EL BOSQUE MESÓFILO DE LA REGIÓN DE PUERTO SOLEDAD (OAXACA), MÉXICO: ANÁLISIS ESTRUCTURAL

CARLOS ALBERTO RUÍZ-JIMÉNEZ¹, JORGE MEAVE¹ Y JOSÉ LUIS CONTRERAS-JIMÉNEZ²

¹ Laboratorio de Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México 04510, D.F.
Teléfono: 56-22-48-35; Fax: 56-22-48-28; correo electrónico: jamdc@hp.fcien.unam.mx

² Herbario Nacional de la Cal y Bracho, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Edificio 76,
Unidad de Ciencias, Ciudad Universitaria, Puebla 72590, Puebla, México.

Resumen. Se evaluó la variación espacial de la estructura de la sinusia arbórea (d.a.p. ≥ 3.18 cm; perímetro ≥ 10 cm) del bosque mesófilo de montaña (BMM) en Puerto Soledad, Oaxaca, muestreando con la técnica de cuadrantes centrados en seis unidades topográficas contrastantes (laderas este, oeste, norte y sur, cima y cañada húmeda). La densidad fluctuó entre 505 y 2,730 ind ha⁻¹ y el área basal entre 41.8 y 172 m² ha⁻¹. La estructura en la cima fue muy diferente de la descrita en otros ambientes, ya que allí se obtuvo la menor densidad y la mayor área basal. La cobertura total del bosque fue $> 150\%$ en todos los ambientes. La altura del dosel varió entre 20 y 35 m, y en ningún sitio se presentó una estratificación bien definida. Las especies estructuralmente importantes fueron *Arctostaphylos arguta*, *Clethra licanoides*, *C. mexicana*, *Cyathea fulva*, *Ilex discolor*, *Podocarpus reichei*, *Quercus acherdophylla*, *Q. eugenifolia*, *Q. rysophylla* y *Ternstroemia lineata*. Las estructuras diamétricas de las poblaciones más abundantes fueron muy variables, pero en general las clases de diámetros más pequeños fueron las mejor representadas. Alrededor del 12% de las 34 parejas de especies examinadas en los sitios de muestreo mostraron asociaciones significativas y negativas. Aunque en general los valores estructurales del BMM de Puerto Soledad caen dentro de los intervalos conocidos para otros bosques similares, los resultados indican claramente que la vegetación de Puerto Soledad es muy heterogénea, si bien esta variabilidad es más notable para algunos atributos estructurales (e.g. densidad, área basal) que para otros (e.g. cobertura). El estudio refuerza la idea de que bajo el concepto de BMM se agrupa un conjunto heterogéneo de comunidades vegetales.

Palabras clave: bosque mesófilo de montaña, estructura del bosque, estructuras poblacionales, heterogeneidad espacial, montañas tropicales, Oaxaca.

Abstract. Spatial variation of a mesophyllous montane forest (=cloud forest, montane rain forest) tree community structure (dbh ≥ 3.18 cm; girth ≥ 10 cm) was evaluated by sampling with the point-centered quadrat technique at six contrasting environments at Puerto Soledad, Oaxaca: East-facing slope, North-facing slope, West-facing slope, South-facing slope, Mountain Top and Wet Ravine. Density ranged between 505 and 2,730 ind ha⁻¹, and basal area between 41.8 and 172 m² ha⁻¹. Forest structure at the Mountain Top greatly differed from that in other environments, as the smallest density and largest basal area were found there. Total canopy cover was $> 150\%$ in all environments. Canopy height ranged between 20 and 35 m; no well defined strata were found at any site. Structurally important species were: *Arctostaphylos arguta*, *Clethra licanoides*, *C. mexicana*, *Cyathea fulva*, *Ilex discolor*, *Podocarpus reichei*, *Quercus acherdophylla*, *Q. eugenifolia*, *Q. rysophylla* and *Ternstroemia lineata*. Diameter-based population structures for the most abundant species were very variable, but in general small diameter classes were the best represented. According to an association analysis, around 12% of the 34 examined species pairs showed significant, negative associations. In general, the structural values assessed for the studied mesophyllous montane forest fall within the range for similar forests in other regions; however, the results of this study clearly show the large heterogeneity of the vegetation within a single locality, although this variability is more noticeable for some variables (e.g. density, basal area) than for others (e.g. cover). This study supports the idea that under the mesophyllous montane forest (bosque mesófilo de montaña), a diverse array of plant communities is grouped.

Key words: cloud forest, forest structure, population structure, tropical mountains, Oaxaca, spatial heterogeneity.

La extensión original de la formación vegetal denominada bosque mesófilo de montaña (BMM) por Rzedowski (1978) sólo equivalía al 1% del territorio de México. Esta representación territorial tan limitada contrasta con la gran diversidad de la comunidad por unidad de área, ya que en estos bosques se encuentra representada cerca del 10% de la riqueza florística del país (Rzedowski, 1991). Una característica distintiva de este tipo de vegetación es su condición naturalmente fragmentada, ya que el BMM se distribuye a manera de parches discretos a lo largo de las cadenas montañosas, donde existen condiciones adecuadas de humedad y temperatura. Actualmente el grado de fragmentación se ha visto incrementado y el tamaño promedio de los fragmentos se ha reducido enormemente debido a la expansión de actividades agrícolas y ganaderas en las regiones que ocupaba originalmente (Williams-Linera, 1991; Challenger, 1998).

Las áreas donde se presenta este tipo de vegetación son muy heterogéneas en términos de clima y suelo. Estos factores regionales interactúan a su vez con condiciones locales como la orientación, la pendiente, la altitud, la nubosidad y la humedad del aire y del suelo (Stadtmüller, 1987). La acción conjunta de estos factores produce una gran variabilidad florística, fisonómica y estructural en la vegetación (*e.g.*

Miranda y Sharp, 1950; Puig, 1974; Rzedowski, 1978), por lo que ha sido difícil hacer generalizaciones sobre la conformación y el funcionamiento de estas comunidades a partir de la información obtenida puntualmente. La mayoría de los estudios descriptivos realizados en México para estas comunidades de montaña se han enfocado hacia aspectos de su composición florística (*e.g.* Luna *et al.*, 1988; Luna *et al.*, 1989; Puig, 1989; Luna *et al.*, 1994; Rzedowski, 1996; Alcántara-Ayala y Luna-Vega, 1997; Mayorga-Saucedo *et al.*, 1998). Además, los estudios en los que se describen su fisonomía y estructura (*e.g.* Álvarez del Castillo, 1977; Puig *et al.*, 1983; Meave *et al.*, 1992; Santiago y Jardel, 1993) no han hecho suficiente énfasis en la gran heterogeneidad local que caracteriza a estas comunidades.

En este trabajo se presentan los resultados de un análisis estructural de un BMM en una localidad de la región de Huautla de Jiménez, Oaxaca (México). El objetivo principal fue evaluar la variación espacial a pequeña escala de la estructura del bosque en relación con la diversidad de ambientes con diferentes características físicas y, posiblemente, biológicas. Además, se hizo una comparación del bosque de esta localidad con la vegetación de otros sitios ubicados en regiones húmedas de montaña.

Tabla 1. Características de los sitios de muestreo en el bosque mesófilo de montaña de Puerto Soledad (Oaxaca). Las letras entre paréntesis debajo de los nombres de las unidades topográficas son las siglas que se utilizan en todo el texto para hacer referencia a ellas.

