ESTABLECIMIENTO DE *Pinus* spp. y *Quercus* spp. EN MATORRALES Y PASTIZALES DE LOS ALTOS DE CHIAPAS, MEXICO

ESTABLISHMENT OF *Pinus* spp. AND *Quercus* spp. IN SHRUBLANDS AND GRASSLANDS IN THE HIGHLANDS OF CHIAPAS, MEXICO

Neptalí Ramírez-Marcial[1], Mario González-Espinosa[1] y Edmundo García-Moya[2]

RESUMEN

Se evaluó el número de plántulas de especies arbóreas establecidas naturalmente bajo matorrales de *Baccharis vaccinioides* H.B.K. en Los Altos de Chiapas; se encontró que de un total de 139 plántulas de nueve especies, 120 de ellas (86%) estuvieron en la cercanía (<1 m) de individuos adultos de *Baccharis*. También se estableció un experimento de trasplante en pastizales y matorrales de *B. vaccinioides* en dos sitios para evaluar el crecimiento y supervivencia de plántulas de *Pinus ayacahuite* Ehrnb., *P. oaxacana* Mirov, *Quercus crassifolia* Humb. & Bonpl. y *Q. rugosa* Née en condiciones de: 1) pastizal con pastoreo, 2) pastizal en exclusión, 3) matorral con pastoreo y 4) matorral en exclusión del pastoreo. Al cabo de 11 meses después del trasplante todas las especies tuvieron una mayor supervivencia en las condiciones de exclusión. Las especies de pino crecieron y sobrevivieron en una mayor proporción que los encinos en el pastizal; una respuesta inversa se encontró en el matorral, lo cual sugiere un efecto de facilitación por los individuos de *Baccharis* hacia los encinos. Los pinos tuvieron tasas relativas de crecimiento mayores que los encinos en cualquier tratamiento, lo que contribuye a explicar la mayor habilidad de los pinos para establecerse en sitios sometidos a pastoreo frecuente.

Palabras clave: Colonización, encinos, *Quercus* spp., facilitación, pinos, *Pinus* spp., plántulas, repoblación.

ABSTRACT

We evaluated the abundance of naturally established tree seedlings in shrublands dominated by *Baccharis vaccinioides* H.B.K. in the highlands of Chiapas, southern México; we found that 120 out of 139 (86%) of the seedlings (nine species) were in the proximity (<1 m) of adult *Baccharis* plants. We also conducted an 11-month replicated experiment in grassland and thicket sites transplanting seedlings of *Pinus ayacahuite* Ehrnb., *P. oaxacana* Mirov, *Quercus crassifolia* Humb. & Bonpl., and *Q. rugosa* Née in the following habitats: 1) grazed grassland, 2) enclosed grassland, 3) grazed ticket, and 4) enclosed shrubland. All transplanted species had higher growth and survivorship in the sheep and cattle enclosures. Pine seedlings showed higher growth and survivance than oaks in grasslands; a reverse response was observed in shrublands, suggesting a facilitation effect of *Baccharis* on oak seedlings. Pines grew more than under in all conditions. These results contribute to explain an observed higher establishment of pines in moderately and heavily grazed areas.

Key words: Colonization, oaks, *Quercus* spp., facilitation, pines, *Pinus* spp., seedlings, regeneration.

INTRODUCCION

En Los Altos de Chiapas es común encontrar un mosaico de comunidades vegetales producto de las actividades agrícolas, el pastoreo por ovinos y bovinos y el aprovechamiento forestal para autoconsumo y con fines comerciales. Una tendencia común en la región es el reemplazo de comunidades arboladas, sucesionalmente maduras o intermedias, por áreas abiertas de pastizal y de cultivo, matorrales y acahuales de diversas edades (González-Espinosa *et al.*, 1995a). Algunos estudios recientes indican que la expansión de comunidades sucesionales tempranas propicia una marcada pérdida de diversidad florística de los bosques de neblina, de encino y de pino-encino de la región (González-Espinosa *et al.*, 1995a, b; Quintana-Ascencio y González-Espinosa, 1993).

Algunas especies de encino (*Quercus* spp.) y pino (*Pinus* spp.) típicas de etapas avanzadas en el desarrollo de los bosques mixtos, se establecen con éxito desde las fases iniciales de la recuperación de un sitio que ha sido perturbado (Lorimer, 1983; Harrison y Werner, 1984; Quintana-Ascencio *et al.*, 1992). Se ha indicado que arbustos, como el género

[1] División de Conservación de la Biodiversidad. El Colegio de la Frontera Sur. Apartado Postal 63. 29220, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.

[2] Programa de Botánica. Instituto de Recursos Naturales. Colegio de Postgraduados. 56230, Chapingo, Edo. de México.

Recibido: Septiembre, 1994.
Aprobado: Junio, 1995.
Publicado en Agrociencia 30: 249-257. 1996.

