales y holárticos, en proporciones más o menos equivalentes. La proporción de los segundos aumenta de sur a norte (Rzedowski, 1978).

2.5. Situación actual de los encinares

Los encinares mantienen relaciones complejas con los pinares. Esta complejidad se debe a la semejanza en cuanto a sus requerimientos ecológicos, y a la intervención humana (Rzedowski *et al.*, 1977; Rzedowski, 1978). Otro problema es la alta hibridación entre especies (Muller, 1942b; Stace, 1980; Grant, 1981) y su distribución amplia, que dificultan su estudio (Zavala, 1995).

En la actualidad, los bosques están sometidos a la presión por la expansión demográfica humana, que frecuentemente causan su conversión o degradación a estados de uso insostenible del suelo. Cuando se pierden los bosques o se les degrada de forma irreparable, se pierde también su función como reguladores ambientales, lo que provoca un aumento de los riesgos de inundaciones y erosión, reduce la fertilidad del suelo y contribuye a la pérdida de plantas y animales (FAO, 2000). Los factores que ocasionan la pérdida de los bosques son los incendios, el cambio de uso del suelo, plagas y tala ilegal. Diversos autores resaltan la importancia de éstos disturbios en la afectación de los bosques templados

(Hernández *et al.*, 1977; Madrigal, 1977; Rzedowski *et al.*, 1977; Robert, 1979; Jardel, 1985; González-Espinosa *et al.*, 1991; Casas *et al.*, 1995).

En particular, los bosques mexicanos de encino han sido objeto de poco estudio en cuanto a su biología reproductiva, a la ecología de sus comunidades, o al impacto sobre las especies vegetales y animales asociadas. Entender los procesos dinámicos de estas especies en conjunto es difícil debido a su alto número, y a su amplia distribución en hábitats con condiciones ecológicas diversas. A pesar de ello algunos autores, indirectamente han abordado la ecología de los encinares mexicanos (Leavenworth, 1946; Miranda, 1947; Carter, 1955; Duellman, 1965; Rzedowski y McVaugh, 1966; Rzedowski y Vela, 1966; Valdés y Aguilar, 1983; Bracho y Puig, 1984; González-Espinosa *et al.*, 1991; Quintana-Ascencio *et al.*, 1992; Gómez *et al.*, 1993; Nixon, 1993b; Müller-Using, 1994; Ramírez-Marcial, 1994; Zavala, 1995, 1996; Ramírez-Marcial *et al.*, 1996; Ramírez-Marcial *et al.*, 2001; Álvarez-Aquino *et al.*, 2004; Arriaga y Mercado, 2004; Asbjornsen *et al.*, 2004; García-Barriosa y González-Espinosa, 2004; Guerrero y Equihua, 2005; López-Barrera y Newton, 2005; Ramírez-Bamonde *et al.*, 2005; Guzman-Guzman y Williams-Linera, 2006; López-Barrera *et al.*, 2006; Muniz-Castro *et al.*, 2006).

La gran mayoría de las investigaciones realizadas han tenido como objetivo la obtención de listas florísticas más que a describir las características y los patrones de dinámica, distribución y abundancia de las especies, aspectos importantes para entender el funcionamiento de estas comunidades (Standley, 1920-1926; Trelease, 1924; Muller, 1936, 1942a, 1942b; Camus, 1934-1954; White, 1948; Martínez, 1951, 1952, 1953, 1954, 1955a, 1955b, 1956, 1957a, 1957b, 1959, 1965, 1966, 1974; Rzedowski, 1978; Zavala, 2003; Valencia, 2004), aunque también se han realizado

estudios de carácter regional (Banda, 1974; McVaugh, 1974; Rzedowski y Rzedowski, 1979; Aguilar, 1984; González, 1986; Bello y Labat, 1987; de la Cerda, 1989; Valencia *et al.* 2002).

2.6. Biología reproductiva de los encinos

Los encinos son monoicos y con polinización anemófila. Las inflorescencias masculinas y femeninas se producen en los brotes de crecimiento anual, emitidos entre febrero y abril en los bosques de la zona templada (Crawley, 1985). Las flores femeninas que reciben polen son fertilizadas entre uno y tres meses después, y son muy significativas las pérdidas por fallo en la fertilización, que suelen atribuirse a condiciones climáticas desfavorables (Wolgast y Stout 1997, Pulido 1999).

Con algunas excepciones, los frutos de todas las especies de encino se desarrollan a lo largo del verano y principios del otoño. Los frutos no persisten en la planta. Una vez sobre el suelo, las bellotas son depredadas por ungulados, roedores y aves. Algunas especies de roedores (géneros *Apodemus*, *Peromyscus*, *Sciurus* y *Tamias*, principalmente) y aves de pequeño tamaño (géneros *Garrulus*, *Aphelocoma* y *Cyanocitta*), actúan como dispersores al almacenar las bellotas en madrigueras o en el suelo, a veces a una distancia considerable del árbol productor (Vázquez, 1998).

La germinación de las bellotas y la emergencia de plántulas ocurre en la primavera siguiente a la dispersión, aunque hay una amplia variabilidad fenológica en función del clima y el hábito perenne o caducifolio (Fox, 1982; Pulido, 1999). Finalmente, en las fases de establecimiento y desarrollo, las plántulas y plantas juveniles sufren la defoliación y el daño mecánico (pisoteo) por parte de

invertebrados y mamíferos ramoneadores, así como los efectos desfavorables de la sequía y la competencia del sotobosque (Pulido, 2002).

2.7. Grupos funcionales

Un grupo funcional es un conjunto de especies que tienen la misma función en los procesos del ecosistema (Hawkins y MacMahon, 1989). La definición es una herramienta efectiva en ecología para analizar la variabilidad de respuestas ecofisiológicas en los ecosistemas (Chapin, 1993). Para ello, es necesario ordenar o agrupar a las especies ya sea por sus características taxonómicas, morfológicas, fisiológicas, fenológicas, forma vital o tamaño, y uso de recursos. Las características consideradas para la clasificación dependerán del tipo de ecosistema. Para un ecosistema árido algunos de los atributos para agrupar a un conjunto de especies serían sistema radical, eficiencia hídrica, tolerancia a la sequía y latencia de semilla, entre otros. En bosques templados, los atributos serán diferentes, ya que las especies dominantes son de tipo arbóreo y son otras las condiciones ambientales.

En relación con los bosques de pino, se tienen los estudios de Yeaton (1981, 1982) para Estados Unidos de América y México. En el segundo estudio, Yeaton (1982) encontró patrones de distribución claros para siete especies en un gradiente altitudinal de 3000 m. Los pinos se clasificaron en dos grupos, de tres y cinco hojas por fascículo, y se concluyó que este atributo se relacionaba con el uso del agua, en cuanto a su área de transpiración. A partir de las características morfológicas de las plántulas y plantas juveniles de pino, se demostró que las especies de tres hojas actúan como pioneras, reemplazándose espacialmente entre ellas. Estas especies son reemplazadas en el tiempo por las de cinco hojas (Figura 1).

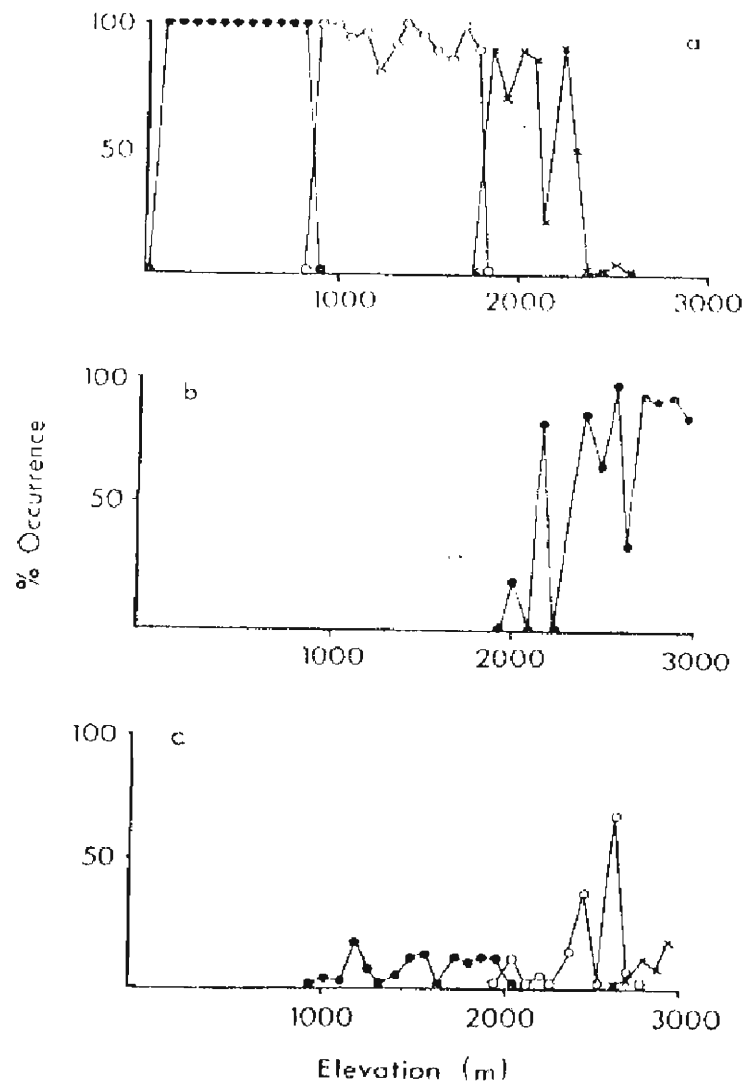


Figura 1. Distribución de especies de *Pinus* de tres hojas por fascículo (a), dos hojas, y cinco hojas, en un gradiente altitudinal en La Sierra Nevada, California, E.U.A. Reproducido con autorización de R.I. Yeaton (1981).

En el estudio anterior fueron claros los patrones de distribución de los grupos, aunque es preciso mencionar que en el área de estudio, el disturbio antropógena es casi nulo (Sierra Nevada, California, E.U.A.). En México, bajo el enfoque de substitución de espacio por tiempo, diversos autores determinaron los patrones de

reemplazo sucesional de pinos y otras especies arbóreas asociadas dentro de un transecto altitudinal (Yeaton, 1983; Yeaton *et al.* 1980; Yeaton *et al.*, 1983; Yeaton *et al.*, 1987). Aunque hay patrones de reemplazo espacial, estos no fueron claros, atribuyéndose esto al historial de uso de los bosques (Figura 2).

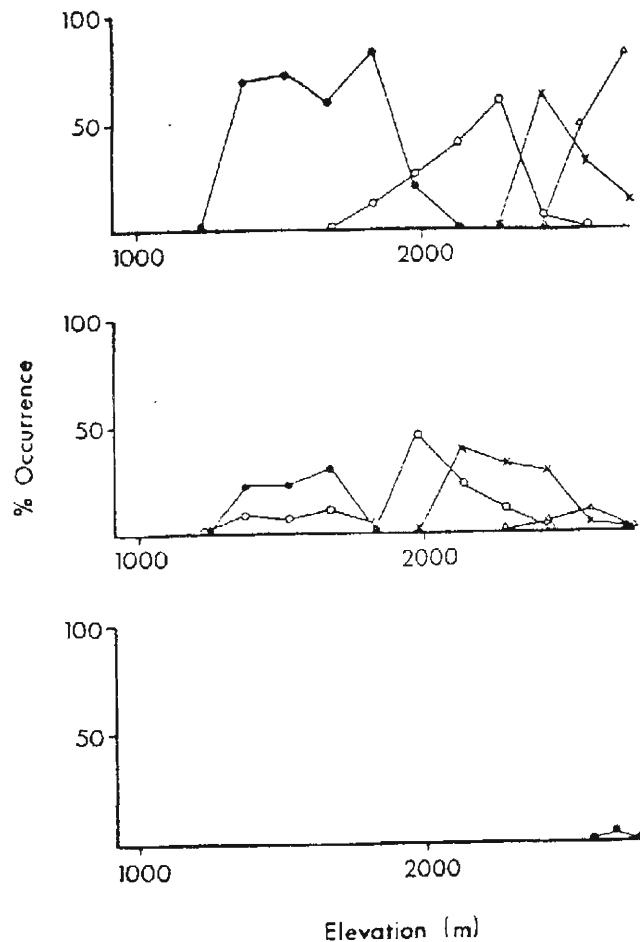


Figura 2. Distribución de especies de *Pinus* en un gradiente altitudinal en la Sierra Madre Occidental, Durango, México. Reproducido con autorización de R.I. Yeaton (1982). Para los bosques de encino, hay un estudio de 17 especies que se analizaron a partir de su distribución climática en Europa (Corcuera *et al.*, 2002). El atributo de clasificación fue el de fenología foliar (perennifolia y caducifolia), y luego

se evaluaron parámetros fisiológicos en plántulas e individuos juveniles. Se encontró que los grupos funcionales eran tres, en dependencia de la capacidad de transpiración de las hojas (área foliar) y de su tamaño. Las tolerantes a la sequía (pioneras), presentaron hojas coriáceas y pequeñas, mientras que las de etapas posteriores, fueron de hojas grandes y menor área foliar seca.

2.8. Papel del sotobosque en los encinares

Diversos autores mencionan la importancia de la abertura del dosel y su consecuente aumento en la luminosidad en el estrato arbóreo, para el establecimiento y desarrollo de las especies del sotobosque en bosques de coníferas y mixtos (Anderson *et al.*, 1969; Moore y Vankat, 1986; Ward y Parker, 1989; Kneeshaw y Bergeron, 1998; Scheller y Mladenoff, 2002) y en bosques tropicales (Brokaw, 1987; Martínez-Ramos *et al.* 1988). Se ha estudiado el desarrollo de las especies del sotobosque, en relación con el patrón espacial de distribución de las especies arbóreas en bosques de coníferas (Miller *et al.*, 2002) y latifoliadas (Everett *et al.*, 1983) y con respecto a influencias alelopáticas (Tinnin y Kirkpatrick, 1985). Otros autores estudiaron el desarrollo de especies en aberturas o claros, relacionado con el banco de semillas (Mladenoff, 1990) u ocasionados por disturbios como incendios (Lemon; 1949; Mutch y Parsons, 1998); plagas (Ehrenfeld, 1980); ramoneo y remoción (Buckley *et al.* , 1998), y enfermedades (Foster, 1983).

2.9. Dinámica sucesional en los encinares

La sucesión es fundamentalmente un proceso de reemplazo temporal de especies y un cambio en el funcionamiento de los individuos (Pickett *et al.*, 1987). A

partir de la teoría del monoclimax (Clements, 1916) y la individualista (Gleason, 1926), son varios los autores que tratan de explicar la sucesión vegetal (Watt, 1947; Egler, 1954; Drury y Nisbet, 1973; Pickett, 1976). Connell y Slatyer (1977) propusieron tres procesos, para explicar la sucesión: facilitación, tolerancia e inhibición. La facilitación en ocasiones se ha definido claramente (Yeaton, 1978; Petranka y McPherson, 1979), pero en otras se ha confundido con tolerancia o inhibición (Werner y Harbeck, 1982; Collins y Adams, 1983).

La tolerancia, donde el cambio de especies lo determinan las características propias, ya sea la forma de crecimiento o la capacidad de dispersión y de obtener recursos, tiene dos significados, activa y pasiva. La tolerancia activa se refiere a la habilidad de un organismo para resistir bajos niveles de recursos, como luz y nutrimentos (Daniel *et al.*, 1982). La tolerancia pasiva se refiere al reemplazo sucesional dado por organismos que tienen historias de vida contrastantes (p. ej. las especies de vida larga y de lento crecimiento son dominantes después de que las de vida corta y de rápido crecimiento decrecen).

La inhibición se ha documentado en bosques templados (Armesto y Pickett, 1985; Whitmore, 1989; Spies y Franklin, 1989) y tropicales (Brokaw y Scheiner, 1989; Lieberman *et al.*, 1989). Pickett *et al.* (1987) proponen la creación de una jerarquía de causas de la sucesión, que va de lo más general (apertura de claros o sitios, disponibilidad de especies y diferenciación en el comportamiento de éstas) hasta las de sitio y/o situación específica (disturbios en escala gruesa, dispersión, reserva de propágulos, disponibilidad de recursos, ecofisiología, estrategias de la historia de vida, estrés ambiental, competencia, alelopatía, herbivoría, depredación y enfermedades).

Los tipos de vegetación en México han sido descritos con detalle (Miranda y Hernández, 1963; Flores *et al.*, 1971; Rzedowski, 1978). Rzedowski (1978) compendió lo que se conocía sobre la ecología general de dichos tipos de vegetación y sugirió que el siguiente paso en el estudio de las comunidades vegetales debería ser entender su dinámica, con énfasis en las especies más importantes involucradas en dichos procesos. Una forma de abordar esta dinámica es a través del enfoque de reemplazo de espacio por tiempo (Watt, 1947). Al respecto, uno de los primeros estudios en México, en el matorral xerófilo del sur del Desierto Chihuahuense, fue realizado por Yeaton y Romero-Manzanares (1986), quienes estudiaron el reemplazo a través del tiempo de *Acacia shaffneri* por *Opuntia streptacantha*, con técnicas de inferencia fuerte (Platt, 1964).

La dinámica de los bosques de dosel cerrado es más difícil de apreciar pues a simple vista dan la apariencia de ser estáticos (Shugart, 1984), pero en su interior ocurren cambios continuos debidos a las variaciones en el ambiente físico y biológico. Estos cambios modifican su estructura y composición específica a través del tiempo. Whitmore (1978) señala que en la dinámica de los bosques templados pueden identificarse tres fases: a) la perturbación, b) la invasión de una secuencia de especies y c) la madurez, última etapa en la sucesión. En cada fase pueden identificarse especies características, cuyos atributos distintivos se refieren a sus formas de dispersión, colonización y crecimiento en condiciones de competencia por la luz y otros recursos (Whitmore, 1978; Martínez, 1985).

La fase de perturbación se manifiesta con la apertura de claros de diferente tamaño y forma, en dependencia del tipo, amplitud e intensidad del disturbio. Estos claros son colonizados por especies heliófilas, con tasas fotosintéticas y puntos de

saturación elevados y, con una superficie fotosintética mayor (Horn, 1974; Bidwell, 1974; Bazzaz, 1998). En la fase de invasión, las condiciones del sotobosque cambian de tal forma que resulta favorable para el arribo de especies umbrófilas (Connell y Slatyer, 1977); estas tienen mayor eficiencia fotosintética en la sombra, puntos de compensación bajos, menor gasto energético para la respiración y menor superficie foliar (Horn, 1974; Bidwell, 1974; Bazzaz, 1998). Finalmente, durante la fase de madurez, las comunidades vegetales adquieren una estructura y composición complejas y relativamente estables (Perry, 1994).

Sin embargo, aún en la fase de madurez los cambios continúan, al modificarse la abundancia relativa de las especies (Forcier, 1975). Es aquí cuando la competencia entre individuos promueve el reemplazo. Aunque entre los ecólogos hay desacuerdo sobre la importancia de la competencia en la organización de las comunidades vegetales, existen evidencias sólidas sobre su relevancia al respecto (Huston y Smith, 1987; Callaway y Walter, 1997; Flores y Yeaton, 2000).