Sitio	Altitud (msnm)	Exposición	Pendiente (grados)	Unidad Topográfica
1	2300 – 2400	NE	6.75 - 44.00 $\bar{x}$ = 26.04	Ladera Este (Le)
2	2500 – 2600	N	3.60 - 42.75 $\bar{x}$ = 23.98	Ladera Norte (Ln)
3	2225 – 2300	O SO	2.25 - 30.75 $\bar{x}$ = 7.84	Ladera Oeste (Lo)
4	2500 – 2550	S	12.34 - 9.00 $\bar{x}$ = 20.00	Ladera Sur (Ls)
5	2550 – 2600	—	2.25 - 37.00 $\bar{x}$ = 4.93	Cima (Ci)
6	2550 - 2400 2325 - 2400 2250 – 2300	NE NO NO	16.75 - 37.00 $\bar{x}$ = 23.50	Cañada Húmeda (Ch)

Materiales y métodos

Sitio de estudio. El estudio se realizó en la localidad de Puerto Soledad ($18^{\circ}07' - 18^{\circ}12' \text{ N}$, $96^{\circ}57' - 97^{\circ}02' \text{ O}$), ubicada en el piso altitudinal superior ($> 2,100 \text{ m snm}$) de la Sierra Mazateca, la cual forma parte del complejo montañoso denominado Sierra Norte de Oaxaca. Puerto Soledad se encuentra en el km 27 de la carretera estatal de Teotitlán de Flores Magón a Huautla de Jiménez, en la confluencia de los municipios de Teotitlán de Flores Magón, Santa María Teopoxco, San Martín Tloxpalan y Santiago Texcalcingo, todos ellos pertenecientes al distrito de Teotitlán en el estado de Oaxaca (figura 1a).

El clima de la zona es templado, húmedo, con lluvias en verano, y se representa con la fórmula climática $Cbm(f)(i)g$, según el sistema de Köppen modificado por García (1973). La temperatura media anual es de 16°C y la precipitación pluvial anual de $1,491.4 \text{ mm}$; el 80% de este total cae en un periodo de cinco meses (figura 1b). Las partes altas de la sierra constituyen el parteaguas entre la vertiente del Golfo de México y la región semiárida del valle de Tehuacán-Cuicatlán. Sobre las laderas secas de sotavento se presenta una transición hacia un clima $C(w2)(w)$, mientras que hacia el barlovento, mucho más lluvioso, la transición es hacia un clima $C(m)(w)$ (Salas *et al.*, 1993).

La geología superficial se caracteriza por el contacto de dos tipos de rocas: esquistos metamórficos del Paleozoico al suroeste y un complejo sedimentario de lutitas y areniscas de edad jurásica al noreste (SPP, 1981). Según el sistema de clasificación de suelos de la FAO-UNESCO (modificado por CETENAL, 1970), en la región predomina el Acrisol órtico, con porciones menores de Regosol eútrico y Cambisol crómico. Estos suelos tienen una textura fina y son muy susceptibles a la erosión, especialmente en terrenos de topografía accidentada con fuertes pendientes.

La vegetación nativa de las zonas templadas y húmedas de la región, en elevaciones entre $1\,400$ y $2\,250 \text{ m}$, ha sido descrita como BMM (Lorence y García-Mendoza, 1989; Salas *et al.*, 1993). Actualmente la mayor parte del suelo de la región se destina a la agricultura de temporal o está cubierta por vegetación secundaria. Además, numerosos tocones de pino en los parches remanentes de bosque atestiguan el impacto de la extracción maderera. El gran fragmento de vegetación donde se desarrolló este estudio (*ca.* $1\,000 \text{ ha}$) destaca por estar relativamente bien conservado, lo cual aparentemente se debe a su ubicación sobre laderas de fuertes pendientes en la partes más altas de la sierra, así como a su posición en la confluencia de los límites municipales.

Figura 1. a) Ubicación de la localidad Puerto Soledad en la región de Huautla de Jiménez (Oaxaca). b) Diagrama ombrotérmico de Santa María Teopoxco, localidad ubicada *ca.* 1 km al este del borde derecho del mapa.

Tabla 2. Resumen de variables estructurales para los árboles con DAP ≥ 3.18 cm en los sitios correspondientes a las diferentes unidades topográficas muestreadas en Puerto Soledad, (Oaxaca).

Unidad topográfica	Área basal ($\text{m}^2 \text{ ha}^{-1}$)	Densidad (ind ha^{-1})	Cobertura (%)
Ladera este	96.07	1777.54	419.82
Ladera norte	87.84	1101.67	257.11
Ladera oeste	73.79	2039.37	506.58
Ladera sur	41.80	2730.10	323.23
Cima	172.04	505.13	272.24
Cañada húmeda	97.88	2716.67	171.49

Muestreo de la vegetación. A partir de la prospección inicial en la zona, seleccionamos seis sitios internamente homogéneos para el muestreo de la vegetación, todos ellos en el intervalo altitudinal comprendido entre 2 225 y 2 600 m. Cada sitio quedó ubicado en una unidad topográfica distinta en términos de las condiciones físicas, en particular de humedad y exposición (tabla 1). Cuatro sitios correspondieron a laderas con diferentes exposiciones y se denotaron de la siguiente manera: ladera este (Le), ladera oeste (Lo), ladera norte (Ln) y ladera sur (Ls); el quinto sitio fue clasificado como cima (Ci) y el sexto como cañada húmeda (Ch). Para el muestreo se evitaron áreas con indicios de disturbio humano, en donde la estructura original del bosque estuviera fuertemente alterada, así como zonas cercanas a las veredas o a la carretera principal.

En un principio establecimos que las dimensiones mínimas de un sitio de muestreo fueran aproximadamente de 160 X 100 m, con el objeto de permitir un espaciamiento adecuado de los puntos de muestreo, tal y como se describe más adelante. Sin embargo, para Ci y Ch no encontramos ningún sitio de ese tamaño, por lo que los datos para dichos ambientes quedaron conformados a partir de muestreos realizados en varias áreas (dos para Ci y tres para Ch) de ambiente y vegetación relativamente homogéneos. Los datos así obtenidos fueron combinados para formar una muestra equivalente a la de los ambientes restantes.

Para muestrear la vegetación utilizamos el método sin área denominado punto central en cuadrante o cuadrantes centrados (Mueller-Dombois y Ellenberg,

1974; Matteucci y Colma, 1982). En cada sitio marcamos 45 puntos ubicados a una distancia de 10 m, a lo largo de tres líneas de 140 m de largo. En las laderas (Ls, Le, Ln y Lo) las líneas fueron trazadas de modo que quedaran paralelas entre sí y separadas por una distancia de 25 m, mientras que en Ci y Ch su ubicación dependió del tamaño del sitio. En cada punto de muestreo fueron incluidos los cuatro individuos más cercanos a él —uno por cuadrante— con DAP (diámetro a la altura del pecho, es decir, a 1.30 m) ≥ 3.18 cm. Este límite inferior, equivalente a 10 cm de perímetro, es un criterio común para incluir individuos en muestreos de vegetación tropical de tierras bajas (Sarukhán, 1968; Meave, 1990) y de montaña (Meave *et al.*, 1992). De esta manera, cada muestra incluyó en total 180 árboles. Para cada individuo registramos las siguientes variables: 1] distancia desde el punto central del cuadrante hasta el centro del árbol (m); 2] altura total (m); 3] perímetro a la altura del pecho (cm); y 4] identidad taxonómica. Se recolectaron ejemplares de los individuos pertenecientes a especies que aparecían por primera vez o cuya identidad era dudosa; estos especímenes están depositados en el herbario FCME (Facultad de Ciencias, UNAM), y con base en ellos se está preparando un listado florístico que será publicado próximamente. Adicionalmente, hicimos anotaciones sobre la vegetación de los estratos arbustivo (individuos con perímetro <10 cm) y herbáceo.

