



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

HETEROGENEIDAD FLORÍSTICA Y ESTRUCTURAL  
DE LOS ENCINARES DEL PARQUE NACIONAL EL  
TEPOZTECO, MÉXICO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

SEBASTIÁN BLOCK MUNGUÍA



DIRECTOR DE TESIS:  
DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO  
2013



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

1. Datos del alumno

Block

Munguía

Sebastián

56224835

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

408029036

2. Datos del tutor

Dr.

Jorge Arturo

Meave

del Castillo

3. Datos del sinodal 1

Dra.

Susana

Valencia

Ávalos

4. Datos del sinodal 2

Dra.

María del Consuelo

Bonfil

Sanders

5. Datos del sinodal 3

Dra.

Ana Elena

Mendoza

Ochoa

6. Datos del sinodal 4

M. en C.

Irene

Pisanty

Baruch

7. Datos del trabajo escrito

Heterogeneidad florística y estructural de los encinares del Parque Nacional El Tepozteco  
(Morelos, México)

106

2013

# Contenido

<i>Agradecimientos</i>	iv
<i>Resumen</i>	v
<i>Abstract</i>	vi
<b>1. Introducción</b>	1
1.1 Presentación	1
1.2 Conceptos de vegetación y flora	2
1.3 Diversidad biológica	2
1.4 Estructura de la vegetación	5
1.5 Relación de la vegetación con el ambiente	6
1.6 Heterogeneidad ambiental y diversidad de la vegetación	7
1.7 Encinares: distribución y diversidad	8
1.8 Presentación del problema	8
1.9 Objetivos	9
1.10 Hipótesis	10
<b>2. Parque Nacional El Tepozteco</b>	11
2.1 Estatus legal de conservación	11
2.2 Localización	11
2.3 Topografía	11
2.4 Litología	12
2.5 Clima	14
2.6 Vegetación	14
<b>3. Métodos</b>	15
3.1 Selección y ubicación de los sitios de muestreo	15
3.2 Trabajo de campo	15
3.2.1 Medición de variables estructurales	15
3.2.1.2 Sotobosque	17
3.2.1.2 Dosel	17

3.2.2 Medición de variables que contribuyen a la heterogeneidad ambiental	18
3.3 Descripción de la vegetación	19
3.3.1 Composición	19
3.3.2 Diversidad	19
3.3.3 Estructura	20
3.4 Análisis de la relación vegetación-ambiente	20
3.5 Comparación entre unidades geomorfológicas	21
<b>4. Resultados</b>	22
4.1 Descripción general	22
4.1.1 Composición florística	22
4.1.2 Diversidad	23
4.1.3 Estructura	24
4.1.3.1 Sotobosque	24
4.1.3.2 Dosel	24
4.2 Comparación de los encinares entre unidades geomorfológicas	27
4.2.1 Diversidad	27
4.2.2 Estructura	32
4.2.2.1 Sotobosque	32
4.2.2.2 Dosel	32
4.3 Análisis de la relación vegetación-ambiente	39
<b>5. Discusión y conclusiones</b>	42
5.1 Análisis general de la riqueza y la composición de los encinares del PNT	42
5.2 Comparación de la diversidad de los encinares del PNT entre unidades geomorfológicas	45
5.3 Comparación de la estructura de los encinares del PNT	50
5.4 Implicaciones para la conservación y la restauración ecológica	52
5.5 Conclusión general	53
<b>6. Literatura citada</b>	55
Apéndice I: Decreto oficial del Parque Nacional El Tepozteco	68
Apéndice II: Lista de personas que contribuyeron a la determinación de plantas	70
Apéndice III: Lista florística	71
Apéndice IV: Valores de importancia relativa de las especies del dosel	97

## Agradecimientos

A mis padres, por la vida, por su apoyo incondicional y por sus enseñanzas.

A Jorge Meave, por todo su apoyo y consejo en cada etapa de este trabajo.

A mis sinodales, por sus valiosos consejos que permitieron mejorar mucho esta tesis.

A todos los que me ayudaron en el trabajo de campo y en la determinación taxonómica de los ejemplares botánicos, pues sin ustedes no hubiera podido hacer esta investigación.

A Sara, por estar siempre dispuesta a ayudarme y por sus buenos consejos.

A Angélica Ramírez Roa y a Isabel Block Munguía, por su ayuda en el montaje de ejemplares para su donación al Herbario Nacional de México (MEXU).

A Alberto Gallardo Cruz, por asesorarme en diversas cuestiones teóricas y metodológicas de la tesis.

A Marco Antonio Romero, por su ayuda para conseguir el equipo para el trabajo de campo y para procesar los ejemplares herborizados.

A la Dirección General de Vida Silvestre de la SEMARNAT por haber otorgado el permiso de colecta, indispensable para esta investigación.

Al personal de la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas por su apoyo para trabajar en el Parque Nacional El Tepozteco.

A los comuneros del municipio de Tepoztlán por haberme permitido trabajar en sus terrenos.

También estoy muy agradecido con todo el personal de la Facultad de Ciencias y del Instituto de Biología de la UNAM por la ayuda brindada para la realización de esta tesis.

## Resumen

La heterogeneidad ambiental de un área natural protegida influye de manera importante sobre la distribución espacial de la biodiversidad en su territorio. El objetivo de esta investigación fue determinar el efecto de la heterogeneidad geomorfológica sobre la variación espacial de la diversidad, la composición y la estructura de los encinares del Parque Nacional El Tepozteco (Morelos, México). Para ello, se registraron la composición y los atributos estructurales de la vegetación en 10 parcelas de muestreo distribuidas al azar en cada una de seis unidades geomorfológicas dentro del parque. En las 60 parcelas se identificaron en total 343 especies de plantas. La riqueza de las unidades geomorfológicas varió desde 60 especies en el derrame lávico más antiguo hasta 151 en la sierra del Tepozteco. La riqueza estimada con el algoritmo Chao 2 para el conjunto de todos los encinares fue de 448.2 especies, un valor mayor que el de las unidades geomorfológicas por separado (94.3 a 284.6 especies). La estructura de la vegetación también varió entre las unidades. Los mayores valores promedio de área basal ( $60.5 \text{ m}^2/\text{ha}$ ) y de altura (22.8 m) correspondieron al derrame más antiguo, mientras que los menores ( $19.6 \text{ m}^2/\text{ha}$  y 9.0 m, respectivamente) se registraron en el derrame más reciente. Un análisis canónico de correspondencias mostró que la heterogeneidad geomorfológica explica mejor la variación de diversidad del sotobosque que la del dosel. Los resultados demuestran que la heterogeneidad geomorfológica del parque contribuye a que éste albergue una mayor biodiversidad. A su vez, se comprobó que la estructura, la composición y la diversidad vegetal varían considerablemente entre los encinares del parque, lo que permite identificar áreas prioritarias del mismo en las que deberían enfocarse futuros esfuerzos de conservación.

Palabras clave: área natural protegida, composición florística, conservación biológica, derrame de lava, diversidad beta, estructura de la vegetación, heterogeneidad geomorfológica, Quercus.

## Abstract

The environmental heterogeneity of a natural protected area is major driver of the spatial distribution of biodiversity within its territory. The goal of this study was to determine the effect of geomorphological heterogeneity on the spatial variation of oak forest diversity, floristic composition and structure at the El Tepozteco National Park (Morelos, Mexico). Floristic composition and vegetation structural attributes were recorded in 10 sampling plots randomly distributed in each one of six geomorphological units occurring in the park. In total, 343 plant species were identified, with plant richness by unit varying from 60 species in the oldest lava field to 151 in the El Tepozteco mountain range. Estimated richness with Chao 2 algorithm for the entire oak forest was 448.2 species, a larger value than those calculated for geomorphological units separately (94.3 to 284.6 species). Vegetation structure also varied greatly between units. The largest basal area values (60.5 m<sup>2</sup>/ha) and vegetation height (22.8 m) corresponded to the oldest lava field, while the smallest (19.6 m<sup>2</sup>/ha and 9.0 m, respectively) were recorded in the most recent one. A canonical correspondence analysis showed that geomorphological heterogeneity better explains the variation of understory diversity than that of canopy. These results show that the park's geomorphological heterogeneity is partially responsible for the regional high biodiversity. Likewise, it was proved that structure, floristic composition and plant diversity vary greatly between the various park's oak forests, which may help identify priority areas upon which to focus future conservation efforts in this natural protected area.

Key words:  $\beta$ -diversity, biological conservation, floristic composition, geomorphological heterogeneity, lava field, natural protected area, *Quercus*, vegetation structure.



# 1. Introducción

## 1.1 Presentación

La pérdida actual de biodiversidad y sus consecuencias se han vuelto cada vez más evidentes y preocupantes. Se estima que las tasas de extinción de especies son las más altas en la historia de la Tierra (Pimm y Raven, 2000; Barnosky *et al.*, 2011). Esta pérdida de especies puede afectar negativamente el funcionamiento de los ecosistemas y los servicios ambientales que ofrecen a los seres humanos (Cardinale *et al.*, 2012).

La principal causa de la pérdida de biodiversidad es el cambio de uso de suelo (Tilman *et al.*, 1994; Pimm y Raven, 2000; Sodhi *et al.*, 2009). Por lo tanto, las áreas naturales protegidas (ANPs) son un instrumento central en la mayoría de las estrategias de conservación (Terborgh y van Schaik, 1997; Haddad, 2009). Lamentablemente, no en todos los casos las ANPs han cumplido con su objetivo (*e.g.* Bruner *et al.*, 2001; Liu *et al.*, 2001; Figueroa y Sánchez-Cordero, 2008; Laurence *et al.*, 2012).

Los recursos disponibles para la conservación biológica son limitados. Como es imposible conservar todos los ecosistemas a través de las ANPs, se han identificado regiones del planeta prioritarias para la conservación, usando criterios como sus niveles de diversidad o de endemismo (Ceballos *et al.*, 1998; Myers *et al.*, 2000; Wilson *et al.*, 2006). Sin embargo, no siempre se ha prestado la misma atención al estudio de la variación espacial de la diversidad en el interior de las ANPs para definir prioridades de conservación más finas. Dado que las ANPs no son homogéneas ni en su distribución de recursos ni en las condiciones ambientales de su territorio, es de esperarse que la biodiversidad que protegen no esté uniformemente distribuida.

En este contexto, el estudio de la variación espacial de la diversidad biológica y de los factores que influyen en ella en diferentes escalas ha cobrado gran importancia para orientar las acciones de gestión y conservación, intentando hacerlas más efectivas (Whittaker *et al.*, 2001).

Una de las ANPs con mayor heterogeneidad ambiental en el centro de México es el Parque Nacional El Tepozteco (PNT), localizado en la sierra del Chichinautzin. La intensa actividad volcánica que ha tenido lugar en la región durante los últimos cuarenta mil años ha originado un paisaje compuesto por diferentes unidades geomorfológicas y con un importante gradiente altitudinal (Márquez *et al.*, 1999). Debido a la variación espacial del ambiente, en el PNT hay

distintos tipos de vegetación (Vega-Guzmán *et al.*, 2008), de los cuales el bosque de encino es el que está presente en una mayor variedad de unidades geomorfológicas y en un mayor intervalo del gradiente altitudinal.

Esta situación nos lleva a plantear las siguientes preguntas, ¿realmente se trata de un solo bosque de encino, o el PNT protege a distintos encinares? Si se trata de distintos encinares, ¿cómo cambia la composición florística y la estructura de la vegetación entre ellos?, y, sobre todo, ¿cómo contribuye la presencia de los encinares en distintas unidades geomorfológicas a la biodiversidad del PNT? La respuesta a estas preguntas tiene dos fines. En primer lugar, permite identificar las áreas del PNT prioritarias para la conservación en términos de biodiversidad o de representatividad de especies. Además, se espera que ayude a comprender la relación entre la heterogeneidad geomorfológica en la mesoescala y la diversidad vegetal de un paisaje complejo.

### *1.2 Conceptos de vegetación y flora*

La vegetación es el conjunto de todas las plantas presentes en un lugar (van der Maarel, 2005) y constituye un elemento esencial de casi todos los ecosistemas terrestres. Las plantas son los productores primarios y reguladores importantes de muchos ciclos biogeoquímicos, por lo que su actividad afecta al clima mundial (Breckle, 2002; Adams, 2007). Además, junto con las algas y las bacterias con fotosíntesis oxigénica, son las principales productoras del oxígeno atmosférico, lo que permite la existencia de los organismos con metabolismo aeróbico (Keddy, 2007). A nivel local, las plantas también modifican las condiciones microclimáticas y el suelo, además de que constituyen el componente estructural más importante de la mayoría de las comunidades biológicas, por lo que ofrecen diferentes tipos de hábitats a otros organismos (MacArthur y MacArthur, 1961; Huston, 1994; Breckle, 2002).

El concepto de flora se refiere al conjunto de especies de plantas de un lugar, y por lo tanto no es equivalente al concepto de vegetación. Esta última, al ser un conjunto de individuos, tiene muchas propiedades de las que la flora carece. Por ejemplo, la diversidad de la vegetación no es sólo el número de especies, sino que también considera sus abundancias relativas en la comunidad (Magurran, 2004). Además, el conjunto de plantas de un sitio tiene una organización determinada en el espacio, llamada estructura de la vegetación (Terradas, 2001).

### *1.3 Diversidad biológica*

En su sentido más amplio, la diversidad biológica comprende todos los niveles de variación de los sistemas vivos, desde la escala molecular y genética hasta la de ecosistemas y paisajes (Huston, 1994; Secretariat, C.B.D., 1994; Swingland, 2001). Sin embargo, este término suele referirse a la

diversidad de especies y ése es el sentido que se le da en este trabajo.

El número y el tipo de especies que componen la vegetación cambian de un lugar a otro, con frecuencia siguiendo patrones regulares. Ésta es una de las observaciones que por más tiempo han interesado e intrigado a naturalistas y ecólogos (*e.g.* Humboldt y Bonpland, 1807; Darwin, 1859). Identificar y describir los patrones de la variación de la diversidad es más fácil que entender sus causas, ya que éstos resultan de múltiples procesos que operan en diferentes escalas temporales y espaciales (Huston, 1994; Whittaker *et al.*, 2001; Ricklefs, 1987; Ricklefs, 2004). Además, la importancia relativa de cada proceso varía para diferentes componentes de la diversidad. Por ejemplo, los mecanismos que determinan la diversidad de grupos funcionales (conjuntos de especies que utilizan un mismo recurso y, por lo tanto, potencialmente compiten entre sí) son distintos de los que determinan la diversidad de especies dentro de un grupo funcional (Huston, 1994).

A grandes rasgos, la diversidad vegetal de un sitio se determina por dos conjuntos de factores: (1) la flora regional, y (2) las interacciones ecológicas locales (Zobel, 1997; Ricklefs, 2000; Lepš, 2005). En este contexto, el término flora regional (también conocida como acervo regional de especies o “*species pool*”) se refiere al conjunto de especies cuyos propágulos podrían potencialmente llegar al sitio. La identidad y el número de las especies de este conjunto se deben sobre todo a procesos históricos y a factores macroclimáticos (Whittaker *et al.*, 2001; O’Brien *et al.*, 2003; Wiens y Donoghue, 2004; Krefl y Jetz, 2007). Las interacciones ecológicas locales, ya sean entre organismos o entre éstos y el ambiente físico, funcionan como un filtro que sólo le permite a ciertas especies de la flora regional establecerse y coexistir en un sitio (Myers y Harms, 2009, 2011).

Las interacciones mutualistas entre las plantas y los microorganismos del suelo influyen en la diversidad local de especies vegetales (Klironomos *et al.*, 2000; van der Heijden *et al.*, 2008). Sin embargo, la competencia es la interacción biológica en la que se han centrado las teorías sobre la biodiversidad (Huston, 1994). El principio de exclusión competitiva de Gause (1934) plantea que dos especies que compiten por el mismo recurso limitante no pueden coexistir por un tiempo indefinido en un ambiente homogéneo, pues tarde o temprano una especie desplaza a la otra (Hardin, 1960; Armstrong y McGehee, 1980). Esto implica que en una comunidad no puede haber más especies que recursos limitantes (MacArthur y Levins, 1964). Sin embargo, hay muchas situaciones que parecen contradecir al principio de Gause (Palmer, 1994). Por ejemplo, las plantas compiten por agua, luz y unos cuantos nutrientes minerales, y aun así hay comunidades con una gran riqueza de especies. Para poder explicar esta coexistencia de especies se han propuesto varios mecanismos que pueden dividirse en dos tipos: los procesos de equilibrio y los de no equilibrio

(Huston, 1994).

Las hipótesis basadas en procesos de equilibrio explican la coexistencia de especies al cuestionar el supuesto de homogeneidad ambiental implícito en el principio de exclusión competitiva. Los ecosistemas son heterogéneos en una escala o en otra y están formados por un mosaico de parches de distintos tipos de hábitat (Rosenzweig, 1995). Una especie puede ser una competidora inferior en un tipo de hábitat, pero superior en otro. Así, aunque la exclusión competitiva se dé en cada uno de estos parches, las especies pueden volver a inmigrar desde otros parches y así mantenerse la diversidad, mediante un equilibrio estocástico entre extinción local e inmigración (Huston, 1994; Amarasekare y Nisbet, 2001).

Las hipótesis basadas en procesos de no equilibrio explican la coexistencia de especies al cuestionar el aspecto de “tiempo indefinido” del principio de exclusión competitiva (Lepš, 2005). De acuerdo con esta idea, el desplazamiento competitivo sí se da, pero hay varios factores que pueden alentarlos. Para empezar, entre más lentas sean las tasas de crecimiento poblacional de las especies involucradas, más lento será el desplazamiento competitivo (Huston, 1994). Además, cualquier fenómeno externo que cause la muerte de las plantas (*i.e.* disturbio) reduce la densidad de las especies competidoras y, en consecuencia, la velocidad del desplazamiento. Por último, las fluctuaciones en el ambiente a través del tiempo pueden alterar el balance de las interacciones competitivas y evitar que se llegue a un estado de equilibrio. Estos factores interactúan entre sí; por ejemplo, una tasa de crecimiento poblacional baja puede dar más tiempo para que se presente un disturbio o una fluctuación en el ambiente que altere las relaciones de competencia (Huston, 1994).

Esta argumentación se relaciona con la hipótesis del disturbio intermedio, la cual plantea niveles máximos de riqueza de especies en frecuencias o intensidades intermedias de disturbio (Grime, 1973; Horn, 1975; Connell, 1978). Sin embargo, el significado de “intermedio” depende de la tasa de crecimiento de cada población (Huston, 1979). Si una población crece muy rápido, es capaz de recuperarse de disturbios más frecuentes que una población que crece despacio. Como la tasa de crecimiento poblacional se relaciona con la productividad, el modelo propuesto por Huston (1979) explica muchos de los patrones de la relación de la riqueza de especies con la productividad (Waide *et al.*, 1999).

En fuerte contraste con las hipótesis descritas en los párrafos anteriores, se propuso una “teoría neutral de la biodiversidad” (Hubbell, 2001). Esta teoría supone que las especies de una comunidad son ecológicamente equivalentes y se basa sólo en procesos de especiación, extinción, dispersión y deriva ecológica para explicar la estructura de las comunidades. Como ignora las interacciones ecológicas, las cuales habían sido el punto central de los intentos previos de explicar la diversidad, la teoría neutral ha generado una gran controversia y ha recibido muchas críticas (*e.g.* Clarck y

McLachlan, 2003; Ricklefs, 2003; McGill *et al.*, 2006). A pesar de sus supuestos poco realistas, la teoría neutral es una buena base desde la cual se puede estudiar el fenómeno de la diversidad. Esta teoría es equivalente, por ejemplo, a la teoría de los gases ideales en el sentido de que, aunque no existe ningún gas ideal, éstos constituyen un excelente modelo para entender fenómenos más complejos. Por lo tanto, la teoría neutral puede usarse como modelo nulo en los estudios de la biodiversidad (Alonso *et al.*, 2006).

Todas estas hipótesis no son mutuamente excluyentes y puede ser difícil distinguir cuáles son más importantes para mantener la diversidad vegetal en una situación determinada, ya que distintos procesos pueden resultar en patrones similares (Chave *et al.*, 2002; Alonso *et al.*, 2006).

#### *1.4 Estructura de la vegetación*

La estructura de la vegetación se define como la organización de las plantas en el espacio (Terradas, 2001). Se pueden distinguir tres componentes: la estructura vertical, la estructura horizontal y la estructura cuantitativa (Kershaw, 1964). La estructura vertical se refiere a la distribución vertical de las hojas, troncos y raíces de las distintas especies, así como a la altura diferencial de las plantas, lo que en ocasiones permite separar la vegetación en diferentes estratos. La estructura horizontal es la distribución en el terreno de los individuos de las distintas especies, ya sea en patrones agregados, aleatorios o regulares. La estructura cuantitativa se refiere a la distribución numérica de los individuos de las distintas especies, así como a su biomasa, su área basal y la cobertura de su copa. A partir de estos valores cuantitativos, se puede estimar la contribución de cada especie a la estructura de la comunidad vegetal (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974).

Es importante hacer una distinción entre la estructura de la vegetación y su fisionomía. La fisionomía se refiere a la apariencia externa de la comunidad vegetal, la cual resulta de la estructura, de aspectos funcionales (como la caída de las hojas en algunos bosques) y de la morfología de las especies presentes. Para ser más precisos, algunos autores llaman estructura de la biomasa vegetal a la estructura de la vegetación (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974).

Los diferentes componentes de la estructura de la vegetación dependen principalmente de la naturaleza de las plantas, del azar y del ambiente (Terradas, 2001; van der Maarel, 2005). Por ejemplo, el lugar a donde llega una semilla, así como el hecho de que ésta no sea depredada y de que encuentre los recursos y condiciones necesarios para germinar y continuar su desarrollo dependen mucho del azar. Sin embargo, también influyen de manera definitiva ciertas características de las plantas como su capacidad de dispersión, las reservas energéticas de la semilla, la resistencia de las plántulas a las características del ambiente en el que crecen, la capacidad de obtención de recursos, la forma de crecimiento y sus defensas contra depredadores (Shipley, 2010).

### 1.5 Relación de la vegetación con el ambiente

Una de las principales razones de que la vegetación sea tan diversa es la gran variedad de ambientes en que viven las plantas. Cada especie vegetal tiene un conjunto de adaptaciones que le permiten un desarrollo óptimo en cierto ambiente. Cuando cambia el ambiente al que está adaptada una planta, su habilidad competitiva suele disminuir, por lo que puede ser desplazada por una especie mejor adaptada al nuevo ambiente (Breckle, 2002).