Baccharis (Compositae), cuando se encuentran en densidades altas, pueden proporcionar condiciones apropiadas para que otras especies leñosas (p. ej. *Acacia*, *Acer*, *Quercus*, *Pinus*, etc.) se establezcan y continúen el desarrollo de la vegetación de matorrales hacia bosques (Van Auken y Bush, 1985, 1990, 1991; Hobbs y Mooney, 1986). El dosel de las comunidades arboladas en Los Altos de Chiapas tiene dominancia por 3 a 6 especies de *Quercus* y 2 a 4 especies de *Pinus* (González-Espinosa *et al.*, 1991, 1995a, b). El agrupamiento de los individuos de pinos y encinos que pueden formar el dosel de los bosques maduros puede ocurrir desde las etapas iniciales de la sucesión forestal, como el matorral de *Baccharis vaccinioides* que se forma entre 5 y 10 años después de la tala o del abandono de la milpa (González-Espinosa *et al.*, 1991; Quintana-Ascencio *et al.*, 1992). La presencia de plántulas vigorosas de las especies del dosel en la cercanía de *B. vaccinioides* en matorrales densos y uniformes sugiere una relación de facilitación (Connell y Slatyer, 1977) de los arbustos hacia los árboles.

Entre los factores limitativos del crecimiento de plántulas, se puede mencionar a la cantidad de luz disponible (Kolb *et al.*, 1990a, b). Por ejemplo, *Quercus crispipilis* Trel., un encino dominante en las laderas más secas de Los Altos de Chiapas, no se regenera en hábitats sombreados; su mayor tasa de crecimiento ocurre en hábitats abiertos, con niveles de perturbación por pisoteo y ramoneo moderados (Quintana-Ascencio *et al.*, 1992). Por el contrario, *Quercus laurina* Humb. & Bonpl., *Q. rugosa* y *Q. crassifolia* muestran una mayor tolerancia para permanecer como plántulas por tiempo indefinido en hábitats sombreados, con niveles de luz a medio día del orden de 100 a 300 μmol m^{-2} s^{-1} (Ramírez-Marcial, 1994). Por el contrario, se ha reconocido que las especies de pinos son intolerantes a las condiciones de sombra, y muestran un mayor crecimiento y supervivencia en las condiciones abiertas o semiabiertas (Yeaton, 1981; Aguilar *et al.*, 1992; Aldrete *et al.*, 1992).

La información acerca del efecto del pastoreo sobre pastizales sucesionales o inducidos es escasa, y se conoce poco sobre la respuesta de las especies arbóreas a este factor de perturbación, salvo excepciones en matorrales de California (Borchert *et al.*, 1989; Allen-Díaz y Bartolome, 1992; Adams *et al.*, 1992). En Los Altos de Chiapas el sistema tradicional de uso del suelo incluye el aprovechamiento de pastizales inducidos mediante el pastoreo extensivo, principalmente por ovinos. El consumo de plántulas de árboles y arbustos, y otros efectos del pastoreo como el pisoteo y la compactación del suelo, pueden detener el avance de la sucesión forestal en la región después de la agricultura de milpa por tiempo indefinido (González-Espinosa *et al.*, 1991).

El objetivo de este trabajo fue evaluar durante un año, en un experimento de trasplante de plántulas, el efecto de una cubierta densa del arbusto *Baccharis vaccinioides* sobre el crecimiento y supervivencia de plántulas de *Quercus rugosa*, *Q. crassifolia*, *Pinus ayacahuite* y *P. oaxacana*, en condiciones de pastoreo y exclusión de ovinos y bovinos.

MATERIALES Y METODOS

Se ubicaron dos sitios similares en cuanto a tipo de suelo, clima y vegetación: 1) Corazón de María (16°41'18" N; 92°31'47" O; 2380 msnm) y 2) Ejido Mitzitón (16°40'32" N; 92°32'43" O; 2430 msnm), en el municipio de San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. En general, el área de estudio está configurada por una superficie accidentada, con predominancia de rocas calizas y material sedimentario, con suelos del tipo Cambisol vértico y gléyico (Mera Ovando, 1989). El clima está clasificado como templado subhúmedo $C(w''_2)(w)$, en donde más de 85% de la precipitación anual (1100 mm) ocurre de mayo a octubre; la temperatura media anual es de 15°C, con ocurrencia de heladas en el invierno (García, 1987).

En los matorrales de cada sitio, y poco antes de los trasplantes, se cuantificó el número de plántulas de árboles establecidas de manera natural. Se usaron 40 parcelas circulares de 1 m de radio alrededor de un tallo de *Baccharis*, y en otros 40 cuadros dispuestos en pequeños claros donde los tallos de *Baccharis* se encontraran a más de 1 m de radio del punto central elegido. Se evaluó con χ^2 la hipótesis de igual probabilidad de ocurrencia de plántulas tanto en la cercanía de los *Baccharis* como lejos de ellos. Para la distribución de los trasplantes se utilizó un diseño factorial 2 x 2 con los siguientes tratamientos: pastizal pastoreado (PP), matorral pastoreado (MP), pastizal en exclusión (PE) y matorral excluido del pastoreo (ME), con cada sitio como repetición. En marzo de 1993 se trasplantaron 40 plántulas por tratamiento y por repetición de *Pinus ayacahuite* (24 meses de edad), *P. oaxacana* (21 meses), *Quercus crassifolia* (3 meses) y *Q. rugosa* (14 meses), distribuidas en ocho parcelas de 20 x 20 m.

