

**CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL
DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA**

DIVISIÓN DE EDUCACIÓN

PROGRAMA DE POSGRADO

**Identificación y caracterización de tipos de bosque en paisajes
fragmentados de la Sierra Nororiental del estado de Puebla, México**

Tesis sometida a consideración de la División de Educación y el Programa de Posgrado

como requisito para optar al grado de

MAGISTER SCIENTIAE

En

Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y Biodiversidad

JAIRO GARCÍA NÚÑEZ

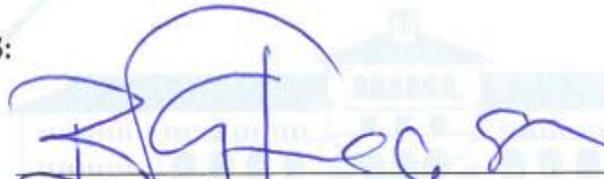
Turrialba, Costa Rica

2018

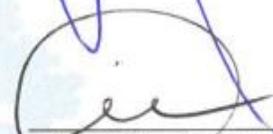
Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por la División de Educación y el Programa de Posgrado del CATIE y aprobada por el Comité Consejero del estudiante, como requisito parcial para optar por el grado de

**MAGISTER SCIENTIAE EN MANEJO Y CONSERVACIÓN
DE BOSQUES TROPICALES Y BIODIVERSIDAD**

FIRMANTES:



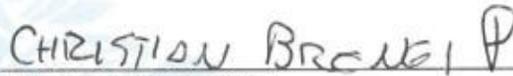
Bryan Finegan, Ph.D.
Director de tesis



Diego Delgado, M.Sc.
Miembro Comité Consejero



Fernando Carrera, M.Sc.
Miembro Comité Consejero



Christian Brenes, M.Sc.
Miembro Comité Consejero



Isabel A. Gutiérrez-Montes, Ph.D.
Decana Programa de Posgrado



Jairo García Núñez
Candidato

DEDICATORIA

A mis padres, por su apoyo incondicional y por sus consejos. Los principios que me han inculcado han hecho de mí una persona más realista. Siempre estaré agradecido por formar una, familia siempre unida.

A mis hermanos y hermanas, quienes han sido un motivo para seguir adelante

A mis amigos, compañeros y a todos aquellos que he tenido el agrado de conocer, tanto en mi estancia en el CATIE, como en toda mi vida académica.

Agradecimientos

De manera sincera agradezco al **Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE)** por haberme dado la oportunidad de formar parte, como estudiante, de tan prestigiado centro de investigación.

A todos los docentes y al personal administrativo del CATIE.

Al profesor Bryan Finegan, amigo y director de mi trabajo de tesis. Por su gran dedicación y sus atentas observaciones con su vasta experiencia en la investigación científica.

A Diego, por formar parte de mi comité consejero, agradezco su disponibilidad para la revisión exhaustiva del documento. Sus consejos en los procesos de diseño y análisis fueron de gran ayuda.

A Fernando, esa motivación que siempre inculca a sus estudiantes en seguir adelante fue la base para la culminación de la maestría.

A Christian, por su apoyo y consejo en la parte de sistemas de información geográfica.

A Sergio, amigo y profesor. Por su gran disposición para el análisis estadístico de los datos. Queda pendiente al menos un juego de basket.

Al Programa de Becas de Posgrado para Indígenas (PROBEPI), auspiciado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) en conjunto con el Centro de Investigaciones y Estudios Superiores en Antropología social (CIESAS), por darme la oportunidad de ser beneficiario en su tercera generación. A los compañeros becarios, un gusto conocerlos y estudiar a su lado.

Erika, Dolores, Milka, Rodolfo, José, Mario, Vicente y Moisés, quienes fueron pieza clave en la fase de campo.

El apoyo incondicional de municipios:

Municipio	Presidente
Zapotitlán De Méndez	Adelaido Vega Mendoza
Olintla	Abdi Abihud Ramírez Pérez
Jonotla	Gilberto Martínez García
Zoquiapan	Kenny Hernández González

A aquellas personas que me faltaron por mencionar, y fueron partícipes en la conclusión de la maestría, así como del trabajo de investigación, a todos ellos solo me queda decirles:

¡MUCHAS GRACIAS!

Contenido

	Pág.
DEDICATORIA	iii
ÍNDICE DE CUADROS	vii
ÍNDICE DE FIGURAS	vii
LISTA DE ACRÓNIMOS, ABREVIATURAS Y UNIDADES	viii
RESUMEN	ix
ABSTRACT	x
1 INTRODUCCIÓN	1
1.1 Justificación.....	1
2 OBJETIVOS	2
2.1 Objetivo general	2
2.2 Objetivos específicos.....	3
2.3 Preguntas de investigación	3
2.4 Hipótesis.....	3
3 MARCO REFERENCIAL	3
3.1 La fragmentación de bosques en paisajes.....	3
3.2 Importancia en la identificación y caracterización de la vegetación.....	4
3.2.1 Ubicación geográfica	4
3.2.2 Clima.....	5
3.2.3 Suelo	5
3.3 Características a nivel de comunidades.....	6
3.3.1 Composición de la vegetación	6
3.3.2 Riqueza y diversidad de especies.....	6
3.3.3 Estructura	6
3.4 Estado Actual de los Recursos Forestales en México	7
3.4.1 Manejo Forestal Sostenible.....	8
3.4.2 Casos de Empresas Forestales Comunitarias	9
3.4.3 Aprovechamiento de Recursos Forestales en Puebla.....	9
4 LITERATURA CITADA.....	10
5 Artículo 1. Estructura y composición de tipos de vegetación y su relación con factores ambientales en la Sierra Nororiental del estado de Puebla, México	15
Resumen.....	15
5.1 Introducción	17

5.2	Área de estudio.....	18
5.3	Metodología	19
5.3.1	Muestreo de campo.....	19
5.3.2	Variables ambientales y de suelo	20
5.3.3	Análisis de los datos.....	20
5.4	Resultados	23
5.4.1	Resultados generales.....	23
5.4.2	Composición y caracterización de los tipos de bosque.....	23
5.4.3	Estructura y diversidad de los tipos de bosque	29
5.4.4	Variables ambientales, espacio y su relación con los tipos de bosque	32
5.5	Discusión.....	36
5.5.1	Estructura y composición florística.....	37
5.5.2	Patrones ambientales, geográficos y altitudinales determinantes en los tipos de vegetación	39
5.6	Conclusiones	40
5.7	Literatura	41
5.8	Anexo	46

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1.- Especies con Índice de Valor de Importancia (IVI) simplificado para cada tipo de bosque.	24
Cuadro 2. Relación de especies indicadoras para cada tipo de bosque de acuerdo con el Valor Indicador ($P < 0.05$).	26
Cuadro 3.- ANOSIM entre cada tipo de bosque ($p < 0.05$).	27
Cuadro 4.- Riqueza e índices de diversidad (medias \pm error estándar para los cuatro tipos de bosque y la prueba de comparación de LSD de Fisher ($\alpha = 0.05$) con base a datos de parcelas de 0.16 ha).....	29
Cuadro 5.- Variables bioclimáticas de WorldClim (Medias \pm error estándar para los cuatro tipos de bosque con base a datos de parcelas de 0.16 ha).....	33
Cuadro 6.- Partición de la varianza de la comunidad de especies de las 40 parcelas temporales de muestreo (0.16). Estadístico R^2_{Adj} , F, p-valor para matrices predictoras de altitud (A), clima (C) y espacio (ES). Efectos de los patrones controlados para cada combinación posible está separado por “ ”.	35

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.- Zona de estudio y ubicación en el espacio de las parcelas temporales de muestreo.	19
Figura 2.- Dendrograma mostrando cuatro grupos de acuerdo con los valores de IVI simplificado mediante el análisis de conglomerados	23
Figura 3.- Posición relativa de parcelas representando los tipos de bosque y las especies indicadoras (parcelas 0.16 ha).....	28
Figura 4.- Curva de rarefacción basada por área muestreada de los cuatro tipos de bosque (barras verticales muestran el error estándar)	30
Figura 5.- Curva de rarefacción de especies basada en individuos	31
Figura 6.- Distribución de clases diamétrica a y b (medias y error estándar) de los cuatro tipos de bosque ($p = 0.05$).	32
Figura 7. Relación de la altitud y temperatura media anual por tipo de bosque	34

LISTA DE ACRÓNIMOS, ABREVIATURAS Y UNIDADES

°C	Grados Centígrados
ANAVA	Análisis de Varianza
ANOSIM	Análisis de Similitud
CM	Centímetros
CONABIO	Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad
CONAFOR	Comisión Nacional Forestal
DAP	Diámetro a la Altura del Pecho
FSC	Forest Stewardship Council
GPS	Sistema de Posicionamiento Global
HA	Hectárea
INECOL	Instituto de Ecología A.C.
INEGI	Instituto Nacional de Estadística y Geografía
INFyS	Inventario Nacional Forestal y de Suelos
IVI	Índice de Valor de Importancia
IVS	Índice de Especies Indicadoras
Km ²	Kilómetros Cuadrados
M ²	Metros Cuadrados
MEA	Evaluación de los Ecosistemas del Milenio
MM	Milímetros
MSNM	Metros Sobre el Nivel del Mar
NMS	Escalamiento Multidimensional No-Métrico
ODS	Objetivos de Desarrollo Sostenible
PCNM	Análisis de Coordenadas Principales de Matrices de Proximidad
SEMARNAT	Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales
UZACHI	Unión de Comunidades Zapoteco-Chinanteca
VARPART	Partición de la Varianza

RESUMEN

El objetivo central de la presente investigación es contribuir con el manejo forestal sostenible de los diferentes tipos de bosques naturales que existen dentro de la Sierra Nororiental del estado de Puebla, México. La zona de estudio abarcó 12 municipios de la región con un aproximado de 400 km². La metodología se basó en la identificación de fragmentos de bosque a través de imágenes satelitales. Los criterios que se consideraron para seleccionar dichos fragmentos fue que mantuvieran bajos niveles de perturbación, accesibilidad, pendientes menores a 45°. Para la identificación y caracterización a nivel de estructura y composición de tipos de bosque, se instalaron 40 parcelas circulares temporales de medición, usando la metodología de la CONAFOR definido para el tipo de vegetación predominante. Los resultados muestran una alta perturbación antropogénica de los bosques, debido, entre otras causas, al cambio en el uso de suelo y el cambio global. Se encontraron al menos 127 especies arbóreas mayores o iguales a 10 cm de DAP. Para las pruebas estadísticas se utilizó software Infostat V2012, Qeco V.1.0.0. y EstimateS V.9.1.0. Se clasificó cuatro tipos de bosque: *Celtis caudata*, *Clethra kenoyeri*, *Quercus oleoides* y *Cedrela odorata*. El paisaje es heterogéneo; lo que sugiere que para el manejo y conservación de los bosques presentes en la región es necesario considerar dichos factores para una gestión sostenible.

Palabras claves: sostenibilidad, bosque mesófilo de montaña, fragmentación de bosques, cambio global, gestión sostenible del paisaje.

ABSTRACT

The main objective of this research is to contribute to sustainable forest management of the different types of natural forests that exist within the Northeast Sierra of the state of Puebla, Mexico. The study area covered 12 municipalities in the region with an approximate area of 400 km². The methodology was based on the identification of forest fragments through satellite images. The criteria that were considered to select these fragments was that they maintain low levels of disturbance, accessibility, slopes less than 45 °. For identification and characterization at the level of structure and composition of forest types, 40 temporary circular measurement plots were installed, using the CONAFOR methodology defined for the predominant vegetation type. The results show a high anthropogenic disturbance of the forests, due among other causes to the change in land use and global change. At least 127 arboreal species greater than or equal to 10 cm of DAP were found. Software Infostat V2012, Qeco V.1.0.0 was used for the statistical tests. and EstimateS V.9.1.0. Four types of forest were classified: *Celtis caudata*, *Clethra kenoyeri*, *Quercus oleoides* and *Cedrela odorata*. The landscape is heterogeneous which suggests that for the management and conservation of the forests present in the region it is necessary to consider these factors for sustainable management.

Key words: Sustainability, Tropical cloud forest, forest fragmentation, global change, sustainable landscape management.

1 INTRODUCCIÓN

El reto actual sobre el cambio global ha llevado a diversos países y organizaciones civiles a interesarse por plantear estrategias de conservación, manejo sostenible, de mitigación y adaptación bajo los escenarios futuros. La Evaluación de los Ecosistemas del Milenio fue un paso importante en el conocimiento del estado actual de los recursos del planeta (MEA 2005). A nivel mundial los bosques representan aproximadamente el 30% de la superficie terrestre (ODS 2016; FAO 2015).

Actualmente, uno de los papeles más reconocidos de los bosques es su capacidad de mitigar el cambio climático. Sin embargo, tanto la perturbación antropogénica (como deforestación y cambio en el uso del suelo provocado principalmente por la expansión de la agricultura y ganadería, entre otros), como natural conllevan a una alteración sobre la biodiversidad. Lo que a su vez repercute en la provisión de los servicios ecosistémicos, como por ejemplo, regulación del agua, belleza escénica, provisión de madera y alimentos, entre otros (MEA 2005; Begon *et al.* 2006; Uriarte *et al.* 2009; Zamora-Crescencio *et al.* 2011).

Es imperativo conocer la dinámica de los bosques y la respuesta hacia estas perturbaciones, mediante la identificación y caracterización de tipos de vegetación, lo cual permite planificar mejor la producción y conservación a nivel de paisajes. Si bien es cierto que el ensamblaje de comunidades está ligado a procesos particulares de las especies en dispersión, reproducción, extinción y evolución, también la influencia de factores abióticos relacionados con clima, espacio geográfico, edáfico y entre otras, es relevante (Sesnie *et al.* 2009; Chain-Guadarrama *et al.* 2012).

Para abordar dichos factores, se han propuesto diversas técnicas que ayuden a entender y estudiar las comunidades vegetales. El estudio a nivel de paisaje es una técnica que permite condiciones de estudios más holísticos y puntuales, es decir, aborda el objeto de estudio en parches o fragmentos (dependiendo de su tamaño, aislamiento de las actividades antrópicas y la heterogeneidad espacial), y asume que pueden existir diferentes tipos de vegetación dentro de un mismo paisaje (Clark y Clark 2000).

El enfoque a escala de paisaje permite tomar decisiones concretas, debido, entre otras causas, a las grandes tendencias de vulnerabilidad en los ecosistemas naturales que se están presentando en las últimas décadas por el cambio climático (Chapin *et al.* 2002) y el cambio en el uso del suelo (Uriarte *et al.* 2009; Zamora-Crescencio *et al.* 2011). Por lo que, al considerar la mayor parte de los factores posibles, permite entender y abordar que los ecosistemas son dinámicos y complejos.

1.1 Justificación

En México existe una amplia variedad de ecosistemas terrestres, desde desérticos, tropicales y templados. La cobertura forestal es de al menos el 73% del territorio nacional (140 millones de hectáreas), principalmente la presencia de matorral xerófilo (41%), 24% para los bosques templados y 23% de selvas o bosques tropicales, y el resto lo constituyen otros tipos de vegetación (CONAFOR 2013; Miranda y Hernández X. 1963). México también se caracteriza por ser un país

multicultural con la presencia de más de 60 etnias, que durante miles de años han dado un uso variado al manejo de los recursos naturales.

La sierra nororiental del estado de Puebla, considerada parte de la zona de la cultura totonaca tuvo su desarrollo como otros pueblos mesoamericanos entre los siglos XV y XII A.C. El aprovechamiento de los recursos naturales, así como la domesticación de especies propició el desarrollo de la agricultura y otras prácticas propias del sedentarismo (Franco-Gaviria *et al.* 2018; OCDE 2006).

Aunque la mayoría de estas prácticas tuvo poco impacto en el ecosistema natural, debido a que siempre ha estado ligado a un complejo de conocimientos, reconocidos en el área como *kosmos* (el sistema de creencias y cosmovisiones), *corpus* (repertorio completo de conocimientos o sistemas cognitivos) y *praxis* (el conjunto de prácticas productivas, así como las diversas formas de uso y manejo de los recursos naturales) de las culturas (Toledo y Barrera-Bassols 2008). Sin embargo, la tendencia de las últimas décadas es la pérdida precisamente de estos conocimientos, el cambio en el uso de suelo y demanda de más recursos conforme el incremento de la población, han llevado a un deterioro ambiental sin precedentes.

A pesar de los esfuerzos que se han realizado por conservar los ecosistemas naturales mediante diversas estrategias, aún están sujetas a fuertes perturbaciones que impulsa el cambio global, tal como sucede a nivel mundial (la expansión de sistemas agropecuarios, asentamientos humanos, minería a cielo abierto, entre otros). Y esto aumenta en zonas en donde no se está realizando ninguna acción sobre el manejo y conservación de los bosques.

Particularmente en la sierra nororiental del estado de Puebla, a pesar de formar parte de la franja prioritaria de manejo y conservación de bosque mesófilo de montaña establecida por la CONABIO (2010), se desconoce sobre los tipos de comunidades de bosque existentes en paisajes fragmentados, como base para la conservación y una producción sostenible.

Con el fin de establecer una línea base para futuras investigaciones enfocadas en el manejo y conservación de los recursos naturales, la presente investigación propone la identificación y caracterización de tipos de bosques en la Sierra Nororiental del estado de Puebla como base para su gestión sostenible.

2 OBJETIVOS

2.1 Objetivo general

1. Contribuir al manejo forestal sostenible en paisajes fragmentados en la Sierra Nororiental del estado de Puebla, México, mediante la identificación y caracterización de tipos de bosque en la zona.

2.2 Objetivos específicos

1. Identificar y caracterizar tipos de bosque presentes a partir de su estructura, composición y diversidad de especies arbóreas en paisajes fragmentados
2. Establecer la relación entre los tipos de bosque y factores ambientales y geográficos.

2.3 Preguntas de investigación

1. ¿Qué tipos de bosque se encuentran en la zona y dónde están distribuidos?
2. ¿Cómo influyen los factores climáticos y geográficos en la distribución de los tipos de vegetación?
3. ¿Cómo pueden los resultados de la investigación apoyar la formulación de políticas públicas enfocadas al manejo y conservación de los recursos naturales?