Los factores ambientales con mayor influencia sobre los atributos de la vegetación son el clima y el suelo (Daubenmire, 1968; Pianka, 2000; Breckle, 2002). Estos factores influyen en la composición de especies y en la estructura de la vegetación. Por ejemplo, en un sitio donde algún recurso esté limitado, como un ambiente muy árido, es muy probable que la vegetación tenga una altura más baja y menos biomasa y área basal que en un sitio donde los recursos sean menos limitantes (Beard, 1944).

La topografía es otro factor muy importante para la vegetación, pues afecta indirectamente la disponibilidad de otros recursos. Por ejemplo, en latitudes medias y altas, las laderas de las montañas orientadas hacia el ecuador reciben más radiación solar la mayor parte del año que las laderas orientadas hacia el polo más cercano. Por lo tanto, las laderas orientadas hacia el ecuador tienden a ser más calientes y por consiguiente más secas (Breckle, 2002; Keddy, 2007). Esta asimetría energética puede provocar diferencias florísticas y estructurales en la vegetación de las diferentes laderas de una montaña. Mientras que este patrón está bien documentado en regiones templadas (*e.g.* Olivero y Hix, 1998; Pianka, 2000), en regiones tropicales el patrón puede ser diferente. Por ejemplo, Gallardo-Cruz *et al.* (2009) encontraron que la orientación de la ladera afecta la composición, pero no la estructura de la vegetación en un bosque tropical estacionalmente seco.

La altitud es un componente de la topografía cuya relación con la composición, diversidad y estructura de la vegetación ha sido ampliamente estudiada (*e.g.* Kappelle *et al.*, 1995a; Rahbek, 1995; Vázquez-G. y Givnish, 1998; Lomolino, 2001; Doležal y Šrůtek, 2002; Vetaas y Grytnes, 2002; Gallardo-Cruz *et al.* 2009; Salas-Morales y Meave, 2012). Esta relación se puede explicar con base en los cambios en las condiciones ambientales y en la disponibilidad de recursos a lo largo de los gradientes altitudinales. Para empezar, a mayor altura disminuye la temperatura del aire, un componente importante del clima local. Luego, la disminución de la temperatura reduce las tasas de evapotranspiración, lo que aumenta la disponibilidad local de agua. Por otro lado, en la parte baja de las colinas tiende a acumularse la humedad y los nutrientes (Keddy, 2007). Otra explicación de la relación entre la altitud y la biodiversidad es que, debido a la forma cónica de las montañas, a

mayor altitud hay menor área (Lomolino, 2001), por lo que pueden aplicarse todas las hipótesis propuestas para explicar la relación especies-área (Connor y McCoy, 2001).

### *1.6 Heterogeneidad ambiental y diversidad de la vegetación*

Debido a la estrecha relación que existe entre la vegetación y el ambiente, es de esperarse que la heterogeneidad ambiental se refleje en la variabilidad de la vegetación. Aunque muchos estudios han revelado una relación positiva entre la heterogeneidad ambiental y la diversidad de la vegetación (*e.g.* Nichols *et al.*, 1998; Wilson, 2000; Dufour *et al.*, 2006), en otros se han encontrado relaciones negativas (*e.g.* Kleb y Wilson, 1997) o relaciones cuyo signo depende de la disponibilidad de recursos (Wilson y Tilman, 1995). De acuerdo con Huston (1994), un ambiente físicamente heterogéneo representa una mayor gama de recursos que pueden ser explotados y permite que las relaciones competitivas entre las especies cambien de un lugar a otro. Por lo tanto, la heterogeneidad ambiental favorece la diversidad tanto de grupos funcionales como de especies competidoras.

Hunter y Price (1992) propusieron un mecanismo de retroalimentación positiva entre la heterogeneidad y la diversidad. Así como un ambiente físicamente heterogéneo favorece la diversidad de plantas, una vegetación diversa representa un ambiente heterogéneo para otros organismos, como insectos herbívoros, lo que puede favorecer la coexistencia de un mayor número de especies de éstos. Una comunidad con alta diversidad de herbívoros debería ser más eficiente para disminuir la biomasa vegetal que una comunidad pobre. Así, al disminuir la biomasa vegetal también se reduciría la intensidad de la competencia entre plantas y podrían coexistir más especies. La heterogeneidad causada por una estructura compleja de la vegetación se ha relacionado positivamente con la diversidad de varios grupos de animales, como los artrópodos (Siemann *et al.*, 1998), los roedores (Rosenzweig y Winakur, 1966), las lagartijas (Pianka, 1967), las aves (MacArthur y MacArthur, 1961) y los peces (Tonn y Magnuson, 1982).

Hay muchas escalas de heterogeneidad y la medida en que los organismos la experimentan es relativa (Huston, 1994). Por ejemplo, un ambiente homogéneo para un árbol puede ser muy heterogéneo para un musgo. Las diferentes escalas de heterogeneidad ambiental afectan a distintos componentes de la diversidad. La heterogeneidad generada por los organismos y la heterogeneidad abiótica en escalas pequeñas afectan la riqueza de especies local (*i.e.* diversidad  $\alpha$ ). En cambio, la heterogeneidad abiótica a gran escala que afecta a grandes conjuntos de organismos influye sobre todo en el recambio de especies entre comunidades (*i.e.* diversidad  $\beta$ ) (Wilson, 2000).

### *1.7 Encinares: distribución y diversidad*

Los encinares (o bosques de encino) son un tipo de vegetación importante de los continentes laurásicos. Los encinos se distribuyen en casi toda Norteamérica, excepto en el norte de Canadá y en Alaska, y en su expansión geográfica han llegado hasta Colombia (Nixon, 2006). En el Viejo Mundo se encuentran desde el norte de África y la región mediterránea europea, hasta el sureste asiático. Aunque generalmente se les asocia con regiones de clima templado, los encinos también son un componente importante de algunos bosques tropicales (Nixon, 2006). En Asia hay extensos bosques tropicales de encino en tierras bajas. Sin embargo, en las regiones tropicales de América se distribuyen principalmente en zonas montañosas (Nixon, 1993).

Se calcula que existen alrededor de 600 especies de encinos en el mundo (Allaby, 2008), aunque actualmente persiste un gran debate sobre el número exacto (Valencia-Á., 2004). Una característica interesante de los encinos es que con frecuencia ocurren procesos de hibridación incluso entre especies que pueden estar poco emparentadas (Nixon, 2006). Por esta razón, el concepto biológico de especie es poco útil para los encinos y se ha preferido usar un concepto morfológico o filogenético (Nixon, 1993). Los encinos viven en ambientes muy diversos y por ello pueden presentar diferentes formas de crecimiento, desde arbustos pequeños en ambientes áridos cálidos o fríos, o en las partes altas de las montañas, hasta árboles muy grandes dominantes del dosel en bosques húmedos (*e.g.* Mejía-Domínguez *et al.*, 2004; Meave *et al.*, 2006; Nixon, 2006). México es uno de los países con mayor diversidad de encinos en el mundo (160-165 especies) (Valencia-Á., 2004; Nixon, 2006; Allaby, 2008). Los encinos son particularmente diversos en los sistemas montañosos, desde las zonas áridas en el norte hasta las zonas extremadamente húmedas de Oaxaca y Chiapas (Nixon, 1993; Meave *et al.*, 2006).

Los encinos tienen importancia económica debido a la calidad de su madera (Nixon, 2006; Allaby, 2008; Pérez-Olvera y Dávalos-Sotelo, 2008). En México representan el segundo recurso maderable más aprovechado, después de los pinos (Pérez-Olvera *et al.*, 2000). También son usados para la producción de carbón, para la extracción de tintes y taninos, para elaborar artesanías, como alimento y forraje y por sus propiedades medicinales (Bonfil y Valencia-Á., 1993; Luna-José, 2003).

### *1.8 Presentación del problema*

Las ANPs son la estrategia más usada actualmente para conservar la vegetación y la biodiversidad (Mulongoy y Chape, 2004). Entre ellas, los parques nacionales son la categoría más antigua y numerosa en México (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas [CONANP], 2007; CONANP, 2010). El Parque Nacional El Tepozteco (PNT) está ubicado en el centro-sur del país y



se distingue por su gran heterogeneidad, además de su posición muy cercana a varias manchas urbanas de gran tamaño, como las zonas metropolitanas de las ciudades de México, Cuernavaca y Cuautla. Las dos últimas prácticamente colindan con el PNT y tienen una población conjunta de más de un millón de habitantes (Secretaría de Desarrollo Social [SEDESOL] *et al.*, 2007). Esta situación geográfica, sumada a las más de 40 mil personas que viven dentro del PNT (INEGI, 2011), genera una presión importante que entra en conflicto con los objetivos de conservación del parque. De hecho, el PNT se considera poco efectivo para evitar el cambio de uso de suelo (Figuroa y Sánchez-Cordero, 2008), y aunque las razones no son claras, es la única ANP de las que componen el Corredor Biológico Chichinautzin que no ha sido incluida en el Sistema Nacional de Áreas Protegidas (CONANP, 2012).

Debido a esta situación y a la imposibilidad de proteger adecuadamente todo el territorio del PNT, es necesario identificar las zonas dentro de éste en donde se deberían concentrar los recursos y esfuerzos de conservación, de acuerdo con su nivel de biodiversidad, su representatividad de especies y su potencial para ofrecer servicios ambientales. Sin embargo, a la fecha no se han publicado estudios sobre la variación de la diversidad y de la composición de especies vegetales dentro del PNT. El único estudio de vegetación que se ha hecho en el parque se enfocó sólo en un derrame de lava de extensión relativamente pequeña (Espinosa-Garduño, 1962). El bosque de encino es uno de los tipos de vegetación con mayor extensión dentro del PNT (Vega-Guzmán *et al.*, 2008) y es el que se desarrolla sobre una mayor gama de variación topográfica y geomorfológica. De ahí que la pregunta central de esta tesis sea ¿de qué manera se relaciona la heterogeneidad geomorfológica con la variación de la diversidad, la estructura de la vegetación y la composición florística de los encinares del PNT?

### *1.9 Objetivos*

El objetivo general de este trabajo fue determinar si la presencia de los encinares en diferentes unidades geomorfológicas es un factor que contribuye a que el PNT albergue una mayor diversidad florística y estructural. Para poder cumplir este objetivo y contestar a la pregunta central de la tesis, se plantearon los siguientes objetivos particulares:

- Describir de modo general la estructura, la composición florística y la diversidad de todos los encinares del PNT.
- Estimar la riqueza y la diversidad de los encinares en cada unidad geomorfológica.
- Caracterizar la estructura de los encinares en cada una de estas unidades.
- Comparar la estructura, la composición florística y la diversidad de los encinares entre unidades geomorfológicas.

- Analizar la relación entre la estructura de la comunidad y algunos factores ambientales del PNT, como la altitud y el disturbio antropogénico.

### *1.10 Hipótesis*

La historia de la vegetación del PNT está íntimamente ligada con la intensa actividad volcánica de la región (Márquez *et al.*, 1999). Este proceso ha originado un paisaje muy heterogéneo que incluye suelos de diferentes edades y características físico-químicas (Ávila-Bravo, 1998). En los sitios con menos roca expuesta hay un mejor desarrollo del suelo, por lo que se puede esperar que el agua y los nutrientes minerales sean más abundantes (Pastor y Post, 1986). Por lo tanto, se espera que en lugares con una proporción baja de roca expuesta los encinares tengan valores mayores de biomasa, área basal y cobertura que en lugares con mucha roca expuesta.

En cambio, el que los sitios con más roca expuesta tengan una menor abundancia de recursos puede implicar que las interacciones competitivas entre las especies no sean tan intensas como en sitios con menos limitaciones de recursos (Huston, 1994). Por otro lado, la microtopografía compleja del sustrato rocoso representa una mayor diversidad de condiciones ambientales. Por lo tanto, se puede esperar que en sitios con más roca expuesta coexista un mayor número de especies, por lo que la diversidad  $\alpha$  podría ser mayor que en sitios con menor exposición de la roca.

Las condiciones ambientales y la disponibilidad de recursos funcionan como un filtro que determina el ensamblaje de las comunidades vegetales (Myers y Harms, 2009, 2011). Por lo tanto, también se hipotetizó que los encinares protegidos por el PNT presentarían un nivel considerable de variación florística espacial (diversidad  $\beta$ ) asociada a la heterogeneidad geomorfológica del territorio.

## 2. Parque Nacional El Tepozteco

### 2.1 Estatus legal de conservación

En el apéndice I se reproduce el decreto del Parque Nacional El Tepozteco de 1937, extraído de Paz y Cuevas (2006). En él destacan los motivos que llevaron a la creación del Parque, como su gran belleza escénica y su importancia histórica, cultural y como sistema captador de agua. También se establecen los límites del Parque y se le destina a la conservación perpetua de su vegetación forestal y belleza paisajística. Desde 1988, el PNT forma parte del Corredor Biológico Chichinautzin, junto con el Parque Nacional Lagunas de Zempoala y el Área de Protección de Flora y Fauna Corredor Biológico Chichinautzin (figura 2.1).

### 2.2 Localización

El PNT cubre una extensión de 23,268 ha. La mayor parte está en el extremo norte del estado de Morelos y sólo una pequeña porción se encuentra en el Distrito Federal. En Morelos abarca casi todo el territorio del municipio de Tepoztlán y parte de los municipios de Cuernavaca, Yautepec y Tlalnepantla; en el Distrito Federal cubre una pequeña porción en el sur de la delegación Milpa Alta (figura 2.1). El PNT se ubica en la porción sureste del Eje Neovolcánico Transversal, una provincia fisiográfica de 1000 km de largo y entre 20 y 200 km de ancho que cruza a México de este a oeste entre los paralelos 19° y 21° de latitud norte (Ferrusquía-Villafranca, 1993; Ávila-Bravo, 1998; Márquez *et al.*, 1999).

### 2.3 Topografía

La topografía del PNT es accidentada y compleja. Hay un gradiente altitudinal con orientación sur, que va de 1380 a 3350 m. El punto más alto es la cima del volcán Chichinautzin, en el extremo noroeste del parque. Todos los volcanes del PNT son monogenéticos y tienen menos de 40 mil años de edad (Márquez *et al.*, 1999). El Chichinautzin es un volcán en escudo y es el más reciente dentro del parque (Siebe *et al.*, 2004). En náhuatl, Chichinautzin significa “Señor que Quema” o “Señor del Fuego”, lo que sugiere que su erupción fue presenciada por los antiguos habitantes de la región. Otros de los puntos más altos son las cimas de los volcanes Suchiooc, Los Otates, Quimixtepec y Yecahuazac, los cuales son conos cineríticos localizados al sureste del Chichinautzin. Todos estos

volcanes se encuentran en una meseta con una altitud aproximada de 3100 m y sus cuerpos tienen entre 50 y 150 m de altura sobre el terreno circundante (Márquez *et al.*, 1999). Un poco al sur del Suchiooc comienza una ladera pronunciada que desciende hasta un valle ubicado aproximadamente a 1500 m de altitud.

Alrededor de los poblados de Tepoztlán y Amatlán, y entre los poblados de San Juan Tlacotenco y Santo Domingo Ocotitlán, se encuentra la sierra del Tepozteco, característica por sus barrancas, cañadas cerradas y acantilados donde se desarrollan encinares en microambientes muy diversos.

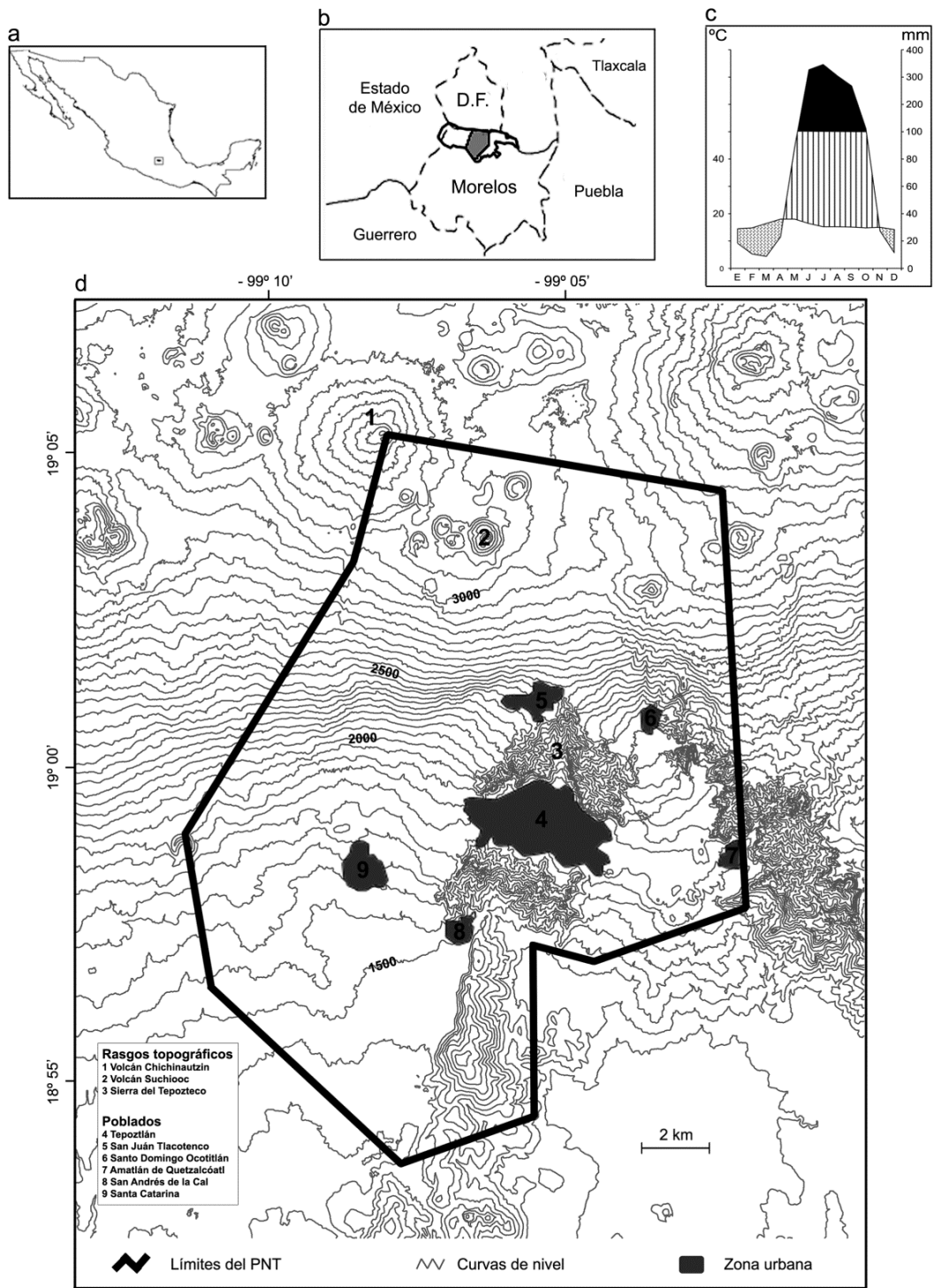
#### 2.4 Litología

Ávila-Bravo (1998) ofrece una descripción detallada de la litología del PNT. A excepción de la parte sur del parque, en donde hay rocas calizas del Cretácico Tardío, el territorio del PNT es el resultado del vulcanismo de la región durante el Cenozoico.

La sierra del Tepozteco pertenece a la formación Tepoztlán. Se cree que esta formación se originó durante el Oligoceno-Mioceno, por aporte de materiales del Centro Volcánico Zempoala (Ávila-Bravo, 1998). La formación Tepoztlán está compuesta principalmente por lahares de composición variable y depósitos fluviales. La erosión ha actuado en esta sierra más que en ningún otro elemento geológico del PNT, lo que ha resultado en los acantilados abruptos y en los cerros fracturados característicos de Tepoztlán. De hecho, una de las interpretaciones de la etimología del topónimo Tepoztlán es “Lugar de los Cerros Quebrados” (Zúñiga-Navarrete, 1984).

En la parte norte se encuentra el Grupo Chichinautzin, de edad pleistocénica, compuesto principalmente de materiales andesíticos y basálticos, producto de los numerosos volcanes monogenéticos de la región (Márquez *et al.*, 1999). El derrame basáltico del Suchiooc, de edad holocénica, se extiende más de 10 km hacia el sur y atraviesa la sierra del Tepozteco. La gran extensión de este derrame se debe a que la pendiente pronunciada y la fluidez de la lava favorecieron la formación de tubos de lava (Espinasa-Pereña, 1999). Sólo en la parte norte de este derrame hay encinares, probablemente porque ahí se ha acumulado suelo más rápidamente que en la parte sur, lo que su vez puede ser resultado de la deposición de ceniza de las erupciones de otros volcanes (Espinasa-Pereña, 1999).

El Suchiooc es el más reciente de un complejo de volcanes llamado “Los Otates”. Los derrames basálticos del resto de los volcanes de este complejo tienen edades de entre 15 y 30 mil años y se encuentran al oeste del derrame del Suchiooc (Espinasa-Pereña, 1999). Al este del Suchiooc se encuentra el volcán Oclayuca, cuyo derrame, de aproximadamente 40 mil años, es el más antiguo del PNT (Márquez *et al.*, 1999). En contraste, el derrame basáltico del volcán Chichinautzin, de *ca.* 1835 años de edad, es el más reciente del parque (Siebe *et al.*, 2004).



**Figura 2.1.** (a) Localización del Parque Nacional El Tepozteco en México y (b) en el Corredor Biológico Chichinautzin. (c) Diagrama ombrotérmico de la estación climatológica San Juan Tlacotenco (INEGI, 2003); (d) Polígono del parque y características topográficas. Las curvas de nivel representan cambios de altitud de 50 m. También se muestran los principales poblados dentro del PNT.

## 2.5 Clima

La única estación climatológica del PNT se encuentra en el poblado de San Juan Tlacotenco, a 2366 m s.n.m., prácticamente en medio de los encinares del parque. Ahí, durante el periodo de 1981 a 1996, la precipitación total anual promedio fue de 2099.5 mm y la temperatura media anual fue de 15.6 °C (INEGI, 2003). El climograma de esta estación se muestra en la figura 2.1c.

Debido al gradiente altitudinal, es indudable que en el PNT hay una variación climática importante. Se pueden distinguir tres regiones con diferente tipo de clima (García, 2004) a partir de extrapolaciones de estaciones climatológicas cercanas al PNT. Por debajo de la cota de 2000 m s.n.m. hay un clima semicálido,  $(A)C(w_2'')(w)a(i')g$ , con temperatura media anual entre 18 y 22 °C. Entre las cotas de 2000 y 3000 m s.n.m., en donde está la mayor parte de los encinares, el clima es templado subhúmedo,  $C(w_2'')(w)big$ , con temperatura media anual entre 12 y 18 °C. Por arriba de la cota de 3000 m s.n.m. el clima es semifrío,  $C(w_2'')(w)b'(i')g$ , con temperatura media anual entre 8 y 12°C (CONANP, 2008). En todo el PNT se presenta un régimen de lluvias en verano. El clima es el más húmedo de los subhúmedos, con presencia de canícula, un porcentaje de lluvia invernal menor que 5%, poca oscilación térmica y marcha de temperatura tipo Ganges.