En cada sitio se evaluó: 1) la temperatura y precipitación media mensual, 2) el contenido de humedad del suelo con 10 bloques de yeso Bouyoucos por tratamiento, 3) la densidad de fotones fotosintéticamente activos (DFFA; 50 lecturas

instantáneas en un día/mes, con un ceptómetro Decagon Delta-T), y 4) la supervivencia y crecimiento mensual de plántulas. A todas las especies se les midió la altura, cobertura del follaje, número de ramas y el diámetro basal de cada plántula, además del número de hojas totales, hojas nuevas y la longitud de la hoja más grande en los encinos. Para cada variable se estimaron tasas relativas de crecimiento (TRC) con las que se calculó un índice de desarrollo (ID) para cada especie (De Steven, 1991).

La supervivencia de plántulas se registró cada mes, y las variables de crecimiento, cada dos meses. Las variables de crecimiento se analizaron por especie mediante análisis de varianza (ANVA) y por pruebas de comparación de medias, con el método de Bonferroni (Day y Quinn, 1989). Cuando las variables no reunieron los supuestos del ANVA se aplicaron pruebas de Kruskal-Wallis y de comparación múltiple de medias de Dunn (Daniel, 1990). Los valores de supervivencia por mes fueron transformados (arcoseno $y^{1/2}$) antes del ANVA (Steel y Torrie, 1980).

RESULTADOS Y DISCUSION

Un mes después del trasplante, el contenido de humedad medido con bloques de yeso fue heterogéneo entre pastizales y matorrales ($p<0.001$). Los pastizales mantenían 20 a 26% de humedad disponible, mientras que los matorrales, 65 a 76%. A partir de mayo y hasta noviembre, durante la temporada de lluvias, las lecturas se elevaron a 100% de humedad disponible en todos los tratamientos, por lo que no se detectaron diferencias significativas entre pastizales y matorrales ni entre tratamientos. Se ha reconocido que las plántulas de *Pinus* dependen de la humedad disponible en las capas superficiales del suelo, donde se registran fuertes reducciones a causa de la competencia con otras especies y por la evapotranspiración (Yeaton, 1981; Gordon *et al.*, 1989; Kolb *et al.*, 1990b).

En general, el efecto de *Baccharis* en los matorrales densos estudiados (6500 ind. ha^{-1}) resultó favorable para las plántulas establecidas tanto de manera natural como para aquellas trasplantadas. Se registró un total de 139 plántulas naturalmente establecidas, que incluyó a nueve especies, siendo más frecuentes las de *Quercus crassifolia*, *Q. rugosa*, *Prunus serotina* Ehrh. ssp. *capuli* (Cav.) McVaugh, *Q. crispipilis* y *Alnus acuminata* ssp. *arguta* (Schlecht.) Furlow. De las plántulas, 86% se encontró asociadas a la cercanía de *Baccharis* (<1 m); este patrón de ocurrencia diferencial resultó significativo ($\chi^2 = 72.4$; 1 g.l.; $p<0.001$). Se han encontrado tendencias parecidas en otros estudios (Callaway y D'Antonio, 1991; Aldrete *et al.*, 1992; Aguilar *et al.*, 1992; Callaway, 1992) que sugieren un efecto de facilitación durante la sucesión secundaria (Connell y Slatyer, 1977). Mediante el sombreado se puede disminuir la desecación excesiva del suelo, se puede interferir el acceso y consumo de las plántulas por los animales, y reducir otros efectos del pastoreo como el pisoteo y la compactación del suelo.

Supervivencia de plántulas

Después de 11 meses de evaluación la supervivencia de las plántulas mostró un comportamiento más afín entre las especies de pinos que entre las de los encinos (Figura 1). La de *P. ayacahuite* fue menor en el PP (65%) que en los tratamientos restantes (81.2 a 93.7%; $p<0.001$). Por su parte, *P. oaxacana* también registró la más baja supervivencia en el PP (55%), contrastando con los valores más altos en los otros tratamientos (91.2 a 96.2%; $p<0.001$; Figura 1). En cuanto a los encinos, *Q. crassifolia* fue la especie con el menor porcentaje en cualquier tratamiento. Hasta febrero de 1994 la supervivencia en el PP (31.2%) fue diferente de la de MP (51.2%), PE (70%) y ME (70%; $p<0.001$; Figura 1). Finalmente, entre especies, *Q. rugosa* fue la que tuvo los mayores porcentajes de supervivencia (Figura 1).

Numerosos estudios han mostrado que la supervivencia de plántulas de árboles es menor en condiciones de pastoreo que en exclusión. La reducción de la supervivencia puede o no afectar el desarrollo de los individuos; algunas especies pueden compensar dicha reducción a través de un incremento en su éxito reproductivo (Paige y Whitham, 1987). Es posible que una perturbación que la reduzca, ocasione un incremento en algún otro atributo de su desarrollo que no se vea afectado por la perturbación, o que más bien la favorezca (Davis *et al.*, 1991; Wilson, 1992). En este sentido, todas las especies de este estudio tuvieron una menor supervivencia bajo pastoreo de ovinos y bovinos. Sin embargo, esta perturbación promovió la producción de ramas en todas las especies, con excepción de las plántulas de *Q. crassifolia*, las cuales tuvieron la más baja supervivencia, asociada también con una baja respuesta de crecimiento ante esta perturbación.