Para la mayoría de los sitios fue construido un diagrama de perfil de la vegetación basado en datos de una parcela de 50 X 5 m (250 m^2) subdividida en cuadros de 5 X 5 m (25 m^2), ubicada en un área representativa del bosque. En estas parcelas registramos los siguientes datos para los individuos con DAP ≥ 3.18 cm cuyo punto medio de enraizamiento estuviera dentro del rectángulo: 1] altura total (m); 2] altura de la primera ramificación principal (m); 3] perímetro a la altura del pecho (cm); 4] el diámetro más grande de la copa (D1) y el perpendicular a éste (D2); 5] identidad taxonómica; y 6: posición en el suelo, la cual fue registrada por medio de un sistema de coordenadas. Las pendientes excesivamente pronunciadas de las cañadas húmedas impidieron obtener un perfil adecuado de la vegetación en este ambiente.

Análisis de datos. El análisis de la estructura cuantitativa estuvo basado en el cálculo por sitio de la densidad, la frecuencia, el área basal y la cobertura, siguiendo los procedimientos descritos por Matteucci y Colma (1982). Las estructuras diamétricas de cada sitio fueron analizadas por medio de histogramas de distribución de frecuencias; el mismo procedimiento fue empleado para analizar la estructura vertical, para

Figura 2. Perfiles diagramáticos de la vegetación para cinco sitios de bosque mesófilo de montaña en Puerto Soledad (Oaxaca). En la parte inferior se muestra la proyección de las copas sobre el suelo (se dibujaron todos los árboles con un DAP ≥ 3.18 cm). Clave para las especies: C=*Clethra* spp., Oa=*Osmanthus americana*, Pa=*Persea americana*, Pp=*Pinus patula*, Qa=*Quercus acerhophylla*, Qc=*Q. corrugata*, Qe=*Q. eugenifolia*, Qr=*Q. rysophylla*, Sa=*Styrax argenteus*, Tl=*Ternstroemia lineata*, Vs=*Vaccinium phylicolum*.

lo cual fueron utilizadas las 180 medidas de altura registradas en cada sitio. Los valores relativos de densidad, frecuencia y área basal fueron sumados para calcular un Valor de Importancia Relativa (VIR) por especie para cada sitio. Para analizar la diversidad de las comunidades estudiadas calculamos el índice de Shannon (Magurran, 1988; Cox, 1996), utilizando logaritmos de base 2. Posteriormente, realizamos comparaciones pareadas utilizando una prueba de t para índices de diversidad, de acuerdo con las fórmulas presentadas por Magurran (1988: 35-36) para

el cálculo de t y de los grados de libertad. La similitud florística entre los sitios fue evaluada por medio del índice de Sørensen (Cox, 1996).

Como una aproximación a la estructura horizontal, evaluamos el grado de asociación entre especies que contaran con al menos 15 individuos en un sitio determinado. Para este análisis construimos tablas de contingencia con las frecuencias de presencia y ausencia de las especies de las parejas seleccionadas, cuya significancia evaluamos por medio del estadístico χ^2 (Krebs, 1978). La intensidad y la dirección de las aso-

Tabla 3. Valores de las variables estructurales calculadas para las tres especies más importantes en seis unidades topográficas del bosque húmedo de montaña en Puerto Soledad (Oaxaca).

Especies	A (m)	DAP (cm)	N	AB (m ² ha ⁻¹)	D (ind ha ⁻¹)	F (%)	ABR	DR	FR	VIR
Ladera Este										
<i>Ternstroemia lineata</i>	1.67 - 7.47	4.14 - 58.89	48	12.01	473.68	64.44	12.50	26.65	20.71	59.86
<i>Quercus acherdophylla</i>	4.09 - 36.36	15.92 - 60.48	19	29.36	186.98	40.00	30.56	10.52	12.86	53.94
<i>Clethra</i> spp.	4.09 - 22.83	5.09 - 49.02	32	10.45	316.44	51.11	10.88	17.80	16.43	45.11
Especies restantes (15)	—	—	81	44.26	800.45	—	46.05	45.04	49.98	141.11
Ladera Norte										
<i>Clethra</i> spp.	3.10 - 17.48	3.18 - 54.11	89	31.71	544.88	93.33	36.10	49.46	37.84	123.41
<i>Quercus acherdophylla</i>	8.93 - 22.92	15.92 - 81.81	27	37.90	165.32	42.22	43.15	15.01	17.12	75.27
<i>Ilex discolor</i> Hemsl.	2.40 - 14.10	3.18 - 86.90	19	6.88	116.27	33.33	7.83	10.55	13.51	31.91
Especies restantes (5)	—	—	45	11.35	275.2	—	12.93	24.98	31.52	69.43
Ladera Oeste										
<i>Ternstroemia lineata</i>	2.52 - 20.12	3.50 - 35.33	69	10.48	728.01	80.00	14.21	38.35	31.31	83.86
<i>Quercus eugenifolia</i>	6.57 - 35.40	6.05 - 103.13	15	33.29	169.95	28.89	45.11	8.33	11.30	64.74
<i>Podocarpus reichei</i>	2.34 - 13.66	3.18 - 41.06	38	3.59	430.68	48.89	4.87	21.12	19.13	45.12
Especies restantes (12)	—	—	58	26.44	656.72	—	35.93	32.19	38.63	106.4
Ladera Sur										
<i>Quercus rysophylla</i> .	4.29 - 23.53	3.82 - 66.84	24	15.97	363.96	37.78	38.21	13.33	14.17	65.71
<i>Arctostaphylos arguta</i>	1.74 - 5.10	3.18 - 13.69	55	5.13	834.40	60.00	12.28	30.56	22.50	65.34
<i>Quercus eugenifolia</i>	3.27 - 15.55	3.18 - 46.15	15	11.08	227.44	24.44	26.50	8.33	9.17	43.99
Especies restantes (8)	—	—	86	9.62	1304.3	—	23.01	47.77	54.16	124.97
Cima										
<i>Clethra</i> spp.	3.25 - 25.00	3.18 - 95.49	66	36.89	185.23	88.89	21.44	36.67	33.06	91.16
<i>Ilex discolor</i>	2.80 - 20.50	3.18 - 70.03	25	76.68	70.16	40.00	44.57	13.89	14.88	73.34
<i>Quercus acherdophylla</i>	5.20 - 28.00	7.64 - 136.87	30	39.84	84.21	48.89	23.26	16.67	18.18	58.11
Especies restantes (4)	—	—	59	18.44	165.54	—	10.84	32.77	33.88	77.48
Cañada Húmeda										
<i>Quercus acherdophylla</i>	8.00 - 28.00	16.87 - 66.87	16	45.15	241.51	31.11	46.13	8.90	11.11	66.41
<i>Cyathea fulva</i>	2.60 - 8.90	3.50 - 26.10	19	7.84	286.88	28.89	7.64	10.56	10.32	28.77
<i>Magnolia schiedeana</i>	2.39 - 27.41	3.18 - 53.79	17	7.80	256.20	22.22	7.97	9.44	7.04	24.44
Especies restantes (24)	—	—	128	37.45	1931.32	—	38.25	71.01	70.63	181.57

A = Altura (intervalo), DAP = Diámetro a la altura del pecho (intervalo), N = Número de individuos, AB = Área basal absoluta, D = Densidad absoluta, F = Frecuencia absoluta, ABR = Área basal relativa, DR = Densidad relativa, FR = Frecuencia relativa, VIR = Valor de importancia relativa.

ciaciones significativas fueron evaluadas por medio del coeficiente de asociación, obtenido a partir de la misma tabla de contingencia. Este coeficiente varía entre -1 y +1, y el signo indica si la asociación es negativa o positiva (Krebs, 1978). La elaboración de histogramas de distribución de frecuencias de clases diamétricas para las especies arbóreas más abundantes (al menos 30 individuos por sitio) permitió tener una idea general de sus estructuras poblacionales.