## 2.6 Vegetación

La diversidad de climas y tipos de sustrato, en conjunto con la topografía accidentada, determinan la existencia de una gran variedad de ambientes dentro del PNT y en consecuencia una gran diversidad de comunidades vegetales. En el PNT hay una transición gradual de la vegetación que va desde una selva baja caducifolia, en la parte baja, hasta pastizales subalpinos en los cráteres de los volcanes más altos. Entre estos dos extremos hay distintos bosques templados (encinares, pinares y oyametales), entre los cuales los encinares son los que están presentes en la gama más amplia de variación climática, topográfica y geomorfológica.

Desde hace muchos años varios botánicos se han interesado en la flora y la vegetación de Tepoztlán (*e.g.* Hernández, 1945; Reko, 1945; Espinosa-Garduño, 1962). Para una descripción detallada de los tipos de vegetación del parque se pueden consultar el Anteproyecto del Programa de Manejo del PNT (CONANP, 2008) y el trabajo de Vega-Guzmán *et al.* (2008).

## 3. Métodos

### *3.1 Selección y ubicación de los sitios de muestreo*

Con base en el estudio de Espinasa-Pereña (1999) y en observaciones personales se distinguieron cinco categorías de sustrato relativamente homogéneas: (1) derrame de lava muy antiguo, sin basalto expuesto (SinDe), (2) derrame de lava del Suchiooc, de edad holocénica (DeSu), (3) derrames de lava previos al Suchiooc, entre 15 y 30 mil años de antigüedad (PreSu), (4) derrame de lava muy reciente, posterior al Suchiooc (DeRe), y (5) lahares del Oligoceno-Mioceno de la sierra del Tepozteco (Tepoz) (figura 3.1). Los lahares son depósitos sedimentarios originados por enormes avalanchas de agua y materiales volcánicos que a su paso arrastran materiales de otros tipos (Vallance, 1999). El gradiente altitudinal de la categoría PreSu es mucho mayor que el de las otras categorías, por lo que ésta se dividió a su vez en dos pisos altitudinales: uno por debajo (PreSuB) y otro arriba (PreSuA) de la cota de 2400 m s.n.m. En cada una de estas unidades geomorfológicas relativamente homogéneas se ubicaron al azar 10 unidades de muestreo (parcelas cuadradas de 10 m de lado). Las coordenadas geográficas determinadas al azar fueron las de la esquina sureste de los cuadros de muestreo.

### *3.2 Trabajo de campo*

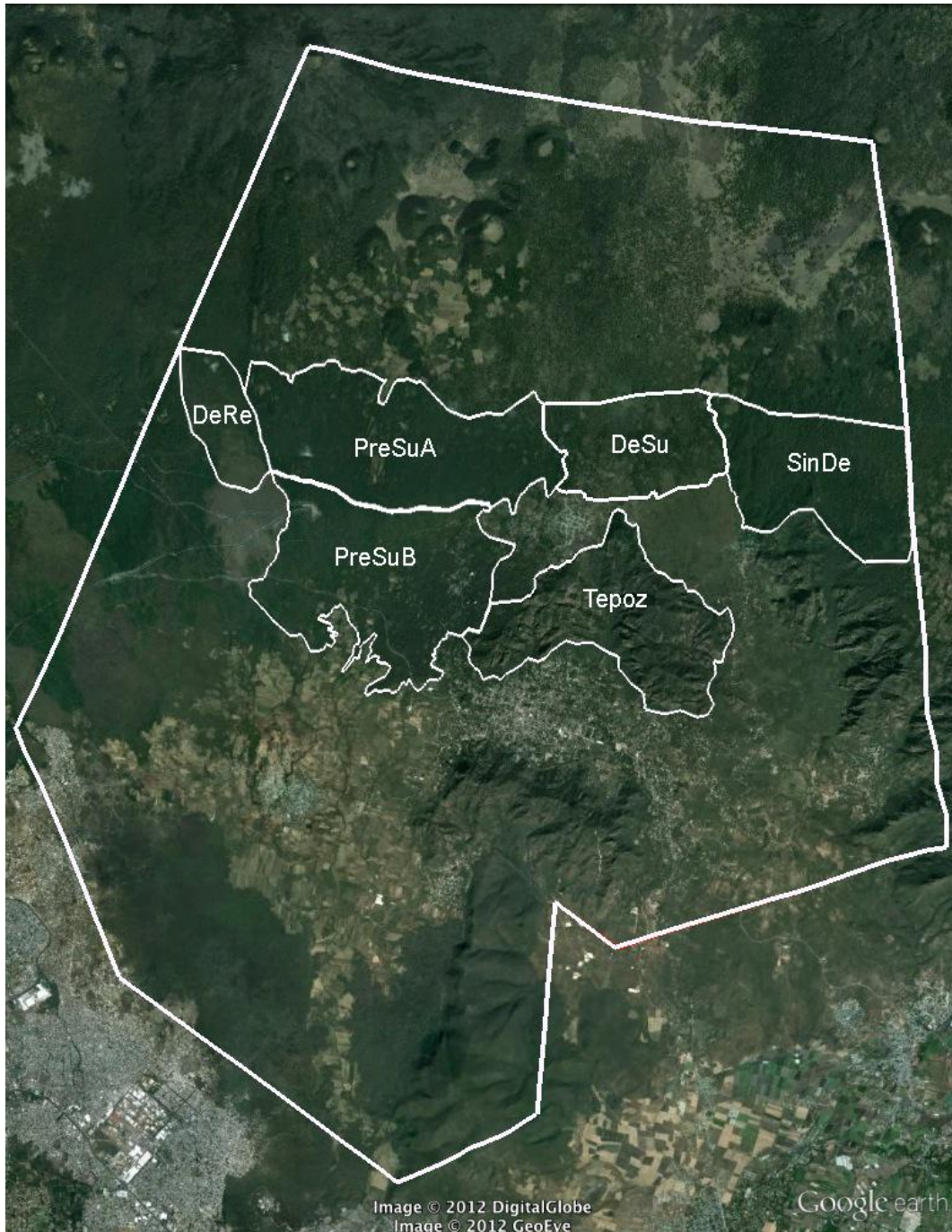
El trabajo de campo se hizo durante octubre y noviembre de 2010 y 2011 porque en esos meses muchas especies de plantas producen estructuras reproductivas en los bosques templados mexicanos (Cornejo-Tenorio e Ibarra-Manríquez, 2007).

#### *3.2.1 Medición de variables estructurales*

Para la medición y el análisis de las variables estructurales se dividió al bosque en dos estratos: el dosel y el sotobosque. La delimitación del dosel es artificial y puede llegar a ser complicada (Bongers, 2001; Gilliam, 2007). En este trabajo, las plantas con un diámetro a la altura del pecho (DAP, 1.3 m de altura) mayor o igual que 2.5 cm se consideraron como del dosel y las que tuvieron un diámetro menor, se consideraron parte del sotobosque.

Por lo general, el dosel está integrado por pocos individuos y pocas especies, en comparación con el sotobosque (Gentry y Dodson, 1987). En la mayoría de los bosques templados, el sotobosque

contiene hasta 80% de las especies (Gilliam, 2007). Sin embargo, la mayor parte del área basal y de la biomasa del bosque se concentra en los individuos del dosel (Bongers *et al.*, 1988).



**Figura 3.1.** Imagen satelital de GoogleEarth donde se delimitan las unidades geomorfológicas relativamente homogéneas en que se encuentran los encinares dentro del PNT. Véase la sección 3.1 del texto para la explicación de los acrónimos de las unidades geomorfológicas.



### 3.2.1.1 Sotobosque

Se utilizó la escala de Braun-Blanquet modificada por van der Maarel (van der Maarel, 1979) para estimar la cobertura de cada morfoespecie del sotobosque. Esta escala consiste en nueve valores ordinales equivalentes a distintos porcentajes de cobertura (cuadro 3.1). Para poder usar estos valores ordinales en análisis numéricos, se transformaron mediante la ecuación:

$$\ln C = \frac{(OTV-2)}{1.415}$$

en donde  $C$  es la cobertura y  $OTV$  es el valor ordinal (van der Maarel, 2007). Los resultados de esta ecuación para cada valor ordinal se muestran en el cuadro 3.1.

Todos los estratos de la vegetación fueron incluidos en el muestreo, pues poner un límite de altura implicaba excluir a un número considerable de especies rastreras o de tamaño pequeño. Sin embargo, sí se excluyó a las plántulas, pues son un componente más efímero de la comunidad y su determinación taxonómica hubiese resultado extremadamente difícil y poco confiable.

**Cuadro 3.1.** Porcentajes de cobertura de cada valor de la escala de Braun-Blanquet modificada por van der Maarel (1979), que se utilizó para estimar la cobertura de las plantas del sotobosque. También se muestran los valores de cobertura aproximada que resultan de la transformación de los valores ordinales a una escala de razón (van der Maarel, 2007).

Valor de la escala (OTV)	Porcentaje de cobertura (c)	Cobertura aproximada (%)
1	$c \leq 0.5$	0.5
2	$0.5 < c \leq 1.5$	1.0
3	$1.5 < c \leq 3$	2.0
4	$3 < c \leq 5$	4.0
5	$5 < c \leq 12.5$	8.5
6	$12.5 < c \leq 25$	17.5
7	$25 < c \leq 50$	35.0
8	$50 < c \leq 75$	70.0
9	$c > 75$	140.0

### 3.2.1.2 Dosel

Se incluyeron en el muestreo todas las plantas con  $DAP \geq 2.5$  cm presentes dentro de la parcela. Si el centro del tronco de una planta se encontraba ligeramente fuera de los límites de la parcela, no se incluía. Cuando el centro del tronco estaba justo en el límite, se determinaba aleatoriamente si se incluía o no. En el cuadro 3.2 se enlistan las variables obtenidas de cada individuo y se describe el método utilizado en cada caso.

**Cuadro 3.2.** Variables registradas en los individuos del dosel (DAP  $\geq$  2.5 cm) y el método utilizado.

Variable	Método de obtención
Diámetro a la altura del pecho (DAP)	Con una cinta diamétrica se midió el diámetro del tronco a una altura de 1.3 m desde la base. Si el tronco se ramificaba debajo de 1.3 m, se midieron todas las ramas con DAP $\geq$ 2.5 cm.
Altura del individuo	Con un clisímetro se midió el ángulo de observación a la copa y con una cinta métrica se midió la distancia del observador a la base del tronco, con lo que se calculó la altura con la función trigonométrica tangente.
Cobertura de la copa	Se midió el diámetro de la copa con orientación norte-sur y el perpendicular a ése que pasara por su punto medio. Se estimó la cobertura de la copa como si se tratara de una elipse.
Identidad taxonómica	Durante el muestreo se identificaron morfoespecies y se recolectó un ejemplar botánico de respaldo para su posterior determinación taxonómica.

### 3.2.2 Medición de variables que contribuyen a la heterogeneidad ambiental

Con un GPS Garmin 60CSx se midieron la altitud y las coordenadas geográficas de cada parcela de muestreo. Con un clisímetro se midió la inclinación del terreno y con una brújula acimutal se midió su orientación.

Como el disturbio es uno de los principales agentes que contribuyen a crear heterogeneidad ambiental (Huston, 1994) se calculó un índice de disturbio crónico antropogénico para cada una de las parcelas (Martorell y Peters, 2005). Para ello se registraron variables relacionadas con la actividad humana (cuadro 3.3).

**Cuadro 3.3.** Variables de disturbio crónico antropogénico registradas en las parcelas de muestreo.

Variable	Descripción
Deposiciones de estiércol	Número de deposiciones de estiércol bovino dentro de las parcelas.
Extracción de leña	Número de plantas con señales de machetazos dentro de la parcela.
Senderos	Área de la parcela ocupada por senderos o caminos.
Cercanía al poblado*	Inverso multiplicativo de la distancia en línea recta al poblado más cercano.
Cercanía al camino*	Lo mismo que el anterior, pero con la distancia en línea recta a un camino para automóviles.

\*Las parcelas más cercanas a poblados y a caminos suelen ser más visitadas y estar más perturbadas.

### 3.3 Descripción de la vegetación

#### 3.3.1 Composición

Se determinó a nivel de especie, en la medida de lo posible, el material herborizado y las fotografías de las morfoespecies tomadas durante el muestreo. Para este fin se utilizaron claves taxonómicas y se consultó a especialistas en distintas familias y géneros. El trabajo de Mickel y Smith (2004) fue la base para la determinación de los helechos, mientras que para las espermatofitas se utilizó principalmente el trabajo de Rzedowski y Rzedowski (2005). La lista de las personas que participaron en la determinación taxonómica se muestra en el apéndice II.

Para corroborar la corrección de las determinaciones taxonómicas, el material herborizado se cotejó con ejemplares depositados en MEXU (Herbario Nacional, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México). Se elaboró una lista de todas las especies, agrupadas taxonómicamente de acuerdo con el sistema del Angiosperm Phylogeny Group III (APG III, 2009).

#### 3.3.2 Diversidad

Todos los cálculos y estimaciones de diversidad se hicieron para cada unidad geomorfológica por separado y para el conjunto de todos los encinares. Se calculó el índice de diversidad Shannon ( $H'$ ) con la fórmula:

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$$

y el índice de dominancia de Simpson ( $D$ ) con la fórmula:

$$D = \sum_{i=1}^S p_i^2$$

en donde  $S$  es el número total de especies y  $p_i$  es la abundancia o la frecuencia relativa de la  $i$ ésima especie (Magurran, 2004).

Se construyeron curvas suavizadas de acumulación de especies por el procedimiento de Mao Tau, para lo que se usó el programa EstimateS ver. 8.2.0 (Colwell, 2009). El tamaño total potencial de la flora de los encinares del PNT se obtuvo con el algoritmo Chao 2 (Chao, 1984, 1987), el cual se basa en la incidencia (presencia) de especies en las parcelas de muestreo. El número estimado de especies por Chao 2 ( $S_{Chao 2}$ ) se obtiene con la fórmula:

$$S_{Chao 2} = S_{obs} + \frac{Q_1^2}{2Q_2}$$

donde  $S_{obs}$  es el número de especies observadas,  $Q_1$  es el número de especies que aparecieron en sólo una parcela y  $Q_2$  es el número de especies que aparecieron en sólo dos parcelas. La diversidad

$\beta$  de los encinares se evaluó de distintas maneras. Primero, se calculó el índice de diversidad  $\beta$  de Whittaker ( $\beta_w$ ; Whittaker, 1972) para cada unidad geomorfológica (cada una con 10 parcelas) y para el total de los encinares (60 parcelas), de la siguiente manera:

$$\beta_w = \frac{\gamma}{\alpha}$$

donde  $\gamma$  es el número total de especies registradas en el respectivo conjunto de parcelas y  $\alpha$  es la riqueza promedio por parcela en ese conjunto.

Además, para evaluar el recambio de especies entre unidades geomorfológicas se se calculó el índice de Jaccard ( $J$ ):

$$J = \frac{S_{comp}}{S_{tot}}$$

donde  $S_{comp}$  es el número de especies compartidas y  $S_{tot}$  es el número total de especies. También se calculó el índice de Chao-Sørensen con el programa EstimateS ver. 8.2.0 (Colwell, 2009). El índice de Chao-Sørensen toma en cuenta a las especies ausentes de los muestreos (Chao *et al.*, 2005).

Por último, para determinar si los encinares de las diferentes unidades geomorfológicas pueden representar distintas comunidades, las parcelas fueron clasificadas mediante el método de Ward. Para ello, se usaron distancias euclidianas de los datos binarios de presencia-ausencia de las especies en las parcelas (van Tongeren, 1995).

### 3.3.3 Estructura

Se calculó la frecuencia, la densidad, la cobertura y el área basal para cada especie y el total de cada una de estas variables en cada parcela, en cada unidad geomorfológica y en el total del bosque muestreado. Con los valores relativos de área basal, densidad y frecuencia se calculó el valor de importancia relativa de cada especie en cada unidad geomorfológica y en el total de los encinares (Magurran, 2004). Para calcular la altura de la vegetación se promedió la altura de los tres individuos más altos del dosel en cada parcela.

### 3.4 Análisis de la relación vegetación-ambiente

Los valores de las variables de disturbio crónico se estandarizaron y combinaron en un solo índice con un análisis de componentes principales (PCA) (Martorell y Peters, 2005). Se hizo un análisis canónico de correspondencias (CCA) para analizar la relación entre la abundancia de las especies en cada parcela y las variables ambientales medidas (ter Braak, 1986). También se incluyó a la unidad geomorfológica como variable categórica.

Se hizo un CCA para las especies del dosel y otro para las del sotobosque porque se usaron distintas escalas para registrar sus abundancias. Uno de los requisitos del CCA es que los ejes del

diagrama de ordenación deben relacionarse de manera lineal con las variables ambientales. Para verificar este requisito se hizo una prueba de permutación con 1000 permutaciones (ter Braak, 1995).

### *3.5 Comparación entre unidades geomorfológicas*

Se compararon las medias de riqueza, índice de Shannon, densidad de individuos, cobertura y área basal por parcela entre unidades geomorfológicas mediante análisis de varianza (Zar, 1999). En los casos en los que se rechazó la hipótesis nula del análisis de varianza, se hizo una prueba de Tukey para determinar entre qué unidades geomorfológicas había diferencias significativas.

La normalidad de los datos se evaluó con la prueba de Shapiro-Wilk y la homocedasticidad con la prueba de Levene. Los datos que no cumplieron con estos requisitos del análisis de varianza se transformaron de acuerdo con el procedimiento propuesto por Zar (1999), de la siguiente manera:

$$x' = \sqrt{x + 0.5}$$

Cuando los datos transformados tampoco cumplieron con los requisitos del análisis de varianza, se usó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis para comparar las medias (Zar, 1999).

Los análisis estadísticos y de clasificación, si no se menciona lo contrario, fueron hechos con el programa XLSTAT 2012 (Addinsoft, 2012). En todos los casos, se utilizó un nivel de significancia ( $\alpha$ ) de 0.05.

## 4. Resultados

### 4.1 Descripción general

Si bien el objetivo principal de esta tesis fue cuantificar la variación florística y estructural de los encinares presentes en las diferentes unidades geomorfológicas del PNT, es conveniente hacer una descripción de algunas características generales de todos los encinares en conjunto, ya que esta información permite hacer análisis comparativos con comunidades análogas en otras regiones geográficas. En esta sección se presenta esta caracterización general.

#### 4.1.1 Composición florística

Durante el estudio se recolectaron en total 1321 especímenes de plantas vasculares. De éstos, la gran mayoría proviene de las parcelas de muestreo, mientras que una fracción pequeña (43; 3.3%) fueron recolectadas fuera de ellas. Se logró determinar a nivel de especie una fracción grande (83.9%) de material recolectado, mientras que 6.5% se determinó hasta el nivel de género y 4.7% sólo hasta familia. La fracción que no fue determinada a ninguno de estos niveles taxonómicos fue 4.9%. La lista completa de los taxones determinados al menos hasta el nivel genérico se presenta en el apéndice III; ésta incluye 88 familias, 205 géneros y 343 especies, lo que representa un promedio de 2.3 géneros y 3.9 especies por familia, y 1.7 especies por género.

De las especies identificadas, 85.6% fueron angiospermas, 12.1% fueron helechos o miembros de grupos afines y 2.3% fueron gimnospermas (cuadro 4.1). La familia Asteraceae fue la más rica, tanto en número de especies (57) como de géneros (29) (cuadro 4.2). La segunda familia más rica en especies (28) y géneros (19) fue Fabaceae. El género con más especies fue *Salvia*, con 11 especies, seguido de *Cheilanthes*, con 8 especies (cuadro 4.3).

**Cuadro 4.1.** Número de familias, géneros y especies de los grupos taxonómicos de rango suprafamiliar de los encinares del PNT.

Grupo taxonómico	No. de familias	No. de géneros	No. de especies
Helechos y grupos afines	8	18	42
Gimnospermas	2	2	8
Liliópsidas	13	34	51
Magnoliópsidas	65	151	242

**Cuadro 4.2.** Familias con mayor riqueza de especies y géneros en la flora de los encinares del PNT (familias con más de cinco especies en esta flora).

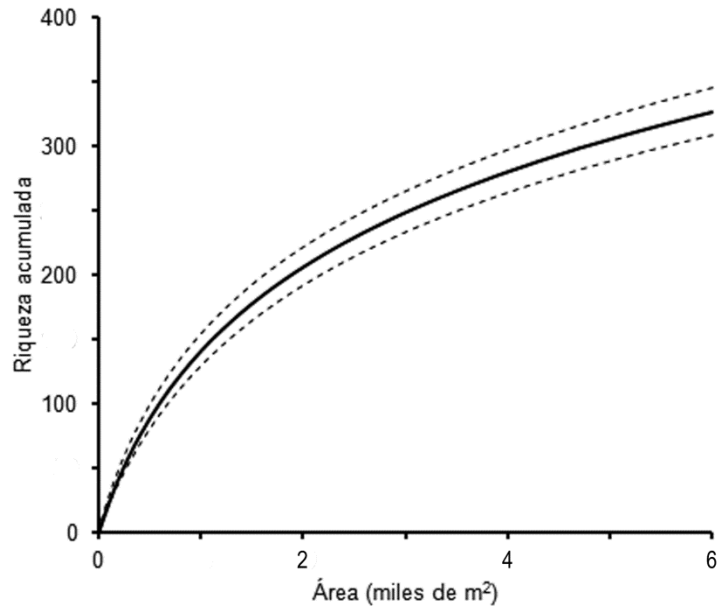
Familia	No. de especies	No. de géneros
Asteraceae	57	29
Fabaceae	28	19
Poaceae	19	11
Lamiaceae	18	7
Pteridaceae	18	7
Solanaceae	13	4
Polypodiaceae	11	4
Rubiaceae	9	7
Orchidaceae	7	6
Pinaceae	7	1
Euphorbiaceae	6	2
Fagaceae	6	1

**Cuadro 4.3.** Géneros con más de cinco especies en la flora de los encinares del PNT.

Género	No. de especies
<i>Salvia</i>	11
<i>Cheilanthes</i>	8
<i>Ageratina</i>	7
<i>Pinus</i>	7
<i>Polypodium</i>	7
<i>Roldana</i>	7
<i>Cestrum</i>	6
<i>Desmodium</i>	6
<i>Quercus</i>	6
<i>Stevia</i>	6

#### 4.1.2 Diversidad

De las 329 especies registradas en las parcelas, 84% fueron exclusivas del sotobosque y 4% exclusivas del dosel. La curva suavizada de acumulación de especies (basada en el procedimiento de Mao Tau) no se estabiliza (figura 4.1), lo que sugiere que se encontrarían más especies si se muestreara un área mayor. Con el algoritmo Chao 2 se estimó una riqueza total promedio de 448.2 especies (intervalo de confianza de 95% = 402.1 a 522.3), lo cual implica que en este estudio sólo se registraron aproximadamente tres cuartas partes de la flora vascular de los encinares del PNT.