2.4 Hipótesis

1. En la región de la Sierra Nororiental del estado de Puebla existen tipos de vegetación claramente diferenciadas.
2. Existe una relación entre los tipos de bosque identificados con variables climáticas, espacio y altitud, para el ensamblaje de comunidades.

3 MARCO REFERENCIAL

3.1 La fragmentación de bosques en paisajes

La Evaluación de los Ecosistemas del Milenio (MEA 2005) fue un paso importante para el conocimiento del estado actual de los ecosistemas del planeta, dicho proceso llevó a reivindicar el compromiso de países para reforzar acciones y políticas públicas para el manejo y conservación sostenible de los recursos naturales.

Los ecosistemas son considerados como un ente natural que incluye todos los organismos e interactúan permanentemente con los recursos abióticos, mediante el flujo de materia y energía (Chapin *et al.* 2002). Se definen como “un complejo dinámico de comunidades de plantas, animales, hongos y microorganismos, y su ambiente no vivo, que interactúan como unidad funcional” (MEA 2005).

La actividad humana influye en la dinámica de los ecosistemas. En este sentido, la transformación acelerada de los bosques tropicales a causa del cambio en el uso del suelo tales como: la expansión de las fronteras agrícolas, la ganadería y la tala ilegal, ha dado paso a la fragmentación de paisajes (Mcgarigal 2015).

La fragmentación definida como “la separación de un área de hábitat o cobertura natural en áreas más pequeñas y desconectadas” (Turner *et al.* 2001), altera la dinámica de la biodiversidad a nivel local y regional mediante la pérdida de la capacidad del hábitat en el intercambio de flujo de materia y energía que, potencialmente, puede llevar a una degradación del ecosistema (Bennett 2004). Cushman *et al.* (2008) y Bennett (2004) señalan que es un proceso que sucede a nivel de paisaje, y existen diversos patrones de fragmentación que afectan la conservación: reducción en la extensión del hábitat, aumento en el número de parches, disminución en el tamaño de parches y aumento en el aislamiento de parche (Fahrig 2003; Bennett 2004). En este sentido, los mecanismos de extinción de mayor vulnerabilidad de los fragmentos están relacionados con tres efectos: de aislamiento, borde, y de área (Fahrig 2003; Bennett 2004).

3.2 Importancia en la identificación y caracterización de la vegetación

Conocer los tipos de vegetación existentes dentro de un paisaje mejora la comprensión de la complejidad de los ecosistemas, y del impacto de las intervenciones de las actividades antropogénicas (Jennings 2000; Finegan *et al.* 2001). En este contexto, Murrieta *et al.* (2007) y Ramos y Finegan (2007) proponen que en estudios basados a nivel de paisaje es imperativa la caracterización de tipos de vegetación (Finegan *et al.* 2001) para generar conocimientos que contribuyan al diseño de planes de manejo y conservación efectiva de la biodiversidad.

En diversas investigaciones se ha demostrado que el ensamblaje de comunidades vegetales está dado por factores climáticos, geográficos y topográficos, entre otros (Rzedowski 2006; Chain-Guadarrama *et al.* 2012; Baldeck *et al.* 2013; Rzedowski 2015; Granda *et al.* 2015b; Miranda y Hernández X. 1963). También está asociado actualmente a las perturbaciones antropogénicas (cambio en el uso de suelo, extracción de madera, entre otros) y naturales (huracanes, incendios, deslizamientos, entre otros). Por lo que el estudio de tales factores mejoraría de manera paulatina la comprensión de la dinámica de los ecosistemas y al mismo tiempo un punto de partida para el establecimiento de acciones y toma de decisiones que mejoren la gestión de recursos en los ecosistemas (Finegan *et al.* 2001; Bennett 2004). A continuación, se describen los efectos de algunos de los factores relacionados con la ubicación geográfica, clima y suelo.

3.2.1 Ubicación geográfica

La ubicación geográfica que incluye la elevación, latitud, topografía y la interacción con las variables climáticas (temperatura y precipitación) definen en parte la composición y estructura de un bosque tropical, en donde las especies se adaptan, dependiendo de la compleja interacción de estos factores (Begon *et al.* 2006; Sesnie *et al.* 2009; Chain-Guadarrama *et al.* 2012; Baldeck *et al.* 2013). Estudios realizados por Murrieta *et al.* (2007), Sesnie *et al.* (2009), Chain-Guadarrama *et al.* (2012), y Granda *et al.* (2015b) llegaron a la conclusión que una proporción importante de la composición florística está determinada por los factores de espacio geográfico y su interacción con otros factores abióticos, tales como la elevación sobre el nivel del mar y el suelo. Asimismo, Clark y Clark (2000) sostienen que la dinámica de los bosques en pendientes pronunciadas pueden ser muy diferentes que en las zonas planas. En este sentido, la altitud y la topografía en la que se

encuentra un ecosistema, la composición y estructura florística tendrá una variación entre una vegetación a otra.

3.2.2 Clima

La precipitación y temperatura son factores que determinan el establecimiento de tipos de bosque (Louman 2001). Sesnie *et al.* (2009) encontraron que la estacionalidad de la precipitación en el Corredor Biológico San Juan La Selva en Costa Rica, representó el segundo factor más importante en la identificación de los tipos de vegetación presentes en el paisaje. Por su parte Toledo *et al.* (2011) en su estudio en las tierras bajas de Bolivia llegaron a la conclusión de que la composición florística está fuertemente asociada a la precipitación (cantidad y distribución) y a la temperatura.

Rzedowski (2006) y De La Luz *et al.* (2012) mencionan que la distribución de los bosques tropicales está determinada por la estacionalidad de las lluvias y ausencia de la temperatura de congelamiento en el invierno, esta afirmación puede considerarse que es a nivel de paisaje, tal como lo sostienen Martínez y Galindo-Leal (2002) que los patrones regionales de precipitación influyen en las distribuciones a gran escala de las asociaciones de la vegetación en el territorio. La distribución anual de la precipitación en un bosque suele ser más importante que la cantidad misma, debido a que algunas de las especies maderables de importancia económica, tales como el cedro y la caoba, están más adaptadas a zonas con una estación seca más definida. Por otro lado, las diferencias de periodos secos y lluviosos pueden causar diferencias en la estructura y composición florística entre los bosques tropicales (Louman 2001).

3.2.3 Suelo

La distribución de especies no se da de manera aleatoria a las diferentes escalas espaciales, siendo uno de los factores más determinantes los cambios edafológicos en el territorio (Clark *et al.* 1998; Clark 2002). Clark y Clark (2000) sostienen que la evaluación de la asociación entre la composición del bosque tropical y tipo de suelo es indispensable, influyendo en las especies dominantes. El factor suelo tiende a modificar la composición florística de un bosque aun estando en una misma zona climática (Finegan *et al.* 2001; Louman 2001; Clark 2002; Montagnini y Jordan 2005), lo que indica que favorece mucho más a la adaptación de algunas especies que otras.

Dependiendo del suelo habrá una absorción y retención de nutrientes que posteriormente será utilizado por la vegetación, la escorrentía que va a depender de la pendiente o topografía del ecosistema, así como de la vegetación misma. Clark y Clark (2000) concluyen en su estudio que el tipo de suelo y la topografía definieron en gran medida la estructura del bosque a través del paisaje.

La porosidad, pH, fertilidad y textura son algunos de los indicadores más utilizados para el análisis de suelo en estudios de asociaciones florísticas, en la cual se determina la adaptación de ciertos tipos de especies, como es el caso de la Caoba (*Swietenia macrophylla*) que tolera suelos de tipo calcáreos, mientras que otras especies que son demandantes de nutrientes altas en nitrógeno y materia orgánica, así como de micronutrientes esenciales suelen ser un impedimento para su

desarrollo en este tipo de suelos (Clark *et al.* 1998; Clark y Clark 2000; Louman 2001; Sesnie *et al.* 2009).

3.3 Características a nivel de comunidades

3.3.1 Composición de la vegetación

Louman (2001) menciona que la composición se define a partir de las especies presentes en el bosque, así como la identidad y variedad de elementos. La mayoría de estudios de composición y estructura de la vegetación se basa en la medición de biomasa de especies arbóreas, debido a que, en gran medida, un bosque está determinado por la presencia-ausencia de especies, además de que sirve para conocer el impacto de las perturbaciones ambientales y antropogénicas (Noss 1990; Finegan *et al.* 2001; Louman 2001).

En este sentido, es necesario determinar variables de comparación de comunidades con el fin de conocer las especies que la componen, así como la proporción de las mismas (Berry *et al.* 2002). Los tipos de bosque pueden ser caracterizados con base en aspectos florísticos, fisionómicos o funcionales, permitiendo identificar especies dominantes, medianamente dominantes y las especies raras (Louman 2001; Lamprecht 1990).

Dichas especies se enfocan principalmente en arbóreas, ya que, en su gran mayoría, está explicado por la biomasa presente y determina la estructura y funcionamiento del bosque (Berry *et al.* 2002).

3.3.2 Riqueza y diversidad de especies

La diversidad y riqueza de especies son las que indican la cantidad de especies que componen un bosque y la abundancia de cada una de ellas. La riqueza es una de las variables más estudiadas, sin embargo, no considera si una especie es dominante o rara, sino simplemente proyecta datos de cantidad de especies (Begon *et al.* 2006).

Por esta razón, la diversidad se vuelve indispensable, ya que indica a través de índices, datos y proyecciones del comportamiento de las especies en un bosque, esto es, contempla el número de especies y la abundancia de individuos por especie (Finegan *et al.* 2001; Begon *et al.* 2006).

3.3.3 Estructura

La estructura de un bosque indica la organización física de los elementos en el plano horizontal y vertical, indicando la complejidad del bosque dentro de una comunidad, parche o paisaje (Noss 1990). La estructura horizontal comprende variables como el área basal y el contenido de la biomasa; mientras que el componente vertical indica los diferentes estratos en altura de la vegetación del bosque bajo estudio. Pudiéndose de esta forma describir el número de árboles por clase diamétrica (Louman 2001).

Es importante considerar que la estructura de un bosque no incluye solo las variables antes mencionadas (área basal, altura total, entre otros) o su distribución espacial (Lamprecht, 1990), sino también el arreglo espacial de los árboles determinada por la arquitectura, posición y tamaño de los individuos dentro del bosque (Fahey 2001).

En este sentido, estos componentes medibles en los bosques proporcionan información y datos relativamente cercanos a la realidad. Sin embargo, es importante contemplar otras variables y factores como criterios de caracterización y clasificación de los bosques (Finegan *et al.* 2001).

3.4 Estado Actual de los Recursos Forestales en México

México ocupa el lugar 12 a nivel mundial en cuanto a cobertura forestal, esto es, de 196.4 millones de hectáreas de superficie total, cubre al menos el 73% del territorio nacional (140 millones de hectáreas), principalmente la presencia de matorral xerófilo con 41%, 24% para los bosques templados y 23% de selvas o bosques tropicales, y el resto son otros tipos de vegetación (CONAFOR 2009; Cubbage *et al.* 2013). La posición geográfica, la orografía y diversidad de climas propicia la existencia de una gran diversidad de ecosistemas en México, que a nivel mundial lo posiciona como uno de los países megadiversos del planeta. En México existe la siguiente clasificación de la vegetación forestal: selvas tropicales (selva alta perennifolia, selva alta subperennifolia y selva mediana subperennifolia), bosques tropicales estacionales (incluye los bosques secos tropicales), bosques tropicales de montaña o bosques mesófilo de montaña y bosques de encino y coníferas (Rzedowski 2006; Rzedowski 2015; Castilleja 1996; Cubbage *et al.* 2013).

De acuerdo con CONABIO (2010), las selvas y bosques estacionales son más susceptibles a la deforestación, debido a que son zonas en donde existe un mayor impacto en la expansión de fronteras agrícolas, ganaderas y de asentamientos humanos.

Ciertamente, el manejo forestal se ha visto presente en bosques de coníferas y pinos, pues por las características propias de estos tipos de bosques -mayor abundancia de especie en superficies amplias-, favorecen el aprovechamiento y manejo del bosque, volviéndose de esta manera más rentable.

En menor medida, en zonas como la región sur del país (Yucatán, Chiapas, Quintana Roo), donde la vegetación es clasificada dentro de las selvas altas perennifolias, se pueden encontrar en abundancia maderas finas o preciosas con alto valor comercial, en donde las comunidades ejidales aprovechan sosteniblemente sus bosques, con base en la organización local ha favorecido la gestión integral del paisaje (Bray *et al.* 2007; Cubbage *et al.* 2013).

La especie más importante, para su aprovechamiento en México, es el pino que representa una quinta parte del volumen total de la producción a nivel nacional. Cabe mencionar que México cuenta, a nivel mundial, con el mayor número de especies del género *Pinus*, con al menos 50 especies nativas. El 65% del volumen aprovechado de esta especie provienen de los estados de Michoacán, Chihuahua, Durango, Puebla y Jalisco.

Especies como *Quercus* spp., *Abies* spp., *Gmelina arborea*, *Tectona grandis*, entre otras, también son de gran importancia para las empresas y comunidades rurales. Como en la mayoría de los casos, las maderas preciosas (cedro y caoba) son escasas en producción en contraste con las especies más abundantes y de mayor superficie. El cedro y caoba son reportadas en el año 2014 con 25 mil metros cúbicos en rollo aprovechados con un valor de 107 139 000 pesos mexicanos.

El volumen producido en el año 2010 fue de 5 627 000 metros cúbicos en rollo con valor de 7 521 143 000 pesos mexicanos que incluye especies de pinos, oyamel, y otras coníferas, encino, latifoliadas, maderas preciosas y comunes tropicales de acuerdo con la clasificación de CONAFOR (2013), para el año 2015 esta cifra disminuyó a 5 998 000 metros cúbicos en rollo valorado en 10 475 527 000 pesos mexicanos (INEGI 2017). Por lo tanto, se puede denotar que en los cinco años solamente tuvo un ligero aumento en producción.

3.4.1 Manejo Forestal Sostenible

En las últimas décadas, se ha visto la acelerada pérdida de la cobertura forestal a nivel mundial, en la cual, como principal factor determinante de este suceso histórico es el cambio en el uso de suelo, donde a través de la valoración de la tierra por los diversos actores de la sociedad que ejercen presión en el territorio, modifican la estructura funcional de los ecosistemas en el momento en el que el uso de suelo cambia o es priorizada para la generación de recursos económicos para las empresas, gobierno o en el menor de los casos para las poblaciones que viven dentro de los territorios (Cubbage *et ál.* 2013; Merino-Pérez y Segura-Warnholtz 2007).

Por esta razón, la gestión sostenible de los recursos forestales principalmente dentro de los territorios de las comunidades rurales indígenas, se vuelve un principio y apropiación para el manejo y aprovechamiento de los recursos. En México, el tema del manejo forestal ha sido un foco o punto de partida para que comunidades de otros países con vocación forestal inicien o exploren estas prácticas factibles para el bienestar y desarrollo de sus comunidades. En donde la producción de madera, principalmente como actividad económica, ha sido posible debido a los constantes cambios en la legislación que se vienen dando desde el siglo XX en el país (Bray *et al.* 2007; Cubbage *et ál.* 2013).

En un estudio realizado por López Barrera *et al.* (2010) con 16 núcleos agrarios con giro forestal, en los estados de Michoacán y Durango, llegaron a la conclusión que el manejo forestal sostenible se debe a tres criterios principales: manejo y organización forestal, gobernabilidad y desarrollo económico. Los autores concluyen que estos atributos se deben a una representación de la realidad de los dueños y usufructuarios de los bosques, en donde la percepción del territorio como un capital natural se vuelve importante para el bienestar social y económico de las comunidades, así como una valorización en la inversión para garantizar el futuro.

Estudios realizados en los núcleos agrarios que practican el aprovechamiento de los recursos forestales, indican que estos mantienen en gran medida la cobertura forestal en sus territorios,

dichas experiencias, se pueden encontrar, por ejemplo, en ejidos del Estado de Oaxaca, Michoacán, Durango, Chiapas, Quintana Roo.

3.4.2 Casos de Empresas Forestales Comunitarias

México es líder a nivel mundial en mantener el mayor número de empresas forestales comunitarias, mientras que algunos países están en el proceso de construcción de las experiencias hacia el manejo de los bosques. El país se ha consolidado de manera eficaz en la gestión sostenible de sus bosques, en donde el aprovechamiento de los recursos forestales se acerca a los principios del desarrollo sostenible procurando la conservación de los bosques y servicios ecosistémicos (Bray y Merino-Perez 2002).

Un ejemplo destacable de una empresa comunitaria forestal es la comunidad de San Juan Parangaricutiro del estado de Michoacán, México, que, por su ubicación geográfica, las actividades productivas y fuentes de ingresos económicos para las familias indígenas son forestales, agrícolas y frutícolas (Boyer 2007). El éxito de la comunidad en el desarrollo económico se consolidó a inicios del año 1981 cuando los habitantes tuvieron la iniciativa de crear una organización comunitaria. Desde el surgimiento de la empresa fue liderada por personal capacitado. La planificación, el manejo, aprovechamiento y transformación de la madera, está a cargo de la misma comunidad, por lo que las oportunidades de empleo son altas, siendo el sector forestal la principal fuente de ingresos para las familias indígenas (Boyer 2007).

Quizá la existencia de un consejo comunal integrado por habitantes más destacados determinó el éxito de la empresa, en la cual su función principal es supervisar el estado financiero, asimismo promover el emprendimiento de proyectos con visión forestal que garanticen la sostenibilidad ambiental y social.

La cobertura forestal es principalmente de especies de coníferas y latifoliadas, su manejo silvicultural es visto de manera positiva por los habitantes, lo que ha llevado que sus bosques estén certificados por la FSC (2016).

De igual forma, la experiencia de las comunidades indígenas de la sierra norte de Oaxaca, específicamente comunidades que están dentro de la Unión de Comunidades Zapoteco-Chinanteca (UZACHI), dicha organización se basa a través de la conformación de grupos de comunidades para la gestión de los recursos naturales. Creada en la década de los 90 UZACHI se proyecta como una organización exitosa, el aprovechamiento de los recursos maderables y no maderables ha llevado a que los habitantes indígenas, mantengan un desarrollo sostenible. Mismo que ha permitido explorar actividades de transformación de la madera en muebles y otras formas de venta de este recurso (Chapela 2007; López-Arzola 2007).