Variables de crecimiento

El Cuadro 1 muestra los resultados del análisis de varianza (ANVA) y las pruebas de significancia de las variables evaluadas para cada especie. La única

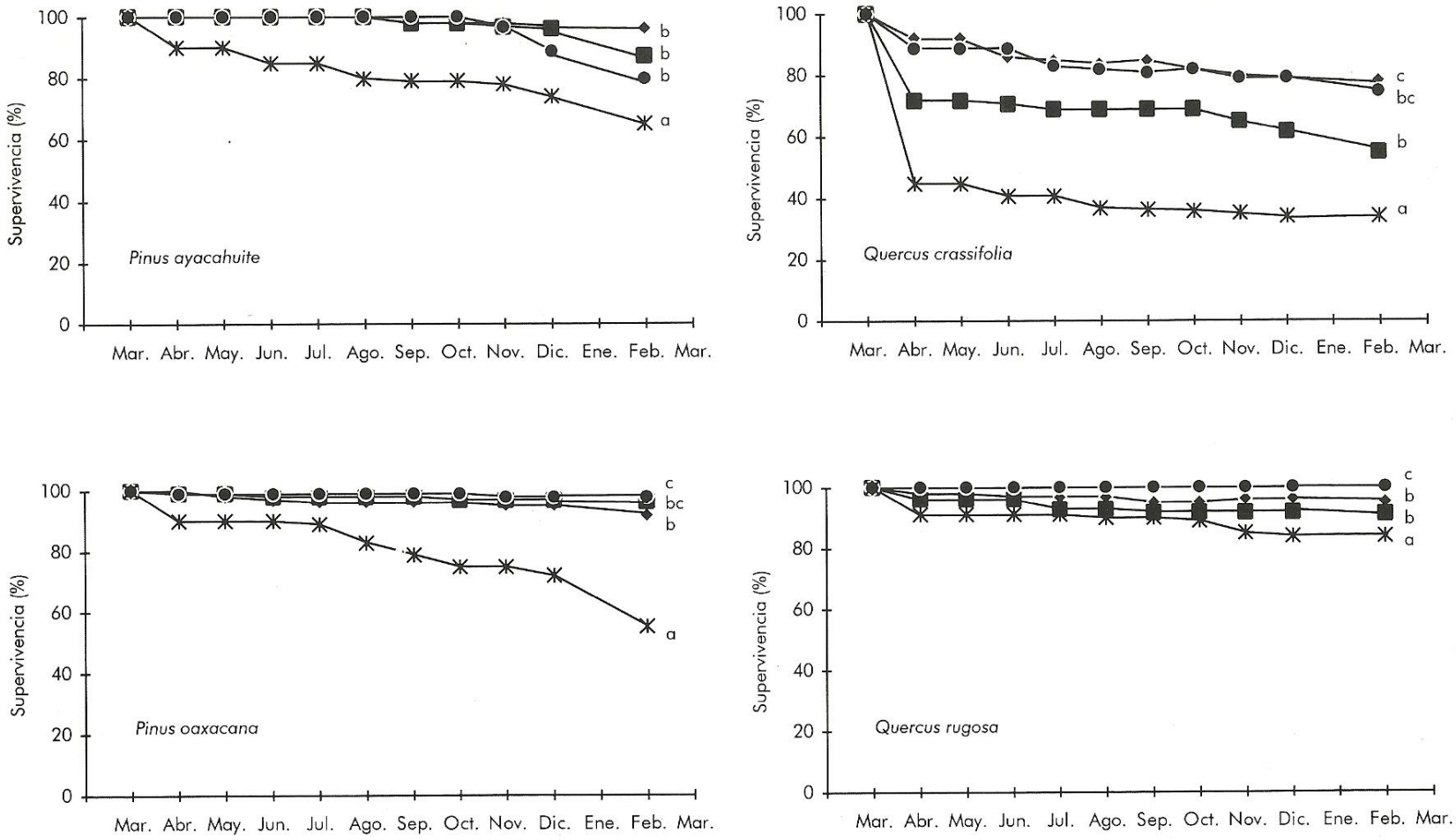

Figura 1. Porcentajes de supervivencia de plántulas de las cuatro especies estudiadas después de 11 meses de trasplante en los tratamientos de PP(⁎) = pastizal bajo pastoreo; PE(●) = pastizal en exclusión; MP(■) = matorral bajo pastoreo y ME(♦) = matorral en exclusión. La misma letra al final de los tratamientos indica que no difieren entre sí ($p \leq 0.05$).

Cuadro 1. Significancia del análisis de varianza para los factores A = tiempo (marzo, abril, junio, agosto, octubre y diciembre de 1993), B = condición sucesional (pastizal y matorral) y C = nivel de pastoreo (bajo pastoreo y en exclusión), para las variables de crecimiento de las especies trasplantadas en dos sitios de Los Altos, Chiapas.