**Figura 4.1.** Curva suavizada de acumulación de especies en las 60 parcelas de muestreo en los encinares del PNT obtenida con el procedimiento de Mao Tau. Las líneas discontinuas muestran el intervalo de confianza de 95%.

La riqueza de especies promedio por parcela de 100 m<sup>2</sup> ( $\pm 1$  E.E.) fue de  $25 \pm 1.13$  (intervalo: 6 a 43 especies). El índice de diversidad de Shannon ( $H'$ ) para las especies del dosel fue de 2.92 y su equitatividad (E) fue de 0.73. El índice de dominancia relativa de Berger-Parker fue de 0.26, es decir, 26% de los árboles pertenecen a la especie más dominante (*Quercus rugosa*).

#### 4.1.3 Estructura

##### 4.1.3.1 Sotobosque

La especie con mayor cobertura fue *Salvia polystachia* y en segundo lugar coincidieron *Salvia mexicana* y *Verbesina virgata*. La especie más frecuente fue *Clematis dioica*, registrada en 42% de las parcelas; en segundo lugar estuvo *Verbesina virgata* (38%) y en tercer lugar *Bomarea edulis* y *Salvia polystachia* (37% cada una).

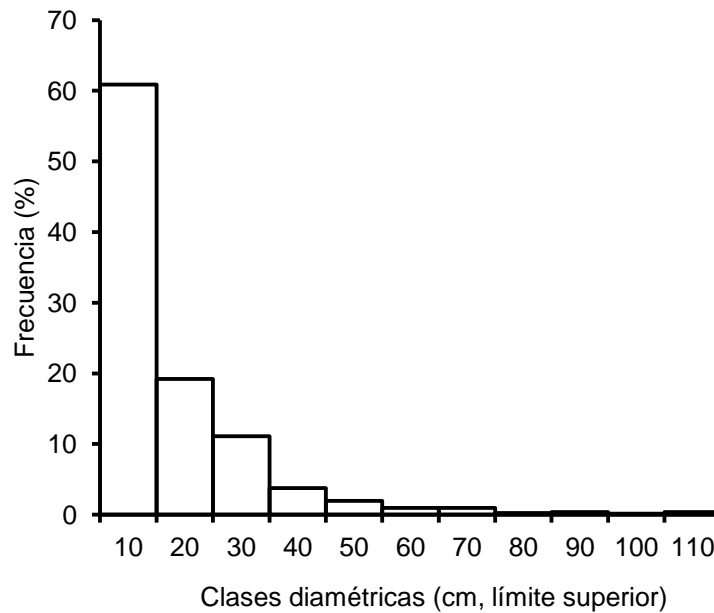
##### 4.1.3.2 Dosel

En las 60 parcelas de muestreo se registraron 492 individuos con un DAP  $\geq 2.5$  cm pertenecientes a 52 especies. Más de la cuarta parte de los individuos eran policaulescentes, por lo que en total se midieron 818 troncos.

Más de 80% del área basal y 68% de la cobertura correspondió a sólo 129 individuos, todos con



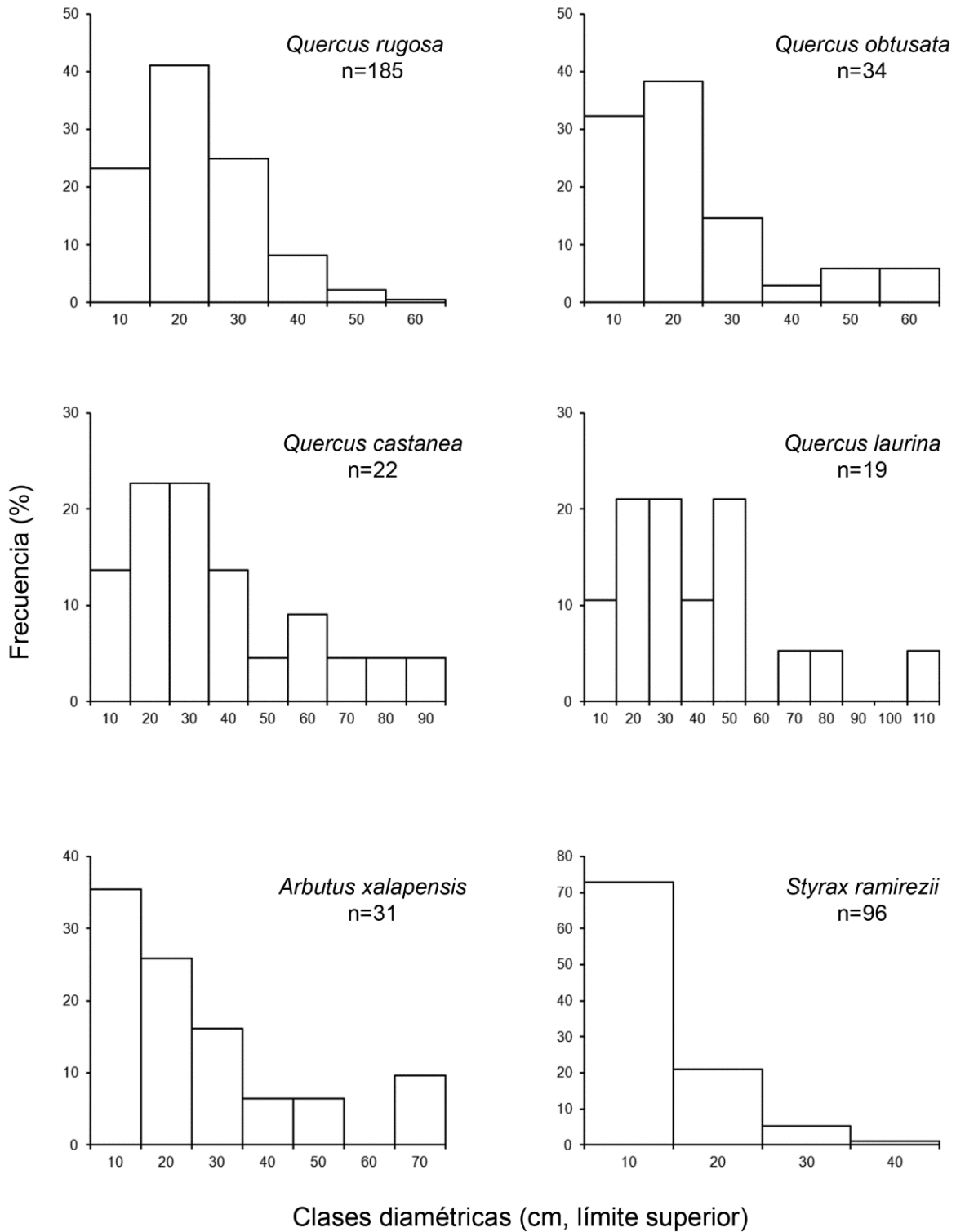
un DAP  $\geq 20$  cm. En cambio, la densidad se concentró en los individuos de categorías diamétricas menores, ya que más de 50% de los troncos tuvieron un DAP entre 2.5 y 10 cm. La distribución de frecuencias de las clases diamétricas de los troncos tuvo una forma de J invertida (figura 4.2).



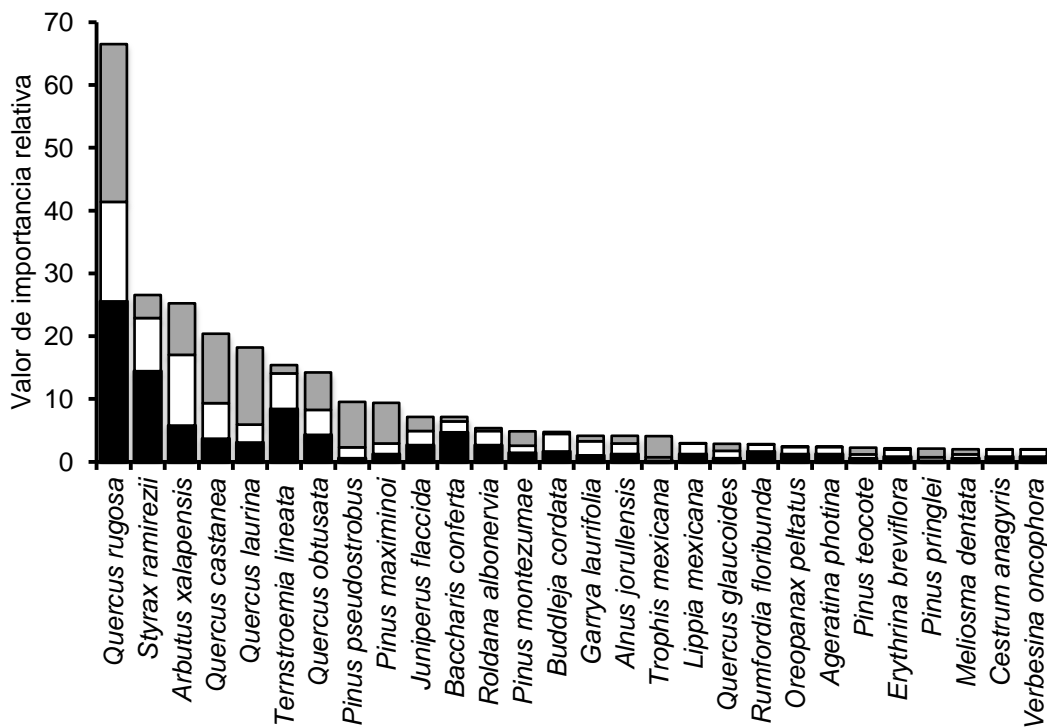
**Figura 4.2.** Distribución de frecuencias de las clases diamétricas de los troncos ( $N = 818$ ).

Las distribuciones de frecuencias de clases diamétricas de algunas especies del dosel con valores altos de importancia relativa, como *Arbutus xalapensis* y *Styrax ramirezii*, también tuvieron formas de J invertida (figura 4.3). En contraste, las especies de encino con las importancias relativas más altas tuvieron porcentajes mayores de troncos con diámetros de tamaños intermedios.

Pocas especies del dosel (7) tuvieron un VIR  $> 10$ . Hubo una discontinuidad de casi 40 unidades de VIR entre el valor más alto, correspondiente a *Quercus rugosa* (66.5) y el segundo, correspondiente a *Styrax ramirezii* (26.6), especie a partir de la cual ya no hubo grandes discontinuidades en los VIR, con una prevalencia de especies con un VIR bajo (figura 4.4). En *Quercus rugosa*, la densidad y el área basal contribuyeron prácticamente igual al VIR (38.4% y 37.8%, respectivamente), mientras que en las otras especies de encinos dominantes del dosel, el área basal tuvo una contribución mayor, en especial en *Quercus laurina* (67.5%). En cambio, tanto en *Styrax ramirezii* como en *Ternstroemia lineata* contribuyó más la densidad (54.4% y 54.8%, respectivamente), mientras que en *Arbutus xalapensis* la frecuencia tuvo el mayor peso (44.7%).



**Figura 4.3.** Distribución de frecuencias de las clases diamétricas de los troncos de seis especies del dosel con valores altos de importancia relativa.



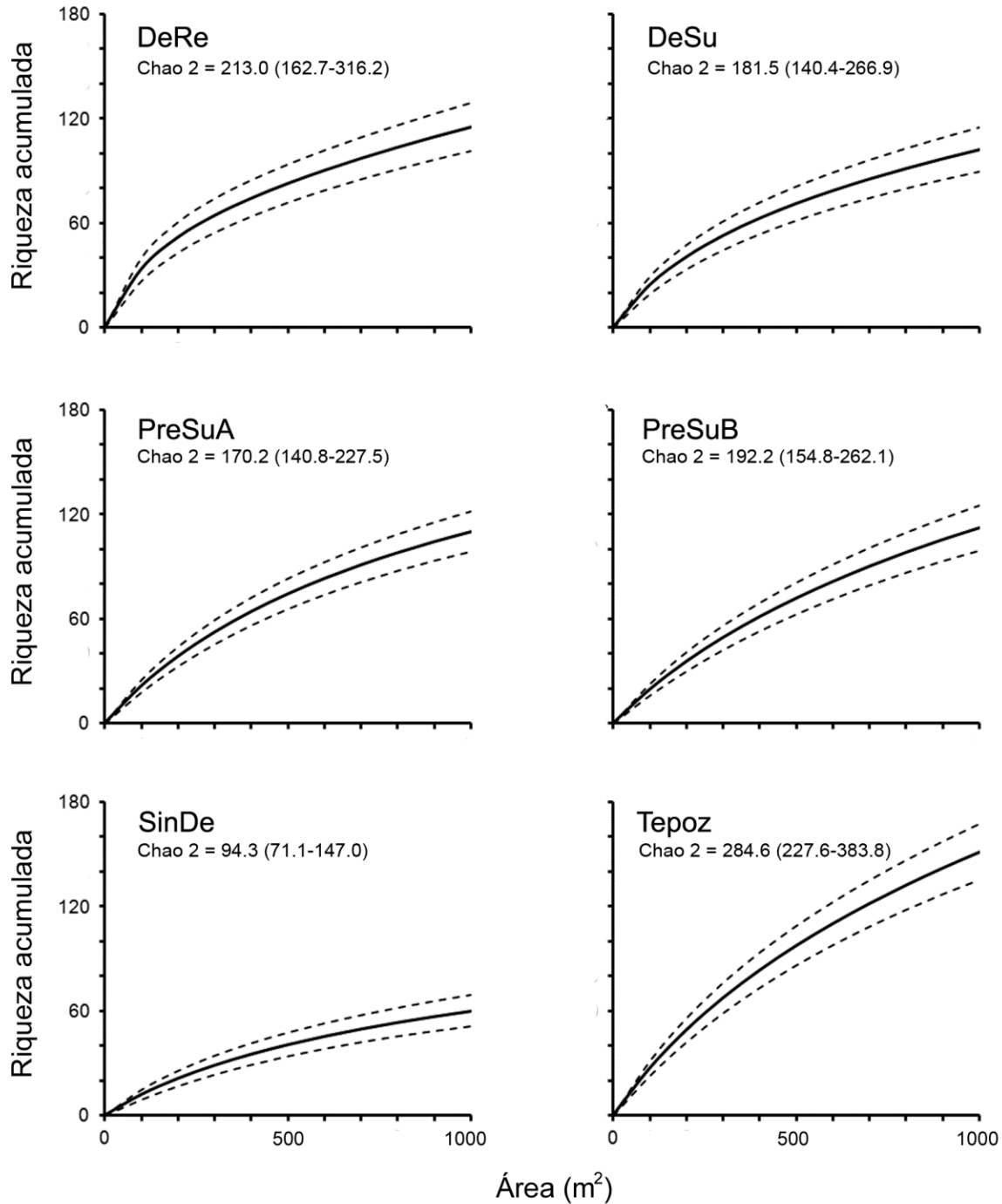
**Figura 4.4.** Valores de importancia relativa de las especies del dosel de los encinares del PNT. Para cada especie, se presentan las contribuciones absolutas de la densidad (barras negras), la frecuencia (barras blancas) y el área basal (barras grises). Sólo se muestran las especies con VIR > 1.

## 4.2. Comparación de los encinares ubicados en diferentes unidades geomorfológicas

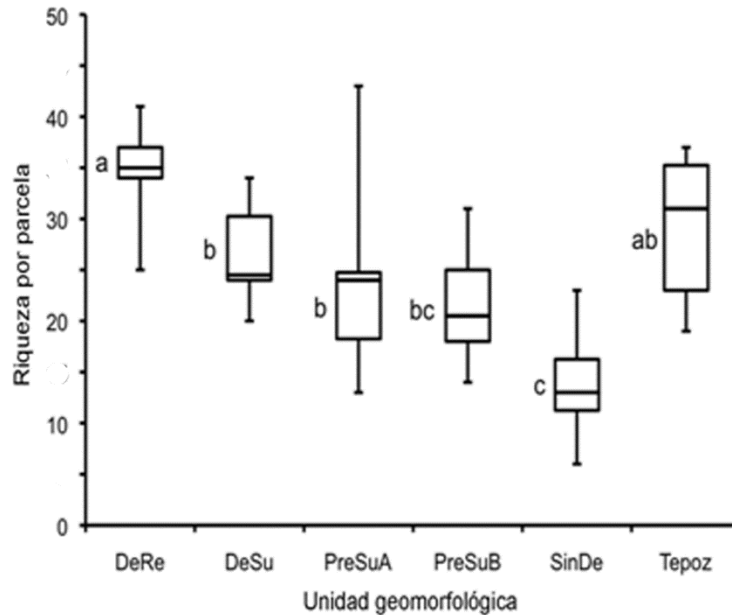
### 4.2.1 Diversidad

Las curvas de acumulación de especies no se estabilizaron en ninguna unidad geomorfológica, pero hubo diferencias importantes entre ellas (figura 4.5). En SinDe, la pendiente general de la curva fue bastante baja y casi se estabilizó. En fuerte contraste, la curva de Tepoz tuvo una pendiente pronunciada que indica un recambio considerable de especies entre parcelas (*i.e.* diversidad  $\beta$ ).

La riqueza promedio por parcela varió entre unidades geomorfológicas (figura 4.6). Los datos de riqueza por parcela en cada unidad geomorfológica cumplieron con los requisitos del análisis de varianza (prueba de Shapiro-Wilk para la normalidad de la distribución de los datos,  $P = 0.198$ ; prueba de Levene para la homogeneidad de las varianzas,  $P = 0.37$ ). El análisis de varianza mostró diferencias significativas entre los promedios de riqueza por parcela de las distintas unidades geomorfológicas ( $P < 0.0001$ ). La prueba de Tukey permitió identificar los grupos que se muestran en la figura 4.6.



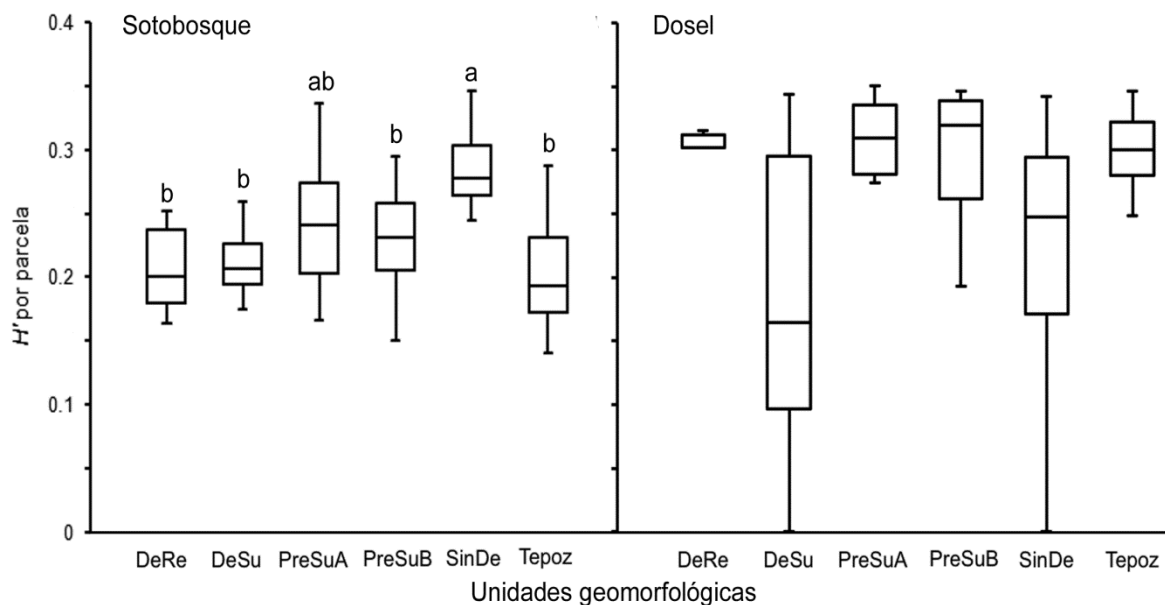
**Figura 4.5.** Curvas suavizadas de acumulación de especies en cada unidad geomorfológica en los encinares del PNT obtenidas con el procedimiento de Mao Tau. Las líneas punteadas muestran intervalos de confianza de 95%. También se muestra la media y el intervalo de confianza del 95% del estimador Chao 2 para cada unidad. Acrónimos de las unidades geomorfológicas: DeRe = Derrame reciente; DeSu = Derrame del Suchiooc; PreSuA = Derrames previos al Suchiooc altos; PreSuB = Derrames previos al Suchiooc bajos; SinDe = Sin derrame; Tepoz = Sierra del Tepozteco. Ver Sección 3.1 para una descripción completa de estas unidades.



**Figura 4.6.** Riqueza por parcela en los encinares localizados en diferentes unidades geomorfológicas del PNT. Las unidades geomorfológicas con letras distintas difieren significativamente según la prueba de Tukey ( $P < 0.05$ ). Los límites de las cajas representan el primer y tercer cuartiles, con la mediana indicada en su interior; los bigotes se extienden hasta los valores mínimo y máximo registrados en cada unidad geomorfológica. Acrónimos de las unidades geomorfológicas como en la figura 4.5.

El bosque de DeRe tuvo la mayor densidad promedio ( $\pm$  E.E.) de especies ( $34.8 \pm 1.35$  especies por parcela), mientras que valor promedio más bajo correspondió al bosque de SinDe ( $13.8 \pm 1.60$  especies por parcela). Los bosques localizados en los derrames del complejo “Los Otates”, que incluyen al del Suchiooc y a los previos a éste, formaron un grupo de densidad intermedia de especies, aunque el bosque de PreSuB no difirió significativamente del de SinDe (figura 4.6).

El valor promedio de la diversidad de Shannon ( $H'$ ) por parcela varió entre unidades geomorfológicas, tanto en el dosel como en el sotobosque (figura 4.7). La prueba de Kruskal-Wallis no mostró diferencias significativas entre el dosel de las distintas unidades ( $P = 0.161$ ). En cambio, el análisis de varianza sí detectó diferencias significativas en el  $H'$  del sotobosque entre las unidades geomorfológicas ( $P = 0.0001$ ); la prueba de Tukey identificó los grupos que se muestran en la figura 4.7. A diferencia de la riqueza, la diversidad por parcela fue mayor en SinDe que en el resto de las unidades geomorfológicas, excepto en PreSuA.