3.4.3 Aprovechamiento de Recursos Forestales en Puebla

El estado de Puebla es uno de los 10 estados de la república mexicana más importantes en el sector forestal, su extensión territorial permite la existencia de especies valiosas que actualmente

son aprovechadas, principalmente especies del género *Pinus* y coníferas, debido a que este tipo de especies y por las condiciones climáticas y fisiológicas prosperan de manera natural en las zonas altas del estado. Cabe mencionar, que el territorio poblano forma parte del parque nacional iztapopo en donde se conservan el más importante recurso genético de especies maderables y con mayor extensión del centro del país (INEGI 2015; CONABIO 2010).

El patrimonio forestal del estado de Puebla ocupa el 49.4% de su territorio, de las cuales solo el 22.4% está catalogado con aptitud forestal de acuerdo con el ordenamiento ecológico del estado, el resto se ha considerado como perturbado (CONAFOR 2013). En gran medida, el aprovechamiento es para la industria maderera, pero al mismo tiempo es utilizado para fines de autoconsumo como leña, combustible, usos domésticos y artesanales para las familias de las comunidades rurales de la región. Al mismo tiempo, el aprovechamiento de los recursos forestales no maderables también representa una fuente importante de ingresos económicos (CONAFOR 2013).

En el estado, se encuentran solo 84 mil hectáreas bajo manejo, donde el 93.2% es de bosques de coníferas, 6.4% latifoliadas y 0.4% a otras especies. En el anuario estadístico y geográfico del 2015, se reporta un total de 236 378 metros cúbicos en rollo, donde 204 263 m³ corresponde a coníferas, 26 884 m³ latifoliadas, comunes tropicales con 5217 m³, y tan solo 15 m³ de maderas preciosas (cedro y caoba) (INEGI 2015; CONAFOR 2013).

De acuerdo con el reporte, los dos únicos municipios que aprovechan el cedro y la caoba es Ayototlán de Guerrero y Cuetzalan del Progreso, este último fue parte de los municipios incluidos para el presente estudio.

4 LITERATURA CITADA

- Baldeck, CA; Harms, KE; Yavitt, JB; John, R; Turner, BL; Valencia, R; Navarrete, H; Davies, SJ; Chuyong, GB; Kenfack, D. 2013. Soil resources and topography shape local tree community structure in tropical forests. *Proc. R. Soc. B* 2801753:20122532.
- Begon, M; Townsend, CRH; John, L; Colin, RT; John, LH. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. 4th ed. 350 Main Street, Malden, MA 02148-5020, USA 9600 Garsington Road, Oxford OX4 2DQ, UK, Blackwell Publishing Ltd BLACKWELL PUBLISHING.
- Bennett, AF. 2004. Enlazando el paisaje: el papel de los corredores y la conectividad en la conservación de la vida silvestre. IUCN.
- Berry, PE; Guariguata, M; Kattan, G. 2002. Diversidad y endemismo en los bosques neotropicales de bajura. *Ecología y conservación de bosques neotropicales* 1:83-96.
- Boyer, C.R. 2007. Terrenos en disputa. La reglamentación forestal y las respuestas comunitarias en el noreste de Michoacán (1940-2000). En: Bray, D.B., Merino, P.L., Barry, D. 2007

- (eds). Los bosques comunitarios de México: manejo sustentable de paisajes forestales. D.R. Instituto Nacional de Ecología (INE-SEMARNAT). P.51-76.
- Bray, D.B., Merino, P.L., Barry, D. 2007. El manejo comunitario en sentido estricto: las empresas forestales comunitarias de México. En: Bray, D.B., Merino, P.L., Barry, D. 2007 (eds). Los bosques comunitarios de México: manejo sustentable de paisajes forestales. D.R. Instituto Nacional de Ecología (INE-SEMARNAT). P. 21-52.
- Bray, D.B., y L. Merino-Pérez. 2002. The rise of community forestry in Mexico: History, concepts, and lessons learned from twenty-five years of community timber production. Reporte para la Fundación Ford.
- Castilleja, G. 1996. México. En: The Conservation Atlas of Tropical Forests: Te Americas. C.S. Harcourt y J. A. Sayer (ed.). New York. Pp. 193-205.
- Chain-Guadarrama, A; Finegan, B; Vilchez, S; Casanoves, F. 2012. Determinants of rain-forest floristic variation on an altitudinal gradient in southern Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 2805:463-481.
- Chapela, F. (2007). El manejo forestal comunitario indígena en la Sierra de Juárez, Oaxaca. En: Bray, D.B., Merino, P.L., Barry, D. 2007 (eds). Los bosques comunitarios de México: manejo sustentable de paisajes forestales. D.R. Instituto Nacional de Ecología (INE-SEMARNAT). P. 123-146.
- Chapin, FS; Matson, PA; Vitousek, P. 2002. Principles of terrestrial ecosystem ecology. United States of America., Springer Science & Business Media. 398 p.
- Clark, DB. 2002. Los factores edáficos y la distribución de las plantas. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. LUR, Cartago, Costa Rica:193-221.
- Clark, DB; Clark, DA. 2000. Landscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. *Forest Ecology and Management* 1371:185-198.
- Clark, DB; Clark, DA; Read, JM. 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. *Journal of Ecology* (86) 1: pp. 101-112.
- CONABIO. 2010. El Bosque Mesófilo de Montaña en México: Amenazas y Oportunidades para su Conservación y Manejo Sostenible. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México D.F., México. 197 pp.
- CONAFOR (Comisión Nacional Forestal). 2009. Inventario Nacional Forestal y de Suelos. SEMARNAT-CONAFOR. Disponible en línea. <http://www.cnf.gob.mx:8090/snif/portal/>
- CONAFOR (Comisión Nacional Forestal). 2013. Inventario Nacional Forestal y de Suelos. SEMARNAT-CONAFOR. Disponible en línea. <http://www.cnf.gob.mx:8090/snif/portal/>
- Cubbage, F; Davis, R; Rodríguez, D; Frey, G; Mollenhauer, R; Elsin, Y; González-Hernández, I; Albarrán, H; Mercedes, A; Chemor, D. 2013. Competitividad y acceso a mercados de empresas forestales comunitarias en México. Profor, Conafor, Banco Mundial. México. 132p

- Cushman, SA; McGarigal, K; Neel, MC. 2008. Parsimony in landscape metrics: Strength, universality, and consistency. *Ecological Indicators* 85:691-703.
- de la Luz, L; Luis, J; Domínguez-Cadena, R; Medel-Narváez, A. 2012. Florística de la selva baja caducifolia de la Península de Baja California, México. *Botanical Sciences* 902:143-162.
- Fahey, TJ. 2001. Forest ecology. En: S. Levin (ed.). *Encyclopedia of Biodiversity*, Vol. 3. Academic Press, San Diego, pp. 41-51.
- Fahrig, L. 2003. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34:487-515.
- FAO. 2015. Evaluación de los recursos forestales mundiales 2015. Roma. Pp. 261.
- Finegan, B; Palacios, W; Zamora, N; Delgado, D. 2001. Ecosystem-level forest biodiversity and sustainability assessments for forest management. En: Raison, RJ; Brown, AG; Flinn, DW (eds.). *Criteria and indicators for sustainable forest management*. CABI Publishing/IUFRO, Vienna, Austria. Pp. 341-378
- Franco-Gaviria, F; Caballero-Rodríguez, D; Correa-Metrio, A; Pérez, L; Schwalb, A; Cohuo, S; Macario-González, L. 2018. The human impact imprint on modern pollen spectra of the Maya lands. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 70:1
- FSC (Forest Stewardship Council). (2016). *Global FSC Chain of custody certificates: by region*. FSC. P.12
- Granda, V; Finegan, B; Ramos, Z; Detlefsen, G; Molina, A. 2015b. Potencial de manejo de bosques restaurados por sucesión natural secundaria en Guanacaste, Costa Rica: composición, diversidad y especies maderables. Turrialba, Costa Rica, CATIE:
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía) 2015. Anuario estadístico y geográfico de Puebla. INEGI-Gobierno del estado de Puebla. Pp. 830
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía) 2017. Ambiente natural forestal. Disponible en línea. <http://www3.inegi.org.mx/sistemas/temas/default.aspx?s=est&c=21385>
- Jennings, MD. 2000. Gap analysis: concepts, methods, and recent results. *Landscape Ecology* 15: 5–20
- Lamprecht, H. 1990. *Silvicultura en los tropicos*. GTZ. RFA. 335 p.
- López-Arzola. 2007. El empoderamiento del manejo forestal comunitario en Oaxaca. La unión de Comunidades Forestales y Ejidos de Oaxaca, 1985-1996. En: Bray, D.B., Merino, P.L., Barry, D. 2007 (eds.). *Los bosques comunitarios de México: manejo sustentable de paisajes forestales*. D.R. Instituto Nacional de Ecología (INE-SEMARNAT). P. 147-162.
- López-Barrera F. Velázquez, A., Merino, P.L. 2010. Explorando los determinantes del buen manejo forestal comunitario. En: *interciencia*. Vo. 35. Núm. 8. Pp. 560-567.

- Louman, B; Quirós, D; M. Nilsson. 2001. Silvicultura de bosques latifoliados húmedos con énfasis en América Central. Serie Técnica, Manual Técnico No. 46. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 265 p.
- Martínez E., Galindo-Leal C. 2002. La vegetación de Calakmul, Campeche, México: clasificación, descripción y distribución. In: Boletín de la Sociedad Botánica de México. Vol. 71 (diciembre 2002). Pp. 7-32.
- McGarigal, K. 2015. Fragstats Help. 2015. Available online: http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/documents/fragstats_help_4:
- Merino. Pérez, L., Segura-Warnholtz, G. (2007). Las políticas forestales y de conservación y sus impactos en las comunidades forestales de México. En: Bray, D.B., Merino, P.L., Barry, D. 2007 (eds). Los bosques comunitarios de México: manejo sustentable de paisajes forestales. D.R. Instituto Nacional de Ecología (INE-SEMARNAT). Pp. 77-98.
- Millennium Ecosystem Assessment (MEA). 2005. Ecosystems and human well-being: synthesis. Island Press, Washington, D.C.
- Miranda, F., y E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Boletín de la Sociedad Botánica de México 28: 29-179.
- Montagnini, F; Jordan, CF. 2005. Tropical forest ecology: the basis for conservation and management. Springer Science & Business Media.
- Murrieta E., Finegan B., Delgado D., Villalobos R., Campos J.J. 2007 (b). Propuesta para una red de conectividad ecológica en el Corredor Biológica Volcánica Central Talamanca, Costa Rica. En: Recursos Naturales y Ambiente. Vol. 51-52. Pp. 69-76.
- Noss, RF. 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. Conservation biology 44:355-364.
- OCDE (Organización para la Cooperación y el Desarrollo Económico) (2006) Territorial Reviews: The Mesoamerican region: Southeastern Mexico and Central America. OECD Governance series, vol. 2006, no. 5, pp. 1-202 (OCDE edición en línea edición). Paris: Organisation for Economic Co-operation and Development. ISBN 92-64-02191-4. OCLC 67114707. ISSN 1608-0246.
- ODS (Objetivos de Desarrollo Sostenible). 2016. Objetivo 15. Promover el uso sostenible de los ecosistemas terrestres, luchar contra la desertificación, detener e invertir la degradación de las tierras y frenar la pérdida de la diversidad biológica. Consultado en línea. 10 de noviembre de 2016. Disponible en línea: <http://www.un.org/sustainabledevelopment/es/biodiversity/>
- Ramos, BZS; Finegan, B. 2007. Red ecológica de conectividad potencial: estrategia para el manejo del paisaje en el Corredor Biológico San Juan-La Selva. Recursos naturales y ambiente 49-50:

- Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México. 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México 504:
- Rzedowski, J. 2015. Catálogo preliminar de las especies de árboles silvestres de la Sierra Madre Oriental. Flora del Bajío y de regiones adyacentes. Fascículo complementario XXX. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad-Instituto Nacional de Ecología-Comisión Nacional para la Ciencia y la Tecnología. Pátzcuaro, Mich:
- Sesnie, SE; Finegan, B; Gessler, PE; Ramos, Z. 2009. Landscape-Scale Environmental and Floristic Variation in Costa Rican Old-Growth Rain Forest Remnants. *Biotropica* 41:16-26.
- Toledo, VM; Barrera-Bassols, N. 2008. La memoria biocultural: la importancia ecológica de las sabidurías tradicionales. Icaria editorial. Vol. 3.
- Toledo, M; Poorter, L; Peña-Claros, M; Alarcón, A; Balcázar, J; Chuvina, J; Leño, C; Licona, JC; ter Steege, H; Bongers, F. 2011. Patterns and determinants of floristic variation across lowland forests of Bolivia. *Biotropica* 43:405-413.
- Turner, MG; Gardner, RH; O'Neill, RV. 2001. Landscape ecology in theory and practice. Springer.
- Uriarte, M; Canham, CD; Thompson, J; Zimmerman, JK; Murphy, L; Sabat, AM; Fetcher, N; Haines, BL. 2009. Natural disturbance and human land use as determinants of tropical forest dynamics: results from a forest simulator. *Ecological Monographs* 79:423-443.
- Zamora-Crescencio, P; Domínguez-Carrasco, MdR; Villegas, P; Gutiérrez-Báez, C; Manzanero-Acevedo, LA; Ortega-Haas, JJ; Hernández-Mundo, S; Puc-Garrido, EC; Puch-Chávez, R. 2011. Composición florística y estructura de la vegetación secundaria en el norte del estado de Campeche, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 89:27-35.

5 Artículo 1. Estructura y composición de tipos de vegetación y su relación con factores ambientales en la Sierra Nororiental del estado de Puebla, México

Resumen

La presión antropogénica sobre los ecosistemas es uno de los principales factores que determina la coexistencia y el recambio de especies en paisajes heterogéneos. Por ello, el entendimiento de estos procesos dinámicos que determinan el ensamblaje de comunidades juega un papel importante y como base para una gestión sostenible de los ecosistemas. El presente estudio identifica y caracteriza los tipos de bosque en paisajes fragmentados a partir de la estructura, composición y diversidad de especies arbóreas y relaciona los tipos de bosque con factores ambientales y geográficos. El estudio se realizó en 12 municipios de la sierra nororiental del estado de Puebla, México. Se establecieron 40 parcelas temporales de medición de 0.16 ha en un paisaje aproximado de 400 km² con un rango altitudinal de 200 a 1400 msnm. Se registraron e identificaron 127 especies arbóreas ≥ 10 cm DAP. Para lograr los objetivos del trabajo, se utilizaron análisis de clasificación y ordenación (Escalamiento Multidimensional No-métrico), análisis de especies indicadoras, y se calcularon los índices de riqueza y diversidad de especies. Para conocer la proporción de la variación de la composición explicada por las matrices ambientales, geográficas y altitudinales se utilizó partición de la varianza (VarPart). Se identificaron cuatro tipos de bosque y se denominaron de acuerdo con las especies dominantes según el IVI simplificado: bosque de *Celtis caudata*, bosque de *Clethra kenoyeri*, bosque de *Quercus oleoides* y bosque de *Cedrela odorata*. Los índices de diversidad mostraron diferencias significativas; el bosque de *Celtis caudata* fue de menor diversidad, el bosque de *Cedrela odorata* registró valores altos con respecto a los otros bosques. El análisis de partición de la varianza explicó un 33% del total de varianza de la composición de especies, siendo los factores de clima y de espacio los más importantes. El estudio muestra una heterogeneidad espacial del paisaje, por lo que sirve como base para realizar estudios a futuro con el fin de mejorar el entendimiento de los bosques tropicales.

Palabras clave: Bosque mesófilo de montaña, ensamblaje de comunidades, factores geográficos y espaciales, gestión sostenible.

Summary

Anthropogenic pressure on ecosystems determines the coexistence and replacement of species in a heterogeneous landscape. Therefore, the understanding of these dynamic processes that determine the assembly of communities plays an important role and as a basis for a sustainable management of ecosystems. The objective of this study is to i) Identify and characterize forest types present in fragmented landscapes based on the structure, composition and diversity of tree species and ii) Identify the relationship between forest types with environmental and geographic factors. The study was conducted in 12 municipalities of the northeastern highlands of the state of Puebla, Mexico. 40 temporary measurement plots of 0.16 ha were established in an approximately 400 km² landscape with an altitudinal range of 200 to 1400 meters above sea level. 127 tree species >10cm DAP were registered and identified. To achieve the objectives of the work, classification and ordering analysis (Non-metric Multidimensional Scaling), analysis of indicator species was used, and indices of species richness and diversity were calculated. To know the proportion of the variation of the composition explained by the environmental, geographic and altitudinal matrices, variance partitioning (VarPart) was used. Four types of forest were identified and named according to the dominant species according to the simplified IVI: Forest of *Celtis caudata*, forest of *Clethra kenoyeri*, forest of *Quercus oleoides* and forest of *Cedrela odorata*. The diversity indexes showed significant differences, the forest of *Celtis caudata* was of less diversity, the forest of *Cedrela odorata* registered high values with respect to the other forests. The variance partition analysis explained 33% of the total variance of the species composition, with climate and space factors being the most important. The study shows a spatial heterogeneity of the landscape, which is why it serves as a basis for carrying out future studies to improve the understanding of tropical forests.

Key words: Tropical cloud forest, community assemblage, geographical and spatial factors, sustainable management.

5.1 Introducción

La caracterización de la vegetación a nivel de paisaje ha sido, en los últimos años, una contribución fundamental para la conservación y manejo de bosques tropicales (Finegan *et al.* 2001; Chisholm *et al.* 2013). Gracias a ello se ha demostrado con bases científicas que la composición y estructura de los bosques están relacionadas por diversos factores (Sesnie *et al.* 2009; Chain-Guadarrama *et al.* 2012; Granda *et al.* 2015b). La composición de especies y estructura de los bosques está relacionado con factores ambientales, edáficos, geográficos, altitudinales, así como de perturbaciones naturales y antropogénicas (Begon *et al.* 2006; Sesnie *et al.* 2009).