3. METODOLOGÍA

3.1. Distribución de encinos (*Quercus*) en gradientes altitudinales

Se seleccionaron seis gradientes para su estudio, en vertientes interiores (gradientes de aridez) de las dos Sierras Madre, tres en la Sierra Madre Occidental (SMOC) y tres en la Sierra Madre Oriental (SMOR). En la SMOC se seleccionó uno en Chihuahua (Sierra Tarahumara, tramo Balleza-Guachochi), otro en Durango (Santa Bárbara, tramo Santa Bárbara-Providencia) y otro en Aguascalientes (Sierra Fria). En la SMOR los tres gradientes se ubicaron en la Sierra de Álvarez, San Luis Potosí. Las características para la selección de los gradientes, además de que fueran suficientemente grandes y de fácil acceso, fueron:

- a) Predominio de especies del género *Quercus* en el dosel superior.
- b) Exposición constante, en este caso este u oeste, debido a que las condiciones climáticas son menos contrastantes que la exposición sur (condiciones secas) y norte (húmedas).
- c) Pendientes con forma convexa, para mantener una condición similar en cuanto al agua disponible, es decir, para minimizar el efecto de escorrentía e infiltración, que pudiera favorecer a unas especies sobre otras.

En general, un gradiente de altitud implica elementos climáticos como temperatura (que será inversamente proporcional a la altitud), humedad (que será directamente proporcional a la altitud, hasta un punto en que disminuirá), tasa de crecimiento (que será inversamente proporcional a la altitud), y el número de especies (que será directamente proporcional a la altitud, hasta un punto óptimo en el mismo, disminuyendo posteriormente). Este comportamiento es mostrado en la

Figura 3, de datos sin publicar de la historia natural de La Sierra Nevada, California, E.U.A. Aunque en México las zonas montañosas más altas son los volcanes, el patrón es similar al mostrado en la Figura 3, tal vez no llegando a la condición de máxima altitud, por la latitud a la que se encuentra nuestro país.

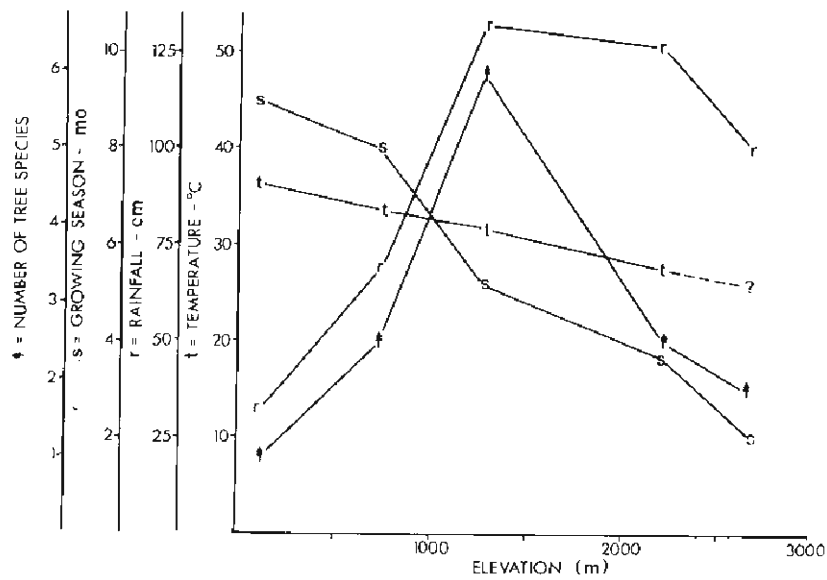


Figura 3. Características de temperatura, precipitación, temporada de crecimiento y número de especies arbóreas en un gradiente altitudinal de La Sierra Nevada, California, E.U.A. (Datos sin publicar proporcionado por R.I. Yeaton).

Las características de los sitios en la SMOC se presentan en el Cuadro 1.

Cuadro 1. Caracterización de los gradientes altitudinales de estudio en la Sierra Madre Occidental.

Localidad	Localización	Tipo de vegetación	Amplitud del gradiente (m)	Disturbio aparente
Sierra Tarahumara (Balleza-Guachochi) Chihuahua	26°57'50" N 106°26' O a 26°40'10" N 106°43'05" O	En la parte baja, Bq abierto de Qc con zc. Parte media y alta, Bq de Qc y Pn.	930 m de 1790 a 2820	Extracción intensiva de pino, pastoreo moderado de bovinos (ranchos particulares); árboles en manchones
Santa Bárbara (S. Bárbara-Providencia) Chihuahua-Durango	26°46'55" N 105°52'45" O a 26°46'01" N 105°53'30" O	Bq abierto de Qc y Mxe en parte baja. Bq de Qc y Bq abierto de Pn en la parte media.	690 m de 2030 a 2660	Extracción de encino y pino; árboles muy segregados; área abierta al pastoreo
Sierra Fría (La Congoja-La Aurora) Aguascalientes	22°09' N 102°36' O a 22°08' 20" N 102°41'30" O	Bq abierto de Qc asociado con zc en parte baja y media. Bq cerrado de Qc en parte alta.	200 m de 2590 a 2770	En la actualidad no hay extracción de árboles (ranchos cinegéticos); hace décadas hubo uso intensivo de encino.

Bq= bosque, Qc= *Quercus*, Pn= *Pinus*, zc= Zacatal, Mxe= Matorral xerófilo.

Los gradientes de la SMOC y SMOR se localizaron en sitios con substrato de origen ígneo, principalmente riolitas.

La Sierra de Álvarez, aunque en su mayoría está formada por montañas altas con laderas abruptas y convexas de origen volcánico, presenta traslajos con formaciones orográficas de tipo sedimentario, factores que afectan la distribución de los diferentes tipos de vegetación (INEGI, 2002). Los suelos predominantes son leptosoles de textura media (Arriaga *et al.*, 2000). El clima es seco templado, con una temperatura promedio anual de 16° C (García, 1988). La amplitud diaria de

temperatura del mes más frío (enero) oscila entre -3 y 18° C y la media del mes más caliente (mayo) es superior a 18° C. La precipitación promedio anual es de 566 mm, de la cual el 92% ocurre en los meses de mayo a octubre, y el resto en los meses de noviembre a abril (García, 1988). Los promedios de temperatura y precipitación fueron calculados para un periodo de 18 años, no especificado por García (1988), y corresponden a la estación La Salitrera (Zaragoza, S.L.P.). En la Sierra de Álvarez existen cinco comunidades vegetales, de las cuales el bosque de encino es la más amplia, ya que cubre el 38% de su superficie (Rzedowski, 1961; Arriaga *et al.*, 2000).

Cuadro 2. Caracterización de los gradientes altitudinales de estudio en la Sierra Madre Oriental (Sierra de Álvarez, S.L.P.).

Localidad	Localización	Tipo de vegetación	Amplitud del gradiente	Disturbio aparente
El Cristito (Rioverde)	21°46'42" N y 100°09'14" O	Bq cerrado de Qc. Parte baja Bq de Pn.	240 m de 1590 a 1830 msnm	Pastoreo moderado de bovinos (ranchos particulares); árboles en manchones
Mesa de Los Robles (Rioverde)	21°43'39" N y 100°08'54" O	Bq abierto de Qc. Parte baja Ms, y alta Mxe	120 m de 1390 a 1510 msnm	Evidencia de extracción anterior de encino; árboles muy segregados; área abierta al pastoreo
El Carrizal * (Zaragoza)	21°58'20" N y 100°34'16" O	Bq cerrado de Qc: Parte baja áreas agrícolas abandonadas.	90 m de 2150 a 2240 msnm	Sin evidencia de disturbio.

* Exposición norte

Bq= bosque, Qc= *Quercus*, Pn= *Pinus*, Ms = Matorral submontano, Mxe= Matorral xerófilo.

3.1.1. Diseño de muestreo

La distribución altitudinal y el reemplazo espacial fue determinado en parcelas largas (franjas), de 5 m de ancho y longitud variable (20 a 40 m), paralelas a las curvas a nivel. La primer franja se estableció en la parte baja de la pendiente, con los primeros encinos adultos (diámetro de tronco mayor a 10 cm). Se recorrió cada franja y se anotaron las especies de los primeros 200 árboles de *Quercus*, dominantes del estrato. Este procedimiento se repitió cada 30 m de diferencia en altitud, a lo largo de la pendiente, hasta donde hubieron árboles de *Quercus* en la comunidad vegetal. Se obtuvo la proporción de especies en cada franja, para conocer el patrón de reemplazo espacial e interespecifica.

Se recolectaron ejemplares de los encinos, se identificaron y depositaron como especímenes en el Herbario Isidro Palacios, del Instituto de Investigación de Zonas Desérticas de la Universidad Autónoma de San Luis Potosí.

Las especies identificadas de encino se agruparon de acuerdo con los criterios de mayor contraste, asumiendo que estos les permiten funcionar como pioneras, intermedias o tardías, en el proceso sucesional, principalmente en relación con el uso eficiente del agua.

El primer criterio fue la fenología foliar. Con base en ello, se agruparon en fenología foliar decidua, perenne, y en semidecidua, esto último porque algunas especies encontradas pueden tener las dos fenologías. Es el caso de *Quercus crassifolia*, en Jalisco tiene fenología foliar perenne (Guzmán, 1985), y en Aguascalientes (de la Cerda, 1989) semidecidua; lo mismo sucede con *Q. candicans* (Zavala, 1995).

El tercer atributo fue el porte o altura del árbol adulto: así, tenemos encinos de 5 ó 6 m (*Q. potosina*), mayor de 10 m (*Q. obtusata*) y mayores de 25 m (*Q. laurina*) (de la Cerda, 1989, Valencia *et al.* 2002).

La técnica de simetría de doseles (Flores y Yeaton, 2000) se usó para comprobar la existencia de patrones de reemplazo entre las especies de los grupos funcionales de encino. Esta técnica, hasta ahora ha sido utilizada para inferir el patrón de sucesión entre arbustos y árboles en los matorrales xerófilos del altiplano mexicano. Con ella se mide la capacidad de una especie para invadir el dosel de otra especie diferente. El efecto de la invasión del área del dosel provoca un crecimiento asimétrico en la especie invadida y, eventualmente, su reemplazo. Se localizaron al azar un mínimo de 25 pares de árboles de las especies de *Quercus*, cuyos doseles estuvieran traslapados. Esto se realizó tanto para especies de un mismo grupo funcional, como entre grupos.

En el plano de contacto formado por los doseles del par de encinos, se midieron la distancia entre ambos individuos, el diámetro máximo del dosel de cada individuo, y el radio máximo de sus doseles sin traslazo.

Para cada individuo, el diámetro máximo del dosel se dividió entre el radio máximo del dosel sin traslazo con la otra especie. De acuerdo con Flores y Yeaton (2000), los valores de este cociente que sean menores que 2.0 para una especie indican su asimetría y el eventual reemplazo de esta especie por su competidora. Un valor cercano a 2.0 en esta razón indica simetría completa, y valores mayores que 2.0 son indicativos de efecto de sitio, e involucran la orientación de la pendiente en relación con el sol. En tal caso, el individuo simétrico puede eventualmente reemplazar al individuo que crece asimétricamente por el efecto de sombra o de

daño mecánico del dosel. Los valores de simetría para los pares de especies fueron contrastados estadísticamente a través de la prueba de U de Wilcoxon-Mann-Whitney (Siegel y Castellan, 1988).

3.2. Asociación de individuos de encino en estadio de plántula y planta juvenil con especies del sotobosque

Las estrategias de establecimiento que las especies de encino utilizan como respuesta a su papel funcional en la sucesión como especie pionera, intermedia o tardía, fueron determinadas en tres comunidades de encino (*Quercus*) en la Sierra de Álvarez. Se anotaron las especies de *Quercus* en el estrato arbóreo y las presentes en el sotobosque en cada comunidad. Las localidades de estudio fueron:

Paraje Las Mangas, Ejido Bagres de Arriba, Rioverde (21°41'30" N y 100°05'30" O), con 1550 m de altitud. La comunidad arbórea está compuesta por *Quercus resinosa* como dominante, con algunos individuos de *Pinus teocote*. Se observa que el sitio fue objeto de un incendio de baja intensidad, ya que el suelo del bosque no presentó hojarasca y sólo hay canaguala (*Polypodium guttatum*) presente en el sotobosque.

Paraje La Quiteria, Ejido Bagres de Arriba, Rioverde (21°42' N y 100°05'30" O). La comunidad está a mayor altitud que Las Mangas (1650 msnm), y se compone de *Quercus laeta* y *Q. castanea* como dominantes, asociados con algunos pinos (*P. montezumae*). El sotobosque está formado exclusivamente por *Dodonaea viscosa*. No se aprecia disturbio en la zona; la razón es que tanto ésta comunidad como la anterior, se encuentran en un área de difícil acceso, a una hora y media de camino de la zona habitada.

La tercera comunidad se localizó en el paraje El Carrizal (21°59'40" N y 100°34'30" O). 2050 m de altitud. La zona es la parte alta de un cerro, con evidencias de un incendio de alta intensidad (marcas de 1.5 m en los troncos de los pinos). La comunidad es un bosque abierto, y se compone de *Quercus coccolobifolia* como dominante, asociada con *Pinus teocote*. El sotobosque está dominado por dos especies arbustivas, *Lyonia squamulosa* y *Arctostaphylos pungens*.

3.2.1. Diseño de muestreo

El método fue sin parcela; en cada sitio se caminó en transectos de longitud variable (entre 10 y 30 m) siguiendo las curvas a nivel, y se registraron las plántulas o plantas juveniles (menores que 50 cm) de *Quercus*, hasta totalizar un mínimo de 100. Se anotó el elemento con el cual se asociaba cada individuo, o la ausencia de éste. Los elementos registrados fueron sotobosque, dosel arbóreo y ninguno (abierto). Los datos de cada comunidad se contrastaron estadísticamente con la prueba de χ^2 para K muestras independientes, donde el criterio de las filas fueron las especies de encino y el de las columnas los elementos asociados (Siegel y Castellan, 1988).

Para fines de comparación, se realizó un viaje de estudio a la Sierra Madre Occidental (Reserva La Michilía, Durango), donde se estudió la asociación de plántulas de encino con sotobosque de *Arctostaphylos pungens*, siendo esta nula. *Arctostaphylos pungens* aparece al eliminar el estrato alto o arbóreo, facilitando la invasión de las áreas abiertas en el bosque creadas como resultado de algún disturbio, como desmonte o incendio (obs. pers.).

3.3. Dinámica sucesional de una comunidad de encino

Este estudio se realizó en la vecindad del paraje conocido como El Carrizal (21° 58' N, 100° 34' O), en la Sierra de Álvarez. El sitio es una ladera con exposición norte, donde las condiciones de humedad y temperatura sostienen una comunidad de árboles con dosel cerrado, dominado por varias especies de *Quercus*. Este sitio se encuentra a una altitud de 2166 m y presenta pendientes que varían desde 20% hasta 35%. La ubicación y relieve del sitio han dificultado el aprovechamiento del encino, por lo cual, la comunidad vegetal se mantiene prácticamente prístina. Las áreas relativamente más planas, localizadas en la parte baja de la ladera, fueron desmontadas y utilizadas previamente para la producción de maíz, frijol y chícharo, y luego abandonadas hace aproximadamente cincuenta años. Actualmente, estas están abiertas al pastoreo de bovinos y équidos; pero hay evidencia de repoblación de especies leñosas, particularmente de especies de encinos, existentes en el bosque adyacente. El sitio se seleccionó por la dominancia de la especie tardía en el sistema (*Q. affinis*), y el hecho de que está limitado por áreas con disturbio (etapas sucesionales iniciales), donde se localiza la especie pionera. Lo anterior nos permitió reconstruir el proceso sucesional.

3.3.1. Diseño de muestreo

La composición de especies y la abundancia relativa del componente arbóreo en la ladera, fueron estimadas en cinco parcelas circulares de 20 metros de diámetro (314 m²). Estas parcelas fueron acomodadas en aproximadamente 400 metros altitudinales de la ladera, a intervalos de 20 m, a partir de aproximadamente 100 m

del campo abierto en la base de la ladera, para terminar aproximadamente a 100 m de la cima. Se registró el número de individuos de cada especie arbórea, con diámetro en la base del tronco mayor que 2.5 cm. Las especies con menos que el 5% de abundancia, se consideraron poco importantes en la dinámica de la comunidad y fueron excluidas del estudio.

Las medias y errores estándar se calcularon para las densidades y diámetros de los troncos. También se calcularon las densidades relativas, dividiendo el promedio de la densidad media de cada especie entre la densidad media total. Estos datos fueron usados para determinar las especies dominantes en el sitio de estudio.

La invasión relativa de las especies de encino se estudió en cinco parcelas alargadas (bandas) de 30 x 5 metros, dispuestas en secuencia continua y paralela a las curvas a nivel. La primera parcela quedó bajo el dosel y las otras cuatro en el campo abierto adyacente. El número de individuos para cada especie de encino, menores que un metro de altura, fue registrado en cada parcela. Este proceso se repitió en cinco sitios diferentes, adyacentes al sitio de estudio. Estos datos proporcionaron información tanto de la repoblación natural en las áreas abiertas, como del patrón de reemplazo a través de una secuencia sucesional. El número de individuos de cada especie de encino registrado en estas parcelas, fue sumado y analizado estadísticamente con la prueba de una muestra de χ^2 (Siegel y Castellan, 1988).

La técnica de simetría de doseles (Flores y Yeaton, 2000) se usó para comprobar la existencia de patrones de reemplazo entre las especies de encino que componen el bosque. Se localizaron al azar un mínimo de 25 pares de árboles de

las cuatro especies de *Quercus*, cuyos doseles estuvieran traslapados. Algunas combinaciones de pares de especies no ocurrieron; sólo se localizaron 19 pares de *Q. obtusata* con *Q. affinis* y 17 pares de *Quercus coccolobifolia* con *Q. crassifolia*. Los datos adicionales para complementar los pares de las dos últimas especies, fueron tomados en un sitio relativamente similar, localizado a la misma elevación, a 1.5 km al este del sitio de estudio. Esta área se encuentra en una etapa sucesional temprana debido a la extracción selectiva de individuos adultos de encino.

Los valores de simetría para los pares de especies fueron contrastados estadísticamente a través de la prueba de U de Wilcoxon-Mann-Whitney para dos muestras independientes (Siegel y Castellan, 1988). Durante el registro de datos para el estudio de la simetría de doseles, se observó que en dos de las combinaciones de pares estudiados, *Quercus crassifolia*/*Q. coccolobifolia* y *Q. affinis*/*Q. crassifolia*, muchos de los individuos con crecimiento asimétrico presentaban su meristemo apical dañado.

Para evaluar la importancia de esta observación, se cuantificó la condición del tallo principal de individuos de *Q. coccolobifolia* y *Q. crassifolia*, creciendo bajo el dosel de *Q. affinis*, la especie de encino aparentemente dominante. Así, se registró si sus troncos principales estaban rotos o intactos. Estos datos se contrastaron estadísticamente para cada especie con una prueba de una muestra de χ^2 (Siegel y Castellan, 1988). Con un taladro de Pressler se tomaron muestras del crecimiento radial (en la dirección del traslape de doseles) del tronco de diez individuos de *Quercus crassifolia* pareados con individuos de *Q. affinis* y con doseles asimétricos.