Resultados

Densidad, cobertura y área basal. Las variables estructurales para cada sitio están sintetizadas en la tabla 2. La densidad varió entre 505.1 y 2 730.1 árboles ha⁻¹ en Ci y Ls, respectivamente. *Ternstroemia lineata* DC. tuvo densidades altas en cuatro de los seis sitios (Le, Lo, Ls y Ci), por lo que ésta parece ser la especie más abundante en este bosque, sólo seguida por dos especies de *Clethra* (tabla 3).

Todos los sitios tuvieron valores de cobertura > 150% (intervalo = 171.5% para Ch - 506.6% para Lo). Las

partes inferiores de los diagramas de perfil (figura 2), donde se presentan las proyecciones de las copas sobre el suelo, permiten apreciar visualmente esta variabilidad. El área basal por sitio fluctuó entre 41.8 (Ls) y 172.04 (Ci) m² ha⁻¹ (tabla 2). Ls, el sitio con mayor densidad, presentó el área basal más pequeña, mientras que el sitio menos denso (Ci) tuvo la mayor área basal. Esta relación inversa entre estas dos variables no se presentó en los otros casos.

En la mayoría de los sitios las especies con las mayores contribuciones de área basal fueron encinos (tabla 3). Tal fue el caso de *Quercus acherdophylla* Trel. (Le, Ln, Ci y Ch), *Q. eugenifolia* Liebm. (Le y Ls) y *Q. rysophylla* Weath. (Ls). Otras especies con áreas basales grandes fueron *Clethra* spp. (Ln), *Cyathea fulva* (M. Martens et Galeotti) Fée (Ch), *Ilex discolor* Hemsl. (Ci), *Osmanthus americana* (L.) Benth. et Hook. (Le) y *Ternstroemia lineata* (Lo).

Estructura diamétrica de la comunidad. La figura 3 muestra los histogramas de distribución de frecuencias diamétricas para cada sitio. En todos los casos la frecuencia fue mayor en las dos primeras clases (de 3.18 a 33.17 cm); de hecho, en Ls, Lo y Ch la gran mayoría de los individuos están concentrados en la clase más pequeña. Ci tuvo una estructura contrastante con los otros sitios, ya que allí la primera clase fue notablemente más pequeña y los individuos quedaron repartidos más equitativamente entre las clases restantes; además, ese fue el único sitio donde registramos individuos con diámetros > 90 cm.

Estructura vertical. Las diferencias entre sitios respecto a las distribuciones de alturas de los árboles fueron muy evidentes (figura 4). Sin embargo, en todos los histogramas se observa que la mayor densidad corresponde a árboles en las cinco primeras clases de altura (< 21.4 m). La altura máxima del dosel fue muy variable entre sitios, ya que los valores fluctuaron entre 20 (Ln) y 35 m (Lo). En ningún histograma existen discontinuidades claras en la distribución de frecuencias que pudieran indicar la existencia de estratos naturalmente delimitados; los perfiles diagramáticos de vegetación dibujados para cada sitio (excepto para Ch) corroboran este resultado (figura 2). En general, estos diagramas muestran doseles con un empaquetamiento continuo del follaje, si bien en Lo y en Ci las copas de los árboles están más separadas entre sí. De hecho, en Lo el relativo distanciamiento de las copas permite distinguir un estrato superior, conformado por árboles de grandes dimensiones, y un estrato inferior (sotobosque) en el que predominan plantas de tallas mucho más pequeñas. Con la excepción de algunos árboles muy altos de *Quercus*

Figura 3. Distribución de frecuencias de diámetros para todos los árboles con DAP ≥ 3.18 cm en los seis ambientes muestreados.

Figura 4. Distribución de frecuencias de alturas para todos los árboles con DAP ≥ 3.18 cm en los seis ambientes muestreados.

rysophylla presentes en Ls, estas comunidades carecen de individuos emergentes. Las partes bajas de los diagramas correspondientes a Le y Ln permiten apreciar la forma convexa de algunas pendientes, muy comunes en la zona de estudio, donde la inclinación aumenta fuertemente al descender sobre la ladera. Esta situación produce una sobreposición horizontal de las copas, lo cual hace que se forme un dosel muy cerrado e imbricado, constituido por las copas de árboles de diferentes tamaños que están enraizados a diversos niveles de la pendiente.

Valores de importancia relativa de las especies. Los VIR, así como las variables usadas para su cálculo, de las tres principales especies arbóreas de cada sitio se muestran en la tabla 3. Las especies más importantes no son las mismas en todos los sitios. Por ejemplo, *Ternstroemia lineata* predomina en Le y Lo, pero no figura entre las especies más importantes de los sitios restantes. Aun así, las tres especies de encinos (*Quercus acherdophylla*, *Q. eugenifolia* y *Q. rysophylla*) conforman un grupo de especies cuya importancia prácticamente prevalece en todos los sitios, las cuales suelen estar acompañadas por *Clethra* spp., *Ilex*

discolor, *Podocarpus reichei* Buchholz et Gray, *Arctostaphylos arguta* (Zucc.) DC., *Cyathea fulva* y *Magnolia schiedeana* Schltdl.

Diversidad e Índices de Similitud. La riqueza por sitio fluctuó entre 7 y 27 especies. Los valores de diversidad (índice de Shannon-Wiener), diversidad máxima y equitatividad se muestra en la tabla 4. Los mayores valores de diversidad correspondieron a Ch, y en menor medida, a Le. Para los demás sitios se obtuvieron valores similares (intervalo de 2.18 - 2.68). La comparación estadística entre los índices de diversidad de los sitios muestreados (tabla 5) sólo mostró ausencia de diferencias significativas entre tres parejas de sitios: Le vs. Ls, Ln vs. Ci, y Lo vs. Ls.

La similitud entre los sitios fluctuó entre 37 y 66.7% (tabla 6). Las tres parejas de sitios con las mayores similitudes fueron: Ln-Ci, Ln-Ls, Ln-Le (66.7, 63.2 y 60.9%, respectivamente), mientras que los sitios Ch y Ls fueron los menos similares florísticamente.

Asociación entre pares de especies. La tabla 7 muestra los resultados del análisis de asociación entre pares de especies por sitio. Para Le, Lo y Ci, las especies analizadas no mostraron ninguna asociación significativa. En contraste, en Ln, Ls y Ch sí se encontraron parejas con asociaciones significativas y negativas, aunque con intensidades variables; éste fue el caso de *Drymis granadensis* L.f. - *Quercus acherdophylla* en Ln, de *Arctostaphylos arguta* - *Quercus eugenifolia*, de *Vaccinium stenophyllum* Steud. - *Ternstroemia lineata* en Ls, y de *Magnolia schiedeana* - *Cyathea fulva* en Ch.

Tabla 4. Valores calculados del índice de diversidad de Shannon, diversidad máxima y equitatividad para seis unidades topográficas en Puerto Soledad (Oaxaca).