**Figura 4.7.** Valores del índice de diversidad de Shannon ( $H'$ ) por parcela de los encinares localizados en diferentes unidades geomorfológicas del PNT, para el sotobosque y el dosel. Los bosques con letras diferentes tuvieron diferencias significativas según la prueba de Tukey ( $P < 0.05$ ). Especificaciones de los diagramas de caja y bigote como en la figura 4.6. Acrónimos de las unidades geomorfológicas como en la figura 4.5.

Los índices de diversidad y dominancia calculados para el dosel variaron mucho entre unidades geomorfológicas (cuadro 4.4). El bosque de Tepoz fue el más diverso ( $H' = 2.80$ ); le siguió el bosque de SinDe ( $H' = 2.09$ ). En el extremo opuesto estuvo el bosque de DeSu ( $H' = 1.32$ ).

**Cuadro 4.4.** Riqueza (S), índice de diversidad de Shannon ( $H'$ ), equitatividad (E) y diversidad  $\beta$  de Whittaker ( $\beta_w$ ) para el dosel y para el total de los encinares en las diferentes unidades geomorfológicas por separado y para el conjunto de ellos en el PNT. Acrónimos de las unidades geomorfológicas como en la figura 4.5.

Unidad geomorfológica	Dosel				Total			
	S	$H'$	E	$\beta_w$	S	$H'$	E	$\beta_w$
DeRe	8	1.41	0.68	2.96	115	4.41	0.93	3.43
DeSu	10	1.32	0.57	4.35	102	4.34	0.94	4.18
PreSuA	16	2.06	0.74	4.85	110	4.50	0.96	5.12
PreSuB	17	2.02	0.71	6.07	112	4.53	0.96	5.77
SinDe	14	2.09	0.77	5.00	60	3.89	0.95	5.00
Tepoz	25	2.80	0.87	6.76	151	4.81	0.96	5.57
Total	52	2.92	0.73	17.93	329	5.33	0.92	13.16

Los valores de  $H'$  calculados con datos de frecuencia relativa, los cuales incluyen a las especies del sotobosque, fueron mucho más altos tanto para el total de los encinares ( $H' = 5.33$ ) como para las unidades geomorfológicas por separado (cuadro 4.4). En este caso, Tepoz también fue el bosque más diverso pero, a diferencia del  $H'$  del dosel, el valor más bajo correspondió a SinDe (3.89). A su vez, el bosque de DeRe tuvo el valor de  $H'$  más bajo (0.93).

La diversidad  $\beta$  de Whittaker ( $\beta_w$ ) se calculó de manera conjunta para las especies del dosel y del sotobosque. El valor para el conjunto de todos los encinares muestreados fue de 13.16, cifra mucho mayor que las calculadas para las distintas unidades geomorfológicas por separado. PreSuB tuvo 112 especies en total y la mayor  $\beta_w$  (5.77), mientras que Tepoz tuvo la mayor riqueza (151 especies) y la segunda  $\beta_w$  (5.57) más alta. Por el contrario, DeRe tuvo la  $\beta_w$  más baja (3.43), a pesar de tener la segunda riqueza más alta (115 especies) y SinDe tuvo la riqueza más baja (60 especies), pero una  $\beta_w$  de 5.00.

SinDe y Tepoz fueron los encinares más diferentes en composición de especies según el índice de Jaccard (cuadro 4.5). Sin embargo, según el índice de Chao-Sørensen, el cual da más peso a las especies compartidas y toma en cuenta a las especies ausentes en las muestras, los bosques más distintos en composición fueron SinDe y DeRe. A su vez, los bosques más similares fueron DeSu y los dos ubicados en los derrames previos a éste (PreSuA y PreSuB). Según el índice Chao-Sørensen, los encinares del complejo Los Otates (DeSu, PreSuA y PreSuB) compartieron *ca.* 90% de las especies. En contraste, los encinares del derrame más antiguo (SinDe) y del más reciente (DeRe) compartieron sólo 26%. El índice de Chao-Sørensen promedio de todas las combinaciones de unidades geomorfológicas fue de 0.62.

**Cuadro 4.5.** Índices de similitud calculados entre los encinares de cada par de unidades geomorfológicas del PNT. Arriba de la diagonal principal se muestran los valores del índice de Chao-Sørensen y abajo los del índice de Jaccard. Los valores máximos y mínimos de cada índice se indican con negritas y subrayados, respectivamente. Acrónimos de las unidades geomorfológicas como en la figura 4.5.

Unidad geomorfológica	DeRe	DeSu	PreSuA	PreSuB	SinDe	Tepoz
DeRe	--	0.694	0.798	0.433	<u>0.261</u>	0.653
DeSu	0.247	--	0.889	<b>0.890</b>	0.488	0.295
PreSuA	0.243	<b>0.432</b>	--	0.613	0.636	0.752
PreSuB	0.141	0.196	0.227	--	0.432	0.600
SinDe	0.115	0.200	0.288	0.124	--	0.295
Tepoz	0.231	0.252	0.249	0.241	<u>0.111</u>	--

El análisis de clasificación basado en los datos de incidencia de las especies del dosel no permitió distinguir grupos claros (Fig. 4.8a), a diferencia de la clasificación basada en la incidencia de las especies del sotobosque, la cual sugirió la existencia de cuatro grupos de parcelas (figura 4.8b). Una primera línea de corte a una distancia de unión de 100 permitió la separación de un grupo conformado por casi todas las parcelas (9 de 10) de DeRe de todas las parcelas restantes. Entre estas últimas, se distinguen otros tres grupos a una distancia de unión de 30; el grupo mejor diferenciado incluye ocho parcelas de DeSu y cinco de PreSuA, mientras que el segundo grupo mejor diferenciado engloba una mezcla de parcelas localizadas en diferentes unidades geomorfológicas. En el último grupo están incluidas el resto de las parcelas: nueve de Tepoz, cinco de PreSuB y tres de PreSuA.

#### 4.2.2 Estructura

##### 4.2.2.1 Sotobosque

Tanto la frecuencia como la cobertura de las especies variaron notablemente entre unidades geomorfológicas (figura 4.9). Muchas especies frecuentes en DeRe, como *Sedum oxypetalum* y *Echeveria gibbiflora*, estuvieron ausentes de las otras unidades. Por el contrario, otras especies, como *Salvia mexicana*, fueron muy frecuentes en varias unidades.

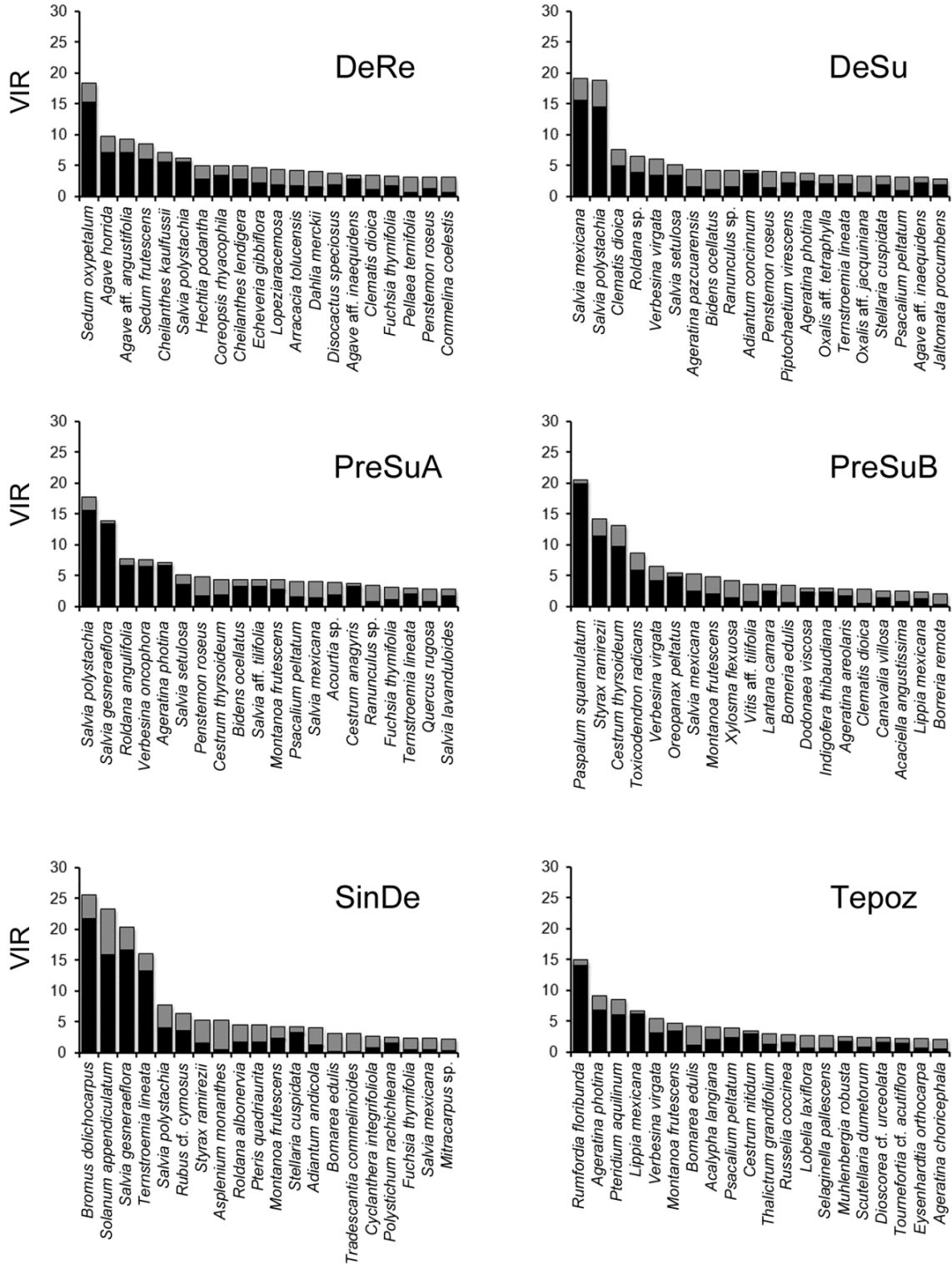
Por lo general, en cada unidad geomorfológica hubo una o dos especies dominantes, mientras que entre el resto de las especies no hubo grandes diferencias de VIR. La excepción a este patrón fue SinDe, en donde cuatro especies tuvieron VIR relativamente altos. Las especies con mayor VIR en PreSuB y en Tepoz, *Paspalum squamulatum* y *Rumfordia floribunda*, respectivamente, tuvieron valores altos de cobertura en muy pocas parcelas. El caso opuesto es el de especies como *Bomarea edulis* y *Asplenium monanthes*, las cuales fueron muy frecuentes en algunas unidades geomorfológicas pero, debido a su tamaño pequeño, tuvieron valores de cobertura muy bajos.

##### 4.2.2.2 Dosel

Las variables estructurales difirieron considerablemente entre unidades geomorfológicas (cuadro 4.6), en algunos casos de manera significativa. En DeRe se registraron los valores más bajos de todas las variables estructurales. En contraste, SinDe tuvo los mayores valores de área basal y de altura. La cobertura de los individuos del dosel alcanzó su máximo en PreSuB y la densidad en DeSu.







**Figura 4.9.** Valores de importancia relativa de las 20 especies dominantes del sotobosque de los encinares en las diferentes unidades geomorfológicas del PNT. Para cada especie, se distinguen las contribuciones absolutas de la cobertura (barras negras) y la frecuencia (barras grises). Acrónimos de las unidades geomorfológicas como en la figura 4.5.

**Cuadro 4.6.** Variables estructurales del dosel de los encinares en diferentes unidades geomorfológicas del PNT. En el primer renglón se muestran los promedios  $\pm 1$  E.E. y en el segundo se muestran los intervalos, entre paréntesis. Acrónimos de las unidades geomorfológicas como en la figura 4.5.

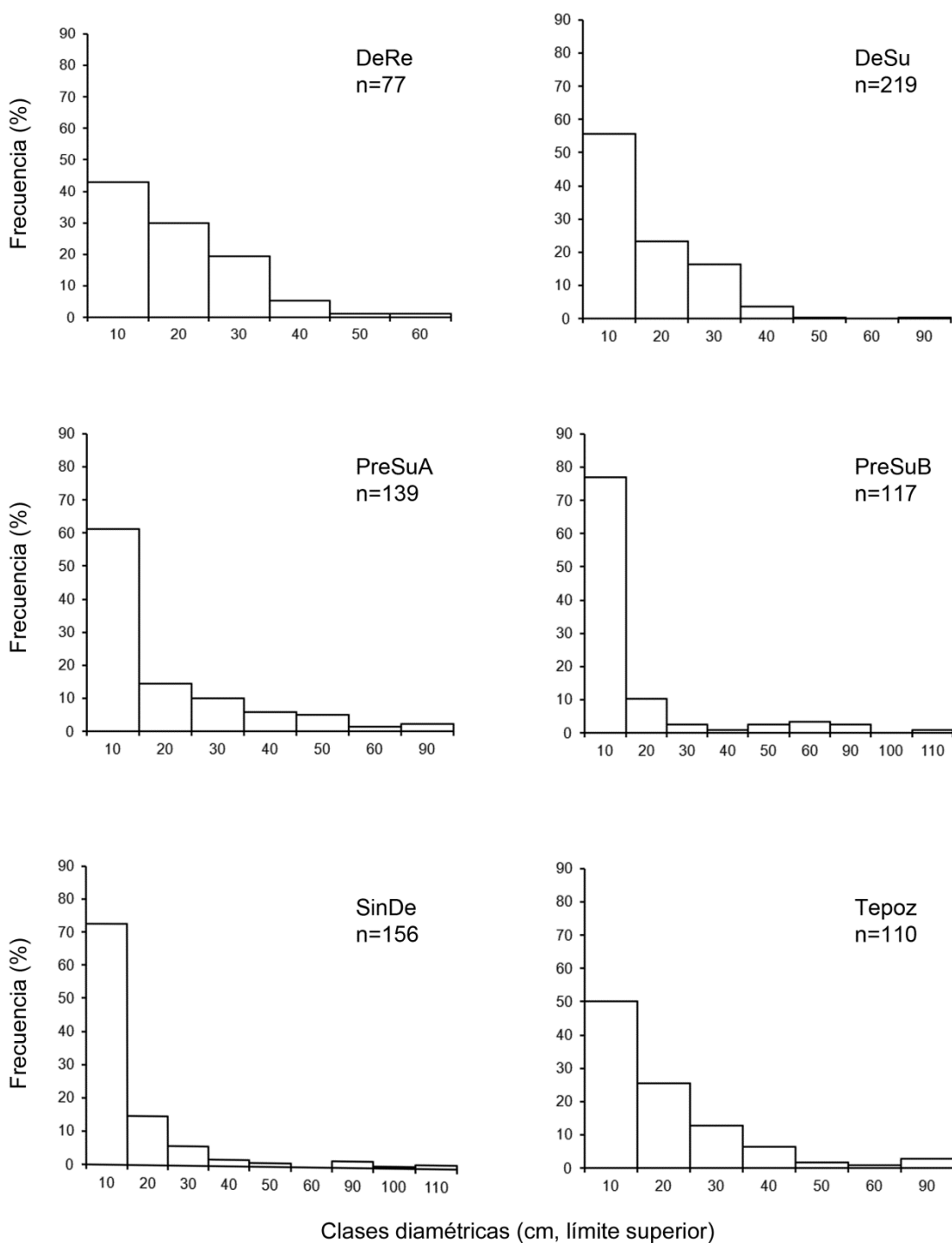
Unidad geomorfológica	Área basal (m <sup>2</sup> /ha)	Cobertura (m <sup>2</sup> /ha)	Altura (m)	Densidad (ind./ha)
DeRe	19.6 $\pm$ 2.8 (3.4 – 29.0)	10,424 $\pm$ 1,830 (1,743 – 18,577)	9.0 $\pm$ 0.7 (5.5 – 11.8)	610.0 $\pm$ 99.4 (100 – 1100)
DeSu	42.0 $\pm$ 4.3 (20.3 – 66.5)	20,919 $\pm$ 2,315 (9,889 – 29,957)	14.4 $\pm$ 1.2 (11.0 – 24.0)	1,040.0 $\pm$ 172.0 (400 – 1,900)
PreSuA	46.4 $\pm$ 10.6 (10.3 – 120.9)	21,526 $\pm$ 3,995 (6,440 – 42,313)	16.7 $\pm$ 2.1 (7.2 – 25.5)	940.0 $\pm$ 131.8 (300 – 1,900)
PreSuB	42.3 $\pm$ 7.9 (0.2 – 81.3)	31,341 $\pm$ 6,135 (577 – 65,475)	15.2 $\pm$ 2.0 (2.9 – 23.2)	900.0 $\pm$ 182.0 (100 – 2,200)
SinDe	60.5 $\pm$ 15.4 (6.5 – 145.9)	26,041 $\pm$ 3,868 (8,536 – 44,260)	22.8 $\pm$ 4.0 (11.5 – 55.0)	990.0 $\pm$ 172.8 (300 – 2,000)
Tepoz	32.7 $\pm$ 6.2 (0.5 – 56.1)	22,028 $\pm$ 2,903 (2,768 – 31,671)	13.3 $\pm$ 1.3 (7.6 – 20.0)	810.0 $\pm$ 79.5 (400 – 1,100)

La prueba de Kruskal-Wallis aplicada para comparar el área basal, la cobertura y la densidad de individuos entre los encinares no detectó diferencias significativas en el área basal ( $P = 0.105$ ) pero sí en la altura del bosque ( $P = 0.001$ ). La prueba de comparaciones múltiples de Dunn mostró diferencias significativas en la altura ( $P < 0.05$ ) entre DeRe y PreSuA, y entre DeRe y SinDe.

El análisis de varianza para comparar los datos transformados de cobertura entre unidades geomorfológicas fue significativo ( $P = 0.018$ ). El encinar DeRe fue el que tuvo la cobertura menor, pero según la prueba de Tukey sólo difirió significativamente de PreSuB y SinDe. Por otro lado, a pesar de una diferencia de 430 ind./ha entre los valores máximo y mínimo de densidad en los distintos encinares (cuadro 4.6), el análisis de varianza no reveló diferencias significativas entre unidades geomorfológicas para esta variable ( $P = 0.325$ ).

La forma de J invertida en la distribución de frecuencias de las clases diamétricas fue constante entre unidades geomorfológicas (figura 4.10); sin embargo, en algunas unidades fue más marcada que en otras. Por ejemplo, tanto en SinDe como en PreSuB más de 70% de los troncos tuvieron un  $DAP \leq 10$  cm, mientras que en Tepoz y en DeRe la mitad o menos de los tallos tuvieron este tamaño. DeRe también fue único en el sentido de que 30% de los troncos tuvieron un DAP entre 10 y 20 cm, y casi 20% entre 20 y 30 cm. Por otro lado, SinDe y PreSuB, las unidades

geomorfológicas con mayores porcentajes de tallos en las categorías menores de DAP fueron las únicas donde se registraron individuos con un DAP > 1 m.



**Figura 4.10.** Distribuciones de frecuencias de las clases diamétricas de los troncos en los encinares de las distintas unidades geomorfológicas del PNT. Acrónimos de las unidades geomorfológicas como en la figura 4.5.

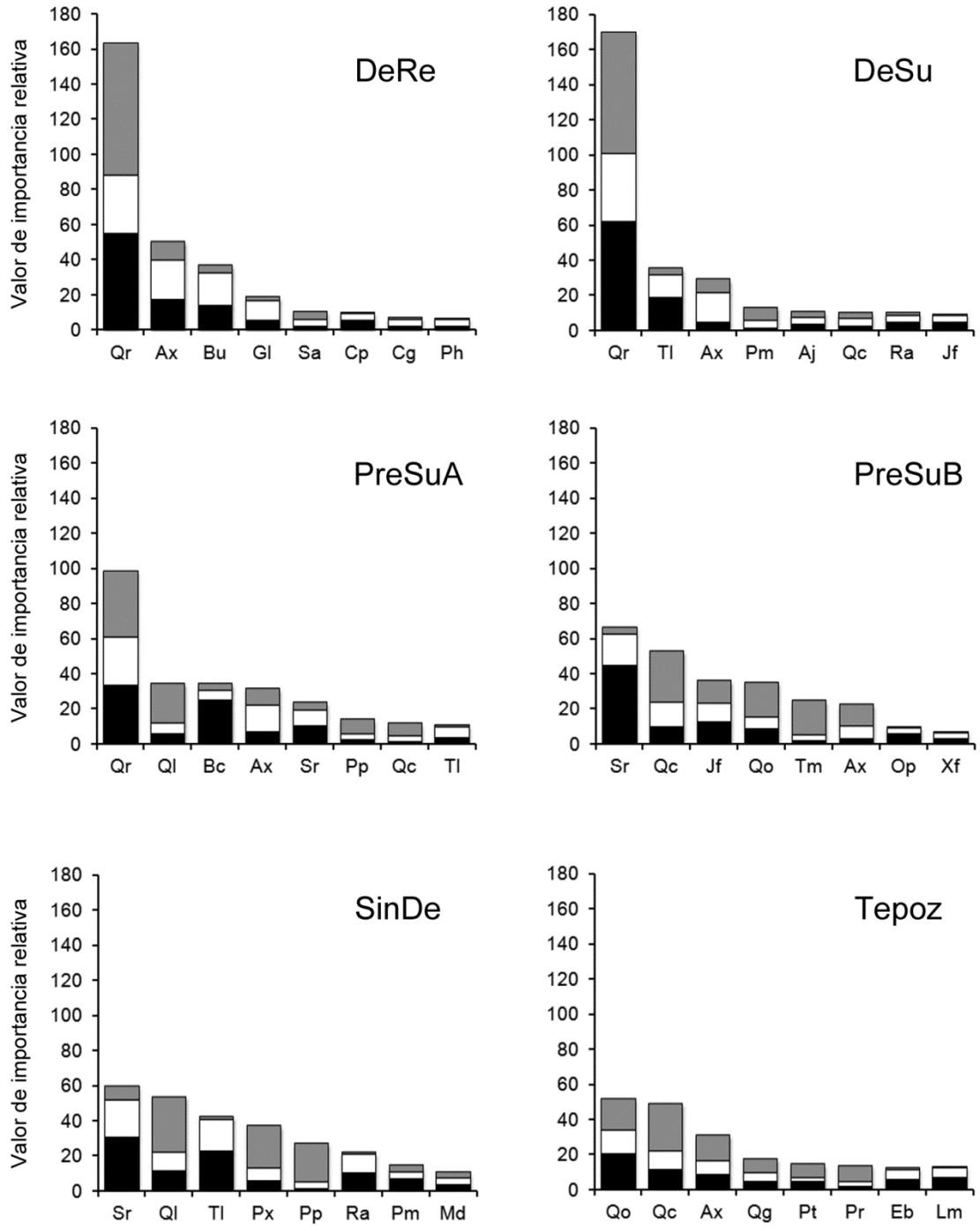
El VIR de las especies registradas en más de una unidad geomorfológica varió entre ellas (figura 4.11). *Quercus rugosa* fue la especie más dominante en DeRe, DeSu y PreSuA; de hecho, en DeRe el VIR de esta especie triplicó el de *Arbutus xalapensis*, la especie que le siguió en orden. Mientras que *Q. rugosa* estuvo presente en nueve de las diez parcelas de DeRe, la mitad de las especies del dosel sólo fueron registradas en una de ellas. Además, a *Q. rugosa* correspondió más de la mitad de la densidad total y más de tres cuartas partes del área basal total en esta unidad.