Esto fue realizado con el fin de analizar si el reemplazo se asocia con alteraciones en el tronco de la especie competitivamente inferior.

Antes del muestreo, se registró el diámetro de cada individuo de *Q. crassifolia*. Posteriormente y con el taladro, se tomó una muestra de su madera, atravesando completamente el tronco del árbol, a una altura aproximada de 1 m, en el plano de contacto de los doseles de la pareja. A continuación, las longitudes de las dos secciones radiales de estas muestras fueron medidas a partir del punto de crecimiento inicial del árbol, tanto en la dirección del traslape de doseles como hacia el extremo opuesto. Las diferencias entre las dos secciones radiales, fueron calculadas para cada individuo mediante sustracción del radio dirigido hacia el individuo pareado de *Q. affinis*, al radio en la dirección opuesta. Estas diferencias en el crecimiento radial fueron calculadas como porcentaje del diámetro medio del tronco.

Los valores de las diferencias (positivo o negativo) fueron contrastados estadísticamente a través de una prueba binomial para una muestra (Siegel y Castellan, 1988). Para todos los análisis estadísticos (prueba de U de Wilcoxon-Mann-Whitney para dos muestras independientes, prueba de una muestra de χ^2 y prueba de χ^2 para K muestras independientes) se utilizó el paquete estadístico *Statistix for Windows, Analytical software* (versión 7.1).

4. RESULTADOS

4.1. Distribución de encinos (*Quercus*) en gradientes altitudinales

En los seis gradientes altitudinales, se registraron 14 especies de *Quercus*, seis encinos blancos y ocho rojos (Cuadro 3). Por sus características morfológicas, las especies se consideraron en tres grupos; pioneras (hoja coriácea y decidua para evitar transpiración de agua, y de porte bajo que permita un rápido establecimiento), intermedias (de porte mediano, hoja gruesa, rígida y semidecidua o con un periodo más corto sin hojas), y tardías (porte alto, hoja delgada, alargada y perenne, indicando una mayor transpiración).

De las especies registradas, sólo dos (14%) son de fenología foliar perenne. Estas especies debido a sus características (portes de 20 m o más, y doseles mayores a 10 m de diámetro que, en general, forman bosques cerrados) están restringidas a hábitats muy húmedos, mientras que las especies restantes (86%) están más adaptadas y se distribuyen en una mayor variedad de hábitats.

Cuadro 3. Características de las especies de encino (*Quercus*) registradas en la Sierra Madre Oriental (San Luis Potosí) y Occidental (Durango, Chihuahua y Aguascalientes).

Acrónimo	Especie	Región	Fenología foliar	Hoja	Altura (m)	Bellota (longitud mm)
Qch	<i>Q. chihuahuensis</i>	SMOR, SMOC (ST, SB)	D	Coriácea	4-8	12-15
Qre	<i>Q. resinosa</i>	SMOR	D	Coriácea	6-9	15-32
Qob	<i>Q. obtusata</i>	SMOR, SMOC (ST)	S	Rígida y gruesa	10-20	9-20
Qla	<i>Q. laeta</i>	SMOR	D	Coriácea	5-8	12-18
Qpo	<i>Q. potosina</i>	SMOC (SF)	D	Coriácea	3-7	15-18
Qru	<i>Q. rugosa</i>	SMOC (SF)	S	Rígida y gruesa	10-25	12-25
Qed	<i>Q. eduardii</i>	SMOR, SMOC (SF)	D	Coriácea	5-12	7-10
Qaf	<i>Q. affinis</i>	SMOR	P	Delgada y suave	10-35	9-12
Qco	<i>Q. coccolobifolia</i>	SMOR	D	Coriácea	6-10	8-10
Qcr	<i>Q. crassifolia</i>	SMOR, SMOC (ST)	S	Rígida y gruesa	10-20	10-13.5
Qem	<i>Q. emoryi</i>	SMOC (ST, SB)	D	Coriácea	4-6	10-15
Qur	<i>Q. urbanii.</i>	SMOC (SB)	S	Rígida y gruesa	10-20	8-11
Qsi	<i>Q. sideroxylla .</i>	SMOC (ST)	S	Rígida y gruesa	8-15	10-13
Qhy	<i>Q. hypoleucooides</i>	SMOC (SB)	P	Delgada y suave	8-15	9-12

SMOC=Sierra Madre Occidental, SMOR=Sierra Madre Oriental, ST=Sierra Tarahumara (Chih.), SB=Santa Barbara (Dgo.), SF=Sierra Fria (Ags.), D=Decidua, S=Semidecidua, P=Perenne

A partir de la clasificación en grupos se generaron, por cada gradiente, las gráficas de distribución de especies de cada uno (Figuras 4 a la 6, para la Sierra

Madre Oriental y Figuras 7 a la 9, para la Sierra Madre Occidental). Se identificaron al menos a dos grupos en cada gradiente, y en tres casos los tres grupos. Por lo menos tres especies fueron registradas en cada gradiente, y como máximo cinco. Las especies consideradas pioneras están presentes desde la parte baja del gradiente, y se distribuyen hasta la parte media o hasta donde las condiciones de microhábitat ya no permiten su entrada. Donde se presentan dos especies pioneras, se observa el reemplazo espacial entre ellas, y se percibe asimismo un patrón de reemplazo entre grupos funcionales; donde disminuye una pionera, se incrementa una intermedia. Algo similar sucede entre especies intermedias y tardías.

Para la localidad La Mesa de los Robles (Rioverde, S.L.P.) sólo se presentaron encinos del grupo pionero e intermedio (Figura 4). Esta comunidad es un relicto que, en la década de 1950 se sometió a extracción selectiva de encino (de las tres especies) para leña (Sr. Baldomero Flores, com. pers.) y ahora se encuentra en lenta recuperación. La presencia relativamente reciente de las especies pioneras (facilitadoras), explica la escasa distribución de *Q. eduardii* (especie considerada como intermedia en el sistema). A pesar de ello, se observa un patrón de alternancia espacial entre los dos pioneros, con *Q. chihuahuensis* más abundante que *Q. resinosa* hacia abajo del gradiente, y lo opuesto hacia la parte superior. No se espera que la comunidad desaparezca debido a la capacidad de rebrote de *Q. chihuahuensis* y *Q. resinosa*, pero por las condiciones del área (se encuentra aislada y no hay traslapo con el matorral submontano, que se encuentra en el borde) se mantendrá el tamaño actual, aproximadamente dos hectáreas. Se espera que las dos especies pioneras sean dominantes, con la desaparición de *Q. eduardii* (si

hubiera aprovechamiento), ya que no se observó repoblación de esta especie, posiblemente por la ausencia de sotobosque.

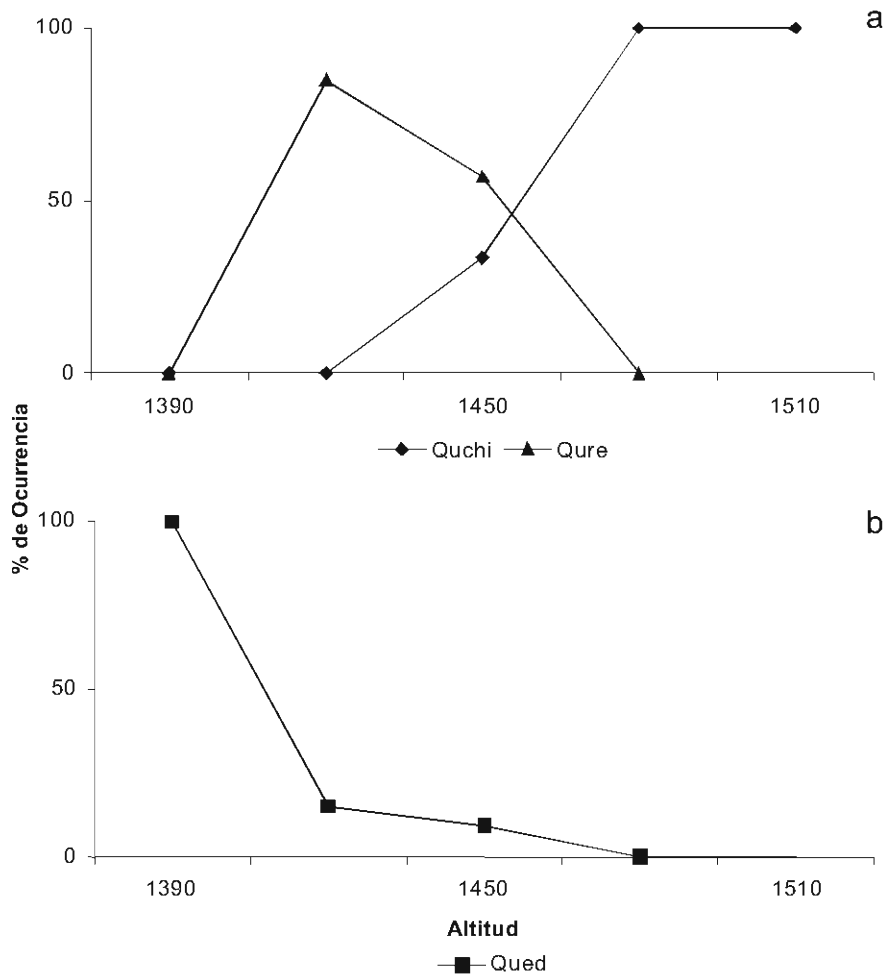


Figura 4. Porcentaje de ocurrencia de a) *Quercus chihuahuensis* y *Q. resinosa* (pioneros) y b) *Q. eduardii* (intermedio) en un gradiente altitudinal en la Sierra Madre Oriental (Mesa de los Robles, Rioverde, S.L.P.)

En la localidad El Cristito (Rioverde, S.L.P.) se observó una comunidad de encino de las mejor conservadas (Figura 5). Se registraron los tres grupos funcionales, con dos especies en el pionero e intermedio. En la parte superior del

gradiente (1770 a 1830 m) se distribuye la especie tardía *Q. affinis*. Lo anterior obedece, además de las condiciones de mayor humedad, a lo abrupto de la zona que ha impedido la extracción de árboles.

El análisis de la abundancia de los encinos muestra ausencias en cierta parte del gradiente y recuperación en otras, atribuible al uso (de baja intensidad) que los habitantes hacen de estas especies. A pesar de ello se observa un patrón de reemplazo espacial dentro de los pioneros y dentro de los tardíos. Cabe mencionar que la zona de Rioverde es, de acuerdo con estos estudios y a otros anteriores sobre ecología de pino y encino (Castillo, 2003; Flores, 2003), la región donde se registran los bosques de encino mejor conservados, incluso en comparación con las áreas protegidas de la Sierra. Una explicación es la inaccesibilidad a la zona y lo alejado de los centros de población (principalmente de la capital del estado), a pesar de que se observó aprovechamiento de madera en baja escala, en todos los sitios visitados.

En la localidad de El Carrizal (Zaragoza, S.L.P.) se registraron tres especies, cada una dentro de cada grupo funcional (Figura 6). Esta comunidad se encuentra lejos de centros de población, y debido a ello la especie tardía es dominante y la más abundante en todo el gradiente, indicando que se trata de un bosque maduro en buena condición. Por la poca perturbación esta comunidad fue seleccionada para estudiar la dinámica sucesional de este tipo de bosques.

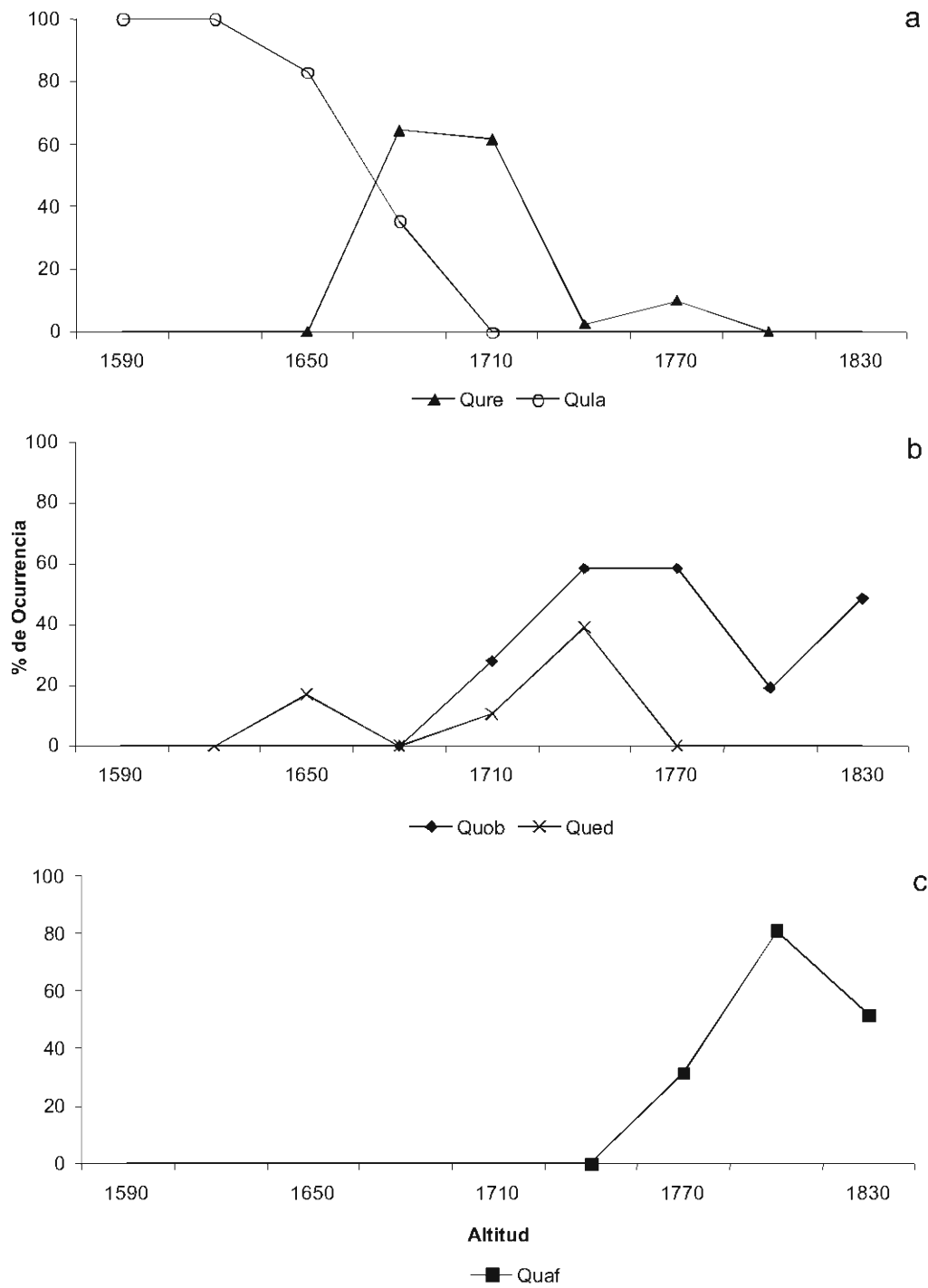


Figura 5. Porcentaje de ocurrencia de a) *Quercus resinosa* y *Q. laeta* (pioneros), b) *Q. obtusata* y *Q. eduardii* (intermedios) y c) *Q. affinis* (tardío) en un gradiente altitudinal en la Sierra Madre Oriental (El Cristito, Rioverde, S.L.P.).

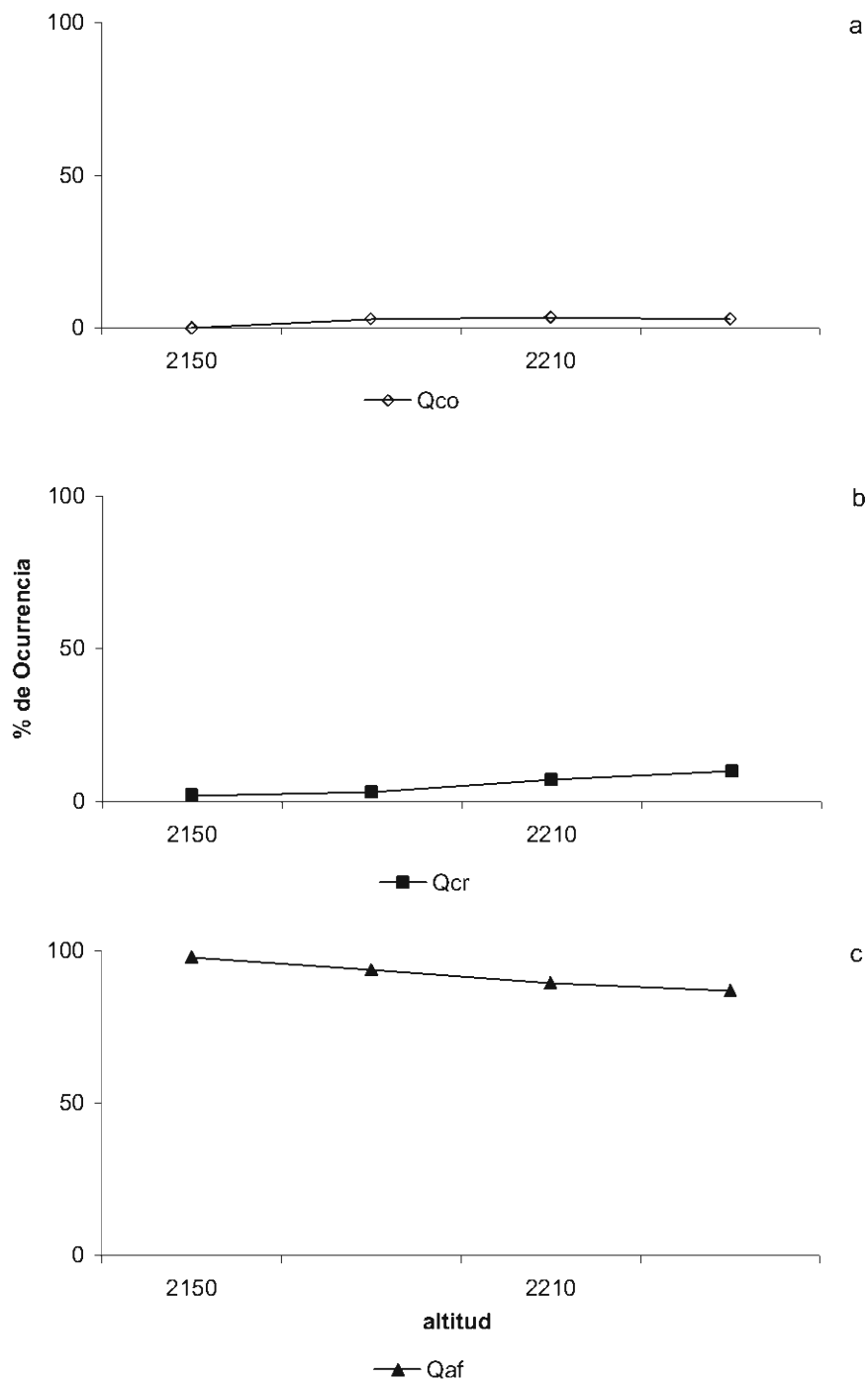


Figura 6. Porcentaje de ocurrencia de a) *Quercus coccolobifolia* (pionero), b) *Q. crassifolia* (intermedio), y c) *Q. affinis* (tardío) en un gradiente altitudinal en la Sierra Madre Oriental (El Carrizal, Zaragoza, S.L.P.).