Unidad Topográfica	Índice de Diversidad (H')	Diversidad Máxima (H' max)	Equitatividad (E)
Ladera este	3.11	3.91	0.79
Ladera norte	2.18	3.00	0.73
Ladera oeste	2.68	3.91	0.69
Ladera sur	2.65	3.46	0.76
Cima	2.25	2.81	0.80
Cañada húmeda	4.31	4.76	0.91

Estructuras poblacionales de las especies más abundantes del bosque. Las estructuras poblacionales fueron muy variables entre las especies (figura 5). En el caso de *Ternstroemia lineata*, especie abundante en varios sitios, la estructura encontrada es sugerente de una regeneración adecuada, ya que están bien representadas las clases de diámetros más pequeños. La situación en Ls representa un caso extremo, ya que allí todos los individuos se concentraron en esta categoría.

La población de *Arctostaphylos arguta* en Ls presentó una distribución unimodal, ya que a la segunda clase diamétrica correspondió la mayor frecuencia. Una distribución de frecuencias semejante, pero con mayor concentración de individuos en las clases intermedias, se presentó para *Quercus acherdophylla* en Ci. En contraste, la población de *Podocarpus reichei* en Lo presentó una frecuencia mucho mayor en la primera clase y tuvo una pobre representación en las clases restantes, lo que indica una estructura semejante a la de *Ternstroemia lineata* descrita arriba.

Discusión

El conjunto de resultados obtenidos en este estudio indica claramente que la vegetación de BMM en Puerto Soledad es muy heterogénea. Esta variabilidad es más notable para algunos atributos vegetacionales y menos perceptible para otros. Los elementos que contribuyen a la heterogeneidad espacial de la vegetación se discuten en los siguientes párrafos, donde también se comparan las características globales de las comunidades estudiadas con las de localidades distantes pero ubicadas en sitios ambientalmente semejantes.

La densidad fue una de las variables con mayores diferencias entre sitios. Esto es particularmente evidente al comparar los valores obtenidos en Puerto Soledad con los de otras localidades de vegetación tropical de montaña (tabla 8). Por ejemplo, las densidades en Lo, pero sobre todo en Ls y Ch, fueron muy altas. Estos valores sólo son comparables con los obtenidos por Álvarez del Castillo (1977) en una comunidad catalogada por él como selva baja perennifolia, ubicada en la cima del volcán San Martín Tuxtla, Veracruz. En contraste, a Le y Ln correspondieron valores medios. El sitio CI fue particularmente diferente del resto, ya que la densidad calculada para este lugar ($505.1 \text{ ind ha}^{-1}$) es la más baja que se haya citado para este tipo de vegetación en México (Zuill y Lathrop, 1975; Álvarez del Castillo, 1977; Puig *et al.*, 1983; Meave *et al.*, 1992; Santiago y Jardel, 1993). En contraste, las densidades altas registradas en otros ambientes sí corresponden a las conocidas previamente para BMM en México, las cuales nunca sobrepasan

Figura 5. Estructuras poblacionales basadas en la distribución de frecuencias de diámetros de las especies más abundantes en los diferentes ambientes muestreados; n = número total de individuos para cada población.

los $3\,000 \text{ ind ha}^{-1}$, y son menores a otros valores muy altos obtenidos en otras regiones neotropicales (por ejemplo, $4\,900 \text{ ind ha}^{-1}$ para individuos con un DAP $\geq 3.3 \text{ cm}$ para las Blue Mountains, Jamaica; Tanner, 1977). En síntesis, la variación de la densidad en Puerto Soledad engloba una fracción muy grande de la variabilidad conocida anteriormente para bosques que se desarrollan en este tipo de ambientes.

No se puede descartar la posibilidad de que estas comparaciones estén influidas en cierta medida por el método de muestreo utilizado. En particular, llama la atención que tanto este estudio como el realizado por Álvarez del Castillo (1977), ambos basados en el método de cuadrantes centrados, son los que estimaron las densidades más altas. Matteucci y Colma (1982) cuestionaron la eficacia de este método de muestreo en regiones montañosas, aunque no presentaron una argumentación amplia que apoye esta posición. De todos modos, en el trabajo de Zuill y Lathrop (1975), en el que también se usó un méto-

Tabla 5. Resultados de las comparaciones pareadas entre los índices de diversidad de Shannon de seis unidades topográficas, realizadas por medio de pruebas de *t*. El análisis se realizó por medio del programa inédito de Ecología Estadística de Mike Hounsome (Universidad de Manchester). gl = grados de libertad; n.s. = no significativo; * = $p < 0.05$; ** = $p < 0.01$; *** = $p < 0.001$.

	Ladera Este	Ladera Norte	Ladera Oeste	Ladera Sur	Cima
Ladera norte	t = 6.709 gl = 360 ***	—	—	—	—
Ladera oeste	t = 2.756 gl = 348 ***	t = 3.356 gl = 352 ***	—	—	—
Ladera sur	t = 1.827 gl = 356 n.s.	t = 5.231 gl = 354 ***	t = 1.230 gl = 334 n.s.	—	—
Cima	t = 7.236 gl = 328 ***	t = 0.570 gl = 322 n.s.	t = 3.280 gl = 295 ***	t = 5.584 gl = 343 ***	—
Cañada húmeda	t = 9.599 gl = 351 ***	t = 16.615 gl = 374 ***	t = 11.464 gl = 324 ***	t = 12.129 gl = 359 ***	t = 19.270 gl = 351 ***

do sin área, se obtuvieron densidades más bajas que las de Puerto Soledad; esto sugiere que la gran heterogeneidad obtenida para esta variable no es un simple artificio debido al método de muestreo.

Un resultado semejante se obtuvo para los valores de área basal. En Puerto Soledad, esta variable fluctuó entre 41.8 y 172.04 m² ha⁻¹. Las áreas basales en los sitios Le, Ln, Lo, Ls y Ch caen dentro de los intervalos citados para comunidades semejantes. Sin embargo, el valor para Ci, que fue más de cuatro veces

mayor que el valor más pequeño obtenido en el estudio, parece superar todas las cifras citadas previamente para BMM en México, incluso la cifra obtenida por Zuill y Lathrop (1975) en Simojovel, Chiapas (102.01 m² ha⁻¹).

En todos los sitios muestreados en Puerto Soledad se obtuvieron valores de cobertura superiores a 150%. Las escasez de datos de cobertura para bosques húmedos de montaña en la literatura dificulta analizar comparativamente los datos. No obstante, los resul-

Tabla 6. Índices de similitud de Sørensen (porcentaje) entre seis unidades topográficas en Puerto Soledad (Oaxaca).

	Ladera Este	Ladera Norte	Ladera Oeste	Ladera Sur	Cima
Ladera Norte	60.87	—	—	—	—
Ladera Oeste	46.67	52.17	—	—	—
Ladera Sur	46.15	63.15	38.46	—	—
Cima	54.54	66.66	45.45	44.44	—
Cañada Húmeda	43.00	40.00	52.00	37.00	41.00

tados sugieren que la cobertura de los bosques de Puerto Soledad es de las más altas conocidas para las comunidades de BMM en México; todos los valores son mayores a los calculados por Zuill y Lathrop (1975) para Simojovel, y con excepción de Ln y Ch, todos superan el valor obtenido en una parcela de una hectárea en Omiltemi, Guerrero (Meave *et al.*, 1992).