La dominancia de *Q. rugosa* fue aún más marcada en DeSu, donde tuvo un VIR cinco veces mayor que el de *Ternstroemia lineata*, la especie que obtuvo el segundo lugar. En esta unidad geomorfológica, *Q. rugosa* contribuyó aproximadamente con 60% de la densidad y 70% del área basal total, y al igual que en DeRe, estuvo presente en nueve de las diez parcelas, mientras que más de la mitad de las especies sólo se encontraron en una de ellas.

En PreSuA, *Q. rugosa* también estuvo presente en casi todas las parcelas (9), y aunque su dominancia no fue tan marcada en comparación con DeRe y DeSu, su VIR también triplicó el de la especie que quedó en segundo lugar, *Q. laurina*, por sólo 64 puntos porcentuales. De hecho, en este lugar esta última especie estuvo seguida muy de cerca por *Baccharis conferta* y *Arbutus xalapensis*. Es interesante que en cada una de estas tres especies la mayor contribución al VIR la hizo una variable diferente: el área basal en *Q. laurina*, la densidad en *B. conferta* y la frecuencia en *A. xalapensis*.

Tanto en PreSuB como en SinDe la especie dominante fue *Styrax ramirezii*. En ambas unidades la dominancia de esta especie no fue tan marcada como la de *Q. rugosa* en las unidades geomorfológicas anteriores. En PreSuB, *S. ramirezii* sólo superó ligeramente a *Q. castanea*, la segunda especie con mayor VIR, mientras que en SinDe su VIR fue casi igual al de *Q. laurina*. La dominancia de *S. ramirezii* en estas dos unidades geomorfológicas se debió a su densidad, pues esta especie fue superada en área basal por cinco especies en PreSuB y por tres en SinDe.

En Tepoz, el encinar con mayor riqueza (25 especies) y diversidad en el dosel, las diferencias de VIR entre las especie dominantes fueron menores que en el resto de las unidades geomorfológicas. Las diferencias entre el VIR de los dos especies dominantes, *Q. obtusata* y *Q. castanea* fue casi nula. *Q. castanea* tuvo la mayor área basal, mientras que *Q. obtusata* tuvo los valores mayores de densidad y frecuencia. De hecho, a excepción de *Q. obtusata*, todas las especies aparecieron en menos de la mitad de las parcelas. En el dosel de Tepoz también estuvieron presentes *Q. glaucoides* y *Q. rugosa*, lo que significa que a esta unidad geomorfológica correspondió la mayor riqueza de especies de encinos (cuatro de las seis reportadas en este estudio).



**Figura 4.11.** Valores de importancia relativa de las ocho especies más dominantes del dosel de los encinares en cada unidad geomorfológica del PNT. Para cada especie, se distinguen las contribuciones absolutas de la densidad (barras negras), la frecuencia (barras blancas) y el área basal (barras grises). Acrónimos de las unidades geomorfológicas como en la figura 4.5. Aj = *Alnus jorullensis*; Ax = *Arbutus xalapensis*; Bc = *Baccharis conferta*; Bu = *Buddleja cordata*; Cg = *Comarostaphylis glaucescens*; Cp = *Celastrus pringlei*; Eb = *Erythrina breviflora*; Gl = *Garrya laurifolia*; Jf = *Juniperus flaccida*; Lm = *Lippia mexicana*; Md = *Meliosma dentata*; Op = *Oreopanax peltatus*; Ph = *Pinus hartwegii*; Pm = *Pinus montezumae*; Pp = *Pinus pseudostrobus*;

Pr = *Pinus pringlei*; Pt = *Pinus teocote*; Px = *Pinus maximinoi*; Qc = *Quercus castanea*; Qg = *Quercus glaucooides*; Ql = *Quercus laurina*; Qo = *Quercus obtusata*; Qr = *Quercus rugosa*; Ra = *Roldana albonervia*; Sa = *Sauraria* sp.; Sr = *Styrax ramirezii*; Tl = *Ternstroemia lineata*; Tm = *Trophis mexicana*; Xf = *Xylosma flexuosa*.

#### 4.3 Análisis de la relación vegetación-ambiente

Se hizo un análisis canónico de correspondencias (CCA) para las especies del dosel y otro para las especies del sotobosque que estuvieron presentes en tres o más parcelas, esto último para evitar el ruido que pudieran ocasionar las especies raras. En ambos casos, la prueba de permutación encontró una relación lineal entre la estructura de la comunidad y las variables ambientales ( $P < 0.0001$ ). Para el dosel, el CCA explicó una fracción pequeña de la varianza total (primer eje, 5.0%; segundo eje, 4.2%; total de todos los ejes, 22.4%).

La altitud fue la variable ambiental que mejor explicó las diferencias en la abundancia de las especies entre parcelas, pues estuvo correlacionada significativamente con el primer eje del CCA (figura 4.12). Una de las especies que parece responder más fuertemente al incremento en la altitud es *Pinus montezumae*, mientras que *Pinus harwegii* tiende a presentarse en sitios con gran altitud y un porcentaje alto de roca expuesta. En cambio, *Ipomea* aff. *murucoides* y *Quercus obtusata* responden negativamente a la altitud, mientras que *Pinus teocote* se encuentra preferentemente en zonas de altitud intermedia y pendiente pronunciada. El índice de disturbio también juega un papel importante, aunque esta variable estuvo relacionada con los dos ejes. Una especie que parece beneficiarse por el disturbio es *Juniperus flaccida*, mientras que *Cestrum anagyris* tiende a estar presente en sitios poco perturbados.

En el caso del sotobosque el CCA explicó una proporción algo mayor de la varianza que en el caso del dosel; el primer eje explicó 7.5% y el segundo 5.7% (total de todos los ejes, 28.1%). La variable ambiental que mejor explicó las diferencias en la estructura de la comunidad entre parcelas fue el porcentaje de roca expuesta, variable que estuvo correlacionada negativamente con el primer eje del CCA (figura 4.13). Muchas especies que sólo se encontraron en DeRe tienen una fuerte preferencia por hábitats con roca expuesta, como *Echeveria gibbiflora* y *Coreopsis rhyacophila*. Consecuentemente, todas las parcelas de DeRe se situaron en el lado negativo del primer eje. La altitud también parece jugar un papel importante, pues estuvo débilmente correlacionada con el segundo eje del CCA. Tanto *Agave inaequidens* como *Bromus dolichocarpus* mostraron respuestas positivas a la altitud, pero la primera también parece beneficiarse por la presencia de roca expuesta, a diferencia de la segunda.







## 5. Discusión y conclusiones

### 5.1 Análisis general de la riqueza y la composición de los encinares del PNT

Actualmente no existe un listado florístico completo y confiable para el PNT y la información disponible es inconsistente. En el anteproyecto del programa de manejo del parque se reporta la presencia de 1,119 especies de plantas vasculares (CONANP, 2008); no obstante, este listado parece estar basado principalmente en investigación documental ya que no hay evidencia de que esté sustentado en trabajo de campo. Por otro lado, en el Programa de Ordenamiento Ecológico y Territorial del Municipio de Tepoztlán (Anónimo, 2006) se consigna un total de 566 especies de plantas vasculares, pero es indudable que esta cifra es una subestimación de la riqueza del PNT, pues en el presente trabajo se registraron especies muy comunes y abundantes que no están reportadas en el estudio de ordenamiento, como *Quercus rugosa*, la especie dominante en la mayoría de los encinares estudiados.

Flores-Castorena y Martínez-Alvarado (2010) llevaron a cabo un estudio florístico de las plantas vasculares de todo el Corredor Biológico Chichinautzin, del que forma parte el PNT, y reportaron una cifra de 1,265 especies. Sin embargo, también es evidente que la lista que presentan estos autores está incompleta, pues en ella falta una cuarta parte de las especies reportadas en el presente estudio, algunas de ellas también muy comunes y abundantes en los encinares del PNT, como *Psacalium peltatum*, *Ageratina photina*, *Bidens ocellatus* y *Toxicodendron radicans*. Además, otros estudios florísticos también realizados en el Corredor, pero con una cobertura territorial más reducida, han reportado números considerables de especies. Por ejemplo, Cerros-Tlatilpa y Espejo-Serna (1998) hicieron una prospección florística en un par de cerros en el municipio de Tlayacapan, adyacente a Tepoztlán, y reportaron 368 especies de plantas fanerógamas. Hernández-Cordero (2011) estudió la flora de la barranca Tepecapa, perteneciente al mismo municipio, y consignó 426 especies de plantas vasculares. Estas cifras sugieren fuertemente que todavía hay mucho que estudiar de la flora vascular del PNT y del Corredor Biológico Chichinautzin, en particular de las dicotiledóneas, ya que las monocotiledóneas han sido estudiadas más exhaustivamente (Pulido-Esparza *et al.*, 2009). También urge estudiar a las briofitas del PNT, pues no parece haber ningún estudio sobre este grupo a pesar de la importancia que tienen en los bosques de encino (Holz, 2006).

De cualquier manera, considerando que la intención de este estudio no era llevar a cabo una

exploración florística exhaustiva de los encinares del parque, la magnitud de la flora registrada (343 especies distribuidas en 205 géneros y 88 familias) sugiere que los encinares albergan una proporción alta de la diversidad florística del PNT y reafirman la idea de que ese parque es un área natural protegida de gran riqueza. Esta conclusión se confirma al comparar los resultados de este estudio con la información disponible, por ejemplo, para el Parque Nacional Lagunas de Zempoala, el otro parque nacional que también forma parte del Corredor Biológico Chichinautzin, del que existe un reporte de 359 especies de plantas vasculares (Bonilla-Barbosa y Viana-Lases, 1997). En otros bosques templados del país los valores de riqueza de especies fluctúan en el mismo orden de magnitud. Por ejemplo, en los bosques de *Abies* ubicados en las zonas núcleo de la Reserva de la Biósfera Mariposa Monarca hay 423 especies de plantas vasculares (Cornejo-Tenorio *et al.*, 2003), mientras que en los encinares de la sierra Zapalinamé, Coahuila, el tamaño de la flora asciende a 239 especies de plantas vasculares (Encina-Domínguez *et al.*, 2007). En un estudio de los encinares de la Sierra de Talamanca, Costa Rica, Kappelle *et al.* (1995a) reportaron 431 especies de plantas vasculares. Si bien es cierto que en muchas de estas investigaciones la riqueza de la flora es mayor que la reportada en este estudio, debe tomarse en cuenta que éstos constituyen verdaderos estudios florísticos que incluyeron expediciones botánicas durante al menos un ciclo anual, complementadas con revisiones de material bibliográfico y de herbario. Por lo tanto, es probable que un futuro estudio florístico en el PNT revele la existencia de una flora mucho más grande de la aquí señalada.

Esta consideración también se basa en el hecho de que este estudio está limitado por incluir solamente plantas vasculares terrestres de los bosques de encino, los cuales cubren sólo la mitad del gradiente altitudinal del parque. Como se mencionó en la información descriptiva sobre el sitio de estudio, en el PNT hay otros tipos de vegetación bien representados, como bosque de pino, bosque de oyamel, zacatonal subalpino y selva baja caducifolia, en donde seguramente hay muchas especies que están ausentes en los encinares. Por ejemplo, de las 13 comunidades vegetales naturales que Velázquez y Cleef (1993) reportaron para los volcanes Tláloc y Pelado, Distrito Federal, muy parecidos a los volcanes ubicados en el extremo norte del PNT, seis están dominadas por especies que no fueron encontradas en el presente estudio. Además, el hecho de haber excluido a las epífitas del análisis también es causa de subestimación del tamaño de la flora del parque, ya que se ha demostrado que estas plantas pueden representar hasta un tercio del número total de especies en algunos bosques (Gentry y Dodson, 1987) y son de particular importancia en algunos encinares (Wolf y Flamenco-S., 2006).

A pesar de que la prospección florística en este estudio se centró en las plantas vasculares terrestres de un tipo de vegetación, llama la atención que la curva de acumulación de especies no mostró una estabilización clara y, según el estimador Chao 2, todavía faltaría encontrar a una cuarta

parte de las especies de los encinares. Para tener representada a toda la flora, se debería multiplicar el esfuerzo de muestreo aproximadamente por ocho, es decir, se deberían muestrear otras 473 parcelas (Chao *et al.*, 2009). Nuevamente, estas estimaciones son consistentes con la posibilidad de que la riqueza de la flora del PNT sea de gran magnitud.

La proporción de especies en cada grupo taxonómico superior a familia es bastante similar a la de otros bosques templados mexicanos (*e.g.* Ramírez-Marcial *et al.*, 1998; Medina-García *et al.*, 2000), aunque la proporción de helechos fue mucho mayor que en la flora de la Reserva de la Mariposa Monarca (Cornejo-Tenorio *et al.* 2003). La familia con mayor número de especies fue Asteraceae, al igual que en otros bosques templados del país (*e.g.* Luna-Vega *et al.*, 1994; Cerros-Tlatilpa y Espejo-Serna, 1998; Ramírez-Marcial *et al.*, 1998; Cornejo-Tenorio *et al.* 2003; Martínez-Cruz y Téllez-Valdés, 2004) y en los encinares de Colombia (Pulido *et al.*, 2006). En los encinares costarricenses estudiados por Kappelle *et al.* (1995b), la familia Asteraceae ocupó el tercer lugar por el número de especies. Las familias Fabaceae y Poaceae, la segunda y la tercera con más especies en este estudio, también ocupan posiciones similares en otros bosques templados mexicanos (Cerros-Tlatilpa y Espejo-Serna, 1998; Medina-García *et al.*, 2000). Entre las familias más diversas en este estudio también se encuentran Lamiaceae, Solanaceae, Polypodiaceae y Orchidaceae, al igual que en otros bosques templados mexicanos (Cerros-Tlatilpa y Espejo-Serna, 1998; Medina-García *et al.*, 2000; Cornejo-Tenorio *et al.* 2003) y lo mismo ocurre con los géneros *Salvia*, *Ageratina*, *Roldana*, *Pinus*, *Polypodium* y *Stevia* (Medina-García *et al.*, 2000; Cornejo-Tenorio *et al.* 2003).

Destaca el hecho de que haya habido relativamente pocas especies de monocotiledóneas en los encinares estudiados, puesto que el Chichinautzin es conocido por su gran diversidad de orquídeas, bromelias y pastos (Cerros-Tlatilpa y Espejo-Serna, 1998; CONANP, 2008; Pulido-Esparza *et al.*, 2009). Esta diferencia parece estar relacionada con el criterio aplicado en este estudio de incluir únicamente a las plantas terrestres, ya que muchas especies de orquídeas y bromelias son epífitas. Las observaciones realizadas durante el trabajo de campo indican que las epífitas son especialmente abundantes en los encinares de DeRe y de Tepoz, por lo que es probable que ahí representen un componente importante de la flora. Además, la mayoría de las especies de monocotiledóneas del Corredor Biológico Chichinautzin se encuentran a mayor altitud, en los bosques de coníferas (Pulido-Esparza *et al.*, 2009).

El PNT colinda al norte con la cuenca de México, por lo que tiene una gran semejanza florística con esta región. Las floras de estas dos unidades geográficas presentan grandes coincidencias en el componente característico de las montañas de México y Centroamérica, pues incluyen géneros como *Fuchsia*, *Geranium*, *Lamourouxia*, *Rubus* y *Thalictrum*. A su vez, están presentes especies

propias de regiones muy húmedas de las montañas de México, como *Celastrus pringlei*, *Clethra mexicana*, *Fraxinus uhdei*, *Meliosma dentata*, *Oreopanax peltatus* y *Symplocos citrea*. Sin embargo, una diferencia notable es que en el PNT se presentan familias muy comunes en las zonas bajas y cálidas del país que están ausentes de la cuenca de México, como Annonaceae y Flacourtiaceae (ahora Salicaceae) (Rzedowski, 2005). La abundancia relativa de familias de afinidad tropical era de esperarse, ya que el PNT se localiza en el extremo sur del Eje Neovolcánico Transversal y por lo tanto representa una transición entre esta unidad fisiográfica y las tierras bajas de la cuenca del río Balsas.

En un contexto biogeográfico más amplio, la flora del PNT, sobre todo la de los encinares, presenta elementos tanto neárticos como neotropicales. Entre los primeros hay varios géneros de árboles dominantes del dosel, como *Alnus*, *Juniperus*, *Pinus* y *Quercus*. En el sotobosque hay varios géneros comunes de las montañas sudamericanas, como *Bomarea*, *Cestrum*, *Fuchsia*, *Monnina*, *Stevia* y *Tillandsia*. Este encuentro entre las floras de dos regiones biogeográficas ha sido uno de los argumentos usados para explicar la gran diversidad florística de México en general (Graham, 1993; Rzedowski, 1993) y del Eje Neovolcánico Transversal en particular (Romero y Velázquez, 1999). Sin embargo, esta visión contrasta con el punto de vista expresado por Pérez-García *et al.* (2012), quienes concluyeron que la dicotomía Neártico-Neotropical es insostenible y propusieron un nuevo reino biogeográfico llamado “Panamericano”, a partir del análisis de la historia biogeográfica de la vegetación del trópico seco mexicano.

## 5.2 Comparación de la diversidad de los encinares del PNT entre unidades geomorfológicas

La riqueza promedio por parcela de 100 m<sup>2</sup> fue de 25 especies, un valor muy semejante al reportado por Kappelle (2006) para los encinares de la sierra de Talamanca en Costa Rica y mayor a la del bosque de pino-encino de Brookhaven, Nueva York, Estados Unidos (Whittaker y Woodwell, 1969), a pesar de que las parcelas de este último estudio son de 1000 m<sup>2</sup>. No obstante, un resultado más importante de este estudio es que la riqueza promedio por parcela (diversidad  $\alpha$ ) varió mucho entre las unidades geomorfológicas.

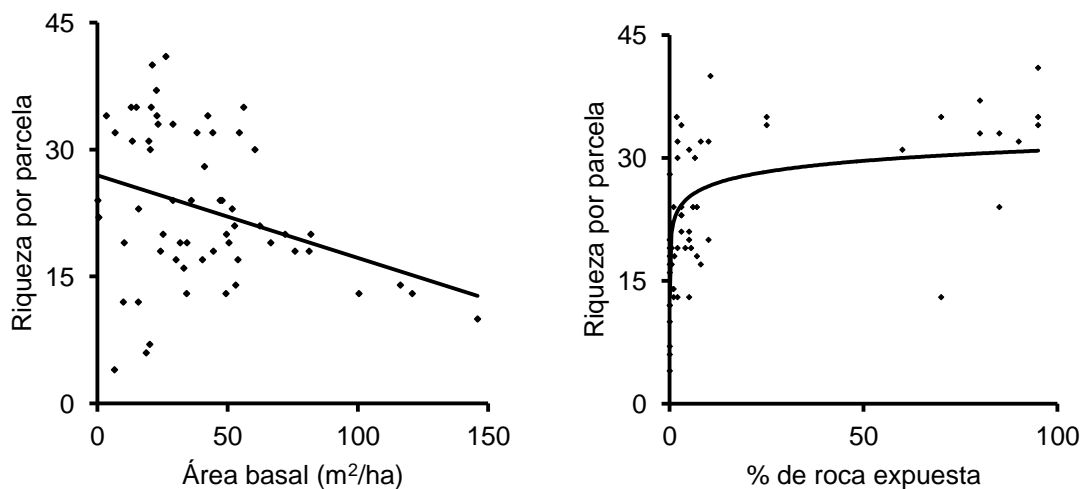
Es interesante que la comunidad caracterizada por una mayor riqueza promedio de especies por parcela correspondiera al derrame de lava más joven, mientras que el derrame más antiguo fue el que tuvo la riqueza florística más baja. Este decremento de la riqueza entre sitios formados por actividad volcánica en periodos diferentes sugiere fuertemente que esta variación está ligada a procesos de sucesión primaria y a los cambios en las condiciones ambientales que suceden con ella (Cano-Santana y Meave, 1996; Walker y del Moral, 2003). A pesar de que algunos estudios han encontrado mayores riquezas de especies de plantas en derrames antiguos que en jóvenes (Aplet *et*

*al.*, 1998), la mayoría han reportado que durante los primeros 300 años hay un aumento en la riqueza y que después hay una disminución (Kitayama *et al.*, 1995). El primer aumento en la riqueza es fácil de explicar, ya que se debe a la rápida colonización por especies pioneras, las cuales generan condiciones que facilitan un enriquecimiento subsecuente de la comunidad, el cual suele ser mucho más lento. Sin embargo, después deben de ocurrir procesos diferentes que provoquen reducciones en el número de especies. Una posibilidad es que con el desarrollo sucesional la heterogeneidad ambiental del sitio disminuya paulatinamente. Los derrames de lava tipo pahoehoe, como los de la zona de estudio, están caracterizados por una gran heterogeneidad topográfica, con muchas oquedades, cuevas, paredes y grietas, los cuales representan distintos microhábitats, permitiendo la presencia de especies con distintos requerimientos ambientales (Santibáñez-Andrade *et al.*, 2009). Ésta ha sido una de las explicaciones para la riqueza vegetal tan alta que tienen los pedregales del centro de México (Rzedowski, 1954). Es sabido que la heterogeneidad ambiental alta resulta en una gran variedad de hábitats que favorece a la riqueza de especies (Rosenzweig, 1995). Con el paso del tiempo, el intemperismo, la acumulación de materia orgánica y otros procesos de formación de suelo van creando un ambiente más homogéneo, hasta llegar al punto en que todo está cubierto por una capa profunda de suelo, como en SinDe, el derrame más antiguo (Cano-Santana y Meave, 1996; Walker y del Moral, 2003).

La heterogeneidad ambiental del derrame de lava reciente se da principalmente en la microescala, por lo que representa una mayor variedad de hábitats principalmente para las especies de porte pequeño como las hierbas. Esto explicaría en parte por qué en el derrame más reciente se registró el mayor número de especies por parcela a pesar de haber tenido la menor riqueza en el dosel. Una importancia relativa alta del componente herbáceo para la riqueza de la comunidad ha sido reportado para otros tipos de vegetación que se desarrollan sobre derrames de lava (*e.g.* Castillo-Campos *et al.*, 2007). Sin embargo, debe destacarse que otras unidades geomorfológicas no relacionadas con derrames de lava pueden ser muy heterogéneas y albergar una diversidad vegetal alta, como lo demuestra la sierra del Tepozteco.