En contraste, la Sierra Madre Occidental, al menos en las áreas de estudio, presentan una alteración extrema en la comunidad vegetal del bosque de encino. En la Sierra Fría, Aguascalientes, con un historial de uso forestal intensivo (de la Cerda, 1989), se identificaron dos grupos, con ausencia del tardío (Figura 7). *Q. potosina* presentó una distribución discontinua, debido al uso de la especie, preferida por ser de porte bajo. La distribución discontinua de encinos en el gradiente es similar a la de la comunidad de la sierra de Álvarez (*Q. chihuahuensis*-*Q. resinosa*-*Q. eduardii*), reafirmando el efecto negativo de la actividad humana en las poblaciones arbóreas. La ausencia de las especies tardías se debe, además del uso humano, a lo restringido del hábitat donde se desarrollan. En esta sierra sólo se presentan (en pocos lugares y principalmente en cañadas) dos especies tardías (de hoja delgada, perennifolia y de porte mayor a 20 m), *Q. laurina* y *Q. uxoris* (de la Cerda, 1989).

En el gradiente de Durango (Santa Bárbara), se identificaron los tres grupos, aunque la presencia de los pioneros domina casi el total del gradiente, y la especie tardía es poco abundante (Figura 8). Este gradiente, cercano a los 1000 m (característica de la SMOC, con macizos grandes en general), está formado por una comunidad de matorral xerófilo en su parte baja, y bosque abierto de pino arriba, con evidencias de una extracción intensiva de encino, la comunidad puede ser clasificada como bosque abierto de encino asociado con matorral xerófilo.

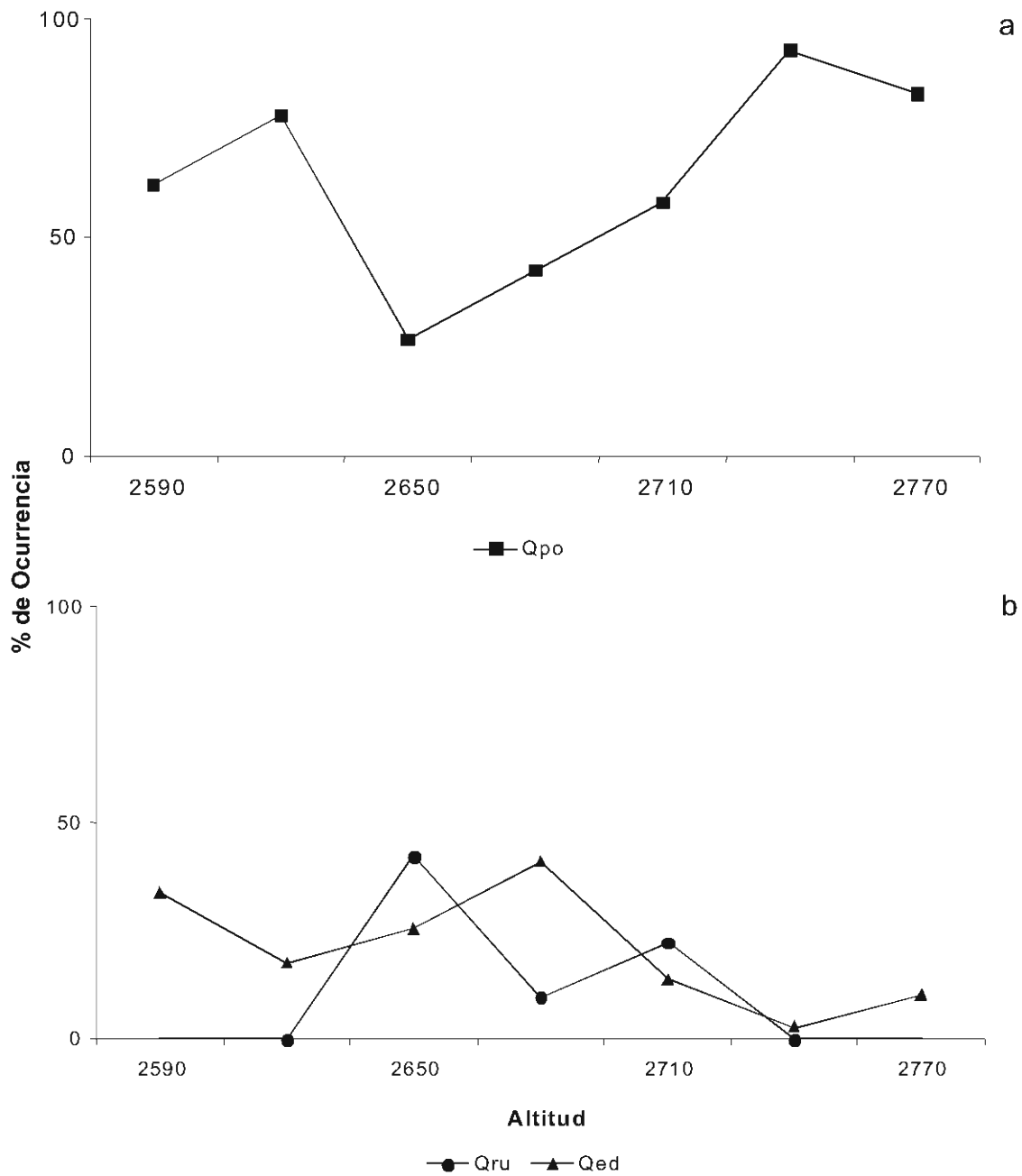


Figura 7. Porcentaje de ocurrencia de a) *Quercus potosina* (pionera), y b) *Q. rugosa* y *Q. eduardii* (intermedias) en un gradiente altitudinal en la Sierra Madre Occidental (Sierra Fría, Ags.).

La especie tardía, *Q. hypoleucoides*, está presente sólo en un área del gradiente donde la montaña forma una ondulación, creando condiciones de mayor humedad. Más arriba predomina el pino. Esto indica que la dominancia de encinos seguirá siendo de las especies pioneras, a pesar de que es evidente el patrón de reemplazo entre grupos funcionales, pues donde abunda el intermedio o el tardío, desaparecen los pioneros. Esto se observa en las partes superiores del gradiente, que reúne condiciones más favorables para la especie tardía (Figura 8).

En el caso de Chihuahua, no se registro el grupo tardío. Pero la distribución de las especies es similar a la de Durango (Figura 9). En este gradiente *Q. chihuahuensis* fue más abundante que *Q. emoryi*.

Este comportamiento se ha documentado en ésta región de la Sierra Madre Occidental, donde dependiendo de las condiciones ambientales hay alternancia en la dominancia entre estas dos especies (García-Arévalo *et al.*, 2004).

Sin excepción, las especies del grupo pionero, de porte bajo, hoja coriácea y caducifolia, son dominantes en las partes baja y media del gradiente, donde las condiciones son secas y la temperatura es alta. Las especies intermedias pueden distribuirse de la parte media y en algunos casos desde abajo, y hasta la parte superior, en asociación con las pioneras.

Las especies tardías sólo se distribuyen en las partes superiores del gradiente, donde aumenta la humedad y disminuye la temperatura. Esto es más evidente en Durango (Figura 8) y Chihuahua (Figura 9), donde las intermedias y tardías están restringidas a una pequeña sección en la parte alta (de los 2400 m en adelante).

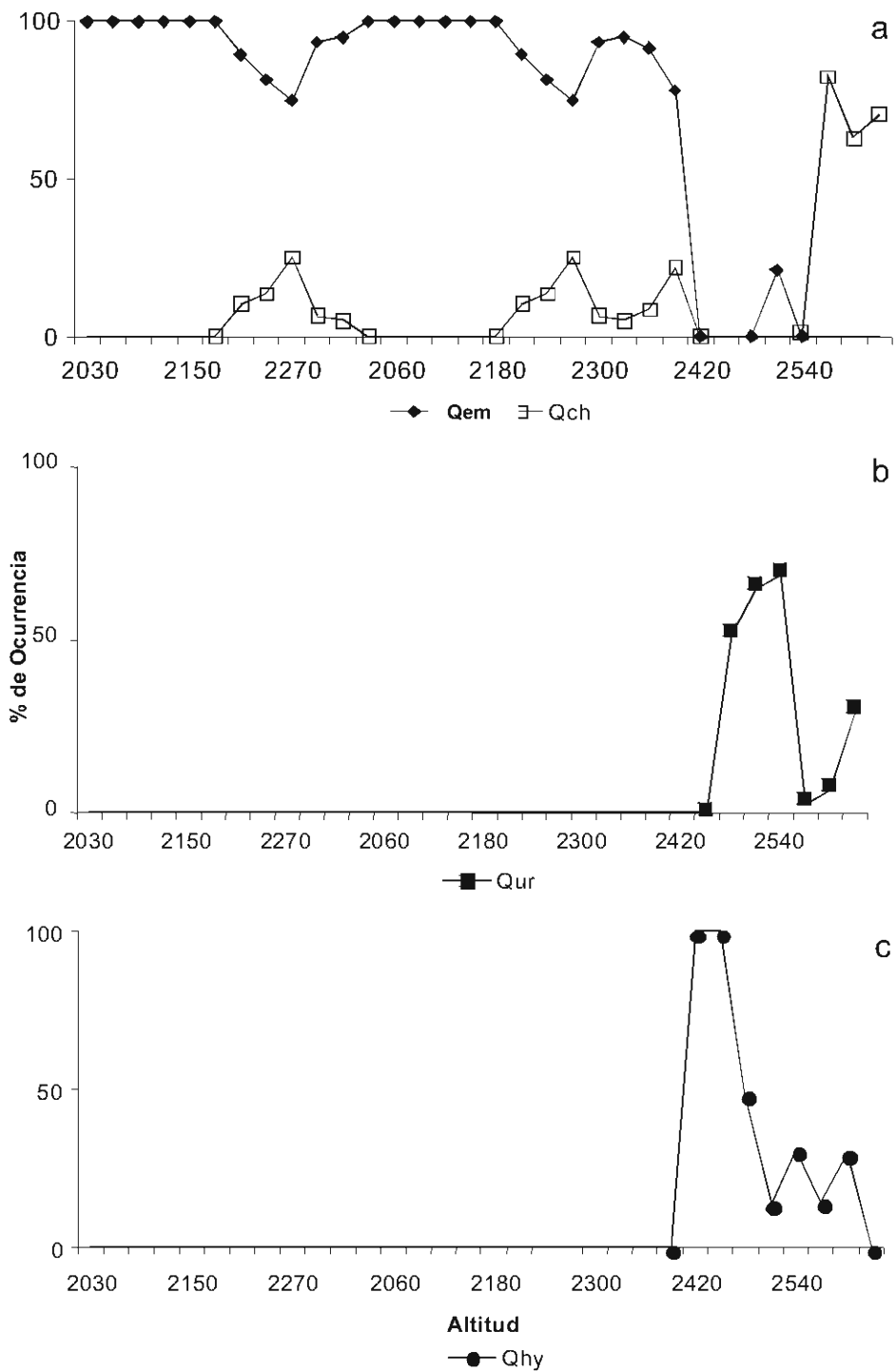


Figura 8. Porcentaje de ocurrencia de a) *Quercus emoryi* y *Q. chihuahuensis* (pioneros), b) *Q. urbanii* (intermedio) y c) *Q. hypoleucoides* (tardío) en un gradiente altitudinal en la Sierra Madre Occidental (Santa Bárbara, Chih-Dgo.).

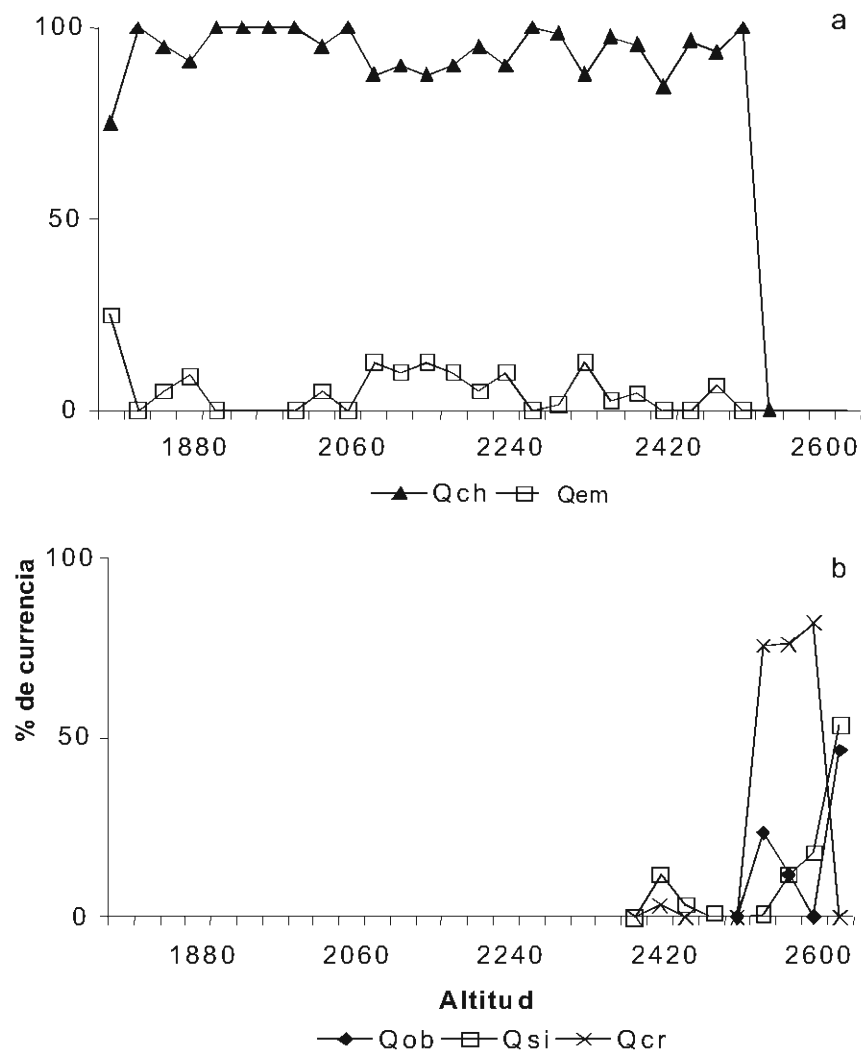


Figura 9. Porcentaje de ocurrencia de a) *Quercus emoryi* y *Q. chihuahuensis* (pioneros), y b) *Q. obtusata*, *Q. crassifolia* y *Q. sideroxylla* (intermedios) en un gradiente altitudinal en la Sierra Madre Occidental (Sierra Tarahumara, Chih.).

Es lógico este patrón, puesto que las condiciones climáticas son más extremas en esta región, debido a lo cual especies con portes altos y hoja semidecidua no están adaptadas para desarrollarse en lugares más bajos, donde en la época de

estiaje el porcentaje de desecación es alto. Por ello encontramos especies de porte muy bajo y hoja coriácea y caducifolia, como una adaptación a estas condiciones.

Patrones de reemplazo temporal

En los seis gradientes se identificaron 14 especies de *Quercus*. De ellas, siete especies pertenecen al grupo pionero, cinco al grupo intermedio, y dos al grupo tardío. La mayoría de las especies se registraron en más de un gradiente. En la SMOR, en la interacción entre especies de un mismo grupo, se observó simetría significativa de sus doseles. Las especies del grupo pionero presentaron asimetría significativa de sus doseles cuando interactúan con las especies del grupo intermedio, y este a su vez presentó asimetría en sus doseles al estar en contacto con individuos de la única especie del grupo tardío que se evaluó, *Quercus affinis* (Cuadro 4).

De estos resultados se infiere el reemplazo de las pioneras por las intermedias en el proceso sucesional. Éstas, a su vez, tienen un patrón similar en relación con las tardías, en este caso *Q. affinis*, excepto en uno de los gradientes. Estas últimas están mejor distribuidas en exposiciones norte con condiciones de mayor humedad, pero aún ahí se observa una mezcla con las intermedias. En condiciones naturales de la comunidad, se esperaría que las especies tardías fueran las dominantes en el bosque maduro, aunque no en todas las posiciones del gradiente. Lo que se aprecia a lo largo del gradiente son patrones definidos de distribución, donde en la parte baja dominan las pioneras, y no se aprecian especies tardías pero sí intermedias, en interacción con las primeras.

Cuadro 4. Interacción y tasa de simetría (TS) \pm el error estándar (EE) de los doseles de pares de individuos (n) de especies de encino importantes en la dinámica vegetal de la Sierra de Álvarez, S.L.P.

Interacción	Grupo Funcional	Resultado	Gana
<i>Qla-Qre</i>	P-P	TS = 2.09 \pm 0.15	Ninguno
		TS = 2.62 \pm 0.11	P=ns
<i>Qre-Qob</i>	P-I	TS = 1.62 \pm 0.15	Qob
		TS = 2.09 \pm 0.11	P<0.04
<i>Qob-Qed</i>	I-I	TS = 2.05 \pm 0.11	Ninguno
		TS = 2.01 \pm 0.52	P=ns
<i>Qob-Qaf</i>	I-T	TS = 3.24 \pm 0.45	Qob
		TS = 2.03 \pm 0.09	P<0.01
<i>Qco-Qcr</i>	P-I	TS = 1.32 \pm 0.21	Qcr
		TS = 2.07 \pm 0.29	P<0.01
<i>Qcr-Qaf</i>	I-T	TS = 1.67 \pm 0.45	Qaf
		TS = 2.74 \pm 0.19	P<0.05

Quercus laeta-*Q. resinosa*; *Q. resinosa*-*Q. obtusata*; *Q. obtusata*-*Q. eduardii*, *Q. obtusata*-*Q. affinis*, *Q. coccolobifolia*-*Q. crassifolia* y *Q. crassifolia*-*Q. affinis*;

P=pionero I=intermedio T=tardío

Las actividades humanas han modificado las condiciones, al abrir claros en el bosque para la producción de cultivos y ganado, y su posterior abandono. Ello ha permitido la entrada de especies pioneras, cuando en condiciones naturales esto no sería posible, en periodos largos. En el área donde se estudió la secuencia Qco-Qcr-Qaf, se evaluaron patrones de invasión de plántulas y plantas juveniles de *Quercus*, a partir de bordes en claros abiertos en el bosque con fines agrícolas y abandonados durante 50 años (sección 4.3). El patrón observado es que la especie tardía, *Q.*

affinis, presentó mayor cantidad de plántulas y plantas juveniles de su especie bajo sus doseles o de otra (pionera o intermedia), mientras que *Q. crassifolia* y *Q. obtusata* presentaron plántulas más allá de su dosel, aunque no tan alejados como en *Q. coccolobifolia*, que presentó individuos hasta 20 m adentro del claro.