En este estudio se utilizaron dos métodos diferentes pero complementarios para el análisis de la estructura vertical: los histogramas de distribución de frecuencias de clases de alturas y los diagramas de perfil. En general, los resultados de ambos métodos coincidieron, ya que ninguno puso en evidencia la existencia de estratos reales, es decir, discretos, en el dosel de los bosques estudiados. La única diferencia fue que en algunos diagramas de perfil se observaron discontinuidades en el dosel, las cuales parecen representar más bien un tipo de estratificación local, quizá ligada a procesos dinámicos del bosque.

Al margen de este problema, cuya solución requiere de la realización de estudios más detallados, parece existir un patrón de estructura vertical común a todos los sitios ubicados sobre laderas convexas, consistente en una sobreposición considerable de las copas de los árboles ubicados en distintas posiciones altitudinales sobre la pendiente (figura 2). Esta situación, previamente observada por Meave *et al.* (1992) en el BMM de Omiltemi, parece permitir la entrada lateral de luz hasta posiciones bajas dentro del dosel (Hallé *et al.*, 1978), haciendo que el concepto de estratificación carezca de mucho sentido, al menos en términos de este factor ambiental.

Los histogramas de clases diamétricas para poblaciones individuales de cada zona muestreada mostraron que, con excepción de Ci, la distribución de frecuencias de esta variable es similar en todos los sitios. Esta distribución es esperable en comunidades que no están sujetas a perturbaciones fuertes y que se encuentran cercanas a la madurez (Krebs, 1978; Puig *et al.*, 1983). Al igual que las estructuras poblacionales, las cuales presentan formas similares, las frecuencias mayores se presentan en las clases diamétricas más bajas, excepto para *Quercus acherdophylla* en Ci. Este patrón indica que en la comunidad hay un reclutamiento activo de individuos de las especies dominantes y sugiere que éste es un bosque maduro.

El sitio Ci también difirió de los otros con respecto a las clases diamétricas, pues allí se presentaron las mayores frecuencias en las tres primeras clases. La especie dominante en dicho sitio, *Quercus acherdophylla*, presentó su mayor frecuencia en la tercera y cuarta clase, lo que puede interpretarse como un indicio de un deficiente reclutamiento de nuevos individuos. Este comportamiento peculiar en Ci puede deberse a que

en 1989, cuatro años antes de la realización del muestreo, en algunas porciones de esta localidad fueron talados individuos de diámetros medianos y pequeños (< 30 cm) en una franja de ca. 4 m de ancho, con el fin de marcar límites municipales. Esto podría explicar también el valor relativamente bajo de densidad, aunque no el área basal tan grande obtenida en este sitio.

De acuerdo con el índice de Sørensen, la mayor similitud se obtuvo entre Ln y Ci (66.7%). La diferencia entre este valor y el más bajo obtenido (37% entre Ls y Ch) refleja la existencia de divergencias florísticas de moderadas a grandes entre sitios, al menos en términos de los elementos estructurales más importantes. Además, el hecho de que la comparación estadística del índice de diversidad de Shannon (el cual sí toma en cuenta las abundancias relativas de las especies) haya arrojado diferencias significativas entre sitios, permite concluir que la estructura florística cuantitativa no es igual en todos los sitios. Llama la atención que al sitio Ch haya correspondido el índice de Shannon más alto (4.31), así como la mayor equitabilidad (0.91). El tamaño limitado del conjunto de datos impide generalizar esto como un fenómeno común para todas las cañadas húmedas en la región y tampoco permite explorar algunas causas probables que lo expliquen.

El análisis de las estructuras poblacionales de *Ternstroemia lineata*, única especie abundante en casi todos los sitios, también pone en evidencia la heterogeneidad estructural de la comunidad. Si bien estas estructuras tuvieron en común una mayor frecuencia en clases diamétricas bajas, lo que sugiere que en general hay reclutamiento activo en las diferentes áreas del bosque, fueron notablemente diferentes en otros aspectos. Este resultado contrasta con los de los análisis de asociación entre pares de especies, ya que en general las parejas que pudieron ser evaluadas en más de un sitio produjeron resultados consistentes. La única excepción fue la pareja *Drymis granadensis* - *Quercus acherdophylla*, la cual mostró una asociación significativa en Ln pero no en Le.

La variabilidad estructural y florística de la vegetación observada entre sitios en Puerto Soledad parece estar basada en interacciones complejas con el ambiente físico. Un factor ambiental que potencialmente puede tener una gran influencia sobre la vegetación es la incidencia de vientos provenientes del noroeste, cargados de humedad del Golfo de México. Los sitios más expuestos son Ln y Ci, mientras que todos los demás están más o menos protegidos. La altura del dosel es un rasgo estructural claramente relacionado con la exposición, ya que los árboles alcanzan mayores tallas en los sitios con mayor protec-

Tabla 7. Resultados de la prueba de χ^2 para el análisis de asociación entre pares de especies en Puerto Soledad (Oaxaca).

Parejas de especies analizadas			χ^2	<i>p</i>	Intensidad y sentido de la asociación
Ladera Este					
<i>Drymis granadensis</i>	—	<i>Osmanthus americana</i>	0.627	n.s.	—
"	—	<i>Quercus acherdophylla</i>	1.533	n.s.	—
"	—	<i>Ternstroemia lineata</i>	0.485	n.s.	—
<i>Osmanthus americana</i>	—	<i>Quercus acherdophylla</i>	0.069	n.s.	—
"	—	<i>Ternstroemia lineata</i>	0.437	n.s.	—
<i>Quercus acherdophylla</i>	—	<i>Ternstroemia lineata</i>	2.732	n.s.	—
Ladera Norte					
<i>Drymis granadensis</i>	—	<i>Ilex discolor</i>	1.800	n.s.	—
"	—	<i>Quercus acherdophylla</i>	4.300	< 0.05	– 0.309
"	—	<i>Ternstroemia lineata</i>	0.856	n.s.	—
<i>Ilex discolor</i>	—	<i>Quercus acherdophylla</i>	0.045	n.s.	—
"	—	<i>Ternstroemia lineata</i>	0.054	n.s.	—
<i>Quercus acherdophylla</i>	—	<i>Ternstroemia lineata</i>	0.118	n.s.	—
Ladera Oeste					
<i>Drymis granadensis</i>	—	<i>Podocarpus reichei</i>	3.202	n.s.	—
"	—	<i>Quercus eugenifolia</i>	0.008	n.s.	—
"	—	<i>Ternstroemia lineata</i>	3.214	n.s.	—
<i>Podocarpus reichei</i>	—	<i>Quercus eugenifolia</i>	0.055	n.s.	—
"	—	<i>Ternstroemia lineata</i>	0.724	n.s.	—
<i>Quercus eugenifolia</i>	—	<i>Ternstroemia lineata</i>	0.008	n.s.	—
Ladera Sur					
<i>Arctostaphylos arguta</i>	—	<i>Quercus rysophylla</i>	3.025	n.s.	—
"	—	<i>Quercus eugenifolia</i>	15.722	< 0.001	– 0.591
"	—	<i>Ternstroemia lineata</i>	1.201	n.s.	—
"	—	<i>Vaccinium stenophyllum</i>	2.328	n.s.	—
<i>Quercus rysophylla</i>	—	<i>Quercus eugenifolia</i>	1.283	n.s.	—
"	—	<i>Ternstroemia lineata</i>	0.237	n.s.	—
"	—	<i>Vaccinium stenophyllum</i>	0.792	n.s.	—
<i>Quercus eugenifolia</i>	—	<i>Ternstroemia lineata</i>	0.914	n.s.	—
"	—	<i>Vaccinium stenophyllum</i>	1.918	n.s.	—
<i>Vaccinium stenophyllum</i>	—	<i>Ternstroemia lineata</i>	3.919	< 0.05	– 0.295
Cima					
<i>Ilex discolor</i>	—	<i>Quercus acherdophylla</i>	0.606	n.s.	—
"	—	<i>Ternstroemia lineata</i>	3.087	n.s.	—
<i>Quercus acherdophylla</i>	—	<i>Ternstroemia lineata</i>	0.179	n.s.	—
Cañada					
<i>Magnolia schiedeana</i>	—	<i>Quercus acherdophylla</i>	2.674	n.s.	—
"	—	<i>Cyathea fulva</i>	5.223	< 0.01	– 0.734
<i>Quercus acherdophylla</i>	—	<i>Cyathea fulva</i>	0.461	n.s.	—

ción. Por ejemplo, sólo en Lo se encontraron árboles muy altos (hasta 32 m), un 50% más altos que en Ci, donde los ejemplares mayores alcanzan 22 m. En

Ch, donde generalmente las pendientes son muy inclinadas, el dosel también es bajo, quizá como resultado de una alta frecuencia de caída de árboles.