Fuente de variación	*Pinus ayacahuite*		*Pinus oaxacana*		*Quercus crassifolia*		*Quercus rugosa*	
	F	g.l.	F	g.l.	F	g.l.	F	g.l.
				Altura				
A	1.57 ns	5	13.69 ***	5	1.34 ns	5	0.19 ns	5
B	40.39 ***	1	46.15 ***	1	14.48 ***	1	9.25 **	1
C	65.27 ***	1	150.53 ***	1	29.46 ***	1	22.47 ***	1
A x B	1.41 ns	5	3.49 **	5	1.28 ns	5	1.69 ns	5
A x C	3.69 **	5	6.20 ***	5	4.69 ***	5	5.12 ***	5
B x C	66.05 ***	1	23.58 ***	1	5.18 *	1	6.85 **	1
A x B x C	0.19 ns	5	0.38 ns	5	0.60 ns	5	1.17 ns	5
error		1770		1384		1743		1822
				Cobertura				
A	28.82 ***	5	54.98 ***	5	11.90 ***	5	24.16 ***	5
B	106.64 ***	1	125.65 ***	1	127.73 ***	1	131.39 ***	1
C	108.64 ***	1	157.49 ***	1	83.48 ***	1	358.66 ***	1
A x B	6.96 ***	5	11.91 ***	5	3.63 **	5	10.38 ***	5
A x C	15.57 ***	5	28.97 ***	5	7.93 ***	5	10.80 ***	5
B x C	72.00 ***	1	8.52 **	1	30.45 ***	1	12.89 ***	1
A x B x C	3.07 **	5	6.53 ***	5	1.37 ns	5	3.57 **	5
error		1770		1384		1743		1822
				Diámetro basal				
A	220.56 ***	5	71.23 ***	5	34.09 ***	5	82.74 ***	5
B	13.64 ***	1	20.55 ***	1	4.65 *	1	2.88 ns	1
C	44.24 ***	1	54.71 ***	1	3.33 ns	1	0.87 ns	1
A x B	1.06 ns	5	0.24 ns	5	2.13 ns	5	1.67 ns	5
A x C	13.06 ***	5	3.57 **	5	1.74 ns	5	2.07 ns	5
B x C	43.78 ***	1	5.54 ***	1	15.80 ***	1	0.33 ns	1
A x B x C	2.92 *	5	0.67 ns	5	1.11 ns	5	0.51 ns	5
error		1770		1384		1743		1822
						Longitud de la hoja más grande		
A					4.63 ***	5	31.09 ***	5
B					146.34 ***	1	153.05 ***	1
C					70.88 ***	1	486.78 ***	1
A x B					11.68 ***	5	18.60 ***	5
A x C					9.40 ***	5	22.50 ***	5
B x C					14.34 ***	1	18.54 ***	1
A x B x C					1.30 ns	5	2.43 *	5
error						1344		1807

F = Estadístico de la prueba; g.l. grados de libertad; * = $p<0.05$; ** = $p<0.01$; *** = $p<0.001$; ns = no significativo ($p>0.05$).

diferencia observada en el crecimiento en altura con respecto al tiempo, fue para *Pinus oaxacana* ($p<0.001$). Sin excepción, la altura de todas las especies fue diferente entre la condición sucesional y los niveles de pastoreo, así como la interacción entre ambos ($p<0.001$).

En general, las variables cobertura foliar y diámetro basal en todas las especies, y la longitud de la hoja más grande en los encinos, resultaron diferentes entre períodos de evaluación, entre condición sucesional y entre los niveles de pastoreo, así como la mayoría de sus interacciones (Cuadro 1). Un caso especial se observó en el crecimiento de diámetro basal de *Q. rugosa*, el cual mostró diferencia entre el tiempo de evaluación, pero no entre los demás factores de variación considerados. Dado que en el análisis de varianza (ANVA) la mayoría de las interacciones resultaron altamente significativas, se deduce que los factores de variación no fueron independientes. Esto impidió atribuir la

respuesta de las variables registradas al efecto de un factor en particular.

Indices de desarrollo (ID)

La Figura 2 muestra los índices de desarrollo (ID, De Steven, 1991) calculados para cada especie en todos los tratamientos. En general, los pinos tuvieron mayor respuesta que los encinos. *Pinus ayacahuite* mostró el valor más alto en todas las condiciones experimentales. A pesar de la aparente diferencia entre el PP (6.9) y PE (18.4), éstas no fueron estadísticamente significativas ($p>0.05$). Para *P. oaxacana* se encontró un patrón similar, donde el ID en el PP (0.7) fue diferente al del PE (10.1) y ME (10.9), pero no al del MP (6.7; $p=0.017$). *Quercus crassifolia* respondió en menor proporción que ninguna otra especie en todos los tratamientos, los cuales no fueron diferentes entre sí ($p>0.05$). En cambio, el valor del ID para *Q. rugosa* fue más alto en el PE (15.6), seguido del ME (8.9), el MP (7.2), y todos ellos fueron diferentes con el del PP ($p=0.0013$). La menor respuesta global de *Q. crassifolia* puede atribuirse, en parte, a la menor edad de sus plántulas (tres meses) con respecto a la de las demás especies (14 a 25 meses).