4.2. Asociación de plántulas y plantas juveniles de encino con especies del sotobosque

En la comunidad de *Quercus coccolobifolia-Pinus teocote*, hay evidencias significativas de asociación entre especie y sitios de establecimiento ($X^2=7.79$, $gl=2$, $P<0.02$) en comparación con el valor esperado, presentándose un mayor número de plántulas asociadas con especies del sotobosque que en ausencia de ellas (Cuadro 5). De los dos géneros, *Pinus* se asoció más con *Arctostaphylos pungens* y *Quercus* con *Lyonia squamulosa*. Una explicación para esta preferencia se atribuye a las características de cada especie. *Pinus* es heliófila y se esperaría que prefiriera especies de porte bajo y dosel abierto, por el contrario *Quercus*, se desarrolla comunmente bajo el dosel de otras especies distintas.

Cuadro 5. Establecimiento de plántulas de encino y pino asociadas con especies del sotobosque en El Carrizal, Zaragoza, S.L.P. Comunidad de *Quercus coccolobifolia*-*Pinus teocote*. Sotobosque de *Lyonia squamulosa*-*Arctostaphylos pungens*

Especie		Número de plántulas		
		Abierto	Con Arpu	Con Lysq
Quco	Observado	29	25	43
	Esperado	29.02	30.35	37.43
Pite	Observado	9	15	6
	Esperado	8.98	9.45	11.57

n= 127; Pite=*Pinus teocote*; Quco=*Quercus coccolobifolia*; Arpu=*Arctostaphylos pungens*, Lysq=*Lyonia squamulosa*

En la comunidad de *Quercus resinosa*-*Pinus teocote* (Cuadro 6) las plántulas se encontraron mayormente en el área abierta, respecto a las asociadas con *Dodonaea viscosa*. La diferencia respecto a los valores esperados no fue estadísticamente significativa ($X^2=1.91$, $gl=2$, $P=ns$). *Quercus* se asoció mayormente con el área abierta y bajo el dosel, que con el sotobosque. Para *Pinus* en general hubo pocas plántulas, debido principalmente a que se tuvieron pocos adultos del género, aunque el patrón observado es una preferencia por utilizar nodrizas (especies arbustivas) para su establecimiento, en comparación con las áreas abiertas.

Cuadro 6. Establecimiento de plántulas de encino y pino asociadas con especies del sotobosque en La Quiteria, Rioverde, S.L.P. Comunidad de *Quercus resinosa*-*Pinus teocote*. Sotobosque de *Dodonaea viscosa*

		Número de plántulas y/o plantas juveniles		
Especie		Dosel	Abierto	C/ <i>Dodonaea</i>
Pite	Observado	4	4	1
	Esperado	2.79	5.76	0.45
Qure	Observado	27	60	4
	Esperado	28.21	58.24	4.55

n=100; Pite=*Pinus teocote*; Qure=*Quercus resinosa*

En el sitio tres (Cuadro 7) las plántulas se asociaron más con el área abierta o bajo el dosel que al sotobosque. El establecimiento en estas áreas fue estadísticamente diferente al valor esperado, por lo que hay evidencia de asociación entre especies y sitios de establecimiento ($X^2=11.18$, $gl=2$, $P<0.004$). *Quercus castanea* se observó más bajo el dosel, mientras que *Q. laeta* lo hizo en el área abierta. En ambas especies la asociación con *Polypodium guttatum* fue escasa. Cabe aclarar que *Q. castanea* no se registró en el estudio de gradientes (Cuadro 3), aunque por sus características se considera especie intermedia.

Cuadro 7. Establecimiento de plántulas de encino asociadas con especies del sotobosque en Las Mangas, Rioverde, S.L.P. Comunidad de *Quercus laeta*–*Q. castanea*. Sotobosque de *Polypodium guttatum*.

Especie		Número de plántulas y/o plantas juveniles		
		Dosel	Abierto	C/ <i>Polypodium</i>
Qula	Observado	17	34	5
	Esperado	24.02	19.42	2.56
Quca	Observado	30	14	0
	Esperado	22.98	18.58	2.44

n=100, Qula=*Quercus laeta*; Quca=*Quercus castanea*

4.4. Dinámica de los bosques de encino

El componente arbóreo de la comunidad vegetal de El Carrizal está compuesto por nueve especies arbóreas, de las cuales *Quercus crassifolia*, *Q. coccolobifolia*, *Q. obtusata* y *Q. affinis* presentaron el mayor porcentaje de ocurrencia (Cuadro 8). Se registraron 177 individuos en las cinco unidades de muestreo, donde las especies mencionadas representaron el 89%, lo cual indica que son de mayor importancia en la dinámica vegetal de esta comunidad. Las cinco especies restantes sólo representaron el 11%, de manera que fueron excluidas de los estudios subsecuentes.

Cuadro 8. Diámetro (cm) basal del tronco, densidad (número de individuos ha⁻¹) y densidad relativa de las especies dominantes en la comunidad vegetal de El Carrizal, Zaragoza, S.L.P. (n=5 unidades de muestreo circulares de 314 m² c/u).

Especie	Diámetro del tronco*	Densidad*	Densidad relativa (%)
<i>Quercus affinis</i>	17.2±16.05	25.47±0.80	5.80
<i>Quercus coccolobifolia</i>	39.00±4.84	89.17±1.01	20.29
<i>Quercus crassifolia</i>	27.20±3.27	159.23±2.66	36.23
<i>Quercus obtusata</i>	33.60±3.04	165.61±2.03	37.68

* medias ± error estándar

La colonización de éstas especies (*Quercus affinis* y *Q. coccolobifolia*) a las áreas abiertas y abandonadas, adyacentes al borde del bosque, tiene tendencias decrecientes a partir del límite o borde del bosque (Cuadro 9).

Cuadro 9. Plántulas y plantas juveniles de las cuatro especies de encino en cinco claros adyacentes al bosque. Valores observados y totales en cinco bandas de 5X30 m paralelas al borde del bosque.

Especie	Distancia del borde (m)					Total
	Bajo el dosel	0 a 5	5 a 10	10 a 15	15 a 20	
<i>Quercus coccolobifolia</i>	3	60	53	15	7	138
<i>Quercus crassifolia</i>	12	1	0	0	0	13
<i>Quercus obtusata</i>	160	73	10	0	0	243
<i>Quercus affinis</i>	408	16	1	0	0	425

Las plántulas y plantas juveniles de *Quercus affinis* se registraron significativamente en mayor cantidad bajo el dosel del bosque y en el borde del mismo, comparado con los valores esperados ($\chi^2 = 36.7$, $p < 0.001$). Su presencia fue significativamente en menor cantidad en las áreas abiertas comparado con los valores esperados; a cinco metros del borde del dosel del bosque ($\chi^2 = 49.1$, $p < 0.001$) y a diez metros del mismo ($\chi^2 = 31.2$, $p < 0.01$). Las plántulas de *Q. coccolobifolia* se registraron en cantidad significativamente menor al esperado, bajo el dosel del bosque ($\chi^2 = 92.3$, $p < 0.001$); en contraste, en las áreas abiertas su presencia fue significativamente mayor al esperado, desde 5 a 10m del borde del bosque ($\chi^2 = 165.3$, $p < 0.001$) hasta 15 a 20 m del mismo ($\chi^2 = 28.7$, $p < 0.05$).

La densidad de plántulas de *Quercus obtusata* declinó desde bajo el dosel del bosque y hacia las áreas abiertas, pero sin que estas diferencias fueran estadísticamente significativas con respecto al valor esperado. El número de individuos registrado de *Q. crassifolia* fue muy pequeño, como para derivar alguna conclusión confiable acerca de su recolonización en las áreas abiertas próximas al borde del bosque. Lo anterior indica una baja capacidad reproductora o de establecimiento para la especie.

De los seis pares posibles de interacción de las cuatro especies de encino para el análisis de simetría de doseles, sólo cuatro interacciones ocurrieron en el sitio de estudio. Faltaron las interacciones de *Quercus crassifolia* o de *Q. coccolobifolia* con *Q. obtusata* (Cuadro 10).

Cuadro 10. Interacción y tasa de simetría \pm el error estándar (EE) de los doseles de pares de individuos (n) de las tres especies de encino importantes en la dinámica vegetal de El Carrizal, Zaragoza, S.L.P.

Interacción	n	Tasa de simetría \pm EE	Gana
<i>Quercus crassifolia</i>	57	1.99 \pm 0.29	Qcr
<i>Q. coccolobifolia</i>		1.31 \pm 0.28	($p < 0.01$)
<i>Q. affinis</i>	46	2.38 \pm 0.10	Qaf
<i>Q. crassifolia</i>		1.16 \pm 0.06	($p < 0.001$)
<i>Q. affinis</i>	19	2.51 \pm 0.18	Qaf
<i>Q. obtusata</i>		1.61 \pm 0.10	($p < 0.05$)

Quercus affinis se encontró en interacción con dos especies, mientras que la tercera combinación localizada fue de *Q. crassifolia* con *Q. coccolobifolia*. Las dos especies de encino en interacción con *Q. affinis*, mostraron asimetría significativa de su dosel (Cuadro 10). En el tercer caso, los doseles de *Q. coccolobifolia* se registraron significativamente distorsionados al estar en contacto con los doseles de *Q. crassifolia*.

Los 17 individuos de *Quercus coccolobifolia* localizados en el sitio de estudio, presentaron su tronco central roto (Cuadro 10, $\chi^2 = 9.7$, $p < 0.01$). Similarmente, el 72% de los individuos registrados de *Q. crassifolia* habían sufrido la pérdida de su tallo principal (Cuadro 11, $\chi^2 = 5.7$, $p < 0.02$).

Cuadro 11. Daño a los fustes principales de individuos de *Quercus coccolobifolia* y *Q. crassifolia* cuando interactúan con *Q. affinis*.

Especie		Dañados	Sin daño
<i>Quercus coccolobifolia</i>	Observado	17	0
	Esperado	8.5	8.5
<i>Quercus crassifolia</i>	Observado	45	17
	Esperado	31	31

En ambos casos, el daño es resultado del crecimiento asimétrico de su dosel, causado por la presencia cercana de un encino de especie más competitiva. De acuerdo con Sotomayor (2005), *Q. coccolobifolia* (especie colonizadora) es de madera más débil (600 kgm^{-3}), en comparación con las otras dos especies (680 kg/m^{-3} para *Q. crassifolia*). De igual manera, en cuanto a la elasticidad perpendicular (resistencia a romperse lateralmente), *Q. coccolobifolia* muestra el menor valor (556 kg) en comparación con *Q. crassifolia* (562 kg). Lo anterior sustenta el hecho de que las especies pioneras serán reemplazadas en el tiempo por las especies subsecuentes en el sistema, mediante el mecanismo de invasión de doseles.

El resultado anterior se fundamenta mayormente al realizar la prueba del crecimiento radial de árboles de *Q. crassifolia* en interacción con *Q. affinis*. Las diez muestras de crecimiento radial del tallo de *Quercus crassifolia* (Cuadro 12), presentaron radios mayores en dirección opuesta a *Q. affinis* ($X = 11.9 \pm 2.2\%$).

Cuadro 12 . Diferencia del crecimiento radial en árboles de *Quercus crassifolia* en interacción con *Q. affinis*

Árbol	Díámetro total (cm)	Diferencia (cm)	% de asimetría
1	5.96	0.28	4.69
2	9.67	1.03	10.65
3	15.05	2.53	16.78
4	14.45	1.85	12.81
5	11.15	1.15	10.31
6	7.65	0.15	1.96
7	12.63	0.67	5.31
8	9.05	0.45	4.97
9	7.92	1.92	24.24
10	11.60	0.90	7.75

Lo anterior demuestra el hecho de que hay un efecto de una especie sobre su competidora. En condiciones normales, los anillos de crecimiento de los árboles son concéntricos (Flores-Cano, en preparación), mientras que en los anillos de *Q. crassifolia* en interacción con *Q. affinis*, el crecimiento de los anillos fue mayor hacia la parte opuesta al traslape de doseles. De acuerdo con ello, el mayor peso del follaje será hacia la parte opuesta al traslape de doseles, que contendrá la madera más débil por la mayor amplitud de anillos de crecimiento, lo que a largo plazo, provoca que el fuste principal se rompa.

DISCUSIÓN

Los resultados del estudio de encinos en el gradiente altitudinal en ambas sierras, muestran una discontinuidad (vacíos o ausencias en el gradiente) en la mayoría de las especies. Estas ausencias son seguramente atribuibles a las actividades humanas, ya que por su valor calórico, la madera de encino es preferida para leña y carbón, en los ejidos o comunidades de habitantes que limitan con estas comunidades vegetales.

A pesar de ello, los resultados sugieren que si hay patrones de distribución definidos, pero este patrón parece estar dirigido por la altitud exclusivamente. Así, dependiendo de algunos elementos del clima, son las especies que están presentes. Las que se localizan en las partes bajas de las montañas, en contacto o a veces como parte del matorral y en condiciones de mayor aridez, invariablemente serán de la sección *Quercus* (encinos blancos). Lo anterior, como lo menciona Nixon (1993b), se debe a que esta sección posee, por causas evolutivas, mejores adaptaciones para tolerar los periodos secos e incluso la sequía.

Tanto en México como en Estados Unidos, es mayor la abundancia de especies de encinos blancos en condiciones o exposiciones de mayor aridez (Nixon, 1993b). En este caso las especies que tienen estas características (porte o talla baja, dosel abierto, hoja decidua y coriácea) fueron encinos blancos, lo cual sugiere que están en el grupo funcional de especies pioneras en la secuencia sucesional de encinos. Una excepción a esta regla, es la especie *Quercus coccolobifolia*, que contando con las características de pionera, pertenece al subgénero *Lobatae*. Lo único que la hace diferente a los criterios para ser pionera es que sus bellotas, como las típicas

de los encinos rojos, son pequeñas. Por lo demás, su porte es bajo y sus hojas, aunque grandes, son deciduas, coriáceas, y presentan diferentes tamaños, posiblemente en respuesta a las condiciones ambientales, ya que se desarrolla en lugares con suelo poco desarrollado, y en pendientes pronunciadas.

El grupo funcional pionero puede estar presente en la parte media del gradiente o un poco más arriba, en asociación con el grupo funcional intermedio, pero no se localiza en la parte donde el grupo tardío es dominante. Las especies del grupo pionero son susceptibles, principalmente por la fácil accesibilidad a sus áreas de distribución, de un uso más intensivo por los ejidatarios, en comparación con las especies de los otros grupos. Todas las especies consideradas pioneras, sin excepción, presentaron reproducción vegetativa, portes bajos y doseles abiertos (obs. pers.). Este atributo (la capacidad de reproducción vegetativa) debiera ser considerado también en la clasificación de grupos funcionales de encinos.

En la parte media de los gradientes altitudinales, en ocasiones un poco más abajo, se distribuye el grupo funcional de especies intermedias en la sucesión. Las especies del grupo funcional intermedio parece tener características de los dos grupos. Del grupo pionero tienen las hojas gruesas y duras (coriáceas); y son similares al grupo tardío en el porte o talla alta, y que forman doseles densos. En cuanto a la fenología foliar, regularmente son semideciduas (aunque se quedan sin hojas, es más corto el periodo que en las pioneras). En ocasiones, sin embargo algunas especies tienen las dos fenologías foliares (semidecidua o perenne), posiblemente también en dependencia de las condiciones del clima y del microhábitat.

Especies como *Quercus crassifolia* y *Q. rugosa*, entre otras, en algunos lugares son de hábito foliar perenne, y en otros semidecídua (Guzmán, 1985; Zavala, 1995). Estas especies parecen estar adaptándose a condiciones variables de humedad y temperatura. Por ello tenemos que *Q. crassifolia* y *Q. rugosa*, son las de distribución más amplia en el país (Bello y Labat, 1987; Ávalos *et al.* 2002).

En la parte superior del gradiente altitudinal, en sitios con condiciones de mayor humedad y menor temperatura, se localiza invariablemente el grupo funcional de especies tardías o clímax en la sucesión. Estas especies no se localizan en las partes bajas del gradiente, y aunque en ocasiones se observan en la parte media, en asociación con las intermedias, son poco abundantes (en exposiciones este u oeste). Los atributos de estas especies son hoja delgada y alargada, porte o talla altos, forman doseles densos, y su fenología foliar es perenne.

La especie *Quercus affinis* fue la única tardía y de hoja perenne registrada en este estudio en Sierra de Álvarez, y a pesar de alcanzar alturas de 30 m o más, tiene la característica de tener ocasionalmente individuos arbustivos (Valencia *et al.* 2002). Algunos individuos de esta especie presentaron tallos múltiples desde la base, lo que indica que es de reproducción vegetativa, atributo que probablemente explique la razón de su permanencia.

El grupo tardío o clímax, tiene su mayor distribución en áreas como cañadas en exposición norte, con humedad alta y bajas temperaturas. Las otras dos especies de hoja perenne que se localizan en Sierra de Álvarez, *Quercus xalapensis* y *Q. diversifolia*, se localizan en sitios con las condiciones mencionadas. *Q. hypoleucoides* en Durango, se localizó en una sección del gradiente donde la montaña forma una ondulación, creando el efecto de cañada. En Chihuahua y

Aguascalientes no se localizaron especies tardías, aunque en Sierra Fría (Ags.) se localizan en la parte alta, en una pequeña área en exposición norte, las especies con características de tardías, *Q. laurina* y *Q. uxoris* (de la Cerda, 1989).

A pesar de que los encinos tienen una amplitud grande en su distribución altitudinal en México, las especies de los tres grupos funcionales tienen patrones de reemplazo espacial dentro de cada grupo, que dependen de su adaptación a las condiciones ambientales. Los resultados indican que las especies tardías no pueden entrar a cualquier sección del gradiente, ya que su distribución está restringida a sitios con condiciones de mayor humedad, por lo cual se observaron áreas de traslazo con poblaciones de especies intermedias, pero no con pioneras.

Debido a ello, no se espera que se creen las condiciones adecuadas, para que especies tardías como *Quercus affinis*, entren a la parte del gradiente donde la mayor abundancia es de especies pioneras, como *Q. emoryi* o *Q. chihuahuensis* en Chihuahua y Durango, y *Q. laeta* o *Q. resinosa* en San Luis Potosí. Estas especies pioneras tampoco se espera que invadan naturalmente el área donde son más abundantes las especies tardías, debido a las condiciones de sombra (por doseles cerrados) de estos sitios. Estas especies entrarán al sistema sólo si hay un disturbio que cree áreas abiertas de tamaño adecuado para su establecimiento.

Las especies intermedias, por tener características de los dos grupos funcionales, son las que se distribuyen en una mayor amplitud de condiciones, y presentan traslapos con las áreas de uno y otro grupo. Algo importante es que en la parte media de los gradientes altitudinales tienen lugar la mayor cantidad de interacciones entre grupos de especies funcionales, posiblemente por ser el área de

mayor distribución de los encinos (Rzedowski, 1978), y es aquí donde se recomienda estudiar más profundamente la dinámica de estas comunidades.