La perturbación antropogénica, se ha considerado como uno de los factores más importantes que influyen en la transformación acelerada de los bosques tropicales. La fragmentación de bosques a nivel de paisaje (Mcgarigal 2015) da lugar a un mosaico de asentamientos humanos, tierras de cultivo o de pastura y fragmentos dispersos de ecosistemas naturales (Gaston 2000; Uriarte *et al.* 2009; Wright *et al.* 2009; Zamora-Crescencio *et al.* 2011; Crist *et al.* 2017).

La fragmentación de los bosques de manera directa influye negativamente en la provisión de los servicios ecosistémicos hacia la sociedad: regulación del agua, belleza escénica, provisión de madera, alimentos, entre otros (Gaston 2000; Uriarte *et al.* 2009; Wright *et al.* 2009; Zamora-Crescencio *et al.* 2011; Crist *et al.* 2017).

En este sentido, la caracterización de la vegetación ha tomado relevancia en las últimas décadas, en primera instancia reconocer que existe la necesidad de conocer el estado de conservación de la biodiversidad, y en segunda, permite identificar pautas para mejorar la gestión de los recursos naturales (Finegan *et al.* 2001; Calderón-Aguilera *et al.* 2012).

Para México, la heterogeneidad del medio físico ha favorecido el desarrollo de una alta riqueza biológica en una gran variedad de ecosistemas y tipos de vegetación (Espinosa *et al.* 2008). Uno de los ecosistemas de interés y que ha empezado a estudiarse más intensamente en los últimos 20 años es el bosque mesófilo de montaña o bosque de niebla (Williams-Linera 2015).

Esto se debe en gran medida, a la importancia que representa por la alta riqueza de especies que mantiene en relación con la superficie que ocupa (Calderón-Aguilera *et al.* 2012; Williams-Linera 2015). Además, por estar restringida a tan solo el 1% del territorio mexicano y su alta amenaza debido al cambio climático, la tala ilegal y el cambio en el uso de suelo (Williams Linera *et al.* 2002; Calderón-Aguilera *et al.* 2012).

Particularmente la sierra nororiental del estado de Puebla no está exenta de estas acciones. Las pocas investigaciones realizadas muestran una reducción acelerada de bosques. Alcántara-Ayala *et al.* (2006) analizaron el cambio en el uso de suelo en la sierra norte de Puebla y encontraron una extensión de 2688 km² sin cobertura boscosa en 1989 a 3496 km² para 1999, esto sugiere que, en un lapso de 10 años hubo una reducción de cobertura boscosa de ±809 km².

Aunado a las condiciones fisiográficas de la región que se caracteriza con pendientes muy fuertes, así como, la frecuencia e intensidad de huracanes, ciclones y depresiones tropicales, genera un aumento a la susceptibilidad de la región ante desastres naturales (Alcantara-Ayala 2004).

Es por ello que existe una necesidad apremiante de desarrollar e implementar directrices basada en estudios científicos que contribuyan a definir potencialmente la gestión sostenible de los ecosistemas (Finegan *et al.* 2001; Alcantara-Ayala 2004), de ahí que la presente investigación busca iniciar la construcción de las primeras bases para estas acciones, planteando los siguientes objetivos: a) identificar y caracterizar tipos de bosque presentes a partir del estudio de estructura, composición y diversidad de especies arbóreas en paisajes fragmentados, así como, b) identificar la relación entre los tipos de bosque con los factores ambientales, en la sierra nororiental del estado de Puebla, México.

5.2 Área de estudio

La zona de estudio comprende una superficie aproximada de 400 km². Se encuentra entre las coordenadas 20° 06' 52''-20° 57' 37'' N y 97° 29' 23''-97°42' 29'' W y abarca 12 municipios del estado de Puebla: Zapotitlán de Méndez, Xochitlan de Vicente Suarez, Hueytlalpan, Olintla, Atlequizayan, Ixtepec, Caxhuacan, Huehuetla, Tuzamapan, Jonotla, Zoquiapan y Cuetzalan del Progreso (Fig. 1). De acuerdo con el sistema de clasificación climática de Köppen, modificado por García (1964) para la república mexicana, la zona cuenta con dos tipos de climas: (A) C (fm) semicálido húmedo, con temperatura media anual entre 18 °C - 22 °C; y A(f) Cálido húmedo, temperatura media anual entre 22 °C - 26 °C. La topografía es accidentada, el gradiente altitudinal mínimo de 200 msnm con un máximo de 1400 msnm (Alcantara-Ayala 2004; García 2004).

La precipitación anual presenta un rango de 1000 a 3000 mm, lo que favorece el desarrollo de bosque mesófilo de montaña y selva alta perennifolia (García 2004; Rzedowski 2006)

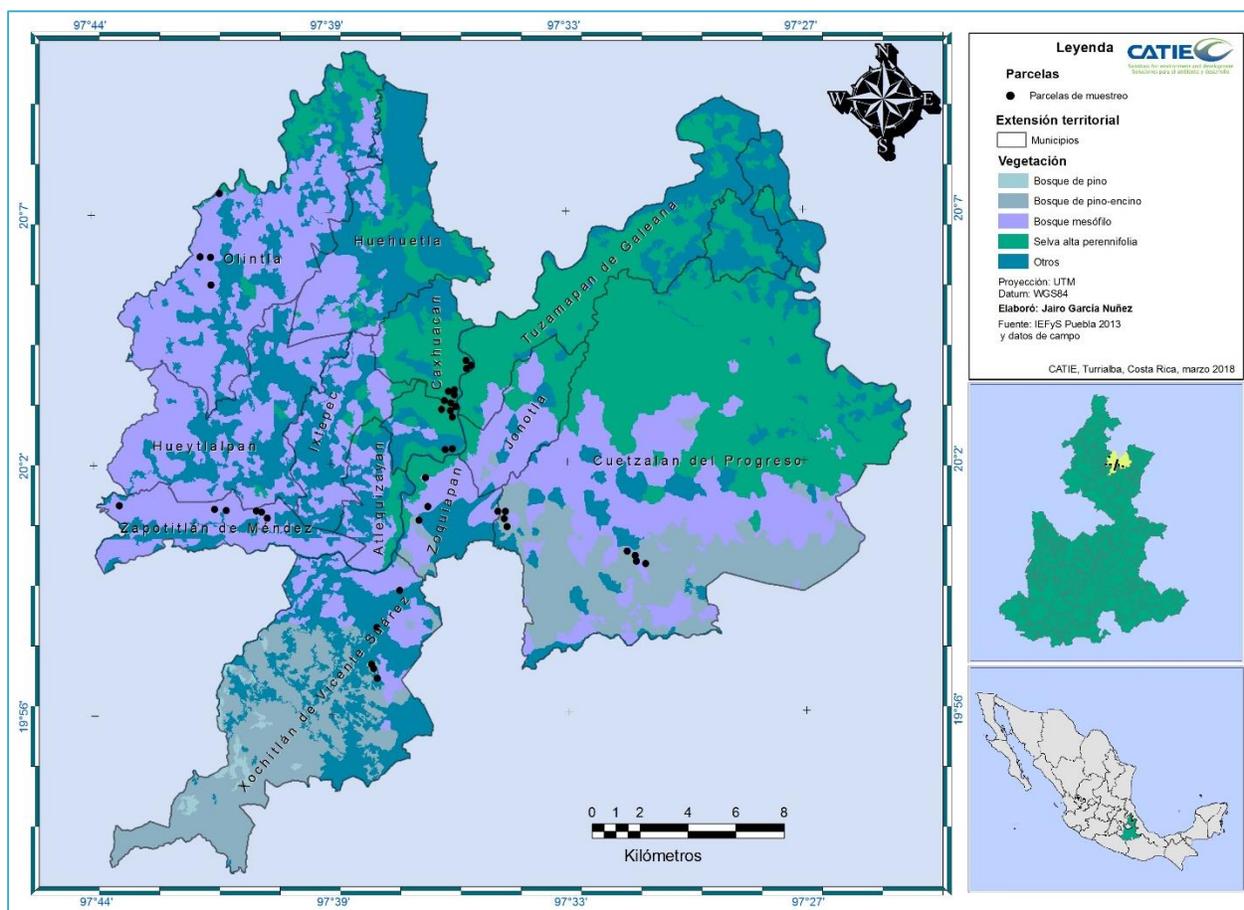


Figura 1.- Zona de estudio y ubicación en el espacio de las parcelas temporales de muestreo.

5.3 Metodología

5.3.1 Muestreo de campo

Se instaló un total de 40 parcelas circulares temporales de 1600 m² (0.16 ha), utilizando la metodología propuesta por SEMARNAT-CONAFOR para el Inventario Nacional Forestal y de Suelos (INFyS; anexo 1b Procedimiento de muestreo Versión 15.8 2015). La distribución de las parcelas se determinó en campo de acuerdo con los siguientes criterios: accesibilidad, rango altitudinal, fragmentos de bosque que presentaran poca perturbación antropogénica, como el caso de aprovechamiento de madera y, la más importante, que los propietarios de las parcelas ofrecieran su consentimiento para llevar a cabo las mediciones. Para asumir la confiabilidad e independencia de datos, en cada fragmento de bosque se estableció al menos dos parcelas (1600 m²) a una distancia igual o mayor a 300 metros entre puntos. Para minimizar el efecto de borde se procuró que las parcelas estuvieran ubicadas al menos a 150 metros a partir del borde de cada fragmento.

Los criterios mínimos que debían cumplir los fragmentos de los bosques naturales fueron los utilizados por Sesnie *et al.* (2009); Chain-Guadarrama *et al.* (2012); Granda *et al.* (2015b), es decir: el bosque tenía que mantener un nivel bajo de intervención forestal con la finalidad de minimizar los cambios en la composición y estructura del bosque; los fragmentos debían ser iguales o mayores

a 40 hectáreas; y la accesibilidad al bosque debía ser posible con los recursos disponibles para el trabajo.

5.3.2 Variables ambientales y de suelo

En todas las parcelas se tomaron puntos geográficos y altitud con la ayuda de un GPS (Garmin Montana®650), asimismo, datos sobre pendiente con un clinómetro SUUNTO, y datos sobre la ubicación en la pendiente de acuerdo con lo propuesto por Delgado y Finegan (1999) y el grado de pedregosidad del sustrato.

En las parcelas se midieron todos los árboles con diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 10 cm, forma de copa siguiendo la metodología de Pinelo Morales (2000). Todos los individuos encontrados fueron identificados con nombre local y a nivel de especie. Las especies más comunes fueron identificadas en campo y para las que no pudieron identificarse en campo, se colectaron muestras para su identificación en el herbario XAL del Instituto de Ecología A.C. (INECOL) sede central en Xalapa, Veracruz, México.

5.3.3 Análisis de los datos

5.3.3.1 Identificación de tipos de bosque

Con la información recabada en la fase de campo se creó una base de datos en Excel V2016. Se calculó el Índice de Valor de Importancia (IVI) simplificado para cada especie dentro de las parcelas, sumando la abundancia y la dominancia relativa. Este índice permitió determinar el peso ecológico de cada especie dentro del bosque correspondiente (Lamprecht, 1990). El cálculo se hizo con el apoyo del programa InfoStat V2012 (Di Rienzo *et al.* 2012). Asimismo, se calculó la abundancia de cada una de las especies dentro de las parcelas. Se sometieron los datos a una transformación a *Hellinger* con la ayuda de QEco V.1.0.0 (Di Rienzo *et al.* 2010). La transformación tiene la finalidad de estandarizar la información. Posteriormente se realizó el análisis de conglomerados con la tabla de IVI simplificado, método *Ward* y distancia euclídea.

Un análisis de especies indicadoras (IVS) para cada conglomerado fue realizado utilizando el programa QEco V.1.0.0. (Di Rienzo *et al.* 2010) a través de la librería de *Indicspecies* en R (De Cáceres *et al.* 2010). El procedimiento selecciona el máximo valor de asociación de especies con los tipos de bosque identificados y luego lo somete a una prueba de significancia (p-valor ≤ 0.05) basada en permutaciones (1000). Las especies indicadoras a) reflejan el estado biótico o abiótico del ambiente, b) dan evidencia de los impactos del cambio ambiental c) indican la diversidad de especies, taxones o comunidades dentro de un área y d) muestra las especies asociadas para cada tipo de bosque identificado (Dufrene y Legendre 1997; Niemi y McDonald 2004; De Cáceres *et al.* 2010).

Luego se realizó un análisis de ordenación a través del *Non-Metric Multidimensional Scaling* (NMS, Escalamiento Multidimensional No-métrico) que permite visualizar y explorar la posición relativa de un conjunto de individuos en un plano dado por un perfil multivariado (Cox y Cox

2000). Para este análisis se utilizó de nuevo la transformación *Hellinger*, y como medida de similitud, la distancia *Euclídea* con tres ejes.

Para probar si existen diferencias entre tipos de bosque, se realizó el análisis de similitud (ANOSIM), en donde las medias en composición de especies es igual entre dos o más grupos y la hipótesis alternativa que al menos un par de grupos difieren (Clarke 1993). En este caso, se usó la tabla de abundancias, la corrección de p-valor ajustado fue *SidakSS*, y la medida de distancia *Bray-Curtis* con 1000 permutaciones.

Para el cálculo de la riqueza de especies e índices de diversidad de Shannon, Simpson y α de Fisher de las parcelas se utilizó el programa de EstimateS Versión 9.1.0. Para determinar la diferencia de medias entre los tipos de bosque se procedió a realizar el Análisis de Varianza (ANOVA) como método de comparación LSD de Fisher al 95% de confianza, bajo el programa de InfoStat V2012 (Di Rienzo *et al.* 2012).

Para los cuatro tipos de bosque definidos por los procedimientos anteriores se estimó una curva de rarefacción de especies basada en individuos iNEXT. Este procedimiento utiliza datos de abundancia o incidencias para las estimaciones de las curvas de acumulación de especies y sus intervalos de confianza (Colwell *et al.* 2012; Chao y Jost 2012; Chao *et al.* 2014; Hsieh *et al.* 2016). Para el análisis se utilizaron los números de Hill, donde el valor “0” indica riqueza de especies, “1” el índice de Shannon y “2” la inversa del índice de Simpson (Hill 1973; Hsieh *et al.* 2016). Para obtener la riqueza de especies se tomó en cuenta el número “0”, con 1000 permutaciones a un nivel de confianza del 95%. Para la curva de rarefacción basado por área muestreada se usó el programa EstimateS Versión 9.1.0. en donde se utiliza información basado en abundancias (Colwell *et al.* 2004).

Asimismo, para visualizar la acumulación de especies por clase diamétrica por tipo de bosque, se estableció un rango diamétrico de 10 cm de DAP. Para el cálculo de medias y el error estándar se utilizó el programa InfoStat V2012 (Di Rienzo *et al.* 2012).

5.3.3.2 Variables ambientales, espacio y altitud con relación a la composición florística

Para generar matrices de valores ambientales y espaciales a ser utilizadas en el análisis de partición de la varianza, se utilizaron los siguientes procedimientos.

Para variables cuantitativas que representan las relaciones espaciales entre las parcelas, (Borcard y Legendre 2002) se realizó el análisis de coordenadas principales de matrices de proximidad (PCNM por sus siglas en inglés), donde las coordenadas geográficas de las parcelas de muestreo se convirtieron en una matriz de distancia geográfica, mediante la transformación logarítmica y con una distancia euclídea. Con ello se detectó los autovectores positivos con una explicación significativa ($P < 0.05$) que describen autocorrelación espacial positiva y estructura espacial a diferentes escalas (Borcard y Legendre 2002; Dray *et al.* 2006; Legendre y Legendre 2012).

Con el procedimiento de *Forward Selection* se seleccionaron los PCNM's con mayor peso sobre la composición de especies, utilizando la transformación Hellinger de 1000 permutaciones aleatorizadas (Valor $Alpha= 0.005$). Los PCNMs seleccionados fueron utilizados en la partición de la varianza.

Para los datos ambientales (temperatura y precipitación) se utilizaron variables bioclimáticas de WorldClim en un periodo de 1950-2000, la resolución espacial es de un kilómetro cuadrado (30 arco-segundos) (Hijmans *et al.* 2005). De las 19 variables bioclimáticas se extrajo el valor del pixel correspondiente a la ubicación de las parcelas de muestreo, este procedimiento se realizó bajo el programa de ArcGis 10.2. Los datos se estandarizaron, posteriormente, se seleccionaron siete variables bioclimáticas ecológicamente más importantes. Luego se sometieron al procedimiento de *Forward selection* con 1000 permutaciones (Valor $Alpha= 0.05$), lo que permitió seleccionar las variables ambientales estadísticamente significativas.

Para calcular la fracción de la variación en la composición de especies (matriz de respuesta) explicada por las variables explicativas individualmente (matrices de variables climáticas, espaciales (PCNMs) y altitud) o de forma simultánea se usó el método de partición de la varianza (VarPart) (Borcard *et al.* 1992). Estos análisis se llevaron a cabo en el programa QEco V.1.0.0. (Di Rienzo *et al.* 2010).

5.4 Resultados

5.4.1 Resultados generales

Un total de 2512 individuos ≥ 10 cm de DAP fueron censados en las 40 parcelas (1600 m² por parcela) de la sierra nororiental del estado de Puebla, México. Se encontraron 52 familias, 90 géneros y 127 especies. Un total de 14 individuos (0.5% del total) no fueron identificados a nivel de especie debido a que al momento de la colecta se encontraban infértiles. De estos, 11 individuos fueron identificados a nivel de familia y tres a nivel de género.

La familia con el mayor número de individuos fue *Euphorbiaceae*, seguido por *Melastomataceae*. Mientras que los géneros más abundantes fueron *Alchornea* (Euphorbiaceae), *Clethra* (Clethraceae) y *Celtis* (Cannabaceae). En cuanto a especies, la que registró el mayor número de individuos fue *Alchornea latifolia*, seguida de *Clethra kenoyeri* y *Celtis caudata*.

5.4.2 Composición y caracterización de los tipos de bosque

Se identificaron cuatro tipos de bosque de acuerdo con el análisis de conglomerados. Ocho parcelas conformaron el primer tipo de bosque, denominado como bosque de *Celtis caudata* y se ubicaron en un rango altitudinal de 921 a 1190 msnm.