Densidad de fotones fotosintéticamente activos (DFFA)

La DFFA registrada en las áreas abiertas desde marzo hasta octubre (2000 a 2400 μmol m^{-2} s^{-1}, Figura 3) resultó elevada para los valores normales encontrados en la literatura, incluidos algunos hábitats tropicales: 1500 μmol m^{-2} s^{-1} en América del Norte (Bahari *et al.*, 1985); 1640 en Panamá (Augspurger, 1984); 2045 en Costa Rica (Chazdon y Fetcher, 1984), pero son similares a los de Cornelissen (1992) en un bosque subtropical de China (2450) y en un zacatal dentro de un área de bosque de encino en la Estación Biológica Huitepec, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas (2150 μmol m^{-2} s^{-1}; Ramírez-Marcial, 1994).

En las dos condiciones de matorral, protegido o sometido al pastoreo, se registró una reducción de 40-50% de la radiación plena con respecto a la de los pastizales en cualquier mes. Estas diferencias resultaron altamente significativas ($p<0.001$; todos los valores del estadístico F fueron mayores a 100 para $n=300$ lecturas por mes; Figura 3). Se ha señalado que niveles de luz inferiores de 20% de la radiación plena pueden limitar el crecimiento de algunas especies del sotobosque (Chazdon, 1988; Chazdon y Pearcy, 1991). Aunque el sombreado de *Baccharis* redujo la cantidad de radiación, esto no limitó el crecimiento de las plántulas trasplantadas. Existe evidencia experimental que indica que, en general, los encinos tienen un umbral de respuesta en crecimiento y supervivencia de acuerdo con la cobertura del dosel (Crow, 1992; Borchert *et al.*, 1989; Kolb *et al.*, 1990a, b; Quintana-Ascencio *et al.*, 1992). Por ejemplo, Crow (1992) encontró que la mayoría de las plántulas de *Q. rubra* sobrevivieron y crecieron mejor en doseles más bien abiertos (50%

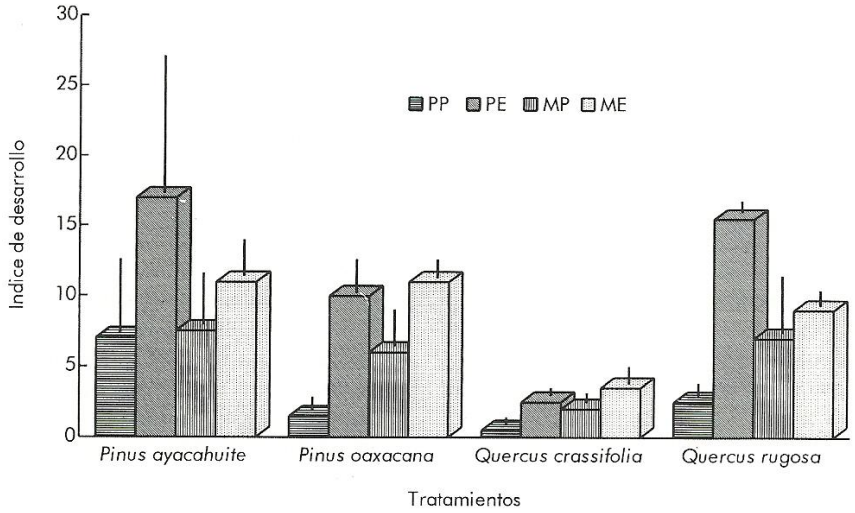

Figura 2. Indices de desarrollo (media ± error estándar) de las especies en los tratamientos de PP = pastizal bajo pastoreo; PE = pastizal en exclusión; MP = matorral bajo pastoreo y ME = matorral en exclusión del pastoreo.

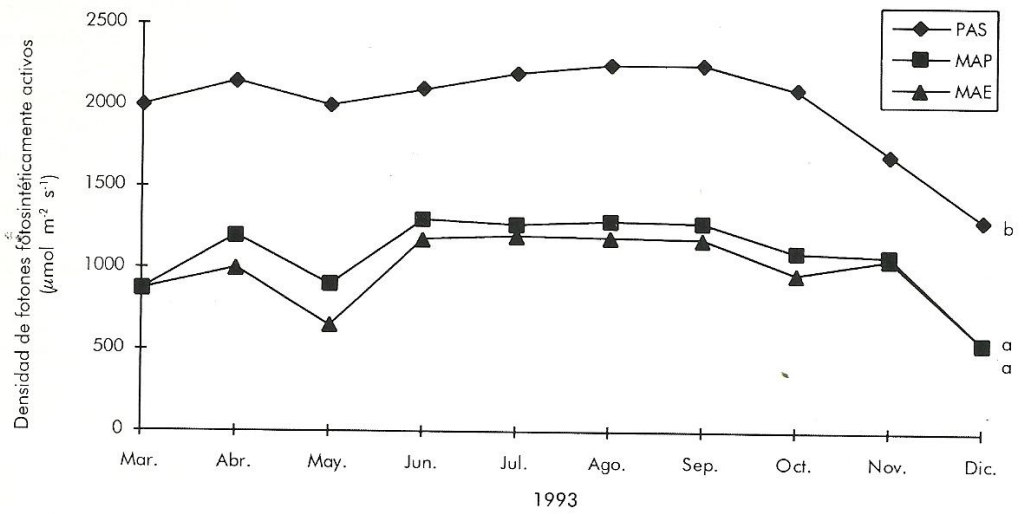

Figura 3. Densidad de fotones fotosintéticamente activos (μmol m^{-2} s^{-1}) en días despejados durante 1993 en el pastizal (PAS) respecto a los matorrales bajo pastoreo (MAP) y en exclusión (MAE). Las letras distintas al final de las curvas, indican diferencias entre los tratamientos al nivel de significancia de 0.05 en cualquier mes.

de la luz plena). Sin embargo, la variación poblacional respecto a esta respuesta permitió que un pequeño número de individuos creciera bajo un dosel completamente cerrado. En cambio, como ha sido documentado, las plántulas de pinos no sobreviven en hábitats sombreados y requieren de niveles elevados de luminosidad, como los que se presentan en áreas marginales (Yeaton, 1981; Richardson y Bond, 1991.