Otra posible explicación de la reducción de la riqueza de especies en los sitios con sustratos más antiguos es que, al formarse suelo y haber más recursos, algunas especies muy competitivas hayan sido capaces de acaparar a los recursos y desplazar a muchas otras especies. Según los modelos de ensamblaje de comunidades basados en procesos de equilibrio estocástico, la limitación de recursos es uno de los factores que disminuyen la velocidad del desplazamiento competitivo (Huston, 1994). En el derrame más antiguo se desarrolla el bosque de encino donde se registró el menor número de especies por parcela y la menor diversidad  $\gamma$ , pero el valor más alto de área basal, en coincidencia con reportes de relaciones negativas entre productividad y riqueza de especies (Huston, 1980;

Waide *et al.*, 1999). De hecho, el área basal es un buen indicador de la biomasa de una comunidad y por lo tanto de la productividad de un ecosistema, mientras que el porcentaje de roca expuesta constituye más bien una medida de la heterogeneidad del sustrato para las plantas. Para tener una mejor idea de la relación de la riqueza con la productividad y la heterogeneidad ambiental, se hicieron análisis de regresión del número de especies sobre el área basal y sobre el porcentaje de roca expuesta. En ambos casos las pendientes de las regresiones fueron significativamente diferentes de cero, es decir, el número de especies por parcela tuvo disminuyó conforme aumentó el área basal y aumentó al ser mayor el porcentaje de roca expuesta. Sin embargo, el área basal sólo explicó 10% de la variación en la riqueza, mientras que el porcentaje de roca expuesta explicó 44%.



**Figura 5.1.** (a) Regresión lineal de la riqueza de especies sobre el área basal por parcela,  $R^2 = 0.10$ ,  $P = 0.002$ ; (b) regresión no lineal de la riqueza de especies sobre el porcentaje de roca expuesta por parcela,  $R^2 = 0.44$ ,  $P < 0.001$ .

Como puede verse en la figura 5.1a, en sitios con poca área basal la riqueza varió mucho, a diferencia de los sitios con mucha área basal, en donde la riqueza siempre fue baja. En sitios con poca área basal la riqueza baja puede deberse a factores como el disturbio antropogénico, en cuya ausencia los sitios potencialmente pueden alojar a un gran número de especies. En cambio, en los sitios con valores altos de área basal operan mecanismos que limitan el número de especies, independientemente del nivel de disturbio antropogénico. Es posible que la presencia de árboles grandes provoque que la luz se vuelva un recurso limitante a nivel del suelo, lo que reduciría el potencial de crecimiento de las plantas herbáceas, que a su vez constituyen el componente de la vegetación que más aporta a la riqueza de estos bosques (Mooney y Ehleringer, 1997). Además de

las limitaciones lumínicas, en sitios con árboles grandes se acumula más hojarasca y esto puede inhibir o dificultar el crecimiento vegetal (Facelli y Pickett, 1991). Las especies que más aportaron al área basal de los bosques estudiados fueron encinos y pinos, cuya hojarasca es particularmente difícil de degradar por la presencia de taninos y terpenos, respectivamente (Schulze *et al.*, 2002). Por la lentitud con la que se descompone, la hojarasca de estas especies tiende a acumularse en el suelo, en particular la de los pinos. El bosque SinDe fue donde los pinos fueron más importantes estructuralmente, lo que podría explicar en parte el que haya tenido el sotobosque menos rico.

Al igual que la riqueza por parcela, los índices de diversidad variaron mucho entre unidades geomorfológicas. El dosel con el valor más alto del índice de Shannon fue el de Tepoz y en segundo lugar el de SinDe. En cambio, los valores más bajos fueron los de DeRe y DeSu. Esto significa que en Tepoz y SinDe hay más especies de árboles y los individuos están mejor distribuidos entre ellas que en las unidades geomorfológicas más jóvenes, como DeRe o DeSu. Quizás el desarrollo incipiente del suelo en los derrames más recientes sólo pueda ser tolerado por unas cuantas especies de árboles; un resultado que apoya esta hipótesis es que tanto DeRe como DeSu tuvieron un dosel relativamente pobre en especies (ocho y diez, respectivamente) y fuertemente dominado por *Quercus rugosa*.

Al incluir tanto a las especies del sotobosque como a las del dosel en el cálculo del índice de Shannon, Tepoz resaltó por ser la unidad geomorfológica más diversa, pero esta vez SinDe fue la menos. El mejor desarrollo del suelo en SinDe parece haber acelerado el proceso de exclusión competitiva. En ambientes más heterogéneos y donde los recursos del suelo son más limitados, como en DeRe, es mucho más difícil que una sola especie desplace a las demás. La heterogeneidad ambiental permite la variación espacial de las relaciones competitivas entre las especies, mientras que la limitación de recursos disminuye las tasas de crecimiento poblacional y, en consecuencia, la velocidad del desplazamiento competitivo (Huston, 1994). Estos principios teóricos coinciden con el registro de un alto número de especies en DeRe, en contraste con SinDe. Sin embargo, a pesar de que el DeRe es un ambiente muy heterogéneo en la microescala, lo que permite la coexistencia de una riqueza alta en cada parcela, a una escala mayor no hay tanta heterogeneidad. Por lo tanto, la diferenciación florística entre parcelas es mínima, como lo indica el valor de  $\beta_w$ , el más bajo entre todas las unidades geomorfológicas.

Una situación muy contrastante parece tener lugar en Tepoz, donde las condiciones físicas del ambiente son heterogéneas en varias escalas espaciales. Por lo tanto, además de tener una gran densidad de especies, el encinar de esta unidad geomorfológica tiene una diversidad  $\beta$  alta ( $\beta_w = 5.57$ ). En consecuencia, ésta es la unidad geomorfológica con la mayor diversidad  $\gamma$ , además de tener el dosel más rico y el mayor número de especies de encinos. Los lahares de los que está



compuesta la sierra del Tepozteco contienen materiales con diferentes grados de erodabilidad, lo que ha propiciado la formación de un paisaje complejo con gran variedad de microambientes para las plantas. A diferencia del DeRe, en Tepoz es importante tanto la heterogeneidad microtopográfica como la heterogeneidad en escalas espaciales mayores. En escalas muy pequeñas, menores que el tamaño de una parcela, la heterogeneidad ambiental puede explicar el número relativamente alto de especies *por* parcela (*i.e.* diversidad  $\alpha$ ). En cambio, la heterogeneidad ambiental a escalas mayores al tamaño de la parcela, como las diferencias entre las partes profundas y las expuestas dentro de una cañada, explica porqué en la sierra del Tepozteco se registró el mayor recambio de especies entre parcelas (*i.e.* diversidad  $\beta$ ).

Diferentes escalas de heterogeneidad afectan diferencialmente a organismos de distintos tamaños (Huston, 1994), es decir, lo que puede ser un ambiente heterogéneo para una hierba puede no serlo para un árbol. Esto explica el fuerte contraste entre la riqueza de árboles y de hierbas en DeRe. En Tepoz, donde la heterogeneidad ambiental se manifiesta a diferentes escalas, la diversidad tanto de hierbas como de árboles es muy alta. Si bien la riqueza del dosel de la mayoría de las unidades geomorfológicas fue similar a la reportada para otros encinares del país, como los de la sierra de Santa Rosa, Guanajuato, y los del cerro El Águila, Michoacán (Martínez-Cruz *et al.*, 2009; Zacarias-Eslava *et al.*, 2011), en DeRe fue menor y en Tepoz fue mayor.

Además de ser los más diferentes en riqueza de especies y diversidad, los bosques de SinDe y de Tepoz son los más disímiles en composición florística según el índice de Jaccard. No obstante, si se considera a las especies que no aparecieron en los muestreos (con el índice de Chao-Sørensen), las diferencias máximas se dan entre SinDe y DeRe. Esto tiene sentido si se considera que SinDe y DeRe representan los extremos del gradiente de la variable ambiental de roca expuesta, la cual está asociada indirectamente a la edad del derrame y al estado sucesional del bosque.

Los valores altos de  $\beta_w$  calculados para cada unidad geomorfológica por separado indican que la diferenciación florística de los encinares del PNT, aunque puede estar acentuada entre unidades geomorfológicas, también es muy importante dentro de cada una de ellas. El análisis de clasificación realizado permite observar si las unidades geomorfológicas identificadas en el presente estudio, basadas principalmente en la historia geológica del PNT, en verdad corresponden a las unidades vegetacionales. En la figura 4.4(b), correspondiente a la clasificación basada en datos del sotobosque, se observa que la primera y más clara división separa a las parcelas de DeRe del resto. El bosque de DeRe crece sobre el segundo derrame más reciente de toda la sierra del Chichinautzin, después del derrame del Xitle, con una edad aproximada de 1835 años (Siebe *et al.*, 2004). Debido a la relativa juventud del derrame y al gran porcentaje de roca expuesta que hay en él, también podría ser razonable considerar a la vegetación de DeRe como un matorral xerófilo en lugar de un

encinar. La razón para haberlo incluido en este estudio es que, aunque poco denso, en DeRe sí existe un estrato arbóreo que está completamente dominado por *Quercus rugosa*.

En el segundo grupo principal del dendrograma de clasificación se observa que la siguiente separación importante se da entre un grupo que incluye a la mayoría de las parcelas de DeSu y de PreSuA y otro que incluye a las de Tepoz, PreSuB y SinDe. Al parecer, aquí la distinción se da principalmente en función de la altitud, aunque el porcentaje de roca expuesta también juega un papel, ya que ninguna parcela de SinDe quedó incluida en el grupo conformado por parcelas de PreSuA y DeSu, a pesar de que estas tres unidades ambientales se encuentran en aproximadamente el mismo intervalo altitudinal.

Los grupos identificados por el análisis de clasificación, basado en datos de incidencia de las especies del sotobosque, sólo coincidieron con las unidades geomorfológicas de manera parcial. En cambio, el análisis hecho con los datos del dosel no reconoció ningún grupo claro. Esto apoya la idea de que las diferencias en el porcentaje de roca expuesta afectan mucho más a las especies herbáceas que a las leñosas y que en términos del dosel hay una homogeneidad considerable entre los encinares del PNT.

### 5.3 Comparación de la estructura de los encinares del PNT

La variación del VIR de las especies entre unidades geomorfológicas es otro indicador de la heterogeneidad florística del PNT. En concordancia con la baja diversidad  $\beta$  discutida anteriormente, DeSu y DeRe fueron las únicas unidades geomorfológicas que tuvieron al menos una misma especie presente en sus respectivas parcelas. En el extremo opuesto están PreSuA y PreSuB, en donde los valores altos de diversidad  $\beta$  coinciden con el hecho de que la especie más frecuente se registró sólo en seis de sus parcelas.

La especie más frecuente en el conjunto total de los encinares fue *Clematis dioica*, a pesar de que no fue la primera ni la segunda especie más frecuente en ninguna de las unidades geomorfológicas por separado. Esto sugiere que *C. dioica* es poco sensible a las diferencias de porcentaje de roca expuesta y de altitud, que son las principales variables que distinguen a las unidades geomorfológicas.

La mayor parte de los árboles y la mayor proporción del área basal de los encinares del PNT corresponden a *Quercus rugosa*, cuyo VIR supera por mucho al del resto de las especies del dosel. Además, ésta fue la única especie de encino en DeRe, mientras que en DeSu fue abrumadoramente dominante (su VIR fue más de 15 veces mayor que el de *Q. castanea*, la otra especie de encino de esa unidad). Estos dos bosques, con *Q. rugosa* como la única especie dominante en el dosel, se asemejan a los encinares presentes en el derrame del volcán Xitle, Distrito Federal (Bonfil y

Soberón, 1999). En cambio, los bosques SinDe y PreSuA, en donde *Quercus laurina* tiene un VIR muy alto, se parecen más a lo reportado por Luna-Vega *et al.* (2006) para los encinares húmedos de Ocuilan, ubicados en el límite del Estado de México y Morelos. En menor grado, SinDe se asemeja a algunos bosques muy húmedos de las sierras oaxaqueñas, como los estudiados por Mejía-Domínguez *et al.* (2004) y Meave *et al.* (2006).

El encinar de SinDe fue el único en donde *Arbutus xalapensis* no fue una de las especies dominantes del dosel, lo que sugiere que esta especie es desplazada en sitios con buen desarrollo de suelo, mientras que es poco sensible a los cambios en el gradiente altitudinal estudiado (*ca.* 1800 a 2800 m s.n.m.). Por el contrario, sí hubo un recambio de las especies de encino con la altitud. Por ejemplo, aun cuando PreSuA y PreSuB son resultado de los mismos eventos geológicos (*i.e.* su desarrollo de suelo es similar), las especies de encino dominantes en cada una de estas unidades cambian por completo: *Q. laurina* y *Q. rugosa* en la parte alta y *Q. castanea* y *Q. obtusata* en la parte baja. Estas dos últimas especies de encino también son las dominantes en Tepoz, unidad que se encuentra en un intervalo altitudinal muy similar a PreSuB (*ca.* 1800 a 2300 m s.n.m.). No obstante, en Tepoz también están presentes *Q. rugosa* y *Q. glaucooides*, probablemente debido a la diversidad de ambientes que resultan de la topografía compleja de esta unidad geomorfológica.

Los valores promedio de densidad, área basal, altura y cobertura de las copas de los árboles para los encinares del PNT coinciden con los intervalos reportados para otros encinares mexicanos (Luna-Vega *et al.*, 2006; Encina-Domínguez *et al.*, 2009; Martínez-Cruz *et al.*, 2009). A pesar de la variación, el área basal promedio de 40.6 m<sup>2</sup>/ha para los encinares del PNT es mayor que la de los encinares estudiados por Luna-Vega *et al.* (2006) en los estados de Hidalgo y Veracruz, y sólo es superada por los encinares de Ocuilan, que tienen un área basal de 50.1 m<sup>2</sup>/ha. Sin embargo, los encinares localizados en SinDe (el derrame más antiguo) tienen un promedio de 60.5 m<sup>2</sup>/ha de área basal y tienen árboles más altos (40 m) y con DAP mayores (1.1 m) que cualquiera de los encinares estudiados por Luna-Vega *et al.* (2006), por Encina-Domínguez *et al.* (2009) y por Martínez-Cruz *et al.* (2009). El área basal de los encinares de SinDe se encuentra dentro del intervalo reportado para los encinares muy desarrollados de los hábitats extremadamente húmedos de la región de La Chinantla, Oaxaca (Meave *et al.*, 2006).

El PNT protege a algunos de los encinares con mayor área basal del centro del país y al mismo tiempo a algunos con tan poca densidad, cobertura y área basal arbóreas que es dudoso si debemos llamarlos bosques de encino o matorrales xerófilos. Estos contrastes son comunes en otros encinares de la Sierra del Chichinautzin, como los cercanos al Ajusco, Distrito Federal, donde los bosques de *Q. rugosa* son mucho más densos en zonas con suelos profundos que cuando se desarrollan sobre derrames de lava (Bonfil y Soberón, 1999). La formación de suelo a través de miles de años ha

hecho que las plantas en derrames con menos roca expuesta tengan mayor disponibilidad de nutrimentos que las que crecen en derrames con más roca expuesta, lo que les permite tener un mejor desarrollo (Tilman, 1985).

Otra variable estructural que cambió considerablemente entre unidades geomorfológicas fue la incidencia de policaulescencia de los individuos del dosel, la que fluctuó desde 10% en PreSuB hasta 55% en DeSu. El derrame del Suchiooc es el más accesible desde los pueblos de San Juan Tlacotenco y Santo Domingo Ocotitlán. El gran porcentaje de policaulescencia registrado en esta unidad geomorfológica puede deberse a que la mayoría de los encinos ahí presentes han rebrotado tras la extracción de troncos para la producción de carbón que se practicó en la región hace alrededor de medio siglo (Paz y Cuevas, 2006).

Los resultados del CCA indican que las especies del dosel se ven más afectadas por la variación en las condiciones ambientales asociadas con la altitud, como la temperatura y la precipitación, que las especies del sotobosque, para las cuales es más importante el porcentaje de roca expuesta. Como se discutió en secciones anteriores, esta variable no sólo es un indicador indirecto de la edad sucesional del derrame de lava, sino que también refleja la heterogeneidad ambiental en una escala espacial muy pequeña. Esto implica que los cambios en la estructura numérica de la comunidad vegetal que se dan a lo largo de los miles de años después de que se forma un pedregal volcánico son más notorios en el sotobosque que en el dosel.

#### *5.4 Implicaciones para la conservación y la restauración ecológica*

Los resultados de este estudio confirman que los encinares presentes en las distintas unidades geomorfológicas del PNT difieren notablemente en características estructurales, en diversidad, en riqueza y en composición de especies. Por lo tanto, las acciones de conservación y restauración que se lleven a cabo en el PNT deben tomar en cuenta estas diferencias. Por ejemplo, los esfuerzos futuros por definir áreas prioritarias en las que se tendrán que concentrar las acciones de conservación dentro del parque deberán ser capaces de reconocer las zonas con mayor riqueza y diversidad, así como las zonas con mayor biomasa, pues su potencial para la captura de carbono es mayor.

En este contexto, los encinares de la sierra del Tepozteco fueron los más diversos y los más ricos en especies, tanto de plantas vasculares en general como de árboles, sobre todo de encinos. Por lo tanto, es razonable afirmar que su conservación es prioritaria. Sin embargo, la sierra del Tepozteco no está incluida en el área de preservación del plan de manejo del PNT debido a su cercanía a los numerosos poblados del municipio de Tepoztlán y a su importancia cultural y turística (CONANP, 2008). Por esta razón, es muy importante que se regulen las actividades permitidas en esta zona y

que se haga un esfuerzo verdadero por detener el crecimiento urbano a los alrededores, lo cual hasta este momento no ha sucedido.

El encinar de SinDe no resultó ser tan diverso como Tepoz, pero sí fue el bosque con mayores valores de altura y de área basal. De aquí se desprende que su valor como almacén de carbono es el más alto entre los encinares del PNT. A pesar de que este bosque sí está incluido en el área de preservación del plan de manejo del parque (CONANP, 2008), la tala ilegal es común. Por lo tanto, es importante que los esfuerzos de vigilancia se concentren en esta zona del PNT.

Uno de los principales factores de disturbio en el PNT son los incendios (CONANP, 2008). Por esta razón, con frecuencia se organizan campañas para reforestar las áreas afectadas. Sin embargo, la eficacia de estas campañas puede ponerse en duda, pues no es raro que se planten especies que no eran las que crecían en el sitio antes del incendio (observación personal). La evaluación de la similitud florística entre los bosques de estudio demuestra que hay un recambio importante de especies entre las unidades geomorfológicas consideradas. Los extremos del gradiente de variación del los encinares del PNT son el derrame reciente y el derrame más antiguo, que no comparten ninguna de las especies del dosel. Sin embargo, las diferencias no se limitan a ellos, pues en promedio, entre una unidad geomorfológica y otra cambia casi la mitad de las especies. Es decir, los resultados de este estudio permiten cuestionar de manera sólida las prácticas de restauración basadas en la reintroducción de una sola especie en todos los sitios perturbados. Introducir especies ajenas al sitio hace que muchos de los árboles plantados mueran, pues están sometidos a condiciones que difieren mucho de las óptimas para su desarrollo. Además, esta práctica altera al bosque original y lo homogeniza, con lo que se pierde gran parte de la diversidad, la riqueza vegetal y seguramente al menos algunos de los servicios ambientales que brinda el PNT.

### *5.5 Conclusión general*

Los encinares del PNT albergan una gran diversidad vegetal y probablemente comprenden una parte importante de la riqueza total de especies vegetales que existen en esta área natural protegida. La heterogeneidad ambiental del PNT hace que esta biodiversidad no se distribuya de manera uniforme en todos los encinares. Esta investigación demostró que tanto la composición como la riqueza, la diversidad y la estructura de la vegetación varían considerablemente entre los encinares estudiados en las distintas unidades geomorfológicas. Además, proporcionó indicios de que una buena parte de estas diferencias pueden atribuirse a que los distintos encinares representan en cierta medida etapas diferentes de un proceso de largo plazo de sucesión primaria. Considerando el grado de heterogeneidad biótica, no sólo de las plantas sino también de muchos otros grupos de organismos relacionados con ellas, es imperativo que la planeación de las actividades de

conservación y restauración dentro de esta área natural protegida reconozcan adecuadamente el papel de la heterogeneidad geomorfológica del parque y sus consecuencias en la distribución espacial de las especies.