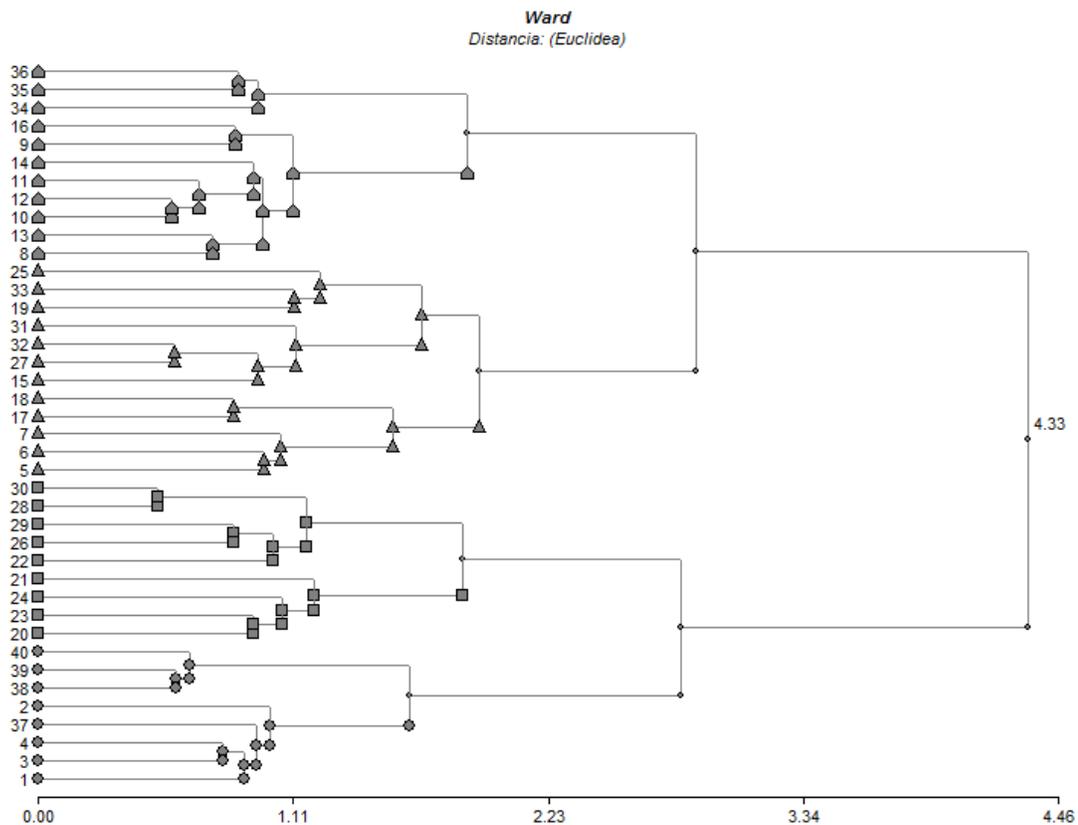


Figura 2.- Dendrograma mostrando cuatro grupos de acuerdo con los valores de IVI simplificado mediante el análisis de conglomerados: **circulo:** Bosque de *Celtis caudata*; **cuadrado:**

bosque de *Clethra kenoyeri*; **triángulo**: bosque de *Quercus oleoides*; **pentágono**: bosque de *Cedrela odorata*.

El segundo tipo de bosque (bosque de *Clethra kenoyeri*), con nueve parcelas se encontró a una altitud de 1022-1359 msnm. El tercer grupo como bosque de *Quercus oleoides* con 12 parcelas presentes un rango altitudinal de 334- 1072 msnm y, finalmente, el cuarto tipo (bosque de *Cedrela odorata*) con 11 parcelas ubicándose a altitudes entre 285 a 720 msnm. (Fig. 2 y 7).

Dentro de cada grupo se identificaron las diez especies con el mayor peso ecológico con base al IVI simplificado. En el Cuadro 1 se presenta la proporción en porcentaje para las diez especies más importantes por cada tipo de bosque.

Cuadro 1.- Especies con Índice de Valor de Importancia (IVI) simplificado para cada tipo de bosque.

Especies	Abundancia relativa	Dominancia relativa	IVI	IVI %
Bosque <i>C. caudata</i>				
<i>Celtis caudata</i>	1.66	3.77	5.43	33.9
<i>Clethra kenoyeri</i>	0.96	0.91	1.87	11.7
<i>Cecropia obtusifolia</i>	1.00	0.63	1.63	10.2
<i>Gymnanthes longipes</i>	0.63	0.40	1.03	6.4
<i>Alchornea latifolia</i>	0.47	0.37	0.84	5.3
<i>Trema micrantha</i>	0.32	0.24	0.56	3.5
<i>Dendropanax arboreus</i>	0.21	0.09	0.30	1.9
<i>Heliocarpus appendiculatus</i>	0.18	0.12	0.30	1.8
<i>Calatola mollis</i>	0.23	0.06	0.28	1.8
<i>Clarisia biflora</i>	0.17	0.09	0.26	1.6
10 Especies	5.82	6.68	12.50	78.2
31 Especies	2.18	1.32	3.50	21.9
41 Especies	8.00	8.00	16.00	100.0
Bosque <i>C. kenoyeri</i>				
<i>Clethra kenoyeri</i>	1.09	1.14	2.23	12.4
<i>Liquidambar styraciflua</i>	0.68	1.25	1.94	10.8
<i>Alnus acuminata subsp. arguta</i>	0.89	0.88	1.77	9.8
<i>Gymnanthes longipes</i>	0.74	0.49	1.23	6.8
<i>Heliocarpus appendiculatus</i>	0.38	0.52	0.89	4.9
<i>Turpinia insignis</i>	0.52	0.34	0.87	4.8
<i>Trema micrantha</i>	0.47	0.28	0.75	4.2
<i>Robinsonella hintonii</i>	0.34	0.39	0.72	4.0
<i>Saurauia scabrida</i>	0.27	0.32	0.59	3.2
<i>Juglans regia</i>	0.20	0.28	0.48	2.7
10 Especies	5.56	5.90	11.46	63.7
47 Especies	3.44	3.10	6.54	36.4
57 Especies	9.00	9.00	18.00	100.0
Bosque <i>Q. oleoides</i>				
<i>Alchornea latifolia</i>	1.87	2.07	3.93	16.4

<i>Quercus oleoides</i>	1.34	2.52	3.86	16.1
<i>Spondias mombin</i>	0.47	1.00	1.47	6.1
<i>Pinus strobus var. chiapensis</i>	0.46	0.60	1.05	4.4
<i>Miconia hemenostigma</i>	0.63	0.27	0.89	3.7
<i>Syzygium jambos</i>	0.52	0.27	0.79	3.3
<i>Perrotetia ovata</i>	0.41	0.29	0.70	2.9
<i>Conostegia xalapensis</i>	0.35	0.31	0.66	2.8
<i>Quercus corrugata</i>	0.20	0.34	0.54	2.2
<i>Trophis oxyphyllaria</i>	0.18	0.29	0.47	1.9
10 Especies	6.42	7.95	14.36	59.9
55 Especies	5.58	4.05	9.64	40.1
65 Especies	12.00	12.00	24.00	100.0
Bosque <i>C. odorata</i>				
<i>Cedrela odorata</i>	0.59	2.11	2.70	12.3
<i>Tapirira mexicana</i>	0.97	0.88	1.85	8.4
<i>Miconia hemenostigma</i>	0.90	0.60	1.50	6.8
<i>Alchornea latifolia</i>	0.70	0.74	1.44	6.5
<i>Cupania dentata</i>	0.77	0.66	1.43	6.5
<i>Pleuranthodendron lindenii</i>	0.89	0.36	1.25	5.7
<i>Inga edulis</i>	0.76	0.44	1.20	5.5
<i>Heliocarpus appendiculatus</i>	0.45	0.44	0.89	4.0
<i>Brosimum alicastrum</i>	0.24	0.43	0.68	3.1
<i>Cecropia obtusifolia</i>	0.33	0.33	0.65	2.9
10 Especies	6.60	6.98	13.58	61.7
48 Especies	4.40	4.02	8.42	38.2
58 Especies	11.00	11.00	22.00	100.0

En el cuadro 2 se muestra las especies indicadoras con un Valor Indicador (VI) estadísticamente significativas ($P < 0.05$).

Con los valores obtenidos en el IVI (Cuadro 1) se nombró a los tipos de bosque de acuerdo con el mayor valor dentro de las diez especies ecológicamente más representativas identificadas y las especies indicadoras como las principales asociaciones por cada tipo de bosque (Cuadro 2).

El primer grupo fue *C. caudata* asociado con siete especies indicadoras significativas: *Cecropia obtusifolia*, *Dendropanax arboreus*, *Calatola mollis*, *Virola guatemalensis*, *Fraxinus uhdei*, *Billia hippocastanum* y *Nectandra salicifolia*.

El grupo 2 mantuvo 57 especies en total, se denominó como bosque de *Clethra kenoyeri* que representó el 12.4% del IVI asociado con 20 especies (Cuadro 2).

Cuadro 2. Relación de especies indicadoras para cada tipo de bosque de acuerdo con el Valor Indicador (P<0.05).

Especies	Bosque		p-value
	Bosque <i>C. caudata</i>		
<i>Celtis caudata</i>	1	1.00	0.001
<i>Cecropia obtusifolia</i>	1	0.83	0.001
<i>Dendropanax arboreus</i>	1	0.61	0.004
<i>Oreopanax xalapensis</i>	1	0.61	0.009
<i>Calatola mollis</i>	1	0.55	0.022
<i>Virola guatemalensis</i>	1	0.50	0.035
<i>Fraxinus uhdei</i>	1	0.50	0.035
<i>Billia hippocastanum</i>	1	0.50	0.038
<i>Nectandra salicifolia</i>	1	0.50	0.043
	Bosque <i>C. kenoyeri</i>		
<i>Alnus acuminata</i> subsp. <i>arguta</i>	2	0.93	0.001
<i>Clethra kenoyeri</i>	2	0.78	0.002
<i>Ilex valeri</i>	2	0.75	0.001
<i>Liquidambar styraciflua</i>	2	0.73	0.001
<i>Turpinia insignis</i>	2	0.67	0.005
<i>Sommeria arborescens</i>	2	0.67	0.004
<i>Telanthophora grandifolia</i>	2	0.64	0.005
<i>Gymnanthes longipes</i>	2	0.64	0.026
<i>Bernardia interrupta</i>	2	0.58	0.015
<i>Raphanea juerjuensi</i>	2	0.58	0.015
<i>Robinsonella hintonii</i>	2	0.58	0.015
<i>Inga vera</i> subsp. <i>vera</i>	2	0.58	0.016
<i>Styrax glabrescens</i>	2	0.58	0.016
<i>Rhamnus ellipsoidea</i>	2	0.58	0.016
<i>Viburnum ciliatum</i>	2	0.58	0.016
<i>Cinnamomun effusum</i>	2	0.58	0.016
<i>Symplocos matudae</i>	2	0.58	0.017
<i>Palicourea padifolia</i>	2	0.56	0.031
<i>Saurauia scabrida</i>	2	0.55	0.041
<i>Zanthoxylum fagara</i>	2	0.53	0.037
<i>Gymnanthes riparia</i>	2	0.53	0.049
	Bosque <i>Q. oleoides</i>		
<i>Quercus oleoides</i>	3	0.73	0.003
<i>Syzygium jambos</i>	3	0.66	0.012
<i>Spondias mombin</i>	3	0.63	0.011
<i>Quercus corrugata</i>	3	0.58	0.010
<i>Quercus sapotiiifolia</i>	3	0.50	0.043
<i>Nectandra cuspidata</i>	3	0.50	0.043
	Bosque <i>C. odorata</i>		
<i>Cupania dentata</i>	4	0.94	0.001
<i>Pleuranthodendron lindenii</i>	4	0.87	0.001
<i>Pimenta dioica</i>	4	0.80	0.001

<i>Inga edulis</i>	4	0.80	0.001
<i>Cedrela odorata</i>	4	0.79	0.001
<i>Castilla elastica</i>	4	0.74	0.002
<i>Tapirira mexicana</i>	4	0.73	0.007
<i>Stemmadenia donnel-smithii</i>	4	0.72	0.001
<i>Ocotea puberula</i>	4	0.72	0.001
<i>Byrsonima crassifolia</i>	4	0.71	0.005
<i>Byrsonima cotinifolia</i>	4	0.69	0.004
<i>Miconia hemenostigma</i>	4	0.63	0.023
<i>Miconia trinervia</i>	4	0.63	0.024
<i>Cestrum nocturnum</i>	4	0.60	0.004
<i>Croton draco</i>	4	0.60	0.036
<i>Inga punctata</i>	4	0.52	0.019
<i>Citrus sinensis</i>	4	0.52	0.024
<i>Brosimum alicastrum</i>	4	0.52	0.025
<i>Licania platypus</i>	4	0.52	0.028
<i>Pouteria sapota</i>	4	0.52	0.032
<i>Bernardia mexicana</i>	4	0.50	0.046
<i>Ficus apollinaris</i>	4	0.49	0.044

Las diez especies más importantes del grupo tres de un total de 65 especies representó el 59.85%, se definió como bosque de *Quercus oleoides* asociado con *Syzygium jambos*, *Spondias mombin*, *Q. corrugata*, *Q. sapotifolia* y *Nectandra cuspidata*.

Para la última agrupación como bosque de *Cedrela odorata*, asociándose *Pleuranthodendron lindenii*, *Pimenta dioica*, *Inga edulis*, *Castilla elastica*, *Tapirira mexicana*, *Stemmadenia donnel-smithii*, *Ocotea puberula*, *Byrsonima crassifolia*, *Byrsonima cotinifolia*, *Miconia hemenostigma*, *Miconia trinervia*, *Cestrum nocturnum*, *Croton draco*, *Inga punctata*, *Citrus sinensis*, *Brosimum alicastrum*, *Licania platypus*, *Pouteria sapota*, *Bernardia mexicana* y *Ficus apollinaris*.

La prueba de hipótesis en cuanto a composición con el análisis de similitud (ANOSIM), muestra diferencias significativas entre los tipos de bosque identificados ($r=0.45$; $P<0.0001$). De acuerdo con la corrección de SidakSS los cuatro tipos de bosque difieren cada uno del otro en composición de especies (Cuadro 3).

Cuadro 3.- ANOSIM entre cada tipo de bosque ($p<0.05$).

Grupo [i]	Grupo [j]	R	p-value	SidakSS
1	2	0.7144	0.0010	0.0060
1	3	0.5007	0.0010	0.0060
1	4	0.9689	0.0010	0.0060
2	3	0.6487	0.0010	0.0060
2	4	0.9759	0.0010	0.0060
3	4	0.4207	0.0010	0.0060

El análisis de ordenación NMS ajustado con tres ejes (*Stress*= 14.35), permitió visualizar la agrupación de los tipos de bosque identificados en el análisis de conglomerados y del análisis de las especies indicadoras.

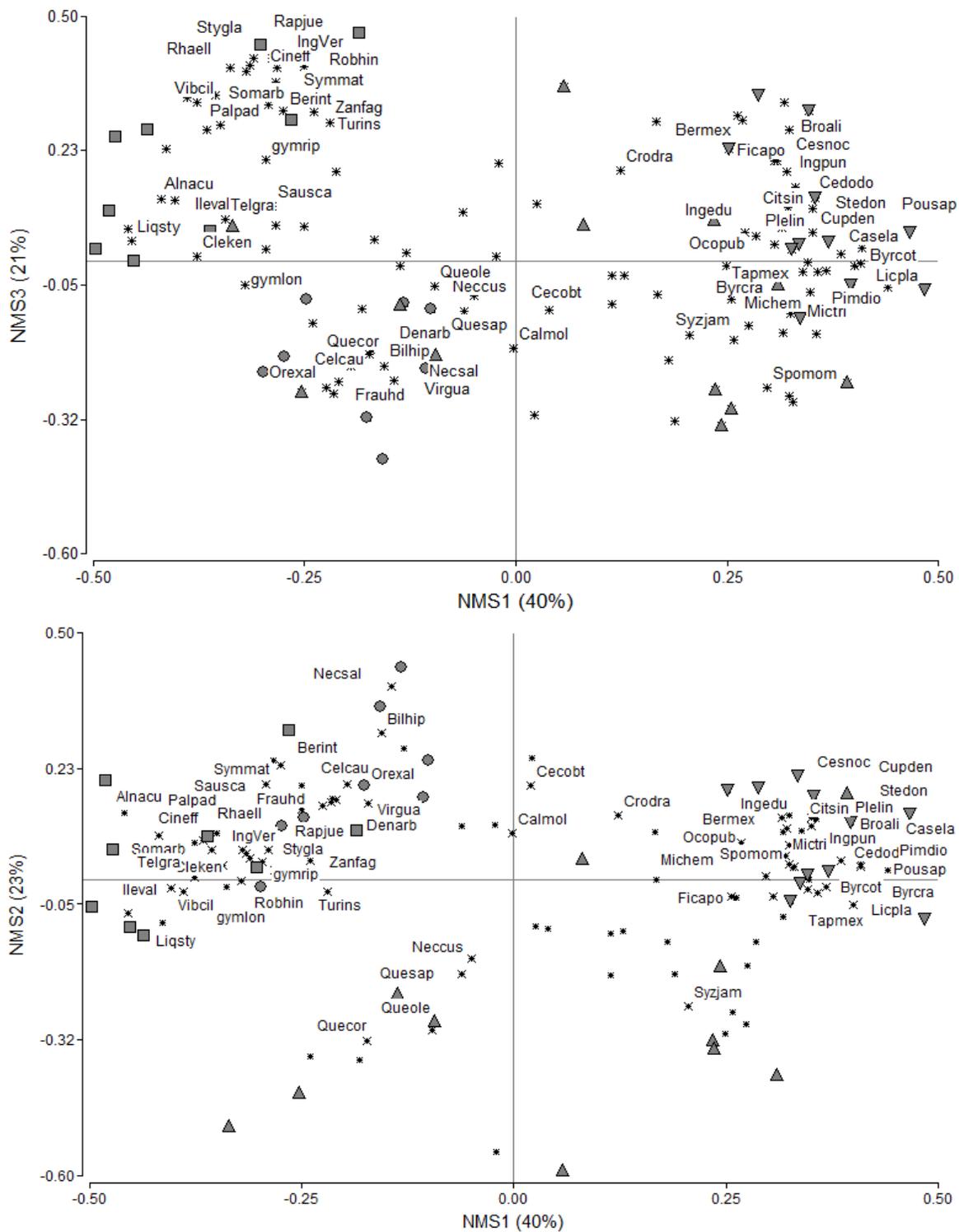


Figura 3.- Posición relativa de parcelas representando los tipos de bosque y las especies indicadoras (parcelas 0.16 ha) **circulo**: Bosque de *Celtis caudata*; **cuadrado**: Bosque de *Clethra kenoyeri*; **triángulo**: Bosque de *Quercus oleoides*; **pentágono**: Bosque de *Cedrela odorata*. *Celtis*