CONCLUSIONES

Los resultados de este estudio indican que existe una asociación positiva entre el establecimiento natural de plántulas de especies arbóreas con la presencia de *Baccharis vaccinioides*. De igual forma, muestran que la supervivencia y el crecimiento de plántulas trasplantadas es más viable si se las protege contra el pastoreo.

Los matorrales de *B. vaccinioides*, en tanto que interfieren con la conducta de pastoreo de ovinos y bovinos, pueden considerarse como una etapa sucesional clave durante la regeneración forestal, que también proporciona microhábitats disponibles para el establecimiento y mantenimiento de poblaciones de plántulas de especies arbóreas. Sin embargo, la posibilidad de manejar este tipo de comunidades arbustivas para favorecer el establecimiento de bosques mediante la repoblación artificial, parece poco factible ante la persistencia de las prácticas actuales de aprovechamiento de los bosques de Los Altos de Chiapas, las cuales no consideran la regulación del pastoreo ni la extracción forestal de árboles juveniles para uso doméstico.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al M. en C. P. F. Quintana Ascencio su valiosa colaboración en las etapas iniciales de establecimiento del experimento y durante el análisis de la información. Los M. en C. A. Aldrete, S. Ochoa Gaona y B. H. J. de Jong, y el Dr. R. Aguirre aportaron valiosos comentarios en distintas etapas del trabajo, al igual que tres árbitros anónimos. Deseamos reconocer al Sr. M. Martínez Icó por su invaluable ayuda durante el trabajo de campo. El Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología otorgó al primer autor una beca para realizar sus estudios de postgrado. El Colegio de la Frontera Sur (antes CIES) y el Programa de Botánica (Colegio de Postgraduados) otorgaron el apoyo e infraestructura que hizo posible el proyecto.

LITERATURA CITADA

Adams, T.E., P.B. Sands, W.H. Weitkamp, and N.K. McDougald. 1992. Oak seedling establishment on California rangelands. J. Range Manage. 45:93-98.

Aguilar M., J.C., L. Cruz M., A. Velázquez M., y J.J. Vargas H. 1992. Relación ecológico-silvícola entre la regeneración natural de *Pinus patula* y *Baccharis conferta*. Agrociencia Serie Rec. Nat. Renov. 2:27-39.

Aldrète A., C. Aguirre B., A. Muñoz O., F. V. González, y B. Arteaga M. 1992. Estudio de algunos factores que afectan el establecimiento y

desarrollo de la regeneración natural de *Pinus montezumae*. Agrociencia Serie Rec. Nat. Renov. 2:41-53.

Allen-Díaz, B.H. and J.W. Bartolome. 1992. Survival of *Quercus douglasii* (Fagaceae) seedlings under the influence of fire and grazing. Madroño 39:47-53.

Augspurger, C.K. 1984. Light requirements of neotropical tree seedlings: a comparative study of growth and survival. J. Ecol. 72:777-795.

Bahari, Z.A., S.G. Pallardy, and W.C. Parker. 1985. Photosynthesis, water relations, and drought adaptation in six woody species of oak-hickory forests in central Missouri. For. Sci. 31:557-569.

Borchert, M.I., F.W. Davis, J. Michaelsen, and L.D. Oyler. 1989. Interactions of factors affecting seedling recruitment of blue oak (*Quercus douglasii*) in California. Ecology 70:389-404.

Callaway, R.M. 1992. Effect of shrubs on recruitment of *Quercus douglasii* and *Quercus lobata* in California. Ecology 73: 2118-2128.

Callaway, R.M. and C.M. D'Antonio. 1991. Shrub facilitation of coast live oak establishment in central California. Madroño 38:158-169.

Chazdon, R.L. 1988. Sunflecks and their importance to forest understorey plants. Adv. Ecol. Res. 18:1-63.

Chazdon, R.L. and N. Fetcher. 1984. Photosyntetic light environments in a lowland tropical rainforest in Costa Rica. J. Ecol. 72:553-564.

Chazdon, R.L. and R.W. Pearcy. 1991. The importance of sunflecks for forest understory plants. BioScience 41:760-766.

Connell, J.H. and R.O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. Am. Nat. 111:1119-1144.

Cornelissen, J.H.C. 1992. Seasonal and year to year variation in performance of *Gordonia acuminata* seedlings in different light environments. Can. J. Bot. 70:2405-2414.

Crow, T.R. 1992. Population dynamics and growth patterns for a cohort of northern red oak (*Quercus rubra*) seedlings. Oecologia 91:192-200.