Tabla 8. Resumen sintético de las características del bosque mesófilo de Puerto Soledad (Oaxaca), y de otras comunidades tropicales húmedas de montaña citadas en la literatura.

Localidad	Clima	Clasificación	Área muestreada	Límite inferior (cm)	Densidad (ind ha ⁻¹)	Área basal (m ² ha ⁻¹)	Cobertura (%)	Altura del dosel (m)	Referencia
Puerto Soledad, Oaxaca	T = 16°C P = 1491.4 mm	Bosque mesófilo de montaña	Método sin área	3.18	—	—	—	—	Este trabajo
Ladera Este 2,300 - 2,400 m	—	—	—	—	1,777.54	96.07	419.82	23	—
Ladera Norte 2,500 - 2,600 m	—	—	—	—	1,101.67	87.84	257.11	20	—
Ladera Oeste 2,225 - 2,300 m	—	—	—	—	2,039.37	73.79	506.56	35	—
Ladera Sur 2,500 - 2,550 m	—	—	—	—	2,730.10	41.80	323.23	23	—
Cima 2,550 - 2,600 m	—	—	—	—	505.13	72.04	272.24	28	—
Cañada Húmeda 2,250 - 2,400 m	—	—	—	—	2,716.67	97.88	171.49	28	—
Simojovel, Chis. Barlovento NE 2,000 m	T = 13.2°C P = 1,978 mm	Montane rain forest	Método sin área	2.54	963	102.01	84.6	27.01	Zuill y Lathrop (1975)
Simojovel, Chis. Barlovento SE 1,400 - 1,900 m	T = 17.3°C P = 1,407.2 mm	Pine-Oak-Liquidambar forest	Método sin área	2.54	933	63.44	—	24.26	Zuill y Lathrop (1975)
Volcán San Martín Tuxtla, Veracruz 1,400 - 1,700 m	T = ca. 18°C P = prob. > 4,500 mm	Selva baja perennifolia	Método sin área (cuadrantes centrados)	No especificado	2,398.24 2,910.78 2,456.80	62.29 57.84 30.06	—	5 - 18	Álvarez del Castillo (1977)
Gómez Farías, Tamps. 1,850 - 2,150 m	T = 19.04°C P = 2,000 - 2,500 mm	BMM	9 parcelas de 0.25 ha c/u	4.8	1,169	31.55	—	15 - 25	Puig et al. (1983)
El Triunfo, Chis. 1,850 - 2,150 m	T = 16°C P = ca. 4,000 mm	BMM	0.1 ha	5	960 ± 102.4	54.5 ± 12.43	—	40	Williams-Linera (1991)
Omitemi, Gro. 2,100 m	T = 14.0°C P = 1,200 mm	BMM	1 ha	3.3	2,069	49.81	263.81	18 - 25	Meave et al. (1992)
Manantlán, Jal. 400-2,800 m	T = 12-27°C P = 900 -1,800 mm	BMM	12 cuadros de 0.1 ha	5	715	56.7 ± 14.7	—	21 - 35	Santiago y Jardel (1993)
Borja, Ecuador	T = sin datos P = sin datos	Montane rain lower forest	0.0465 ha	3.3	495 301	—	—	ca. 27	Grubb et al. (1963)
Blue Mountains, Jamaica 1,500 - 1,745 m	T = 20°C P = 3,000 - 4,000 mm	Montane rain forest	—	3.3	4,900	64.70 65.43 43.35 47.80	—	4 - 7, 8 - 13, 8 - 13, 12 - 18	Tanner (1977)

Si se analizan todas las variables en conjunto, llama la atención que el sitio Ls presenta una estructura muy peculiar, diferente de los sitios restantes. Aunque la altura máxima del dosel llega a los 23 m en la parte alta de la pendiente, ésta rápidamente decrece hacia posiciones topográficas más bajas sobre las laderas convexas. En este sitio existe una gran abundancia de árboles achaparrados, cuyas ramas están muy retorcidas y cubiertas de briofitas, helechos y líquenes. Una comunidad similar fue descrita de manera preliminar por Meave *et al.* (1994) para la región de la Chinantla, Oaxaca, bajo la denominación "bosque de *Ternstroemia*". Ambas comunidades difieren de los bosques comúnmente conocidos como selva baja perennifolia o "elfin forest", como el descrito para el volcán San Martín Tuxtla (Álvarez del Castillo, 1977), debido a que carecen totalmente de magnoliofitas (Magnoliopsida y Liliopsida) epífitas, pero son similares a las comunidades de "bosque andino" descritas para algunas porciones altas de las serranías colombianas (Cleef *et al.*, 1984).

Tomando en cuenta la relación de la altitud con las características fisonómicas y estructurales, en particular la altura del dosel, y con los índices de similitud, parece que el BMM de Puerto Soledad está constituido por dos grupos de comunidades definidos altitudinalmente. El primer grupo, sólo representado por el sitio Lo, corresponde a comunidades de gran desarrollo, con árboles muy altos, ubicadas en el piso altitudinal comprendido entre 2 100 y 2 300 m. Por arriba de este nivel, entre 2 300 y 2 600 m, se encuentran comunidades representadas por los sitios Ln, Le y Ci, cuya característica fisonómica distintiva es una menor estatura de los árboles del dosel. Los sitios Ch y Ls no se ajustan bien a esta división, y su presencia parece obedecer más bien a factores locales poco afectados por la altitud. En un análisis semejante de la heterogeneidad del BMM en la región de la Huasteca, Puig (1976) distinguió seis formaciones vegetales; una de ellas, denominada por él "bosques caducifolios húmedos de montaña", incluye cuatro grupos ecológicos, los cuales muestran una cierta correspondencia con los sitios de estudio del presente trabajo. En particular, los sitios Ch coinciden casi exactamente con el grupo ecológico ripario de helechos arborescentes, mientras que Le y Ln se acomodan bien en el grupo ecológico de declive, en el que podría ubicarse también Ci, a pesar de estar situado en un lugar plano.

Los resultados de este estudio muestran claramente que existen grandes diferencias en la vegetación entre sitios relativamente cercanos entre sí, ubicados en una misma localidad. Si bien la magnitud de esta variabilidad no es igual para todos los componentes

analizados, la clara relación entre la variación vegetacional y la ambiental apoya fuertemente la idea de que el término BMM incluye un conjunto de comunidades vegetales muy heterogéneas. En este sentido, es particularmente importante notar que gran parte de esta variación no responde directamente al gradiente altitudinal, ya que los niveles de heterogeneidad son altos aun dentro de una misma elevación. Cualquier intento futuro de clasificar con mayor precisión la vegetación tropical húmeda de montaña en México deberá prestar particular atención a este hecho.