Un disturbio que tiene efectos importantes en las comunidades de los bosques templados son los incendios. Se conocen tres tipos de incendios forestales (CONAFOR, 2007), determinados básicamente por la naturaleza de los combustibles.

El incendio subterráneo se inicia en forma superficial, propagándose bajo el suelo mineral debido a la acumulación y compactación de los combustibles, afecta también mantillo, raíces, hojas y otros materiales vegetales. No produce llama y emite poco humo. No son muy comunes en nuestro país (menos de 2%). El incendio superficial afecta combustibles vivos y muertos, especies del sotobosque (hierbas y arbustos), recolonización arbórea y los troncos de los árboles, hasta 1.5 metros de altura. Son los incendios más comunes en México (90% del total). El incendio de copa o aéreo (8% de los incendios en México) es el más destructivo, consume la totalidad de la vegetación. Se inician en forma superficial. Se presentan en bosques densos y en lugares de pendientes muy pronunciadas, se propagan por vientos. El 99% de los incendios en México se atribuyen a la actividad humana (CONAFOR, 2007).

Casas *et al.* (1995) registraron en algunos bosques de encino de Durango, matorrales densos de *Arctostaphylos pungens* y *Dodonaea viscosa*, cuya presencia se atribuye a la actividad antropógena. El matorral de *Dodonaea viscosa* es indicador en la mayoría de las ocasiones de incendios superficiales; el de *Arctostaphylos pungens* igualmente prospera en lugares con incendios frecuentes (González-Elizondo *et al.*, 1993). También es el caso de *Quercus microphylla*.

Algunos autores mencionan la capacidad de recuperación de encinos después de un incendio, ya que su tronco posee una corteza gruesa que aísla del calor a los tejidos vivos, y la capacidad de formación de rebrotes cuando hay muerte o daño de la parte aérea (Negreiros y Snook, 1984; Zavala *et al.*, 2000). Sin embargo, la tolerancia al fuego difiere entre las especies, por sus atributos morfológicos (Plumb, 1980).

Peña-Ramírez y Bonfil (2003) encontraron que dos especies de encino pioneras (*Quercus liebmanii* y *Q. magnoliifolia*) a continuación de un incendio superficial disminuyeron su densidad en estadios juveniles, lo que incrementó la presencia de plántulas. En El Carrizal (Sierra de Álvarez) el área tiene un historial de incendios superficiales importante, y la presencia de *Arctostaphylos pungens* y *Lyonia squamulosa* se debe al efecto de estos disturbios, aún así, los resultados del estudio de asociación de plántulas de encino con especies del sotobosque, indican que estas dos especies favorecen diferencialmente la repoblación de plántulas de *Quercus coccolobifolia* y *Pinus teocote*.

En la Quiteria y las Mangas (Sierra de Álvarez), el disturbio es también por incendios, aunque a escala menor (obs. pers.), de ahí la presencia en este estrato de *Polypodium* y *Dodonaea*, respectivamente. De acuerdo con la literatura, estas dos especies poseen propiedades alelopáticas, como muchas otras arbustivas, que inhiben el desarrollo de las especies arbóreas (Tinnin y Kirkpatrick, 1995). Por otro lado, *Dodonaea* es considerado en ocasiones facilitadora de especies arbóreas, en bosques templados (Hernández, 2000). En La Quiteria (Rioverde), *Dodonaea* mostró alelopatía al no estar asociado con plántulas de encino. Rzedowski (1978) menciona que las especies del sotobosque parecen ser más importantes en la dinámica de los

bosques templados abiertos o con claros grandes, en comparación con los bosques cerrados o clímax.

En general, las especies de encino en la Sierra de Álvarez siguen patrones de establecimiento que dependen de su papel en la dinámica sucesional. Las pioneras (*Quercus coccolobifolia* y *Q. resinosa*) tienen preferencia para establecerse en áreas abiertas, mientras que las intermedias (*Q. castanea*) se establecen en el borde de los claros o usan con frecuencia arbustivas (nodriza) por la necesidad de sombra. El efecto de especies arbustivas que actúan como nodrizas de encinos se ha documentado para otras regiones de México (Quintana-Ascencio, 1989; Bonfil y Soberón, 1999; Álvarez-Aquino *et al.*, 2004; Asbjornsen *et al.*, 2004; López-Barrera y Newton, 2005; Ramírez-Bamonde *et al.*, 2005; Guzman-Guzman y Williams Linera, 2006; López-Barrera *et al.*, 2006) y para especies del género *Opuntia* (Cody, 1993).

Aunque en el estudio de asociación de encinos con el sotobosque, no se registraron especies tardías, del estudio de colonización de áreas abiertas se desprende que *Quercus affinis* (tardía) se establece preferentemente bajo el dosel de las arbóreas. Estos resultados son importantes en planes de restauración de áreas de bosque, ya que en la actualidad los fracasos en este sentido, son porque en principio debería usarse una especie pionera, y no una intermedia como sucede comúnmente, o peor aún, tratar de establecer directamente la especie clímax (tardía) que se encontraba antes del disturbio.

Los resultados del estudio de densidad absoluta y relativa indican que en la comunidad vegetal de El Carrizal (Sierra de Álvarez) cuatro especies de encino son las más importantes en la dinámica de este sistema. En bosques templados maduros, principalmente sin disturbio aparente, la riqueza arbórea es mínima, pues

llega a ser monoespecífica (García-Arévalo *et al.*, 2004), pero en otros lugares se presentan cuatro o hasta nueve especies (Quintana-Ascencio y González-Espinosa, 1993).

En el área de estudio (Sierra de Álvarez), de acuerdo con la densidad de las especies dominantes, pareciera que la comunidad se encuentra en una fase sucesional de intermedia a tardía. Esto se infiere porque: a) en el borde del bosque se observan pocos individuos de *Quercus coccolobifolia* (especie pionera); b) hay un mayor número de individuos de especies de la fase intermedia (*Q. crassifolia* y, posiblemente *Q. obtusata*); y c) hay pocos individuos de *Q. affinis*, que es la especie tardía en el sistema y, cuya presencia es más reciente.

De las especies dominantes en el área, *Quercus coccolobifolia*, *Q. crassifolia* y *Q. affinis* están en la sección *Lobatae*, y *Q. obtusata* en la sección *Quercus*. Así, con base en datos ecológicos y de distribución, se supone que los encinos blancos son más tolerantes a condiciones xéricas (Nixon, 1984). Los encinos rojos por su parte, en general crecen donde las condiciones de humedad son mejores. Algunas excepciones son *Q. affinis* y *Q. eduardii* asociados al bosque de *Pinus cembroides* en Nuevo León (Valdés y Aguilar, 1983), *Q. coahuilensis* en el matorral submontano, y *Q. coccolobifolia* asociado a terrenos pedregosos en exposición sur en Aguascalientes (de la Cerda, 1989).

En la Sierra de Álvarez, *Quercus affinis* alcanza alturas de hasta 25 m y su mayor distribución es en cañadas y laderas expuestas al norte (García *et al.*, 1999). La presencia escasa de *Q. obtusata* (encino blanco) (2166 m), se puede atribuir a que, aunque su distribución altitudinal es de 680 a 2800 m (Valencia, 2004), su mayor abundancia se registra en altitudes intermedias.

El tamaño mayor de la bellota está correlacionado con la facilidad de la planta para establecerse y crecer bajo el dosel del bosque (especies tardías o climácicas) (Beon y Bartsch, 2003). En efecto, de las cuatro especies estudiadas, *Q. coccolobifolia*, de porte bajo (6 a 15 m) y colonizadora, produce la bellota más pequeña, de 0.8 a 1.0 cm de largo (García y Aguirre, en preparación). Además, de acuerdo con Buckley *et al.*, (1998), entre las características de las especies pioneras está el porte bajo y la semilla pequeña y abundante, con mayor capacidad de dispersión. *Quercus affinis* por el contrario, posee una bellota cuyo tamaño fluctúa entre 0.9 y 1.3 cm de largo. Las especies consideradas como dominantes en un bosque maduro, o tardías en la secuencia sucesional, producen frutos con dispersión limitada, pero con energía suficiente para sostener el crecimiento de las plántulas debajo de un dosel cerrado (Minckler, 1980; Jackson, 1984).

El tamaño de la hoja y su relación con los procesos de fotosíntesis y respiración, es otro atributo que tiene que ver con la adaptabilidad a diferentes niveles de luz o sombra. *Quercus coccolobifolia* tiene tasas fotosintéticas elevadas desde las primeras etapas de su desarrollo, debido a que su bellota más pequeña contiene menos reservas, lo cual se compensa con una mayor superficie foliar (aunque las hojas son coriáceas para disminuir la transpiración y pérdida de agua). Las hojas de *Q. coccolobifolia* son de 10 a 19 cm de longitud y de 7 a 16 cm de ancho (de la Cerda, 1989; Bello y Labat, 1987; Zavala, 2003; García y Aguirre, en preparación). Por el contrario, *Q. affinis* posee hojas de 4 a 9 cm de longitud y de 2 a 3 cm de anchura (García y Aguirre, en preparación); asimismo, el mayor contenido de reservas en las bellotas y el menor gasto energético para la respiración bajo la sombra, le permiten una mayor eficiencia fotosintética con menor superficie foliar.

Las características biológicas de las especies estudiadas y los resultados de este trabajo concuerdan con lo señalado por Horn (1974), Bidwell (1974) y Bazzaz (1998), en el sentido de que las especies pioneras, son intolerantes a la sombra y poseen hojas más grandes. Las especies de los estados avanzados en la sucesión son más tolerantes a la sombra y presentan menor superficie foliar. Sin embargo, Buckley *et al.* (1998) afirman que en general las especies propias de lugares abiertos y de alta luminosidad (pioneras), poseen hojas pequeñas y gruesas, mientras que las especies propias de lugares sombreados y de mayor humedad (tardías), tendrán hojas grandes y delgadas.

Rzedowski (1978) menciona que si bien en general los encinares con especies de hoja pequeña se distribuyen en áreas de mayor aridez, y en las áreas de mayor humedad se encuentran los encinares con especies de hoja grande, existen algunas excepciones, como *Quercus resinosa* y *Q. magnoliifolia*. Al respecto, sin embargo, también debe considerarse la fenología foliar (caducifolia o perennifolia). La pérdida total de las hojas parece ser una estrategia evolutiva de *Q. coccolobifolia* y otras pioneras para resistir la temporada seca del año (Reich *et al.*, 1992).

En efecto, las especies de fenología foliar decidua suelen presentar altas tasas fotosintéticas y área foliar grande (Reich *et al.*, 1992); en consecuencia, suelen crecer más rápido que las perennes (Antúnez *et al.*, 2001), de ahí que se distribuyan por lo general en áreas donde las condiciones ambientales les permiten fotosintetizar durante todo el año (Chabot y Dicks, 1982). En ciertas regiones de México, el encinar de fenología perenne tiende a presentarse en lugares con climas templados y húmedos y suelos profundos, mientras que el encinar con fenología foliar decidua

suele encontrarse en áreas con clima cálido o templado y suelos someros (Guzmán, 1985).

El estudio de la repoblación de los claros adyacentes al bosque, indica que efectivamente *Quercus coccolobifolia* es la especie colonizadora, debido a que sus plántulas tienen posiblemente mayor tolerancia a luz directa (o menos habilidad competitiva), al establecerse principalmente en las áreas abiertas. Por el contrario, *Q. affinis* en el otro extremo de la secuencia sucesional, es la especie tardía, tolerante a sombra, debido a que sólo se estableció bajo el dosel del bosque. *Q. crassifolia* y *Q. obtusata* se ubican entre los extremos formados por *Q. coccolobifolia* y *Q. affinis*. La cantidad de plántulas disminuyeron gradualmente desde el interior del bosque y en el borde del mismo, hasta las áreas abiertas, por lo cual se consideran como especies intermedias en esta secuencia.

Este patrón de colonización preferente bajo el dosel del bosque se ha registrado en México también para *Quercus germana* y *Q. xalapensis* (Guzman-Guzman y Williams-Linera, 2006), *Q. candicans*, *Q. crassifolia*, *Q. rugosa* (López-Barrera *et al.*, 2006; Bonfil y Soberón, 1999) y para *Q. crispipilis* y *Q. laurina* (López-Barrera *et al.*, 2006; Quintana-Ascencio, 1989). Los resultados del estudio de asociación de encinos con especies del sotobosque apoyan esto.

A pesar de que no se estudió, la dispersión de frutos por aves y mamíferos pequeños es de gran importancia para el éxito de la repoblación de los encinos, debido principalmente al almacenamiento ineficiente de bellotas (Mellanby, 1968). Los vertebrados (aves y mamíferos) se consideran los dispersores primarios de bellota (Barnett, 1977; Boucher, 1981; Darley-Hill y Jhonson, 1981).

El tamaño de la bellota y su relación con los depredadores es importante en la dispersión y recolonización de áreas abiertas. Así, la bellota pequeña de *Quercus coccolobifolia* o *Q. laeta* (pioneras) es menor problema para que sea transportada hacia las áreas abiertas, a distancias relativamente grandes de la fuente (además de la fauna mencionada, por gravedad o por agua, en sitios con pendientes abruptas). Los pequeños roedores (*Peromyscus*, *Microtus* y *Sigmodon*) recorren de 100 a 900 m en busca de alimento (Pournelle, 1950; Sork, 1984; Boyce y Boyce, 1988; McShea y Madison, 1992; Bonfil y Soberón, 1999;); las ardillas (*Sciurus* y *Spermophilus*) de uno a tres km (Cordes y Barkalow, 1972; Hackett, 1987; Wauters et al., 1994), y algunas aves (*Aphelocoma*, *Corvus*, *Cyanocitta*, *Melanerpes*) cubren varios km en busca de provisión (Darley-Hill y Jhonson, 1981; Zavala, 1995; Zavala y García, 1996). Todos los géneros anteriores son considerados dispersores primarios de la bellota de encino (Mellanby, 1968).

Tinajero (2005) encontró en la Sierra de Álvarez, que los pájaros *Aphelocoma ultramarina* y *Melanerpes formicivorus* poseen un territorio de forrajeo de 3.6 a 4 ha, donde pueden mover las bellotas. En la Sierra de Álvarez o al menos en las áreas de estudio, los roedores de los géneros *Microtus* y *Peromyscus* parecen ser, por su mayor presencia (obs. pers.), las especies más importantes en la dispersión de bellotas pequeñas para favorecer la repoblación de encinos en áreas abiertas. Estos roedores poseen una capacidad de adaptación a comunidades fragmentadas de bosques, de ahí su importancia (Diffendorfer et al., 1995; Collins y Barret, 1997). Los ratones mueven únicamente bellotas pequeñas (obs. pers.), y aunque el venado (*Odocoileus virginianus*) prefiere también bellotas de *Q. laeta* (pequeñas), este herbívoro es considerado depredador, no dispersor.

La especie pionera de esta sierra con la bellota más grande (*Q. resinosa*) parece estar asociada su dispersión con la ardilla voladora (*Sciurus aureogaster*), a juzgar por la mayor presencia de nidos de esta especie en las áreas donde *Q. resinosa* es dominante (obs. pers.). Debido a que no se estudió movimiento de bellota o asociación de especies de fauna con especies de encino en sierra de Álvarez, esto que se menciona sobre el tema es solamente una especulación, basada en observaciones cualitativas. Se requiere verificarlo, junto con el papel del ganado como dispersor o depredador de bellotas y plántulas.

Otro aspecto que corrobora la secuencia sucesional postulada en este trabajo es la estimación de las edades de las especies que forman esta comunidad vegetal. Los individuos con mayor diámetro de *Quercus coccolobifolia* (pionera o colonizadora) tienen una edad que varía de 76 a 347 años, mientras que en *Q. crassifolia* (intermedia o secundaria en la sucesión) es de 142 a 222 años. La edad de los individuos de *Q. affinis* no se estimó con precisión, pero las características del ambiente donde crece y sus propios atributos, principalmente el hecho de ser perennifolio, hacen pensar que en general sea menor que en las especies anteriores.

Las teorías contemporáneas confieren a la competencia un papel central en la sucesión ecológica (Tilman, 1986; Huston y Smith, 1987; Cook, 1996) y se le ha reconocido como un proceso biótico importante en la estructuración de las comunidades vegetales (Connell, 1983; Shoener, 1983; Flores y Yeaton, 2000). Los resultados de simetría de doseles, el crecimiento asimétrico del dosel y del tronco, y el daño en los meristemas apicales de las especies competitivamente inferiores, son efectos de la superioridad competitiva de una especie sobre otra.

La ruptura de los meristemas apicales está relacionada con las características mecánicas de la madera. La densidad de la madera en *Quercus affinis* y *Q. crassifolia* es similar, aunque en elasticidad son diferentes (Sotomayor, 2005). En contraste *Q. coccolobifolia* es la especie que presenta una menor densidad y elasticidad (Sotomayor, 2005). Aunque estos atributos varían entre regiones (de la Paz-Pérez, 2000), indudablemente son indicadores de la menor resistencia de la madera de *Q. crassifolia* y *Q. coccolobifolia*, en comparación con la de *Q. affinis*, lo cual explica en parte la superioridad competitiva de ésta especie.

En general, cualquier disturbio en un ecosistema trae como consecuencia inmediata la reducción de la dominancia de individuos ya establecidos y la creación de nichos disponibles para la colonización y el crecimiento de nuevos individuos, con lo cual se propicia un patrón cíclico en el reemplazo de especies. La composición específica puede cambiar de manera continua en respuesta a las variaciones más o menos aleatorias en el ambiente (Flores y Yeaton, 2000). Estos cambios se presentan por el efecto combinado de colonización y facilitación, seguidos de una presión competitiva que da lugar a un patrón oscilatorio en la dinámica de las poblaciones y que a su vez conduce a esquemas de sucesión cíclica (Horn, 1976; Yeaton, 1978; Vandermeer, 1980; Cody, 1993; Flores y Yeaton, 2000).

Aunque los factores físicos del medio podrían explicar la composición y estructura de estas comunidades vegetales (Noy Meir, 1979; Flores y Yeaton, 2000), en condiciones naturales, el reemplazo por competencia de una especie por otra, puede llegar a determinar la distribución de las especies en el espacio y en el tiempo. Así, de acuerdo con Callaway y Walker (1997) las comunidades vegetales deben en parte su organización a las relaciones bióticas entre las especies dominantes.

6. CONCLUSIONES

Las especies de encino se distribuyen en los gradientes altitudinales siguiendo patrones definidos en los tres grupos funcionales, dependiendo de las condiciones ambientales y de sus características de morfología y fenología foliar. En las partes bajas y media del gradiente, con condiciones de mayor temperatura y sequedad, la mayor abundancia es de especies del grupo pionero, de la sección *Quercus* (encinos blancos) principalmente, de porte bajo y dosel abierto, hoja coriácea y decidua.