caudata (Celcau), *Cecropia obtusifolia* (Cecobt), *Dendropanax arboreus* (Denarb), *Oreopanax xalapensis* (Orexal), *Calatola mollis* (Calmol), *Virola guatemalensis* (Virgua), *Fraxinus uhdei* (Frauhd), *Billia hippocastanum* (Bilhip), *Nectandra salicifolia* (Necsal), *Alnus acuminata* subsp. *arguta* (Alnacu), *Clethra kenoyeri* (Cleken), *Ilex valeri* (Ileval), *Liquidambar styraciflua* (Liqsty), *Turpinia insignis* (Turins), *Sommeria arborescens* (Somarb), *Telanthophora grandifolia* (Telgra), *Gymnanthes longipes* (Gymlon), *Bernardia interrupta* (Berint), *Raphanea juerjuensi* (Rapjue), *Robinsonella hintonii* (Robhin), *Inga vera* subsp. *vera* (Ingver), *Styrax glabrescens* (Stygla), *Rhamnus ellipioidea* (Rhaell), *Viburnum ciliatum* (Vibcil), *Cinnamomum effusum* (Cineff), *Symplocos matudae* (Symmat), *Palicourea padifolia* (Palpad), *Saurauia scabrida* (Sausca), *Zanthoxylum fagara* (Zanfag), *Gymnanthes riparia* (Gymrip), *Quercus oleoides* (Queole), *Syzygium jambos* (Syzjam), *Spondias mombin* (Spomom), *Quercus corrugata* (Quecor), *Quercus sapotifolia* (Quesap), *Nectandra cuspidata* (Quecus), *Cupania dentata* (Cupden), *Pleuranthodendron lindenii* (Plelin), *Pimenta dioica* (Pimdio), *Inga edulis* (Ingedu), *Cedrela odorata* (Cedodo), *Castilla elastica* (Casela), *Tapirira mexicana* (Tapmex), *Stemmadenia donnel-smith* (Stedon), *Ocotea puberula* (Ocopub), *Byrsonima crassifolia* (Byrcra), *Byrsonima cotinifolia* (Byrcot), *Miconia hemenostigma* (Michem), *Miconia trinervia* (Mictri), *Cestrum nocturnum* (Cesnoc), *Croton draco* (Crodra), *Inga punctata* (Ingpun), *Citrus sinensis* (Citsin), *Brosimum alicastrum* (Broali), *Licania platypus* (Licpla), *Pouteria sapota* (Pousap), *Bernardia mexicana* (Bermex), *Ficus apollinaris* (Ficapo)

El NMS1 (40%) y el NMS 2 (23%) explicaron el 63% de la varianza de los datos. El bosque de *C. odorata* agrupa parcelas con valores positivos sobre el eje uno, mientras que el bosque de *C. caudata* y *C. kenoyeri* mantienen su agrupación con valores negativos sin una clara diferencia entre dos tipos de bosque. Por su parte, el las parcelas del bosque de *Q. oleoides* no muestran una agrupación clara en la gráfica de ordenación (Fig. 3a).

El NMS1 (40%) con el NMS3 (21%) explica el 61 % y se visualiza una mejor agrupación de los bosques de *C. caudata*, *C. kenoyeri* (Fig. 3 b). Dicha agrupación de *C. caudata* y *C. kenoyeri* no es posible visualizar en el NMS1-NMS2. Adem reafirma la distribución aleatoria del bosque de *Q. oleoides*.

5.4.3 Estructura y diversidad de los tipos de bosque

El análisis de varianza sobre riqueza de especies (Cuadro 4), muestra diferencias significativas en las medias de especies en al menos dos tipos de bosque. El bosque de *C. odorata* no tiene diferencia significativa con el bosque de *C. kenoyeri*, no obstante, tiene mayor riqueza de especies que con los bosques de *C. caudata* y *Q. oleoides*.

Cuadro 4.- Riqueza e índices de diversidad (medias \pm error estándar para los cuatro tipos de bosque y la prueba de comparación de LSD de Fisher ($\alpha=05$) con base a datos de parcelas de 0.16 ha).

Índices	B. <i>Celtis caudata</i>	B. <i>Clethra kenoyeri</i>	B. <i>Quercus oleoides</i>	B. <i>Cedrela odorata</i>	P-Valor
Riqueza	13.38 \pm 1.49 ^a	17.33 \pm 1.41 ^{ab}	13.42 \pm 1.22 ^a	19.45 \pm 1.27 ^b	0.0041
Índice de Shannon	2.2 \pm 0.13 ^a	2.38 \pm 0.12 ^{ab}	2.14 \pm 0.11 ^a	2.6 \pm 0.11 ^b	0.0264
Índice de Simpson	0.15 \pm 0.02	0.14 \pm 0.02	0.17 \pm 0.02	0.1 \pm 0.02	0.0728
α de Fisher	5.66 \pm 0.92 ^a	7.87 \pm 0.86 ^{ab}	5.93 \pm 0.75 ^a	9.2 \pm 0.78 ^b	0.0109

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p < 0.05$).

Los bosques de *Clethra kenoyeri*, *Cedrela odorata* y *Quercus oleoides* no difieren significativamente entre sí en riqueza de especies. Esto sugiere, que el bosque de *C. odorata*

presenta una mayor diversidad en contraste con los otros tres tipos de bosque, que podría estar relacionado con el gradiente altitudinal para este tipo de bosque, considerando que son parcelas que menor altitud presentan, así como, la ausencia de especies dominantes.

El análisis de varianza que compara las medias del índice de Shannon y α de Fisher indica que el bosque de *C. odorata* es más diverso que los bosques de *C. caudata*, *C. kenoyeri* y *Q. oleoides*, los cuales no difieren entre sí. No hay diferencias significativas entre bosques para el índice de Simpson.

Las curvas de rarefacción tanto por área muestreada como por individuos, indican que el bosque de *C. caudata* tiene una menor riqueza de especies en comparación con los otros tres tipos de bosque (Figuras 4 y 5). Los bosques de *C. kenoyeri*, *Q. oleoides* y *C. caudata* para el esfuerzo de muestreo que se tiene no difieren entre sí.

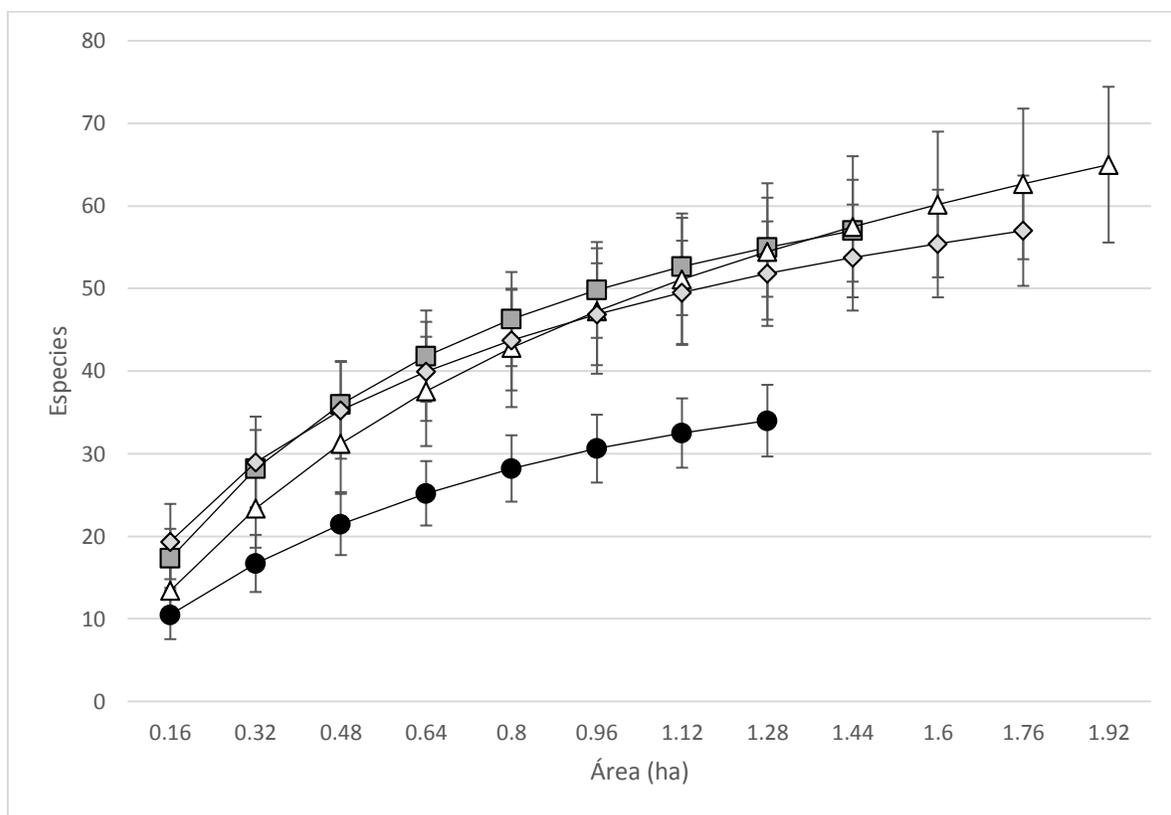


Figura 4.- Curva de rarefacción basada por área muestreada de los cuatro tipos de bosque (barras verticales muestran el error estándar). **círculo:** *C. caudata*; **cuadrado:** *C. kenoyeri*; **triángulo:** *Q. oleoides*; **rombo:** *C. odorata*.

La distribución de número de especies por clase diamétrica muestra diferencias para los tipos de bosques (Fig. 6a). Para la clase diamétrica 10-19.9 cm los bosques de *Clethra. kenoyeri* y *Cedrela. odorata* mantienen las medias más altas, mientras que el bosque de *C. caudata* y *Q. oleoides* no muestra diferencia aparente y presentan una media menor. La clase diamétrica 20-29.9 muestra que tres tipos de bosque no difieren en las medias acumuladas (*Celtis caudata* y *Clethra*

kenoyeri y *Cedrela odorata*), no obstante, el bosque de *Q. oleoides* mantiene menor acumulación. Para la tercera clase (30-39.9) existe diferencias en al menos un tipo de bosque. El número de especies para el bosque de *C. odorata* tiene una mayor proporción con respecto a los bosques de *C. kenoyeri*, *C. caudata* y *Q. oleoides*. A partir de 40 cm de DAP las medias entre tipos de bosque no existe diferencia aparente.

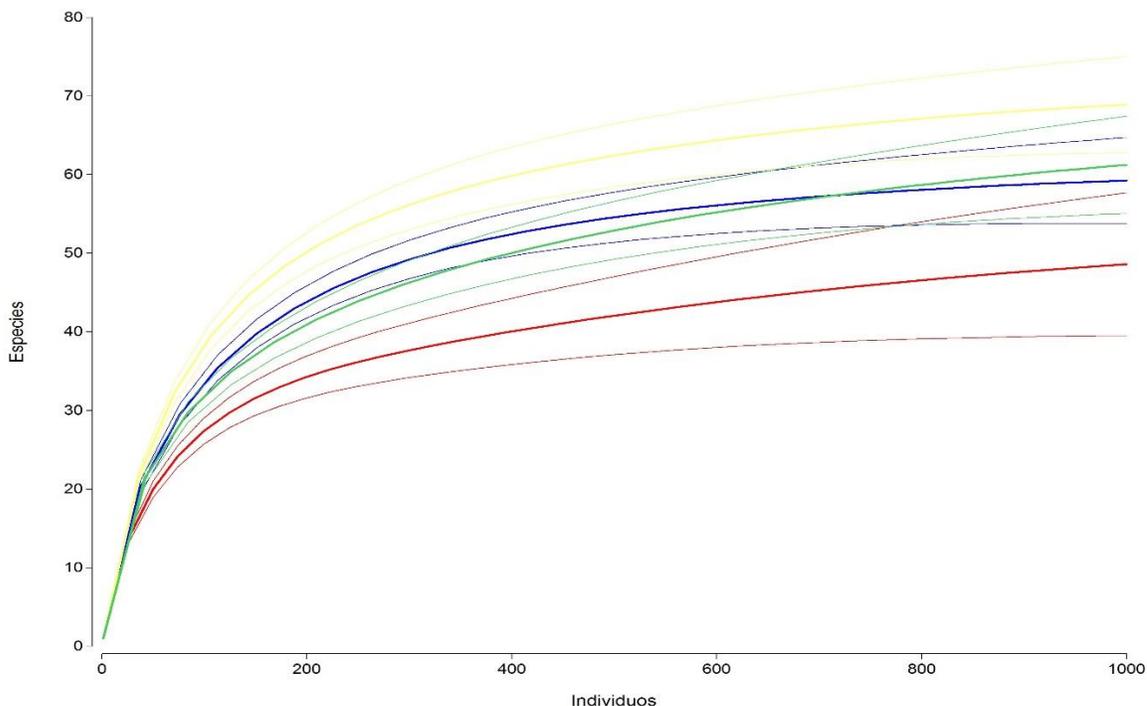


Figura 5.-Curva de rarefacción de especies basada en individuos: línea roja: Bosque de *C. caudata*; Azul: *C. kenoyeri*; Amarilla: *Q. oleoides*; Verde: *C. odorata*.

En cuanto a la acumulación diamétrica por individuos (Fig. 6b). La clase 10-19.9 los bosques de *Clethra kenoyeri* y *Cedrela odorata* mantienen los valores más altos; sin una diferencia aparente entre ellos y con valores menores son para los bosques de *Celtis caudata* y *Quercus oleoides*. Sin embargo, la clase diamétrica 20-29.9 muestra las medias acumuladas de bosque de *Celtis caudata* y *Clethra kenoyeri*, valores mayores con respecto al bosque de *Q. oleoides* y *C. odorata*, no obstante, a partir de 30-39.9 cm de DAP tres tipos de bosques no difieren entre ellas (*C. kenoyeri*, *Q. oleoides* y *C. odorata*). El bosque de *Celtis caudata* a pesar de mostrar valores menores, tiene presencia en la mayoría de las clases diamétricas (excepto en la clase diamétrica 90-99.9), incluso mantiene el valor más alto en la clase >100 debido a que la especie además de ser dominante en su ambiente, por lo regular presenta más de un eje por individuo.

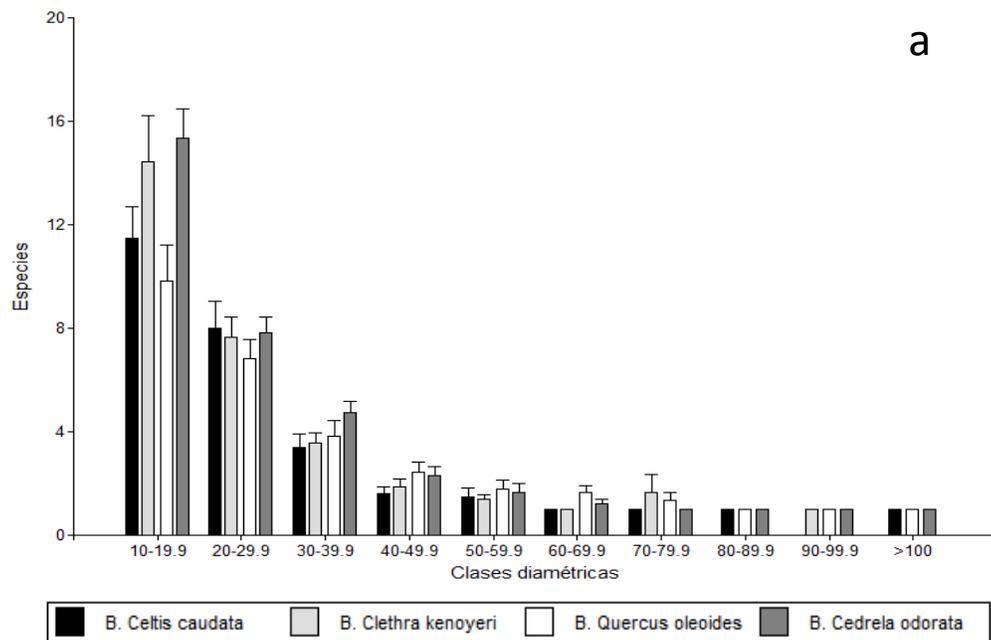
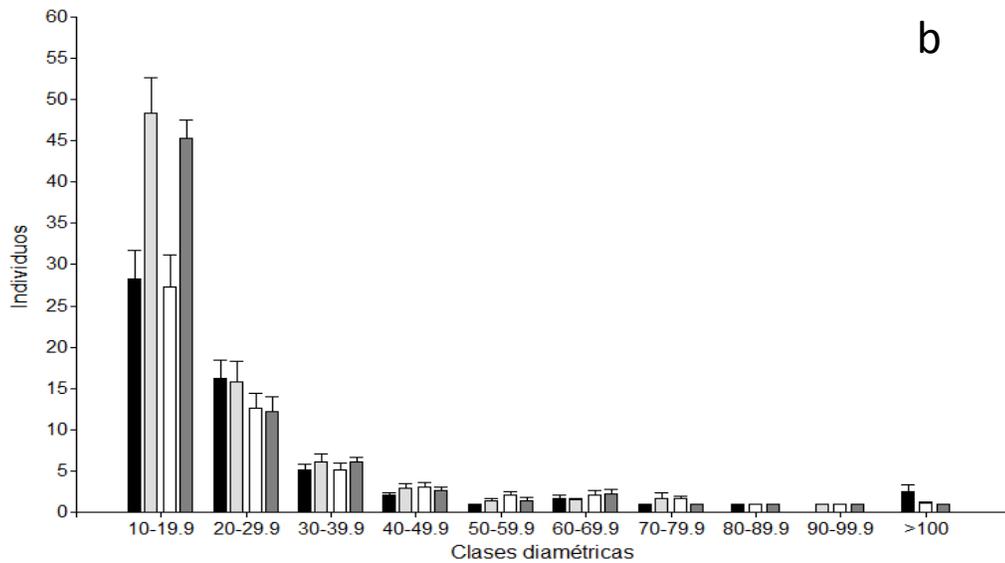


Figura 6.- Distribución de clases diamétrica a y b (medias y error estándar) de los cuatro tipos de bosque ($p= 0.05$).