Agradecimientos

Agradecemos la ayuda de Adriana Osnaya, Beatriz González, Othón Alcántara, Saúl Rodríguez, Sergio Mendoza y Marco Antonio Ruíz en el trabajo de campo. Eduardo Morales Guillaumin puso a nuestra disposición el paquete de cómputo de Ecología Estadística de Mike Hounscome para el cálculo de índices de diversidad, y asistió en la realización de este análisis. Susana Valencia determinó las especies de encinos. Marco Antonio Romero colaboró en la preparación de las figuras. Este artículo se benefició por las valiosas críticas y sugerencias que hicieron Eduardo A. Pérez García y dos revisores anónimos a versiones previas del manuscrito. El estudio recibió un subsidio parcial de la National Science Foundation (NSFDEB92000863), otorgado al Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, UNAM. Este trabajo forma parte de la tesis de licenciatura del primer autor.

Literatura Citada

- Alcántara-Ayala O. y Luna I. 1997. Florística y análisis biogeográfico del bosque mesófilo de montaña de Tenango de Doria, Hidalgo, México. *Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 68:57-106.
- Álvarez del Castillo C. 1977. Estudio ecológico y florístico del cráter del volcán de San Martín Tuxtla, Ver., México. *Biótica* 2:3-54.
- CETENAL [Comisión de Estudios del Territorio Nacional]. 1970. *Modificación del Sistema FAO*. Secretaría de Programación y Presupuesto, México.
- Challenger A. 1998. *Utilización y Conservación de los Ecosistemas Terrestres de México. Pasado, Presente y Futuro*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México y Agrupación Sierra Madre, México.
- Cleef A.M., Rangel O., van der Hammen T. y Jaramillo R. 1984. La vegetación de las selvas del transecto Buritaca. En: van der Hammen, T. y Ruíz P.M. Eds. *La Sierra Nevada de Santa Marta (Colombia), Transecto Buritaca-La*

- Cumbre. Studies in Tropical Andean Ecosystems. 2. J. Cramer, Vaduz, 267-406.
- Cox G.W. 1996. *Laboratory Manual of General Ecology*. 7a ed. Wm. C. Brown Publishers, Dubuque.
- García E. 1973. *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Koeppen*. Editado por la autora. México.
- Grubb P.J., Lloyd J.R., Pennington T.D. y Tomlinson P.B. 1963. A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador. I. The forest structure, physiognomy and floristics. *Journal of Ecology* 51:567-601.
- Hallé F., Oldeman A. y Tomlinson P.B. 1978. *Tropical Trees and Forest. An Architectural Analysis*. Springer-Verlag. Berlín.
- Krebs C.J. 1978. *Ecología: Estudio de la Distribución y la Abundancia*. Harla. México.
- Lorence D. y García-Mendoza A. 1989. Oaxaca, México. En: Campbell D.G. y Hammond H.G. Eds. *Floristic Inventory of Tropical Countries. Regional Reports. IV. Central America*. New York Botanical Garden, Nueva York, 254-268.
- Luna I., Almeida L., Villers L. y Lorenzo L. 1988. Reconocimiento florístico y consideraciones fitogeográficas del bosque mesófilo de montaña de Teocelo, Veracruz. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 48:35-63.
- Luna I., Almeida L. y Llorente J. 1989. Florística y aspectos fitogeográficos del bosque mesófilo de montaña de las cañadas de Ocuilan, estados de Morelos y México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 59:63-87.
- Luna I., Ocegueda S. y Alcántara O. 1994. Florística y notas biogeográficas del bosque mesófilo de montaña del municipio de Tlanchinol, Hidalgo, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 65:31-62.
- Magurran A.E. 1988. *Ecological Diversity and its Measurement*. Princeton University Press, Princeton.
- Matteucci S. y Colma A. 1982. *Metodología para el Estudio de la Vegetación*. Organización de los Estados Americanos. Washington.
- Mayorga-Saucedo R., I. Luna-Vega y O. Alcántara-Ayala. 1998. Florística del bosque mesófilo de montaña de Molocotlán, Molango-Xochicoatlán, Hidalgo, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 63:101-119.
- Meave J. 1990. *Estructura y Composición de la Selva Alta Perennifolia de los Alrededores de Bonampak*. Instituto Nacional de Antropología e Historia, México.
- Meave J., Gallardo C., Rincón A., Otero A. e Ibarra-Manríquez G. 1994. La vegetación de la Chinantla, Oaxaca, México. *Libro de Resúmenes*, VI Congreso Latinoamericano de Botánica, Mar del Plata.
- Meave J., Soto M., Calvo L., Paz H. y Valencia S. 1992. Análisis sinecológico del bosque mesófilo de montaña de Omiltemi, Guerrero. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 52:31-77.
- Miranda F. y Sharp A.J. 1950. Characteristics of the vegetation in certain temperate regions of Eastern Mexico. *Ecology* 31:313-333.
- Mueller-Dombois D. y Ellenberg H. 1974. *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. Wiley. Nueva York.
- Puig H. 1974. *Phytogéographie et Écologie de la Huasteca (NE du Mexique)*. Tesis doctoral. Université Paul Sabatier, Toulouse.
- Puig H. 1976. *Vegetation de la Huasteca, Mexique*. Mission Archeologique et Ethnologique Française au Mexique. México.
- Puig H. 1989. Análisis fitogeográfico del bosque mesófilo de Gómez Farías. *Biotam* 1:34-53.
- Puig H., Bracho R. y Sosa V. 1983. Composición florística y estructura del bosque mesófilo en Gómez Farías, Tamaulipas, México. *Biótica* 8:339-359.
- Rzedowski J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México.
- Rzedowski J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana* 14:3-21.
- Rzedowski J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botánica Mexicana* 35:25-44.
- Salas S.H., Ramírez G., Schibli L. y Aguilar R. 1993. *Análisis de la Vegetación y Uso Actual del Suelo en el Estado de Oaxaca*. Informe Interno, Sociedad para el Estudio de los Recursos Bióticos de Oaxaca, A.C., Oaxaca.
- Santiago A.L. y Jardel E.J. 1993. Composición y estructura del bosque mesófilo de montaña en la Sierra de Manantlán, Jalisco-Colima. *Biotam* 5:13-26.
- Sarukhán J. 1968. Análisis Sinecológico de las Selvas de Terminalia amazonia en la Planicie Costera del Golfo de México. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados, Escuela Nacional de Agricultura, Chapingo.
- SPP [Secretaría de Programación y Presupuesto]. 1981. *Atlas Nacional del Medio Físico*. SPP. México.
- Stadtmüller T. 1987. *Los Bosques Nublados en el Trópico Húmedo*. Universidad de las Naciones Unidas, Turrialba.
- Tanner E.V.J. 1977. Four montane rain forests of Jamaica: a quantitative characterization of the floristics, the soils and the foliar mineral levels, and a discussion of the interrelations. *Journal of Ecology* 65:883-918.
- Williams-Linera G. 1991. Nota sobre la estructura del estrato arbóreo del bosque mesófilo de montaña en los alrededores del campamento "El Triunfo", Chiapas. *Acta Botánica Mexicana* 13:1-7.
- Zuñil H.A. y Lathrop E.W. 1975. The structure and climate of a tropical rain forest and an associated temperate pine-oak-liquidambar forest in the northern highlands of Chiapas, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 46:73-118.