Las especies del grupo intermedio se distribuyen en una mayor amplitud en el gradiente, siendo más abundantes en la parte media. Aunque tienen hoja semidecidua, en algunas regiones tiene fenología foliar perennifolia, en esto es más parecido al grupo tardío, aunque las hojas (como en el grupo pionero) son gruesas y duras. El grupo tardío sólo se presenta en la parte alta del gradiente, con mejores condiciones de humedad y menor temperatura, sus atributos son hojas delgadas, talla alta, dosel cerrado y fenología foliar perennifolia. Estas especies son más abundantes en áreas de cañada y exposición norte, por lo cual se asume que necesitan mayor humedad y baja temperatura para su desarrollo óptimo. La especie tardía *Q. affinis* a veces tiene hábito arbustivo, lo cual le ha permitido desarrollarse en lugares donde otros tardíos no pueden (*Quercus diversifolia* y *Q. xalapensis* en la misma sierra).

Los patrones en cuanto a la repoblación natural de encinos están bien definidos y distinguen claramente a especies pioneras (se establecen en claros), intermedias (se establecen bajo el dosel, en el borde de los claros o asociadas con

arbustivas que actúan como nodrizas) y tardías (se desarrollan exclusivamente bajo el dosel arbóreo).

Los resultados obtenidos corroboran que la competencia interespecífica es importante en la estructuración de los encinares de la Sierra de Álvarez y en otras regiones donde predominan los encinos. Las especies que dominan cada etapa de la dinámica de esta comunidad, forman una jerarquía competitiva donde para el caso de la secuencia de estudio, *Quercus coccolobifolia* coloniza los claros del bosque y no requiere nodriza. Luego esta especie cumple la función de nodriza para individuos jóvenes de *Q. crassifolia* y *Q. obtusata*, las cuales con el tiempo la pueden reemplazar. Éstas a su vez son reemplazadas por una especie superior (clímax) en el sistema, *Q. affinis*.

En la misma sierra se documentó otra secuencia, con *Q. resinosa* y *Q. laeta* como colonizadoras, *Q. eduardii* y *Q. obtusata* como intermedias, y la misma *Q. affinis* como la especie tardía en el sistema. No es claro de que depende que se presente una u otra secuencia. Se recomienda estudiar la dinámica de estas comunidades en las partes medias de los gradientes altitudinales, donde la interacción interespecífica es mayor.

El estudio de la dinámica de los bosques de encino es complejo. Sin embargo, con las técnicas propuestas es posible debido a la construcción de los tres grupos funcionales de especies características de las fases de la dinámica de los bosques templados (apertura de claros-colonización, construcción o reacción y madurez). Con estos grupos funcionales es posible inferir el reemplazo en el tiempo y evaluar la importancia de la facilitación y de la competencia en la formación de cada una de estas tres fases.

Es necesario estudiar las relaciones entre las especies de fauna presentes en la comunidad de encino en cuanto a si favorecen o no, y de que forma, el mantenimiento de estos bosques. Asimismo se recomienda estudiar el efecto del disturbio (antropógena e incendios) en la dinámica de estas comunidades vegetales.

7. BIBLIOGRAFÍA

- Aguilar, E.M. de L. 1984. Contribución al conocimiento del género *Quercus* en el estado de Morelos. Soc. Bot. Mex. Resúmenes del IX Congreso de Botánica, Guadalajara, Jal. México.
- Álvarez-Aquino, C.; G. Williams-Linera y A.C. Newton. 2004. Experimental native tree seedling establishment for the restoration of a Mexican cloud forest. *Restoration Ecology* 12(3):412-418.
- Anderson, R.C.; O.L. Loucks y A.M. Swain. 1969. Herbaceous response to canopy cover, light intensity, and throughfall precipitation in coniferous forests. *Ecology* 50(2):255-263.
- Antúnez, I., E.C. Retamosa y R. Villar. 2001. Relative growth rate in phylogenetically related deciduous and evergreen woody species. *Oecologia* 128:172-180.
- Armesto, J.J. y S.T. Pickett. 1985. Experimental studies of disturbance in oldfield plant communities: Impact on species richness and abundance. *Ecology* 66:230-240.
- Armesto, J.J.; C. Villarán y M.K. Arroyo (Eds). 1995. *Ecología de los bosques nativos de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile. 477 p.
- Arriaga, L.; J.M. Espinoza; C. Aguilar; E. Martínez; L. Gómez y E. Loa (Coords.) 2000. *Regiones terrestres prioritarias de México*. Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad. México, D.F. 465 p.
- Arriaga, L. y C. Mercado. 2004. Seed bank dynamics and treefall gaps in a northwestern Mexican *Quercus-Pinus* forest. *J. Veg. Sci.* 15(5):661-668.

- Asbjornsen, H.; K.A. Vogt y M.S. Ashton. 2004. Synergistic responses of oak, pine and shrub seedlings to edge environments and drought in a fragmented tropical highland oak forest, Oaxaca, Mexico. *For. Ecol. Man.* 192(2-3):313-334.
- Banda S., R. 1974. Contribución al conocimiento de los encinos del estado de Nuevo León, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Biológicas. UANL. Nvo. León, México. 55 p.
- Barnett, R.J. 1977. The effect of burial by squirrels on germination and survival of oak and hickory nuts. *American Midland Naturalist* 98:319,329.
- Bazzaz, F.A. 1998. Plants in changing environments: Linking physiological, population and community ecology. Cambridge University Press. New York. 320 p.
- Bello G., M.A. y J. N. Labat. 1987. Los encinos (*Quercus*) del estado de Michoacán, México. CEMCA-SARH (INIFAP). México. 98 p.
- Beon, M. S., y N. Bartsch. 2003. Early seedling growth of pine (*Pinus densiflora*) and oaks (*Quercus serrata*, *Q. mongolica*, *Q. variabilis*) in response to light intensity and soil moisture. *Plant Ecology* 167:97-105.
- Bidwell, G.S. 1974. Plant physiology. Mac Millan, New York, USA. 643 p.
- Bonfil, C., y J. Soberón. 1999. *Quercus rugosa* seedling dynamics in relation to its re-introduction in a disturbed mexican landscape. *Applied Vegetation Science* 2(2):189-200.
- Boucher, D.H. 1981. Seed predation by mammals and forest dominance by *Quercus oleoides*, a tropical lowland oak. *Oecologia* 49:409-414.
- Boyce, C., C.K. y J.L. Boyce III. 1988. Population biology of *Microtus arvalis*. II. Natal and breeding dispersal. *Journal of Animal Ecology* 57:723-736.

- Buckley, D. S.; T. L. Sharik y J. G. Isebrands. 1998. Regeneration of northern red oak: positive and negative effects of competitors removal. *Ecology* 79(1):65-78.
- Bracho, R. y H. Puig. 1984. Productividad y fenología del bosque mesófilo de montaña de Gómez Farías, Tamps. *Soc. Bot. Mex. Resúmenes del IX Congreso Mexicano de Botánica*. Guadalajara, Jal., México.
- Brokaw, N.V. 1987. Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. *Journal of Ecology* 75:9-19.
- Brokaw, N.V. y S.M. Scheiner. 1989. Species composition in gaps and structure of a tropical forest. *Ecology* 70(3):538-541.
- Callaway, R.M. y L.R. Walker. 1997. Competition and facilitation: A synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78:1958-1965.
- Camus, A. 1934-1954. Les Chênes. Monographie du Genre *Quercus* (et *Lithocarpus*) Enciclopédie Economique de Sylviculture. Vols 6-8. Academie des Sciences, Paris.
- Carter, A. 1955. Observaciones sobre los encinos de Baja California. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 18:39-42.
- Casas S., R.; S. González E. y J. A. Tena F. 1995. Estructura y tendencias sucesionales en vegetación de clima templado semi-seco en Durango, México. *Madroño* 42(4):501-515.
- Castillo L. P. 2003. Encinares de la Sierra de Álvarez; caracterización y dinámica. Tesis de Maestría en Ciencias Forestales. UAAAN, Buenavista, Saltillo, Coah. 100 p.
- Chabot, D.F. y D.J. Dicks. 1982. The ecology of leaf life spans. *Ann. Rev. Ecol. Sys.* 13:229-259.

- Chapin, F.S. III. 1993. Functional role of growth forms in ecosystem and global processes. In: Elheringer, J.R. y C.B. Field (Eds.). Scaling physiological processes: leaf to globe. San Diego Academic Press. p. 287-312.
- Clements F.E. 1916. Nature and structure of the climax. *Journal of Ecology* 24:252-284.
- Cody, M. L. 1993. Do cholla cacti (*Opuntia* spp., subgenus *Cylindropuntia*) use or need nurse plants in the Mojave Desert?. *J. Arid Envir.* 24:139-154.
- Collins, S.L. y D.E. Adams. 1983. Succession in grasslands: Thirty-two years of change in a central Oklahoma tallgrass prairie. *Vegetatio*, 51:181.190
- Collins, R.J. y G.W. Barret. 1997. Effects of habitat fragmentation on meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*) population dynamics in experimental landscapes. *Landscape Ecology* 12:63-76.
- CONAFOR, 2007. Control y combate de incendios forestales. Página web, <http://www.conafor.gob.mx/portal/index.php?l1=2&l2=1>. Consulta enero 2007.
- Connell, J.H. y R.O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111:1119-1144.
- Connell, J. H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *The American Naturalist* 122: 661-696.
- Cook, J.E. 1996. Implications of modern successional theory for habitat typing: a review. *Forest Science* 42(1):62-75.

- Corcuera L.; J.J. Camarero y E. Gil-Pelegrín. 2002. Functional groups in *Quercus* species derived from the analysis of pressure–volume curves. *Trees* 16:465–472.
- Cordes, C.L. y F.S. Barkalow, Jr. 1972. Home range and dispersal in a North Carolina gray squirrel population. *Proceedings Southeastern of the Association of Game and Fish Commision* 26:124-135.
- Crawley M.J. 1985. Reduction of oak fecundity by low-density herbivore populations. *Nature* 314: 163-164.
- Daniel, P.W.; Helms, J.A. y Baker, F.S. 1982. *Principios de silvicultura*. McGraw-Hill. México, D.F. 490 pp.
- Darley-Hill, S. y W.C. Jhonson. 1981. Acorn dispersal by the blue jay (*Cyanocitta cristata*). *Oecologia* 50:231-232
- De la Cerda L., M. 1989. Encinos de Aguascalientes. Universidad Autónoma de Aguascalientes. México. 184 p.
- De la Paz-Perez O., C. y M. L. Aguilar E. 1978. Diferencias morfológicas externas y anatómicas de la madera de los encinos blancos y rojos. SARH. Boletín técnico 59. México, D.F. 129 p.
- De la Paz-Pérez O., C. 2000. Relación estructura propiedades físico-mecánicas de la madera de algunas especies de encinos (*Quercus*) mexicanas. Tesis Doctoral. UNAM. México. 266 p.
- Diffendorfer, J.E.; M.S. Gaines y R.D. Holt. 1995. Habitat fragmentation and movements of three small mammals (*Syngmodon*, *Microtus* and *Peromyscus*). *Ecology* 76:827-839
- Drury, W.H. y I.C. Nisbet. 1973. Succession. *Journal Arnold Arboretum* 54:331-368.

- Duellman, W.E. 1965. A biogeographic account of the herpetofauna of Michoacan, Mexico. University of Kansas Publ. Museum of National History 15(14):627-709.
- Egler, F.E. 1954. Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition-a factor in old field vegetation development. Vegetatio 4:412-417.
- Eguiluz, P.T. 1982. Clima y distribución del género *Pinus* en México. Ciencia Forestal, 7(38):30-44. México.
- Ehrenfeld, J.G. 1980. Understory response to canopy gaps of varying size in a mature oak forest. Bulletin of the Torrey Botanical Club 107(1):29-41.
- Everett, R. L.; S. H. Sharrow y R. O. Meeuwig. 1983. Pinyon-juniper woodland understory distribution patterns and species associations. Bulletin of the Torrey Botanical Club 110(4): 454-463.
- FAO. 2000. Bibliografía comentada: Cambios en la cobertura forestal, México. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Departamento de Montes. Programa de Evaluación de los Recursos Forestales. Documento de trabajo 35. Roma. 33 p.
- Flores C., J.A. 2003. Aspectos estructurales y ecológicos de los pinares de la sierra de Álvarez, San Luis Potosí, México. Tesis de Maestría. UAAAN. Saltillo, Coah. 115 p.
- Flores F., J. L. y R. I. Yeaton H. 2000. La importancia de la competencia en la organización de las comunidades vegetales en el Altiplano Mexicano. Interciencia 25(8):365-371.

- Flores M., G., J. Jiménez L., X. Madrigal S., F. Moncayo R. y F. Takaki T. 1971. Memoria del mapa de vegetación de la República Mexicana. Secretaría de Recursos Hidráulicos. México, D. F. 59 p.
- Forcier, L. K. 1975. Reproductive strategies and the co-occurrence of climax tree species. *Science* 189:808-810.
- Foster H., L. 1983. Understory response to gaps caused by the death of *Ulmus americana* in central New York. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 110(2):170-175.
- Fox J.F. 1982. Adaptation of grey squirrel behaviour to autumn germination of white oak acorns. *Evolution* 36: 800-809.
- García-Arévalo, A., J. J. Mendoza y J. Nocedal. 2004. Asociaciones vegetales de los bosques del municipio de Guanaceví, Durango. *Madera y Bosques* 10(1):21-34.
- García-Barrios, L. y M. González-Espinosa. 2004. Change in oak to pine dominance in secondary forests may reduce shifting agriculture yields: experimental evidence from Chiapas, Mexico. *Agric. Eco. Env.* 102(3):389-401.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Enriqueta García de Miranda (Ed.). México D. F. México. 217 p.
- García S., F., J. R. Aguirre R., J. Villanueva D. y J. García P. 1999. Contribución al conocimiento florístico de la sierra de Álvarez, San Luis Potosí, México. *Polibotánica* 10: 73-103.
- García S., F. 1999. Análisis florístico de las principales comunidades arbóreas de la sierra de Álvarez. Tesis de Maestría en Ciencias Agropecuarias. Facultad de Agronomía, UASLP. San Luis Potosí. 115 pp.

- García S., F. y J. R. Aguirre R. En preparación. Guía de campo para la identificación de las especies arbóreas de la sierra de Álvarez, S.L.P., México.
- Gleason H.A. 1926. The structure and development of the plant association. Bulletin of the Torrey Botanical Club 43:463-481.
- Grant, T. 1981. Plant speciation. Columbia University Press. U.S.A. 115 p.
- Gómez C., M.; M.A. Bello y X. Madrigal. 1993. Patrón general de distribución de los encinos en la región Centro-Occidente de Guerrero. En: Sociedad Mexicana de Recursos Naturales (Ed). 1993. I Congreso Mexicano sobre Recursos Forestales. Agosto 1993. Resúmenes de ponencias. Saltillo, Coah., México. p. 8.
- González-Elizondo, S.; M. González-Elizondo y A. Cortés-Ortiz. 1993. Vegetación de la reserva de la biosfera "La Michilía", Durango, México. Acta Botánica Mexicana 22:1-104.
- González-Espinosa, M.; P. F. Quintana-Ascencio; N. Ramírez-Marcial y P. Gaytán. 1991. Secondary succession in disturbed *Pinus-Quercus* forests in the highlands of Chiapas, Mexico. Journal of Vegetation Science 2:351-360.
- González, R. 1993. La diversidad de los encinos mexicanos. Rev. Soc. Mex. Hist. Nat. 44:125-142.
- González V., L.M. 1986. Contribución al conocimiento del género *Quercus* (*Fagaceae*) en el estado de Jalisco. Colección Flora de Jalisco. Instituto de Botánica, U. de G., Jal., México. 240 p.
- Guerrero, A.I.S. y M. Equihua. 2005. Experimental tree assemblages on the ecological rehabilitation of a cloud forest in Veracruz, Mexico. For. Ecol. Man. 218(1-3):329-341.

- Guzman-Guzman, J. y G. Williams-Linera. 2006. Edge effect on acorn removal and oak seedling survival in Mexican lower montane forest fragments. *New Forests* 31(3):487-495.
- Guzmán M., R. 1985. Reserva de la Biósfera de la Sierra de Manantlán, Jalisco. Estudio descriptivo. *Tiempos de Ciencia* 1:10-26.
- Hackett, D.F. 1987. Dispersal of yearling Columbian ground squirrels. PhD. Dissertation, University of Alberta, Edmonton, Canada. 130 p.
- Hawkins, C.P. y J.A. MacMahon. 1989. Guilds; the multiple meanings of a concept. *Ann. Rev. Ent.* 34:423-451.
- Hernández A. y E. García M. 1985. Análisis estructural de los piñonares del altiplano potosino. *Agrociencia*, 62:7-20.
- Hernández O., J.G. 2000. Abundancia y estructura poblacional de *Dodonaea viscosa* (L.) Jacq. (*Sapindaceae*), en una región semiárida del estado de Querétaro, México. Tesis de Maestría. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán. 150 p.
- Hernández S., M.A.; A. Mancera O.; F. Martínez G.; R. Salinas Q.; J. Becerra M. y D. Zavala Z. 1977. Observaciones ecológicas, fitosanitarias (plagas y enfermedades) y sobre aprovechamientos industriales en las Sierras de Juárez y San Pedro Mártir, en el estado de Baja California Norte. *Ciencia Forestal* 9(2):3-38.
- Horn, H. S. 1974. The ecology of secondary succession. *Ann. Rev. Ecol. Sys.* 5:25-37.
- Horn, H. S. 1976. Succession. In: May R. M. (Ed.). *Theoretical ecology: principles and applications*. Blackwell, Oxford. p. 187-204.

- Huston, M. y T. Smith. 1987. Plant succession: life history and competition. *The American Naturalist* 130:168-198.
- INE. 2002. Áreas naturales protegidas de México con decretos estatales. Volumen 2. Instituto Nacional de Ecología. México. 400 p.
- INEGI. 2002. Síntesis Geográfica del Estado de San Luis Potosí. 200 p.
- Jardel P., E. 1985. Una revisión crítica del método mexicano de ordenación de bosques desde el punto de vista de la ecología de poblaciones. *Ciencia Forestal* 58(10):3-16.
- Jackson, J. 1984. Ecology of Missouri forests. Jefferson City: Missouri Department of Conservation. U.S.A. 51 p.
- Jones, J.H. 1986. Evolution of the *Fagaceae*: the implications the foliar features. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 73:228-275.
- Kneeshaw, D.D. y Y. Bergeron. 1998. Canopy gap characteristics and tree replacement in the southeastern boreal forest. *Ecology* 79(3):783-794.
- Lawrence, G.H. 1951. Taxonomy of vascular plants. MacMillan Co. New York.
- Leavenworth, W.C. 1946. A preliminary study of the vegetation of the region between Cerro Tancítaro and the Río Tepalcatepec, Michoacán, México. *Amer. Mid. Nat.* 36:137-206.
- Lemon, P.C. 1949. Successional responses of herbs in the longleaf-slash pine forest after fire. *Ecology* 30(2):135-145.
- Lieberman, M; D. Lieberman y R. Peralta. 1989. Forests are not just swiss cheese: canopy stereogeometry of non-gaps in tropical forests. *Ecology* 70(3):550-552.