5.4.4 Variables ambientales, espacio y su relación con los tipos de bosque

Los datos de WorldClim para la zona de estudio indican que el rango de temperatura media anual es de 15.2 - 23.8 °C, mientras que para la precipitación anual es entre 927 – 2341 mm (Anexo 1). Entre cada tipo de bosque se muestran diferencias para las 19 variables biocimáticas (Cuadro 5).

Cuadro 5.- Variables bioclimáticas de WorldClim (Medias \pm error estándar para los cuatro tipos de bosque con base a datos de parcelas de 0.16 ha).

Variable	Siglas	B. de <i>Celtis caudata</i>	B. de <i>Clethra kenoyeri</i>	B. de <i>Quercus oleoides</i>	B. de <i>Cedrela odorata</i>
Temperatura media anual	AMT	18.99 ± 0.16	18.86 ± 0.12	20.94 ± 0.28	21.63 ± 0.11
Temperatura estacional	TS	241.3 ± 2.68	239.54 ± 0.92	275.48 ± 5.11	288.81 ± 2.27
Rango medio diario (media mensual (T° Max- min))	MDR	9.06 ± 0.09	9.87 ± 0.28	9.44 ± 0.11	9.16 ± 0.03
Isotermalidad (Bio2/Bio7) (*100)	ISO	55.98 ± 0.22	57.96 ± 0.89	53.85 ± 0.61	52.32 ± 0.12
Temperatura máxima del mes más cálido	MTWM	26.56 ± 0.25	26.87 ± 0.08	29.06 ± 0.27	29.71 ± 0.12
Temperatura máxima del mes más frío	MTCM	10.37 ± 0.04	9.86 ± 0.22	11.53 ± 0.26	12.2 ± 0.08
Rango de temperatura anual	TAR	16.18 ± 0.21	17 ± 0.23	17.53 ± 0.03	17.51 ± 0.05
Temperatura media del trimestre más húmedo	MTWQ	20.71 ± 0.18	20.49 ± 0.13	23.02 ± 0.34	23.87 ± 0.14
Temperatura media del trimestre más seco	MTDQ	16.57 ± 0.07	16.27 ± 0.11	17.97 ± 0.23	18.52 ± 0.09
Temperatura media del trimestre más cálido	MTWQ1	21.44 ± 0.19	21.29 ± 0.13	23.75 ± 0.33	24.58 ± 0.13
Temperatura media del trimestre más frío	MTCQ	15.64 ± 0.12	15.54 ± 0.11	17.13 ± 0.21	17.63 ± 0.08
Precipitación anual	AP	2018 ± 24.89	1966.88 ± 43.76	2062.12 ± 15.81	2052.26 ± 19.57
Precipitación del mes más húmedo	PWM	383.67 ± 8.1	378.87 ± 9.53	413.48 ± 4.91	408.13 ± 6.11
Precipitación del mes más seco	PDM	61.46 ± 0.32	52.53 ± 1.12	60.2 ± 1.03	61.58 ± 1.02
Precipitación estacional (coeficiente de variación)	PS	68.25 ± 0.75	73.66 ± 0.13	68.91 ± 1.15	66.74 ± 0.87
Precipitación del trimestre más húmedo	PWQ	955.2 ± 18.61	973.7 ± 22.78	981.57 ± 15.56	960.34 ± 16.44
Precipitación del trimestre más seco	PDQ	191.9 ± 0.73	163.02 ± 3.54	184.36 ± 2.96	187.83 ± 2.66
Precipitación del trimestre más cálido	PWQ1	669.07 ± 11.53	682.29 ± 13.39	670.81 ± 11.31	655.76 ± 10.64
Precipitación del trimestre más frío	PCQ	207 ± 1.76	171.43 ± 4.75	200.21 ± 4.11	205.75 ± 3.19

Los bosques de *C. caudata* y *C. kenoyeri* tienen una mayor altitud (>900 msnm) con temperaturas medias anuales menores a 20 °C. Las parcelas del bosque de *C. odorata* por ser las de menor altitud, presentan temperatura media anual mayores a 20 °C, mientras que el bosque de

La varianza total de la composición de especies explicada por las tres matrices fue de 33% ($R^2_{Adj}=0.33$, $F=2.63$, $P=0.001$) y 67 % permaneció sin explicar. La matriz de altitud explicó un 13% de la variación de la composición ($R^2_{Adj}=0.13$, $F=6.95$, $P=0.001$). Para el clima fue del 23% ($R^2_{Adj}=0.23$, $F=3.31$, $P=0.001$), mientras que para el espacio fue de 22% ($R^2_{Adj}=0.22$, $F=2.82$, $P=0.001$) (Cuadro 6).

Cuadro 6.- Partición de la varianza de la comunidad de especies de las 40 parcelas temporales de muestreo (0.16). Estadístico R^2_{Adj} , F, p-valor para matrices predictoras de altitud (A), clima (C) y espacio (ES). Efectos de los patrones controlados para cada combinación posible está separado por “|”.

	R^2_{Adj}	F	Pr(>F)
A	0.13	6.95	0.001
C	0.23	3.31	0.001
ES	0.22	2.82	0.001
Todos	0.33	2.63	0.001
A C+ES	0.01	1.25	0.180
C A+ES	0.05	1.46	0.005
ES A+C	0.09	1.72	0.001
A ES	0.07	1.82	0.012
A C	0.02	4.13	0.001
C ES	0.11	2.16	0.001
C A	0.11	2.08	0.001
ES A	0.15	2.37	0.001
ES C	0.10	1.84	0.001

La fracción individual, para la matriz de altitud no fue significativa ($P=0.1800$), por su parte el clima fue significativo ($P<0.05$) con 5% como efecto puro ($R^2_{Adj}=0.05$, $F=1.46$, $P=0.0050$), al igual que para la matriz de espacio con 9% ($R^2_{Adj}=0.09$, $F=1.72$, $P=0.0010$).

Al comparar el efecto de una matriz controlando un solo factor, se tiene que para el caso de la altitud al controlar el espacio tiene una mayor explicación (7%) que cuando se controla el clima (2%). Por su parte el clima no difiere en la proporción explicada al controlar la altitud o el espacio (11%). Mientras que, para el espacio, la que mayor proporción presenta es cuando se controla la altitud con 15% ($R^2_{Adj}=0.15$, $F=2.37$, $P=0.001$) en comparación al clima que fue de 10% ($R^2_{Adj}=0.10$, $F=1.84$, $P=0.001$).

5.5 Discusión

El análisis de clasificación o conglomerados permitió definir cuatro tipos de bosque dentro de la zona de estudio: bosque de *C. caudata*, *C. kenoyeri*, *Q. oleoides* y *C. odorata*. Este tipo de análisis permite agrupar parcelas de muestreo que comparten especies comunes, es decir, de acuerdo con el grado de similitud en composición de especies (Finegan *et al.* 2001; Legendre y Legendre 2012). El análisis permite visualizar una posible clasificación de tipos de bosque y de esta manera inferir estructuralmente.

Los tipos de bosque en el presente estudio fueron denominados de acuerdo con el cálculo de los índices de valor de importancia (IVI) simplificado (Lamprecht 1990), identificándose a las diez especies con el mayor peso ecológico dentro de cada conglomerado y permitió identificar a la especie con el mayor IVI. Para el bosque 1, la especie *C. caudata* mostró el 33.94% (IVI) del total de las especies, el bosque 2 definido por *C. kenoyeri* quien representó el 12.40% del total de especies en este bosque, con 16.08% de IVI solo debajo de *Alchornea latifolia* (IVI%=16.39%) la especie *Q. oleoides* se identificó para el bosque tres, el último conglomerado y cuarto bosque definido como *C. odorata* (IVI%= 12.26).

Esta designación de tipos de bosques se corroboró con el Índice de Especies Indicadoras (IVS) que consiste en identificar especies más características que se encuentran principalmente en un tipo de bosque definido y que éstas estén presentes en la mayoría de las parcelas de muestreo que conforman al grupo determinado (Dufrene y Legendre 1997; De Cáceres *et al.* 2010). Con un nivel de significancia del 95% se determinaron los valores para el bosque de *C. caudata* (IVS=1.00, p-value= 0.001), *C. kenoyeri* (IVS=0.93, p-value=0.002), *Q. oleoides* (IVS=0.73, p-value= 0.003) y *C. caudata* (IVS=0.79, p-value=0.001).

Cabe mencionar, el caso particular del bosque de *Q. oleoides*, ya que no se consideró la especie *A. latifolia* para nombrar al bosque, debido a que en el análisis de especies indicadoras no tuvo una asociación significativa para este tipo de bosque. Para ello al contar con un nicho ecológico realizado bastante amplio, fue posible encontrar individuos en la mayoría de las parcelas de muestreo, considerándose una especie común y pionera en el paisaje. A pesar de que tuvo mayor presencia en el bosque de *Q. oleoides*.

Estos procedimientos de clasificación de tipos de bosque fueron usados por Ramos y Finegan (2007) en el Corredor Biológico San Juan la Selva en Costa Rica, en donde determinaron al menos tres tipos de bosque y ello les permitió identificar estrategias de conservación dentro del corredor biológico. Asimismo, Granda *et al.* (2015b) con el objetivo de identificar el potencial de los bosques secundarios en el Centro-Sur de la Península de Nicoya, ubicado al noroeste de Costa Rica, identificaron tres tipos de bosques secundarios.

Por otra parte, el método de ordenación *Non-Metric Multidimensional Scaling* (NMS) que contribuye a definir y determinar la confiabilidad de la clasificación (análisis clúster) de tipos de vegetación Sesnie *et al.* (2009) clasificaron tres tipos de bosque a través de un paisaje de 3000km²

en el norte de Costa Rica con 127 parcelas de muestreo en donde utilizaron este análisis, con Stress final de 16.7% ($p < 0.05$) definieron tres ejes (82% en total) 22% (eje 1), 30% (eje 2) y 30% (eje 3) respectivamente, el eje 1 con respecto al eje 3 explicaron el menor porcentaje de la variación de las parcelas, mientras que el eje 2 con el eje 3 obtuvieron una clara variación y agrupación de grupos de parcelas.

Asimismo, Chain-Guadarrama *et al.* (2012) en su estudio dentro del paisaje que une el Parque Internacional la Amistad en la Cordillera de Talamanca y áreas protegidas de la Península de Osa ubicada en el pacífico sur de Costa Rica, a través de este análisis visualizaron la variación florística entre parcelas, misma que fue explicada por tres ejes con un Stress final de 18.0 ($P < 0.05$), eje 1 (10.7%), eje 2 (30.7%) y eje 3 (24.4%), lo que obtuvieron 65.9% de la variación total.

El caso particular del trabajo de investigación, al igual se definió tres ejes que explicaron un total final de 84% de la variación florística entre las parcelas, obteniendo 14.35% de Stress final con $P < 0.05$. El eje 1 mantuvo el 40%, mientras que el eje 2 y 3 fue de 23% y 21% respectivamente. El eje 1 mostró una correlación positiva para parcelas que corresponden al bosque de *C. odorata* definidas por las especies indicadoras *Cupania dentata*, *Pleuranthodendron lindeni*, *Pimenta dioica*, *Inga edulis*, *Cedrela odorata*, *Castilla elastica*, *Tapirira mexicana*, *Stemmadenia donnelsmith*, *Ocotea puberula*, *Byrsonima crassifolia*, *Byrsonima cotinifolia*, *Miconia hemenostigma*, *Miconia trinervia*, *Cestrum nocturnum*, *Croton draco*, *Inga punctata*, *Citrus sinensis*, *Brosimum alicastrum*, *Licania platypus*, *Pouteria sapota*, *Bernardia mexicana*, *Ficus apollinaris*.

Mientras que especies indicadoras del bosque de *C. kenoyeri* y *C. caudata* tuvieron una fuerte correlación negativa en el mismo eje. *Celtis caudata*, *Cecropia obtusifolia*, *Dendropanax arboreus*, *Oreopanax xalapensis*, *Calatola mollis*, *Virola guatemalensis*, *Fraxinus uhdei*, *Billia hippocastanum*, *Nectandra salicifolia* (bosque *C. caudata*), *Alnus acuminata* subsp. *arguta*, *Clethra kenoyeri*, *Ilex valeri*, *Liquidambar styraciflua*, *Turpinia insignis*, *Sommeria arborescens*, *Telanthophora grandifolia*, *Gymnanthes longipes*, *Bernardia interrupta*, *Raphanea juerjuensi*, *Robinsonella hintonii*, *Inga vera* subsp. *vera*, *Styrax glabrescens*, *Rhamnus ellipoidea*, *Viburnum ciliatum*, *Cinnamomum effusum*, *Symplocos matudae*, *Palicourea padifolia*, *Saurauia scabrida*, *Zanthoxylum fagara*, *Gymnanthes riparia* (bosque de *C. kenoyeri*).

Para el bosque de *Q. oleoides* no se mostró una correlación dentro del eje 1. Sin embargo, mostró correlación negativa de especies indicadoras (*Quercus oleoides*, *Syzygium jambos*, *Spondias mombin*, *Quercus corrugata*, *Quercus sapotiiifolia*, *Nectandra cuspidata*) y entre parcelas en el eje 2 y 3 respectivamente.

5.5.1 Estructura y composición florística

La zona de estudio se encuentra dentro del Eje Neovolcánico Transversal clasificado dentro de la CONABIO (2010) como la región Huasteca Alta Hidalguense, el rango altitudinal fue de 200-1400 msnm. La vegetación presente, de acuerdo con Challenger, (2008) al considerar variables

ambientales, edáficas y geográficas, indican la presencia de bosque mesófilo de montaña y bosques templados de coníferas y latifoliadas.

En este contexto, los cuatro tipos de bosque identificados en la investigación, el bosque de *C. caudata* y *C. kenoyeri* son propios del bosque mesófilo de montaña. Presentan alta diversidad de especies epifitas y dentro de los árboles se encuentran especies del género *Liquidámbar*, *Clethra*, *Ulmus*, *Carpinus*, *Alnus*, entre otros, que se caracterizan por la pérdida de hojas en época invernal (Challenger 2008; CONABIO 2010). Mientras que el bosque de *Q. oleoides* en este caso, se encuentra en una zona de transición entre bosque selva alta perennifolia y bosque mesófilo. Particularmente el bosque de *Cedrela odorata* es propio de la selva alta perennifolia.

La fragmentación y degradación de los bosques por la expansión de cultivos agrícolas y de ganadería extensiva conlleva a que la diversidad biológica se vea afectada particularmente en esta zona (Alcántara-Ayala *et al.* 2006; Cayuela *et al.* 2006; De La Luz *et al.* 2012). Por ello, la riqueza de especies calculada a partir de las parcelas de muestreo de 0.16 has, los bosques de *C. caudata* (13.38 ± 1.49) y *Q. oleoides* (13.42 ± 1.22) presentaron la riqueza más baja, este nivel de riqueza fue encontrada por Zacarias-Eslava *et al.* (2011) en bosques del género *Quercus* realizado en el cerro El Aguila, Michoacan, México. La riqueza más alta y que no tuvieron una diferencia significativa ($p < 0.05$) fue el bosque de *C. kenoyeri* y *C. odorata*: 17.33 ± 1.41 y 19.45 ± 1.27 respectivamente.

A pesar de que el bosque de *Cedrela odorata* muestra una clara diferencia en composición de especies, se puede identificar la especie *Citrus sinensis* como exótica, así como especies comunes de *Alchornea latifolia*, especies del género *Miconia*, *Inga* y *Cecropia* lo que sugiere que existe un alto grado de perturbación humana en este bosque. Y a la vez especies asociadas con bosques poco perturbados que son de importancia económica: *Brosimum alicastrum*, *Licania platypus*, *Pouteria sapota* (Finegan *et al.* 2001).

La riqueza y diversidad de especies puede estar asociada a factores ambientales, espaciales y el grado de perturbación natural o antropogénica (Finegan *et al.* 2001; Chapin *et al.* 2002; Cayuela *et al.* 2006; Granda *et al.* 2015b) como lo confirman en estudios realizados por Granda *et al.* (2015b) en bosques secundarios de la zona norte de Costa Rica.

Los índices de diversidad mostraron diferencias significativas entre tipos de bosque: índice de Shannon ($p < 0.05$) para los bosques de *C. caudata* y *Q. oleoides* con respecto al bosque de *C. kenoyeri* y *C. odorata* al igual que en el índice de Simpson con $p < 0.10$ y α de Fisher ($p < 0.05$), esto sugiere que el bosque de *C. odorata* además de mantener una riqueza de especies más alta, muestra una alta diversidad de especies con respecto a los otros tres tipos de bosque. Esto podría estar mostrando una relativa diferencia del gradiente altitudinal de las parcelas que de manera directa influye en la diversidad de especies (Lieberman *et al.* 1996).

La curva de rarefacción muestra como la riqueza de especies aumenta conforme incrementa el área muestreada, así como a nivel individuo, esto se ha demostrado en estudios anteriores (Condit *et al.* 1996; Louman 2001; Morales-Salazar *et al.* 2012). Para el caso del presente estudio, indica

una diferencia significativa entre los bosques, siendo el de menor riqueza el bosque de *C. caudata*, esto posiblemente se debe a que hay una sola especie dominante (*Celtis caudata*). Aunque para el bosque de *Q. oleoides* inicia como el segundo bosque más bajo en riqueza de especies en las primeras parcelas 1-2 (0.16-0.32 has), todo indica que sí se realizara un inventario de una extensión de 1 has, no habría diferencias significativas con los bosques de *C. kenoyeri* y *C. caudata*, este último identificado como el bosque que concentra la mayor riqueza de especies en las pruebas de índice de Shannon y Simpson.