Daniel, W.W. 1990. Applied Nonparametric Statistics. Second Edition. PWS-Kent, Boston, Massachussetts, USA.

Davis, M.A., J. Villinski, K. Banks, J. Buckman-Fifields, J. Dicus, and S. Hofmann. 1991. Combined effects of fire, mound-building by pocket gophers, root loss and plant size on growth and reproduction in *Penstemon grandiflorus*. Am. Midl. Nat. 125:150-161.

Day, R.W. and G.P. Quinn. 1989. Comparisons of treatments after an analysis of variance in ecology. Ecol. Monogr. 59:433-463.

De Steven, D. 1991. Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession: seedling survival and growth. Ecology 72:1076-1088.

García, E. 1987. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köeppen. Cuarta edición. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México.

González-Espinosa, M., P. F. Quintana-Ascencio, N. Ramírez-Marcial, and P. Gaytan-Guzman. 1991. Secondary succession in disturbed *Pinus-Quercus* forests in the highlands of Chiapas, Mexico. J. Veg. Sci. 2:351-360.

González-Espinosa, M., N. Ramírez-Marcial, P.F. Quintana-Ascencio, y M. Martínez-Icó. 1995a. La utilización de los encinos y la conservación de la biodiversidad en Los Altos de Chiapas. Memorias del III Seminario Nacional sobre Utilización de Encinos. Facultad de Ciencias Forestales. Universidad Autónoma de Nuevo León. Linares, N.L., 4-6 de noviembre. Reporte Científico UANL, Núm. Esp. 15:183-197.

González-Espinosa, M., S. Ochoa-Gaona, N. Ramírez-Marcial, and P.F. Quintana-Ascencio. 1995b. Current land-use trends and conservation of old-growth forest habitats in the highlands of Chiapas, México. *In*: Conservation of Neotropical Migrant Birds in Mexico. Estrada A., S. Sader, and M. Wilson (eds.). Avian Studies. En prensa.

Gordon, D.R., J.M. Welker, J.M. Menke, and K.J. Rice. 1989. Competition for soil water between annual plants and blue oak (*Quercus douglasii*) seedlings. Oecologia 79:533-541.

Harrison, J.S. and P.A. Werner. 1984. Colonization by oak seedlings into a heterogeneus successional habitat. Can. J. Bot. 62:559-563.

Hobbs, R.J. and H.A. Mooney. 1986. Community changes following shrub invation of grassland. Oecologia 70:508-513.

Kolb, T.E., K.C. Stainer, L.H. McCormick, and T.W. Bowersox. 1990a. Growth response of northern red-oak and yellow-poplar seedlings to light, soil moisture and nutrients in relation to ecological strategy. For. Ecol. Manag. 38:65-78.

Kolb, T.E., T.W. Bowersox, and L.H. McCormick. 1990b. Influences of light intensity on weed-induced stresses of tree seedlings. Can. J. For. Res. 20:503-507.

Lorimer, C.G. 1983. Eighty-year development of northern red oak after partial cutting in a mixed-species Wisconsin forest. For. Sci. 29:371-383.

Mera Ovando, L. M. 1989. Las condiciones naturales para la producción. *In*: El Subdesarrollo Agrícola en Los Altos de Chiapas. Parra Vázquez M. R. (ed.). Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, México. pp: 21-82.

Paige, K.N. and T.G. Whitham. 1987. Overcompensation in response to mammalian herbivory: the advantage to being eaten. Am. Nat. 129:407-416.

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 Bot. Mex. 21:43-57.

Quintana-Ascencio, P. F., M. González-Espinosa, and N. Ramírez-Marcial. 1992. Acorn removal, seedling survivorship, and seedling growth of *Quercus crispipilis* in successional forests of the highlands of Chiapas, Mexico. Bull. Torrey Bot. Club 119:6-18.

Ramírez-Marcial, N. 1994. Sobrevivencia y crecimiento de árboles en matorrales y pastizales de Los Altos de Chiapas. Tesis de Maestría en Ciencias. Centro de Botánica. Colegio de Postgraduados, Chapingo, México. 118 p.

Richardson, D.M. and W.J. Bond. 1991. Determinants of plant distribution: evidence from pine invasions. Am. Nat. 137: 639-668.

Steel, R.G.D. and J.H. Torrie. 1980. Principles and Procedures of Statistics: a Biometrical Approach. Second Edition. McGraw-Hill, New York, New York, USA.

Van Auken, O.W. and J.K. Bush. 1985. Secondary succession on terraces of the San Antonio River. Bull. Torrey Bot. Club 112:158-166.

Van Auken, O.W. and J.K. Bush. 1990. Influence of light levels, soil nutrients, and competition on seedling growth of *Baccharis neglecta* (Asteraceae). Bull. Torrey Bot. Club 117:438-444.

Van Auken, O.W. and J.K. Bush. 1991. Influence of shade and herbaceus competition on the seedling growth of two woody species. Madroño 38:149-157.

Wilson, B.E. 1992. Compensatory growth in shoot populations of young white pine trees. Trees 6:204-209.

Yeaton, R.I. 1981. Seedling characteristics and elevational distributions of pines (*Pinaceae*) in the Sierra Nevada of central California: a hypothesis. Madroño 28:67-77.

View publication stats