- López-Barrera, F.; R.H. Manson; M. González-Espinosa y A.C. Newton. 2006. Effects of the type of montane forest edge on oak seedling establishment along forest-edge-exterior gradients. *For. Ecol. Man.* 225(1-3):234-244.
- López-Barrera, F. y A.C. Newton. 2005. Edge type effect of oak tree species in the Highlands of Chiapas, Mexico. *For. Ecol. Man.* 217(1):67-79.
- Madrigal X. 1977. Características generales de la vegetación del estado de Durango, México. *Ciencia Forestal* 7(2):30-58.
- Martínez, R.M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En: Gómez Pompa y del Amo (Eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México.* INIREB (Ed.). México D. F. p. 191-240.
- Martínez, M. 1951. Los encinos de México y Centro América. I. *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Mex.* 22(2):351-368.
- Martínez, M. 1952. Los encinos de México y Centro América. II. *IBID.* 23:53-83.
- Martínez, M. 1953. Los encinos de México. III. *Idem.* 24(2):237-271.
- Martínez, M. 1954. Los encinos de México. IV. *Idem.* 25(1 y 2):35-64.
- Martínez, M. 1955a. Los encinos de México y Centro América. V. *Idem.* 26(1):29-58.
- Martínez, M. 1955b. Los encinos de México y Centro América. VI. *Idem.* 27(1):19-47.
- Martínez, M. 1956. Los encinos de México y Centro América. VII. *Idem.* 27(2):373-395.
- Martínez, M. 1957a. Los encinos de México y Centro América. VIII. *Idem.* 28:39-61.
- Martínez, M. 1957b. Los encinos de México y Centro América. IX. *Idem.* 28:63-84.

- Martínez, M. 1959. Los encinos de México y Centro América. XII. Idem. 30:63-85.
- Martínez, M. 1965. Los encinos de México y Centro América. XIII. Idem. 36(1 y 2):119-140.
- Martínez, M. 1966. Los encinos de México y Centro América. XIV. Idem. 37(1 y 2). 15 p.
- Martínez, M. 1974. Los encinos de México y Centro América. XV. Idem. 45:21-56.
- Martínez-Ramos, M.; E. Álvarez-Buylla; J. Sarukhán y D. Piñero. 1988. Treefall age determination and gap dynamics in a tropical forest. *Journal of Ecology* 76:700-716.
- McShea, W.J. y D.M Madison. 1992. Alternative approaches to the study of small mammal dispersal: insights from radiotelemetry. p. 319-332. In: Stenseth N., C. y W.Z. Lidicker Jr (Eds). *Animal dispersal: small mammals as models*. Chapman and Hall Press, New York. U.S.A.
- McVaugh, R. 1974. Flora Novo-Galiciana. *Contr. Univ. Michigan Herb.* 12, 1.(3):1-93.
- Mellanby, K. 1968. The effects of some mammals and birds on regeneration of oak. *The Journal of Applied Ecology* 5(2):359-366.
- Miller, T.E.; D.J. Mladenoff y M.K. Clayton. 2002. Old-growth northern hardwood forests: spatial autocorrelation and patterns of undestory vegetation. *Ecological Monographs* 72(4):487-503.
- Minckler, L.S. 1980. *Woodland ecology: Environmental forestry for the small landowner*. Syracuse, NY: Syracuse University Press. 160 p.
- Miranda, A. 1947. Estudios sobre la vegetación de México. V. Rasgos de la vegetación en la cuenca del río Balsas. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* 8:95-114.

- Miranda, F. y E. Hernández-Xolocotzi. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Boletín de la Sociedad Botánica de México 23.
- Mladenoff, D.J. 1990. The relationship of the soil seed bank and understory vegetation in old-growth northern hardwood-hemlock treefall gaps. Canadian Journal of Botany 68(12):2714-2721.
- Moore, M.R. y J.L. Vankat. 1986. Responses of the herb layer to the gap dynamics of a mature Beech-maple forest. The American Midland Naturalist 115(2):336-347.
- Muller, C.H. 1936. Studies in the oaks of the mountains of northeastern Mexico. J. Arnold Arbor. 17:160-179.
- Muller, C.H. 1942a. The problem of genera and subgenera in the oaks. Chron. Bot. 7:12-14.
- Muller, C.H. 1942b. The central american species of *Quercus*. U.S. Dept. Agr. Misc. Pub. 477:1-216.
- Müller-Using, B. 1994. Contribuciones al conocimiento de los bosques de encino y pino-encino en el noreste de México. Reporte científico no. especial 14. Facultad de Ciencias Forestales, UANL. Linares, Nvo. León. 194 p.
- Muniz-Castro, M.A., G. Williams-Linera y J.M.R. Benayas. 2006. Distane effect from cloud forest fragments on plant community structure in abandoned pastures in Veracruz, Mexico. J. Trop. Ecol. 22:431-440.
- Mutch, L.S. y D.L. Parsons. 1998. Mixed conifer forest mortality and establishment before and after prescribed fire in Sequoia National Park, California. Forest Science 44(3):341-355

- Negreros, P. y L. Snook. 1984. Análisis del efecto de la intensidad de corta sobre la regeneración natural de pinos en un bosque de pino-encino. *Ciencia Forestal* 9(47): 49-59.
- Nixon, K. C. 1984. A biosystematic study of *Quercus* series *Virentes* (the live oaks) with phylogenetic analices of *Fagales*, *Fagaceae* and *Quercus*. PhD Dissertation. University of Texas at Austin. 169 p.
- Nixon, K. C. 1993a. Infrageneric classification of *Quercus* (*Fagaceae*) and typification of sectional names. *Ann. Sci. For.* 50(1):25-34.
- Nixon, K. C. 1993b. The genus *Quercus* in Mexico. En: Rammammorthy T.P., R. Bye, A. Lot, J. Fa (Eds). *Biological diversity of Mexico: Origins and distribution*. Oxford University Press, Nueva York. p 447-458.
- Noy-Meir, I. 1979. Structure and function of desert ecosystem. *Isr. J. Bot.* 28: 1-19.
- Peña-Ramírez, V.M. y C. Bonfil. 2003. Efecto del fuego en la estructura poblacional y la regeneración de dos especies de encinos (*Quercus liebmanii* Oerst. y *Quercus magnoliifolia* Nee) en la región de la Montaña (Guerrero), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 72:5-20.
- Perry, D.A. 1994. *Forest ecosystems*. The Johns Hopkins University Press. USA. 649 p.
- Petranka, J.W. y J.K. McPherson. 1979. The role of *Rhus copallina* in the dynamics in the forest-prairie ecotone in north-central Oklahoma. *Ecology* 60:956-965.
- Pickett, S. T. A. 1976. Succession: an evolutionary interpretation. *Am. Nat.* 110:107-119.
- Pickett, S.T.; S.L. Collins; y J.J. Armesto. 1987. Models, mechanisms and pathways of succession. *The Botanical Review* 53(3):335-371.

- Platt, J.R. 1964. Strong inference. *Science* 146:347-353
- Plumb, T. R.. 1980. Response of oaks to fire. Proceedings of the Symposium on the ecology, management and utilization of California oaks, USDA General Technical Report 44:202-215. Claremont, California.
- Pournelle, G.H. 1950. Mammals of a Northern Florida Swamp. *Journal of Mammology* 31:310-319.
- Pulido F.J. 1999. Herbivorismo y regeneración de la encina (*Quercus ilex* L.) en bosques y dehesas. Tesis Doctoral, Universidad de Extremadura, Cáceres, España. 146 pp.
- Pulido, F.J. 2002. Biología reproductiva y conservación: el caso de la regeneración de bosques templados y subtropicales de robles (*Quercus* spp.). *Revista Chilena de Historia Natural* 75(1):
- Quintana-Ascencio, P. F. 1989. La condición sucesional de dos encinos dominantes (*Quercus laurina* Humb. & Bonpl. y *Q. crispipilis* Trel.) de los bosques de Los Altos de Chiapas. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Posgraduados. Chapingo, México. 142 p.
- Quintana-Ascencio, P. F.; M. González-Espinosa y N. Ramírez-Marcial. 1992. Acorn removal, seedling survivorship, and seedling growth of *Quercus crispipilis* in successional forest of the highland of Chiapas, Mexico. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 119: 6-18.
- Quintana-Ascencio, P. F. y M. González-Espinosa. 1993. Afinidad fitogeográfica y papel sucesional de la flora leñosa de los bosques de pino-encino de Los Altos de Chiapas, México. *Acta Botánica Mexicana* 21:43-57.

- Ramírez-Bamonde, E.S.; L.R. Sánchez-Velásquez y A. Andrade-Torres. 2005. Seedling survival and growth of three species of mountain cloud forest in Mexico, under different canopy treatments. *New Forests* 30(1):95-101.
- Ramírez-Marcial, N. 1994. Sobrevivencia y crecimiento de árboles en matorrales y pastizales de Los Altos de Chiapas. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados. Montecillo, México. 118 p.
- Ramírez-Marcial, N.; M. González-Espinosa y E. García-Moya. 1996. Establecimiento de *Pinus* spp. y *Quercus* spp. en matorrales y pastizales de Los Altos de Chiapas, México. *Agrociencia* 30(2):249-257.
- Ramírez-Marcial, N.; M. González-Espinosa y G. Williams-Linera. 2001. Anthropogenic disturbance and tree diversity in Montane Rain Forests in Chiapas, Mexico. *For. Ecol. Man.* 154(1-2):311-326.
- Ramírez T., H.M. 2000. Análisis estructural de los bosques de encino en la sierra de Álvarez, San Luis Potosí. Tesis profesional. Facultad de Agronomía, Universidad Autónoma de San Luis Potosí, S.L.P. México. 46 p.
- Reich, P.B., M.B. Walters y D.S. Ellsworth. 1992. Leaf life-span in relation to leaf plant, and stan characteristics among diverse ecosystem. *Ecological Monographs* 62:365-392.
- Robert, M.F. 1979. Notas sobre el estudio ecológico y fitogeográfico de los bosques de *Pinus cembroides* Zucc. en México. *Ciencia Forestal* 2(10): 49-59.
- Rzedowski J. 1961. Vegetación del Estado de San Luis Potosí. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias. UNAM. México, D.F. 228 pp.
- Rzedowski J. y G.C. de Rzedowski. 1979. Flora fanerogámica del Valle de México. Co. Ed. Continental, S.A. México. 1:104-114.

- Rzedowski J. y L. Vela. 1966. *Pinus strobus* var. *chiapensis* en la Sierra Madre del Sur de México. *Ciencia, Méx.* 24:211-216.
- Rzedowski J.; L. Vela G. y X. Madrigal S. 1977. Algunas consideraciones acerca de la dinámica de los bosques de coníferas en México. *Ciencia Forestal* 2 (5): 15-35.
- Rzedowski J. y R. McVaugh. 1966. La vegetación de Nueva Galicia. *Contr. Univ. Mich. Herb.* 9(1):1-23.
- Rzedowski J. 1978. Vegetación de México. Ed. LIMUSA. México. 432 pp.
- Rzedowski J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana* 14:3-21.
- Sánchez-Velásquez, L. R. y E. García-Moya. 1993. Sucesión forestal en los bosques mesófilo de montaña y de *Pinus* de la sierra de Manantlán, Jalisco, México. *Agrociencia* 3(1):7-26.
- Scheller, R.M. y Mladenoff, D.J. 2002. Understory species patterns and diversity in old-growth and managed northern hardwood forests. *Ecological Applications* 12(5):1329-1343.
- SEGAM. 2003. Áreas naturales protegidas de San Luis Potosí. Secretaría de Ecología y Gestión Ambiental del Gobierno del Estado. <http://www.segam.gob.mx/anps.htm>.
- SFF. 1994. Inventario forestal periódico del estado de San Luis Potosí Subsecretaría Forestal y de Fauna Silvestre. 80 p.
- Shoener, T. W. 1983. Field experiments on interspecific competition. *The American Naturalist* 122:240-285.

- Shugart, H. H. 1984. The theory of forest dynamics: The ecological implications of forest succession models. Springer-Verlag New York Inc. 278 p.
- Siegel, S. y N.J. Castellan. 1988. Nonparametric statistics for behavioral sciences. Segunda edición. McGraw-Hill, New York. 399 p.
- Sork, V.L. 1984. Examination of seed dispersal and survival in red oak, *Quercus rubra* (Fagaceae), using metal-tagged acorns. Ecology 65:1020-1022.
- Sotomayor C., J. R. 2005. Características mecánicas y clasificación de la madera de 150 especies mexicanas. Sociedad Mexicana de Ciencia y Tecnología de la Madera. Investigación e Ingeniería de la Madera 1(1):3-20.
- Spies, T.A. y J.F. Franklin. 1989. Gap characteristics and vegetation response in coniferous forests of the pacific northwest. Ecology 70(3):543-545.
- Stace, C.A. 1980. Plant Taxonomy and biosystematics. Edward Arnold. London. 279 p.
- Standley, P.C. 1920-1926. Trees and shrubs of Mexico. United States Nac. Herb. Smith. Inst. Washington 23:1-1721.
- Tansley, A.G. 1939. The British islands and their vegetation. Cambridge: University Press. 930 p.
- Tilman, D. 1986. Evolution and differentiation in terrestrial plant communities: the importance of the soil resource: light gradient. In: Diamond J y Case TJ (Eds.). Community Ecology. Harper & Row. USA. p. 359-380.

- Tinajero H., J.R. 2005. Estructura y uso de hábitat de las comunidades de aves en los bosques de encino de la Sierra Madre Oriental. Tesis de Maestría. UANL. 83. p.
- Tinnin, R.O. y Kirkpatrick, L.A. 1985. The allelopathic influence of broadleaf trees and shrubs on seedlings of Douglas-fir. *Forest Science* 31(4):945-952.
- Trelease, W. 1924. The American Oaks. *Mem. Nat. Acad. Sci.* 20:1-255.
- Valencia A., S.; M. Gómez-Cárdenas y F. Becerra-Luna. 2002. Catálogo de encinos del estado de Guerrero, México. Libro técnico No. 1. INIFAP-CENID COMEF. México. 180 p.
- Valencia A., S. 2004. Diversidad del género *Quercus* (*Fagaceae*) en México. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 75:33-53.
- Valdéz T., V. y M. L. Aguilar E. 1983. El género *Quercus* en las unidades fisonómico-florísticas del municipio de Santiago, N.L., México. Boletín Técnico No. 98. INIF, Secretaría de Agricultura y Ganadería. México, D.F. 94 p.
- Vandermeer, J. 1980. Saguars and nurse trees: a new hypothesis to account for population fluctuations. *The Southwestern Naturalist* 25:357-360.
- Van Steenis C.G. 1972. *Nothofagus*, key genus to plant geography. In: Valentine, D.H. (Ed.). *Taxonomy fitogeography and evolution*. Academic Press Inc. London. p. 275-288.
- Vázquez F.M. 1998. Semillas de *Quercus*: biología, ecología y manejo. Consejería de Agricultura y Comercio, Badajoz, España. 234 p.
- Villalón M., H. y A. Estrada S. 2003. Principales causas sociales de la deforestación en México. En: *Memorias de resúmenes del VI Congreso Mexicano de Recursos Forestales*. Del 5 al 7 de noviembre de 2003. Sociedad Mexicana de

- Recursos Forestales-Facultad de Agronomía. Universidad Autónoma de San Luis Potosí. 177-179.
- Ward, J.S. y Parker, G.R. 1989. Spatial dispersion of woody regeneration in an old-growth forests. *Ecology* 70(5):1279-1285.
- Watt, A. S. 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology* 35:1-22.
- Wauters, L., R. Matthysen y A.A. Dhondt. 1994. Survival and lifetime reproductive success in dispersing and resident red squirrels. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 34:197-201.
- Werner, P.A. y A.L. Harbeck. 1982. The pattern of seedling establishment relative to staghorn sumac cover in Michigan old fields. *American Midland Naturalist* 108:124-132.
- Whittaker, R.H. y W.A. Niering. 1965. Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona: a gradient analysis of the south slope. *Ecology* 46:429-452.
- Whittaker, R.H. 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biological Reviews* 42:207-264.
- White, S.S. 1948. The vegetation and flora of the region of the Rio de Bavispe in northeastern Sonora, Mexico. *Lloydia* 11:229-302.
- Whitmore, T.C. 1978. Gaps in the forest canopy. En: Tomlinson y Zimmermann (Editores). *Tropical trees as living systems*. Cambridge University Press. Londres. 639-655.
- Whitmore, T.C. 1989. Canopy gaps and the major groups of forest trees. *Ecology*, 70(3):536-538.

- Wolgast L.J. y B.B. Stout. 1997. The effects of relative humidity at the time of flowering on fruit set in bear oak (*Quercus ilicifolia*). *American Journal of Botany* 64: 159-160.
- WRM. 2002. México: Avanza la deforestación, pero no las medidas para contrarestarla. *Movimiento Mundial por los Bosques Tropicales*. Boletín no. 54, enero de 2002.
- Yeaton, R.I. 1978. A cyclical relationship between *Larrea tridentata* and *Opuntia leptocaulis* in the northern Chihuahuan Desert. *Journal of Ecology* 66:651-656.
- Yeaton, R.I. 1981. Seedling characteristics and elevational distributions of pines (Pinaceae) in the Sierra Nevada of Central California, a hypothesis. *Madroño* 28(2): 67-77.
- Yeaton, R.I. 1982. The altitudinal distribution of the genus *Pinus* in the Western United States and Mexico. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 42:55-71.
- Yeaton, R.I. 1983. The successional replacement of ponderosa pine by sugar pine in the Sierra Nevada. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 110 (3): 292-297.
- Yeaton, R.I. y A. Romero-Manzanares. 1986. Organization of vegetation mosaics in the *Acacia schaffneri*-*Opuntia streptacantha* association, southern Chihuahuan Desert, Mexico. *Journal of Ecology* 74: 211-217.
- Yeaton, R.I.; A. Romero M., G. Vera C. y S. Vielegas. 1987. Tree succession in the subalpine forest of the neo-volcanic range, south-central Mexico. *The Southwestern Naturalist* 32(3):335-345.
- Yeaton, R.I.; R.W. Yeaton y J.E. Horenstein. 1980. The altitudinal replacement of digger pine by ponderosa pine on the western slopes of de Sierra Nevada. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 107 (4): 487-495.

- Yeaton, R.I.; R.W. Yeaton y J.P. Waggoner III. 1983. Changes in morphological characteristics of *Pinus engelmanni* over an elevational gradient in Durango, Mexico. *Madroño* 30(3): 168-175.
- Zavala Ch., F. 1995. Encinos y robles, notas fitogeográficas. Universidad Autónoma Chapingo. Texcoco, México. 44 p.
- Zavala Ch., F. 1996. Repoblación natural de encinos en la sierra de Pachuca. Hidalgo. Tesis Doctoral. Colegio de Postgraduados. Montecillo, México. 148 p.
- Zavala Ch., F. y E. García M. 1996. Frutos y semillas de encino. Universidad Autónoma Chapingo. Texcoco, México. 47 p.
- Zavala Ch., F. 2003. Identificación de encinos de México. Universidad Autónoma Chapingo. Texcoco, México. 188 p.
- Zavala M.A., J.M. Espelta y J. Retana. 2000. Constrains and tradeoffs in Mediterranean plant communities: the case of Holm oak-Aleppo pine forests. *Botanical Review* 66:119-139.