Por otra parte, la prueba de acumulación de especies basado por individuos ratifica la tendencia del bosque de *C. caudata*, en una prueba de 1000 permutaciones como el bosque con menor diversidad, tanto por área muestreada como por individuos. En el mismo caso para los bosques de *C. kenoyeri* y *C. odorata* que no tienen diferencias significativas en acumulación de especies. No obstante, el bosque de *Q. oleoides* marca una diferencia en comparación con los otros tres bosques, ubicándose como el bosque, de acuerdo con esta prueba, que mayor riqueza de especies acumula conforme aumenta el número de individuos censados, con una tendencia aparente de incremento de especies.

Con respecto a la estructura de los bosques muestra una J invertida al calcular las clases diamétrica, en donde el mayor número de especies e individuos se concentran en clases menores y conforme aumenta los intervalos de DAP el número de especie-individuo decrementa (Louman 2001; Chain-Guadarrama *et al.* 2012). De acuerdo con Louman (2001) este comportamiento de especie-individuo es característico de bosques maduros intervenidos o no intervenidos, así como de bosques secundarios maduros.

Además, existe una diferencia estructural de los tipos de bosque identificados. Los bosques de *C. kenoyeri* y *C. odorata* sin diferencia significativa entre ellas, muestran el mayor número de especies e individuos en clase diamétrica menores, mientras que el bosque de *C. caudata* y *Q. oleoides* concentran menor número de especies e individuos. No obstante, el bosque de *C. kenoyeri* a partir de la clase diamétrica 90-99.9 de DAP no registra individuos, lo que sugiere que es un bosque con un nivel de intervención alta o en su caso, las especies no llegan a diámetros >90 cm de dap.

Por otra parte, los bosques de *C. caudata*, *C. odorata* y *Q. oleoides*, registran datos en clases diamétricas superiores, esto es, especies de *Q. oleoides* y *C. odorata* registran individuos con DAP >90 cm. Y caso especial de *C. caudata* que por lo regular un individuo mantiene varios ejes.

5.5.2 Patrones ambientales, geográficos y altitudinales determinantes en los tipos de vegetación

El ensamblaje de comunidades en un paisaje está determinado por factores ambientales, geográficos, altitudinales (Finegan *et al.* 2001; Dirzo y Raven 2003). Para ello, en un primer análisis de coordenadas principales de matrices de proximidad (PCNM) y con el procedimiento de *Forward selection* retuvo seis autovectores (PCNM's) positivos significativos ($P < 0.05$) (PCNM 2, 3, 9, 10, 11 y 39). Por su parte, para el factor clima seleccionó cinco variables ambientales principalmente

aquellas que miden la estacionalidad de temperatura y precipitación: Temperatura Máxima del Mes más Cálido (MTWM), Precipitación del Mes más Seco (PDM), Precipitación Anual (AP), Rango de Temperatura Anual (TAR) y Precipitación Estacional (PS) con valores significativos al 95%.

La partición de la varianza fue un análisis fundamental para conocer la proporción de la varianza explicada en la composición de las especies en la zona de estudio, cuyos valores fueron corroborados con el valor de R^2_{adj} , en donde se destaca el factor Espacio y Clima con proporciones altas.

Al igual destaca los valores de altitud cuando es controlado alguno de los factores de Espacio o Clima, cabe destacar, que mostró una proporción más alta de la varianza explicada en composición de especies cuando se controló el espacio con respecto a la Altitud ($R^2_{Adj}=0.17$), en comparación con las demás.

Los resultados obtenidos confirman los ya obtenidos por Chain-Guadarrama *et al.* (2012) donde el espacio tuvo un efecto puro y fue el factor que explicó con una mayor proporción de la variación en la composición de las especies. Por su parte Granda *et al.* (2015b) también reportan el factor espacio que más explica la variación en la composición de especies.

5.6 Conclusiones

- En la zona de estudio se encontraron al menos cuatro tipos de bosque claramente diferenciados en cuanto a valores de estructura y diversidad de especies
- La estructura que presentan los bosques bajo estudio está determinada principalmente por el factor espacio, seguido de la altitud. Los bosques de menor altitud mostraron mayor número de individuos y especies. Mientras que los bosques que se encuentran a altitudes mayores, la abundancia disminuyó. Sin embargo, los valores más altos en área basal fue para bosques que se encontraron en altitudes mayores sin perturbación aparente.
- El bosque de *Celtis caudata* fue el de menor riqueza y diversidad de especies en comparación con los otros tres tipos de bosque: *Clethra kenoyeri*, *Quercus oleoides* y *Cedrela odorata*.
- En cada tipo de bosque existe al menos dos especies de importancia económica potencial.
- El ensamblaje de estos tipos de bosque está dado principalmente por factores ambientales y geográficos –temperatura, precipitación y la distancia geográfica entre las parcelas

5.7 Literatura consultada

- Alcantara-Ayala, I. 2004. *Hazard assessment of rainfall-induced landsliding in Mexico*. *Geomorphology* 611-2:19-40.
- Alcántara-Ayala, I; Esteban-Chávez, O; Parrot, JF. 2006. *Landsliding related to land-cover change: A diachronic analysis of hillslope instability distribution in the Sierra Norte, Puebla, Mexico*. *Catena* 652:152-165.
- Begon, M; Townsend, CRH; John, L; Colin, RT; John, LH. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. 4th ed ed. 350 Main Street, Malden, MA 02148-5020, USA 9600 Garsington Road, Oxford OX4 2DQ, UK, Blackwell Publishing Ltd BLACKWELL PUBLISHING.
- Borcard, D; Legendre, P; Drapeau, P. 1992. *Partialling out the spatial component of ecological variation*. *Ecology* 733:1045-1055.
- Borcard, D; Legendre, P. 2002. *All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices*. *Ecological Modelling* 1531:51-68.
- Calderón-Aguilera, LE; Rivera-Monroy, VH; Porter-Bolland, L; Martínez-Yrizar, A; Ladah, LB; Martínez-Ramos, M; Alcocer, J; Santiago-Pérez, AL; Hernandez-Arana, HA; Reyes-Gómez, VM. 2012. *An assessment of natural and human disturbance effects on Mexican ecosystems: current trends and research gaps*. *Biodiversity and Conservation* 213:589-617.
- Cayuela, L; Golicher, DJ; Benayas, JMREY; González-Espinosa, M; Ramírez-Marcial, N. 2006. *Fragmentation, disturbance and tree diversity conservation in tropical montane forests*. *Journal of Applied Ecology* 436:1172-1181.
- Clarke, KR. 1993. *Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure*. *Austral Ecology* 181:117-143.
- Colwell, R; Mao, CX; Chang, J. 2004. *Interpolando, extrapolando y comparando las curvas de acumulación de especies basadas en su incidencia*. *Ecology* 8510:2717-2727.
- Colwell, RK; Chao, A; Gotelli, NJ; Lin, SY; Mao, CX; Chazdon, RL; Longino, JT. 2012. *Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages*. *Journal of Plant Ecology* 51:3-21.
- CONABIO. 2010. *El Bosque Mesófilo de Montaña en México: Amenazas y Oportunidades para su Conservación y Manejo Sostenible*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México D.F., México. 197 pp

- Condit, R; Hubbell, SP; Lafrankie, JV; Sukumar, R; Manokaran, N; Foster, RB; Ashton, PS. 1996. *Species-area and species-individual relationships for tropical trees: a comparison of three 50-ha plots*. *Journal of Ecology*:549-562.
- Cox, TF; Cox, MA. 2000. *Multidimensional scaling*. CRC press.
- Crist, E; Mora, C; Engelman, R. 2017. *The interaction of human population, food production, and biodiversity protection*. *Science* 3566335:260-264.
- Chain-Guadarrama, A; Finegan, B; Vilchez, S; Casanoves, F. 2012. *Determinants of rain-forest floristic variation on an altitudinal gradient in southern Costa Rica*. *Journal of Tropical Ecology* 2805:463-481.
- Challenger, A. 2008. *Los ecosistemas terrestres*. Vol. I. Conocimiento actual de la biodiversidad. Sarukhán K., J. Capital Natural de México. CONABIO. México, D. F. pp:87-108.
- Chao, A; Jost, L. 2012. *Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size*. *Ecology* 9312:2533-2547.
- Chao, A; Gotelli, NJ; Hsieh, T; Sander, EL; Ma, K; Colwell, RK; Ellison, AM. 2014. *Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies*. *Ecological Monographs* 841:45-67.
- Chapin, FS; Matson, PA; Vitousek, P. 2002. *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. United States of America., Springer Science & Business Media. 398 p.
- Chisholm, RA; Muller-Landau, HC; Abdul Rahman, K; Bebbler, DP; Bin, Y; Bohlman, SA; Bourg, NA; Brinks, J; Bunyavejchewin, S; Butt, N; Cao, H; Cao, M; Cárdenas, D; Chang, L-W; Chiang, J-M; Chuyong, G; Condit, R; Dattaraja, HS; Davies, S; Duque, A; Fletcher, C; Gunatilleke, N; Gunatilleke, S; Hao, Z; Harrison, RD; Howe, R; Hsieh, C-F; Hubbell, SP; Itoh, A; Kenfack, D; Kiratiprayoon, S; Larson, AJ; Lian, J; Lin, D; Liu, H; Lutz, JA; Ma, K; Malhi, Y; McMahan, S; McShea, W; Meegaskumbura, M; Mohd. Razman, S; Morecroft, MD; Nytech, CJ; Oliveira, A; Parker, GG; Pulla, S; Punchi-Manage, R; Romero-Saltos, H; Sang, W; Schurman, J; Su, S-H; Sukumar, R; Sun, IF; Suresh, HS; Tan, S; Thomas, D; Thomas, S; Thompson, J; Valencia, R; Wolf, A; Yap, S; Ye, W; Yuan, Z; Zimmerman, JK; Coomes, D. 2013. *Scale-dependent relationships between tree species richness and ecosystem function in forests*. *Journal of Ecology* 1015:1214-1224.
- De Cáceres, M; Legendre, P; Moretti, M. 2010. *Improving indicator species analysis by combining groups of sites*. *Oikos* 11910:1674-1684.
- de la Luz, L; Luis, J; Domínguez-Cadena, R; Medel-Narváez, A. 2012. *Florística de la selva baja caducifolia de la Península de Baja California, México*. *Botanical Sciences* 902:143-162.
- Delgado, D; Finegan, B. 1999. *Biodiversidad vegetal en bosques manejados*. *Revista Forestal Centroamericana*:14-20.

- Di Rienzo, J. A., Casanoves, F., Balzarini, M. G., González, L., Tablada, M., Robledo, C. W. 2012. InfoStat. version 2012 (windows). Universidad Nacional de Córdoba, Argentina: Grupo InfoStat
- Di Rienzo, JA; Casanoves, F; Pla, L; Vílchez, S; Di Rienzo, MJ. 2010. *Qeco-Quantitative ecology software: A collaborative approach*. Revista Latinoamericana de Conservación| Latin American Journal of Conservation 11:73 – 75.
- Dirzo, R; Raven, PH. 2003. *Global State of Biodiversity and Loss. Annual Review of Environment and Resources* 281:137-167.
- Dray, S; Legendre, P; Peres-Neto, PR. 2006. *Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM)*. Ecological Modelling 1963-4:483-493.
- Dufrene, M; Legendre, P. 1997. *Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach*. Ecological Monographs 673:345-366.
- Espinosa, D; Ocegueda, S; Aguilar, C; Flores, O; Llorente-Bousquets, J; Vázquez, B. 2008. *El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural*. Capital natural de México 1:33-65.
- Finegan, B; Palacios, W; Delgado, D; Zamora, N. 2001. *Ecosystem-level forest biodiversity and sustainability assessments for forest management*. Eds. R Raison; A Brown; D Flinn. IUFRO, Viena (Austria). 341-377 p.
- García, E. 1964. *Clasificación Climática Köppen*, Modificada por Enriqueta, García. UNAM, México:
- García, E. 2004. *Modificaciones al sistemas de clasificación climática de Koppen*. Ciudad de México UNAM. 1-96 p. (Serie Libros).
- Gaston, KJ. 2000. *Global patterns in biodiversity*. Nature 4056783:220-227.
- Granda, V; Finegan, B; Ramos, Z; Detlefsen, G; Molina, A. 2015b. *Potencial de manejo de bosques restaurados por sucesión natural secundaria en Guanacaste, Costa Rica: composición, diversidad y especies maderables*. Turrialba, Costa Rica, CATIE:
- Hijmans, RJ; Cameron, SE; Parra, JL; Jones, PG; Jarvis, A. 2005. *Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas*. International Journal of Climatology 2515:1965-1978.
- Hill, MO. 1973. *Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences*. Ecology 542:427-432.
- Hsieh, TC; Ma, KH; Chao, A; McInerny, G. 2016. iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). Methods in Ecology and Evolution 712:1451-1456.
- Legendre, P; Legendre, LF. 2012. *Numerical ecology*. Elsevier.

- Lieberman, D., Lieberman, M., Peralta, R., & Hartshorn, G. S. (1996). *Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica*. *Journal of Ecology*, 137-152.
- Louman, B. 2001. *Silvicultura de bosques latifoliados húmedos con énfasis en América Central*. CATIE.
- McGarigal, K. 2015. *Fragstats Help*. 2015. Available online: http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/documents/fragstats_help_4
- Morales-Salazar, MS; Vílchez-Alvarado, B; Chazdon, RL; Ortega-Gutiérrez, M; Ortiz-Malavasi, E; Guevara-Bonilla, M. 2012. *Diversidad y estructura horizontal en los bosques tropicales del Corredor Biológico de Osa, Costa Rica*. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú* 923:19-28.
- Niemi, GJ; McDonald, ME. 2004. *Application of Ecological Indicators*. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 351:89-111.
- Pinelo Morales, G. 2000. *Manual para el establecimiento de parcelas permanentes de muestreo en la Reserva de la Biosfera Maya, Petén, Guatemala*.
- Ramos, BZS; Finegan, B. 2007. *Red ecológica de conectividad potencial: estrategia para el manejo del paisaje en el Corredor Biológico San Juan-La Selva*. *Recursos naturales y ambiente* 49-50:
- Rzedowski, J. 2006. *Vegetación de México*. 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México 504:
- Sesnie, SE; Finegan, B; Gessler, PE; Ramos, Z. 2009. *Landscape-Scale Environmental and Floristic Variation in Costa Rican Old-Growth Rain Forest Remnants*. *Biotropica* 411:16-26.
- Uriarte, M; Canham, CD; Thompson, J; Zimmerman, JK; Murphy, L; Sabat, AM; Fetcher, N; Haines, BL. 2009. *Natural disturbance and human land use as determinants of tropical forest dynamics: results from a forest simulator*. *Ecological Monographs* 793:423-443.
- Williams-Linera, G. 2015. *El bosque mesófilo de montaña, veinte años de investigación ecológica ¿qué hemos hecho y hacia dónde vamos?* *Madera y bosques* 21SPE:51-61.
- Williams Linera, G; Manson, RH; Isunza Vera, E. 2002. *La fragmentación del bosque mesófilo de montaña y patrones de uso del suelo en la región oeste de Xalapa, Veracruz, México*. *Madera y bosques* 81:73-89.
- Wright, SJ; Muller-Landau, HC; Schipper, J. 2009. *The future of tropical species on a warmer planet*. *Conserv Biol* 23:1418-26. Disponible en <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/20078642>

- Zacarías-Eslava, LE; Cornejo-Tenorio, G; Cortés-Flores, J; González-Castañeda, N; Ibarra-Manríquez, G. 2011. *Composición, estructura y diversidad del cerro El Águila, Michoacán, México*. Revista mexicana de biodiversidad 823:854-869.
- Zamora-Crescencio, P; Domínguez-Carrasco, MdR; Villegas, P; Gutiérrez-Báez, C; Manzanero-Acevedo, LA; Ortega-Haas, JJ; Hernández-Mundo, S; Puc-Garrido, EC; Puch-Chávez, R. 2011. *Composición florística y estructura de la vegetación secundaria en el norte del estado de Campeche, México*. Boletín de la Sociedad Botánica de México 89:27-35.

5.8 Anexo

Anexo 1.- Datos de Variables bioclimáticas de WorldClim obtenidas a partir de las 40 parcelas de muestreo (0.16 ha/parcela).

Variables	Siglas	Media	Rango	Desv Std
Temperatura media anual	AMT	20.5	15.2 - 23.8	1.6
Rango medio diurno (media mensual (T° Max- min)	MDR	9.5	6.9 - 11.3	0.6
Isotermalidad (Bio2/Bio7) (*100)	I	54.7	49.9 - 64.4	2.3
Temperatura estacional	TS	266.5	193 - 314.4	25.9
Temperatura máxima del mes más cálido	MTWM	28.6	22.4 - 32.7	1.9
Temperatura máxima del des más frío	MTCM	11.3	7.5 - 13.7	1.2
Rango de temperatura anual	TAR	17.3	13.8 - 19	0.9
Temperatura media del trimestre más húmedo	MTWQ	22.5	16.6 - 26.3	1.9
Temperatura media del trimestre más seco	MTDQ	17.7	13.2 - 20.4	1.3
Temperatura media del trimestre más cálido	MTWQ	23.2	17.2 - 27	1.9
Temperatura media del trimestre más frío	MTCQ	16.8	12.6 - 19.4	1.3
Precipitación anual	AP	2010.7	927 - 2341	221
Precipitación del mes más húmedo	PWM	396.9	187 - 470	53.9
Precipitación del mes más seco	PDM	59.5	24 - 72	8
Precipitación estacional (coeficiente de variación)	PS	68.3	57.8 - 77.3	5
Precipitación del trimestre más húmedo	PWQ	953.6	436 - 1168	123
Precipitación del trimestre más seco	PDQ	183.8	76 - 223	24.2
Precipitación del trimestre más cálido	PWQ	647.1	232 - 797	99.3
Precipitación del trimestre más frío	PCQ	200.2	79 - 247	29.1