## 6. Literatura citada

- Adams, J. 2007. *Vegetation-climate interaction: how vegetation makes the global environment*. Springer-Praxis, Berlín.
- Addinsoft. 2012. *XLSTAT: Your Data Analysis Solution*. Versión 2012. <www.xlstat.com>
- Allaby, M. 2008. *Temperate Forests*. Facts On File, Nueva York.
- Alonso, D., R. S. Etienne y A. J. McKane. 2006. The merits of neutral theory. *Trends in Ecology and Evolution*, **21**: 452-457.
- Amarasekare, P. y R. M. Nisbet. 2001. Spatial heterogeneity, source-sink dynamics, and the local coexistence of competing species. *The American Naturalist*, **158**: 572-584.
- Anónimo. 2006. *Programa de Ordenamiento Ecológico del Municipio de Tepoztlán, Morelos. Memoria técnica*. Heroico Ayuntamiento de Tepoztlán y Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Tepoztlán.
- APG III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **161**: 105-121.
- Aplet, G. H., R. F. Hughes y P. M. Vitousek. 1998. Ecosystem development on Hawaiian lava flows: biomass and species composition. *Journal of Vegetation Science*, **9**: 17-26.
- Armstrong, R. A. y R. McGehee. 1980. Competitive exclusion. *The American Naturalist*, **115**: 151-170.
- Ávila-Bravo, V. 1998. Cartografía geológica y estratigrafía del grupo Chichinautzin, en el área de Tepoztlán, Morelos. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Barnosky, A. D., N. Matzke, S. Tomiya, G. O. U. Wogan, B. Swartz, T. B. Quental, C. Marshall, J. L. McGuire, E. L. Lindsey, K. C. Maguire, B. Mersey y E. A. Ferrer. 2011. Has the Earth's 6th mass extinction already arrived? *Nature*, **471**: 51-57.
- Beard, J. S. 1944. Climax vegetation in tropical America. *Ecology*, **25**: 127-158.
- Bonfil, C. y J. Soberón. 1999. *Quercus rugosa* seedling dynamics in relation to its re- introduction in a disturbed Mexican landscape. *Applied Vegetation Science*, **2**: 189-200.
- Bonfil, C. y S. Valencia-A. 1993. La riqueza de los encinos. *Ciencias*, **29**: 13-15.
- Bongers, F. 2001. Methods to assess tropical rain forest canopy structure: an overview. *Plant*

- Ecology*, **153**: 263-277.
- Bongers, F., J. Popma, J. Meave del Castillo y J. Carabias. 1998. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio*, **74**: 55-80.
- Bonilla-Barbosa, J. R. y J. A. Viana-Lases. 1997. *Listados Florísticos de México XIV. Parque Nacional Lagunas de Zempoala*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Breckle, S. W. 2002. *Walter's vegetation of the earth: the ecological systems of the geo-biosphere*. Springer, Berlín.
- Bruner, A. G., R. E. Gullison, R. E. Rice y G. A. B. da Fonseca. 2001. Effectiveness of parks in protecting tropical biodiversity. *Science*, **291**: 125-127.
- Cano-Santana, Z. y J. Meave. 1996. Sucesión primaria en derrames volcánicos: el caso del Xitle. *Ciencias*, **41**: 58-68.
- Cardinale, B. J., J. E. Duffy, A. Gonzalez, D. U. Hooper, C. Perrings, P. Venail, A. Narwani, G. M. Mace, D. Tilman, D. A. Wardle, A. P. Kinzig, G. C. Daily, M. Loreau, J. B. Grace, A. Larigauderie, D. S. Srivastava y S. Naeem. 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, **486**: 59-67.
- Castillo-Campos, G., P. Dávila-Aranda y J. A. Zavala-Hurtado. 2007. La selva baja caducifolia en una corriente de lava volcánica en el centro de Veracruz: lista florística de la flora vascular. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **80**: 77-104.
- Ceballos, G., P. Rodríguez y R. A. Medellín. 1998. Assessing conservation priorities in megadiverse Mexico: mammalian diversity, endemism and endangerment. *Ecological Applications*, **8**: 8-17.
- Cerros-Tlatilpa, R. y A. Espejo-Serna. 1998. Contribución al estudio florístico de los cerros El Sombrero y Las Mariposas (Zoapapalotl) en el municipio de Tlayacapan, Morelos, México. *Polibotánica*, **8**: 29-44.
- Chave, J., H. C. Muller-Landau y S. A. Levin. 2002. Comparing classical community models: theoretical consequences for patterns of diversity. *The American Naturalist*, **159**: 1-23.
- Chao, A. 1984. Nonparametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics*, **11**: 265-270.
- Chao, A. 1987. Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability. *Biometrics*, **43**: 783-791.
- Chao, A., R. L. Chazdon, R. K. Colwell y T. J. Shen. 2005. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology Letters*, **8**: 148-159.



- Chao, A., R. K. Colwell, C. -W. Lin y N. J. Gotelli. 2009. Sufficient sampling for asymptotic minimum species richness estimators. *Ecology*, **90**: 1125-1133.
- Clarck, J. S. y J. S. McLachlan. 2003. Stability of forest biodiversity. *Nature*, **423**: 635-638.
- Colwell, R. K. 2009. *EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples*. Versión 8.2.0. <[purl.oclc.org/estimates](http://purl.oclc.org/estimates)>
- CONANP [Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas]. 2007. Historia. Disponible en: <[www.conanp.gob.mx/quienes\\_somos/historia.php](http://www.conanp.gob.mx/quienes_somos/historia.php)> Consultado el 25 de septiembre de 2010.
- CONANP. 2008. *Anteproyecto Programa de Manejo del Parque Nacional El Tepozteco*. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, Dirección Regional Centro y Eje Neovolcánico, México, D.F.
- CONANP. 2010. Qué hacemos. Disponible en: <[www.conanp.gob.mx/que\\_hacemos/](http://www.conanp.gob.mx/que_hacemos/)> Consultado el 25 de septiembre de 2010.
- CONANP. 2012. SINAP. Disponible en: <[http://www.conanp.gob.mx/que\\_hacemos/sinap.php](http://www.conanp.gob.mx/que_hacemos/sinap.php)> Consultado el 14 de septiembre de 2012.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, **199**: 1302-1310.
- Connor, E. F. y E. D. McCoy. 2001. Species-area relationships. En: S. A. Levin (ed.). *Encyclopedia of Biodiversity Vol. 5*. Pp. 397-411. Academic Press, San Diego.
- Cornejo-Tenorio, G., A. Casas, B. Farfán, J. L. Villaseñor y G. Ibarra-Manríquez. 2003. Flora y vegetación de las zonas núcleo de la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **73**: 43-62.
- Cornejo-Tenorio, G. y G. Ibarra-Manríquez. 2007. Plant reproductive phenology in a temperate forest of the Monarch Butterfly biosphere reserve, Mexico. *Interciencia*, **32**: 445-452.
- Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. John Murray, Londres.
- Daubenmire, R. F. 1968. *Plant Communities: a Textbook of Plant Synecology*. Harper & Row, Nueva York.
- Doležal, J. y M. Šrůtek. 2002. Altitudinal changes in composition and structure of mountain-temperate vegetation: a case study from the Western Carpathians. *Plant Ecology*, **158**: 201-221.
- Dufour, A., F. Gadallah, H. H. Wagner, A. Guisan y A. Buttler. 2006. Plant species richness and environmental heterogeneity in a mountain landscape: effects of variability and spatial configuration. *Ecography*, **29**: 573-584.

- Encina-Domínguez, J. A., A. Zárate-Lupercio, J. Valdés-Reyna y J. A. Villarreal-Quintanilla. 2007. Caracterización ecológica y diversidad de los bosques de encino de la sierra de Zapalinamé, Coahuila, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **81**: 51-63.
- Encina-Domínguez, J. A., A. Zárate-Lupercio, E. Estrada-Castillón, J. Valdés-Reyna y J.A. Villarreal-Quintanilla. 2009. Composición y aspectos estructurales de los bosques de encino de la sierra de Zapalinamé, Coahuila, México. *Acta Botanica Mexicana*, **86**: 71-108.
- Espinasa-Pereña, R. 1999. Origen y evolución de tubos de lava en la Sierra Chichinautzin: el caso del volcán Suchiooc. Tesis de Maestría. Instituto de Geofísica, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Espinosa-Garduño, J. 1962. Vegetación de una corriente de lava de formación reciente, localizada en el declive meridional de la sierra Chichinautzin. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **27**: 67-122.
- Facelli, J. M. y S. T. A. Pickett. 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *The Botanical Review*, **57**: 1-32.
- Ferrusquía-Villafranca, I. 1993. Geology of Mexico: a synopsis. En: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa. *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*. Pp. 3-107. Oxford University Press, Nueva York.
- Figueroa, F. y V. Sánchez-Cordero. 2008. Effectiveness of natural protected areas to prevent land use and land cover change in Mexico. *Biodiversity Conservation*, **17**: 3223-3240.
- Flores-Castorena, A. y D. Martínez-Alvarado. 2010. Sinopsis florística. En: J. R. Bonilla-Barbosa, V. M. Mora, J. Luna-Figueroa, H. Colín y S. Santillán-Alarcón (eds.). *Biodiversidad, Conservación y Manejo en el Corredor Biológico Chichinautzin: Condiciones Actuales y Perspectivas*. Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Cuernavaca.
- Gallardo-Cruz, J. A., E. A. Pérez-García y J. A. Meave. 2009.  $\beta$ -diversity and vegetation structure as influenced by slope aspect and altitude in a seasonally dry tropical landscape. *Landscape Ecology*, **24**: 473-482.
- García, E. 2004. *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen (para Adaptarlo a las Condiciones de la República Mexicana)*. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Gause, G. F. 1934. *The Struggle for Existence*. Hafner Publishing Company, Nueva York.
- Gentry, A. H. y C. Dodson. 1987. Contribution of nontrees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica*, **19**: 149-156.

- Gilliam, F. S. 2007. The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems. *BioScience*, **57**: 845-858.
- Graham, A. 1993. Historical factors and biological diversity in Mexico. En: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa. *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*. Pp. 109-127. Oxford University Press, Nueva York.
- Grime, J. P. 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, **242**: 344-347.
- Haddad, N. 2009. Principles of reserve design. En: Levin, S. (ed.). *The Princeton Guide to Ecology*. Pp. 529-537. Princeton University Press, Princeton.
- Hardin, G. 1960. The competitive exclusion principle. *Science*, **131**: 1292-1297.
- Hernández-Cordero, R. 2011. Las plantas vasculares de la barranca Tepecapa, municipio de Tlayacapan, Morelos, México. Tesis de licenciatura, Facultad de Biología, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Cuernavaca.
- Hernández, P. 1945. La flora maravillosa de Tepoztlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **3**: 13-15.
- Holz, I. 2006. Epiphytic communities of bryophytes and macrolichens in a Costa Rican montane oak forest. En: M. Kappelle (ed.). *Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests*. Pp. 83-98. Springer, Berlín.
- Horn, H. S. 1975. Markovian properties of forest succession. En: M. L. Cody y J. M. Diamond (eds.). *Ecology and Evolution of Communities*. Pp. 196-211. Belknap Press, Cambridge.
- Hubbell, S. P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Humboldt, A. v. y A. Bonpland. 1807. *Essai sur la Géographie des Plantes*. Chez Levrault, París.
- Hunter, M. D. y P. W. Price. 1992. Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology*, **73**: 724-732.
- Huston, M. A. 1979. A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist*, **113**: 81-101.
- Huston, M. A. 1980. Soil nutrients and tree species richness in Costa Rican forests. *Journal of Biogeography*, **7**: 147-157.
- Huston, M. A. 1994. *Biological Diversity: the Coexistence of Species on Changing Landscapes*. Cambridge University Press, Nueva York.
- INEGI [Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática]. 2003. Cuaderno Estadístico Municipal de Tepoztlán, Morelos. Disponible en: <<http://www.inegi.org.mx/est/contenidos/espanol/sistemas/cem03/estatal/mor/m020/index.html>> Consultado el 10 de mayo de 2010.

- INEGI. 2011. Perspectiva estadística Morelos. Disponible en: <<http://www.inegi.gob.mx/est/contenidos/espanol/sistemas/perspectivas/perspectiva-mor.pdf>> Consultado el 14 de septiembre de 2012.
- Kappelle, M. 2006. Structure and composition of Costa Rican montane oak forests. En: M. Kappelle (ed.). *Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests*. Pp. 127-139. Springer, Berlín.
- Kappelle, M., J.-G. van Uffelen y A. M. Cleef. 1995a. Altitudinal zonation of montane *Quercus* forests along two transects in Chirripó National Park, Costa Rica. *Vegetatio*, **119**: 119-153.
- Kappelle, M., P. A. F. Kennis y R. A. J. de Vries. 1995b. Changes in diversity along a successional gradient in a Costa Rican upper montane *Quercus* forest. *Biodiversity and Conservation*, **4**: 10-34.
- Keddy, P. A. 2007. *Plants and Vegetation: Origins, Processes, Consequences*. Cambridge University Press, Nueva York.
- Kershaw, K. A. 1964. *Quantitative and Dynamic Plant Ecology*. Edward Arnold, Londres.
- Kitayama, K., D. Mueller-Dombois y P. M. Vitousek. 1995. Primary succession of Hawaiian montane rain forest on a chronosequence of eight lava flows. *Journal of Vegetation Science*, **6**: 211-222.
- Kleb, H. R. y S. D. Wilson. 1997. Vegetation effects on soil resource heterogeneity in prairie and forest. *The American Naturalist*, **150**: 283-298.
- Klironomos, J. N., J. M. McCune, M. Hart y J. Neville. 2000. The influence of arbuscular micorrhizae on the relationship between plant diversity and productivity. *Ecology Letters*, **3**: 137-141.
- Kreft, H. y W. Jetz. 2007. Global determinants of vascular plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **104**: 5925-5930.
- Laurence, W. F., D. C. Useche, J. Rendeiro, M. Kalka, C. J. A. Bradshaw, S. P. Sloan, S. G. Laurance, M. Campbell, *et al.* 2012. Averting biodiversity collapse in tropical forest protected areas. *Nature*, **489**: 290-294.
- Lepš, J. 2005. Diversity and ecosystem function. En: van der Maarel, E. (ed.). *Vegetation Ecology*. Pp. 199-237. Blackwell Publishing, Padstow.
- Liu, J., M. Linderman, Z. Ouyang, L. An, J. Yang y H. Zhang. 2001. Ecological degradation in protected areas: the case of Wolong Nature Reserve for giant pandas. *Science*, **292**: 98-101.
- Lomolino, M. V. 2001. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology & Biogeography*, **10**: 3-13.

- Luna-José, A. D. L., L. Montalvo-Espinosa y B. Rendón-Aguilar. 2003. Los usos no leñosos de los encinos en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **72**: 107-117.
- Luna-Vega, I., O. Alcántara-Ayala, C. A. Ruiz-Jiménez y R. Contreras-Medina. 2006. Composition and structure of humid montane oak forests at different sites in central and eastern Mexico. En: Kappelle, M. (ed.). *Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests*. Pp. 101-114. Springer, Berlín.
- Luna-Vega, I., S. Ocegueda-Cruz y O. Alcántara-Ayala. 1994. Florística y notas biogeográficas del bosque mesófilo de montaña del municipio de Tlanchinol, Hidalgo, México. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica*, **65**: 31-62.
- MacArthur, R. H. y J. W. MacArthur. 1961. On bird species diversity. *Ecology*, **42**: 594-598.
- MacArthur, R. y R. Levins. 1964. Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **51**: 1207-1210.
- Magurran, A. E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Science, Oxford.
- Márquez, A., S. P. Verma, F. Anguita, R. Oyarzun y J. L. Brandle. 1999. Tectonics and volcanism of Sierra Chichinautzin: extension at the front of the Central Trans-Mexican Volcanic belt. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, **93**: 125-150.
- Martínez-Cruz, J. y O. Téllez-Valdés. 2004. Listado florístico de la sierra de Santa Rosa, Guanajuato, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **74**: 31-49.
- Martínez-Cruz, J., O. Téllez-Valdés y G. Ibarra-Manríquez. 2009. Estructura de los encinares de la sierra de Santa Rosa, Guanajuato, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, **80**: 145-156.
- Martorell, C. y E. M. Peters. 2005. The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biological Conservation*, **124**: 199-207.
- McGill, B. J., B. A. Maurer y M. D. Weiser. 2006. Empirical evaluation of neutral theory. *Ecology*, **87**: 1411-1423.
- Meave, J.A., A. Rincón y M. A. Romero-Romero. 2006. Oak forests of the hyper-humid region of La Chinantla, Northern Oaxaca range, Mexico. En: Kappelle, M. (ed.). *Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests*. Pp. 115-125. Springer, Berlín.
- Medina-García, C., F. Guevara-Féfer, M. A. Martínez-Rodríguez, P. Silva-Sáenz y M. A. Chávez-Carbajal. 2000. Estudio florístico en el área de la comunidad indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán, México. *Acta Botanica Mexicana*, **52**: 5-41.

- Mejía-Domínguez, N. R., J. A. Meave y C. A. Ruiz-Jiménez. 2004. Análisis estructural de un bosque mesófilo de montaña en el extremo oriental de la Sierra Madre del Sur (Oaxaca), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **74**: 13-29.
- Mickel, J. T. y A. R. Smith. 2004. The pteridophytes of Mexico. *Memoirs of The New York Botanical Garden*, **88**: 1-1092.
- Mooney, H. A. y J. R. Ehleringer. 1997. Photosynthesis. En: Crawley, M. J. (ed.). *Plant Ecology*. Pp. 1-27. Blackwell, Cambridge.
- Mueller-Dombois, D. y H. Ellenberg. 1974. *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. John Wiley & Sons, Nueva York.
- Mulongoy, K. J. y S. Chape (eds.). 2004. *Protected Areas and Biodiversity*. United Nations Environment Program. Disponible en: <[www.unepwcmc.org/resources/publications/pa\\_biodiv/protected\\_areas\\_bioreport.pdf](http://www.unepwcmc.org/resources/publications/pa_biodiv/protected_areas_bioreport.pdf)> Consultado el 25 de septiembre de 2010.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. da Fonseca y J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403**: 853-858.
- Myers, J. A. y K. E. Harms. 2009. Seed arrival, ecological filters, and plant species richness: a meta-analysis. *Ecology Letters*, **12**: 1250-1260.
- Myers, J. A. y K. E. Harms. 2011. Seed arrival and ecological filters interact to assemble high-diversity plant communities. *Ecology*, **92**: 676-686.
- Nichols, W. F., K. T. Killingbeck y P. V. August. 1998. The influence of geomorphological heterogeneity on biodiversity. *Conservation Biology*, **12**: 371-379.
- Nixon, K. C. 1993. The genus *Quercus* in Mexico. En: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa. *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*. Pp. 447-458. Oxford University Press, Nueva York.
- Nixon, K. C. 2006. Global and Neotropical distribution and diversity of oak (genus *Quercus*) and oak forests. En: Kappelle, M. (ed.). *Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests*. Pp. 3-13. Springer, Berlín.
- O'Brien, E. M., R. Field y R. J. Whittaker. 2003. Climatic gradients in woody plant (tree and shrub) diversity: water-energy dynamics, residual variation, and topography. *Oikos*, **89**: 588-600.
- Olivero, A. M. y D. M. Hix. 1998. Influence of aspect and stand age on ground flora of southeastern Ohio forest ecosystems. *Plant Ecology*, **139**: 177-187.
- Palmer, M. W. 1994. Variation in species richness: towards a unification of hypotheses. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica*, **29**: 511-530.
- Pastor, J. y W. M. Post. 1986. Influence of climate, soil moisture, and succession on forest carbon and nitrogen cycles. *Biogeochemistry*, **2**: 2-37.

- Paz, F. y L. Cuevas. 2006. *Las áreas naturales protegidas del norte de Morelos*. Centro Regional de Investigaciones Multidisciplinarias, Universidad Nacional Autónoma de México, Cuernavaca.
- Pérez-García, E. A., J. A. Meave y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 2012. Flora and vegetation of the seasonally dry tropics in Mexico: origin and biogeographical implications. *Acta Botanica Mexicana*, **100**: 149-193.
- Pérez-Olvera, C. P. y R. Dávalos-Sotelo. 2008. Algunas características anatómicas y tecnológicas de la madera de 24 especies de *Quercus* (encinos) de México. *Madera y Bosques*, **14**: 43-80.
- Pérez-Olvera, C. P., R. Dávalos-Sotelo y E. Guerrero-Cuacuil. 2000. Aprovechamiento de la madera de encino en México. *Madera y Bosques*, **6**: 3-13.
- Pianka, E. R. 1967. On lizard species diversity: North American flatland deserts. *Ecology*, **48**: 333-351.
- Pianka, E. R. 2000. *Evolutionary Ecology*. Addison Wesley Longman, San Francisco.
- Pimm, S. L. y P. Raven. 2000. Extinction by numbers. *Nature*, **403**: 843-845.
- Pulido, M. T., J. Cavellier y S. P. Cortés-S. 2006. Structure and composition of Colombian montane oak forests. En: M. Kappelle (ed.). *Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests*. Pp. 141-151. Springer, Berlín.
- Pulido-Esparza, V., A. Espejo-Serna y A. R. López-Ferrari. 2009. Las monocotiledóneas nativas del Corredor Biológico Chichinautzin. *Acta Botanica Mexicana*, **86**: 9-38.
- Rahbek, C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography*, **18**: 200-205.
- Ramírez-Marcial, N., S. Ochoa-Gaona, M. González-Espinosa y P. F. Quintana-Ascencio. 1998. Análisis florístico y sucesional en la estación biológica Cerro Huitepec, Chiapas, México. *Acta Botanica Mexicana*, **44**: 59-85.
- Reko, B. P. 1945. Nombres botánicos de algunas plantas de Tepoztlán, Mor. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **2**: 17-18.
- Ricklefs, R. E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, **235**: 167-171.
- Ricklefs, R. E. 2003. A comment on Hubbell's zero-sum ecological drift model. *Oikos*, **100**: 185-192.
- Ricklefs, R. E. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*, **7**: 1-15.
- Romero, F. J. y A. Velázquez. 1999. La región de montaña sur de la Cuenca de México: una revisión de su importancia biológica. En: Velázquez, A. y F. J. Romero (eds.). *Biodiversidad*

- de la Región de Montaña Sur de la Cuenca de México: Bases para el Ordenamiento Ecológico*. Pp. 39-48. Universidad Autónoma Metropolitana y Secretaría del Medio Ambiente del Distrito Federal, México, D.F.
- Rosenzweig, M. L. 1995. *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rosenzweig, M. L. y J. Winakur. 1966. Population ecology of desert rodent communities: habitats and environmental complexity. *Ecology*, **50**: 558-572.
- Rzedowski, G. C. de y J. Rzedowski. 2005. *Flora fanerogámica del Valle de México*. Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Pátzcuaro.
- Rzedowski, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Ángel (Distrito Federal, México). *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*, **VIII**: 59-129.
- Rzedowski, J. 1993. Diversity and origins of the phanerogamic flora of Mexico. En: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa. *Biological diversity of Mexico: origins and distribution*. Pp. 129-144. Oxford University Press, Nueva York.
- Rzedowski, J. 2005. Relaciones geográficas y posibles orígenes de la flora. En: G. C. Calderón-de Rzedowski y J. Rzedowski (eds.). *Flora fanerogámica del Valle de México*. Pp. 24-29. Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Pátzcuaro.
- Salas-Morales, S. H. y J. A. Meave. 2012. Elevational patterns in the vascular flora of a highly diverse region in southern Mexico. *Plant Ecology*, **213**: 1209-1220.
- Santibáñez-Andrade, G., S. Castillo-Argüero, J. A. Zavala-Hurtado, Y. Martínez-Orea y M. Hernández-Apolinar, M. 2009. La heterogeneidad ambiental en un matorral xerófilo. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **85**: 71-79.
- Schulze, E.-D., E. Beck y K. Müller-Hohenstein. 2002. *Plant Ecology*. Springer, Berlín.
- Secretariat, C.B.D. 1994. Convention on biological diversity. Disponible en: <<http://www.cbd.int/convention/text/>> Consultado el 6 de diciembre de 2012.
- SEDESOL [Secretaría de Desarrollo Social], Consejo Nacional de Población e Instituto Nacional de Geografía, Estadística e Informática. 2007. Delimitación de las zonas metropolitanas de México 2005. Disponible en: <[http://www.inegi.gob.mx/prod\\_serv/contenidos/espanol/bvinegi/productos/geografia/publicaciones/delimex05/DZMM\\_2005\\_0.pdf](http://www.inegi.gob.mx/prod_serv/contenidos/espanol/bvinegi/productos/geografia/publicaciones/delimex05/DZMM_2005_0.pdf)> Consultado el 14 de septiembre de 2012.
- Shipley, B. 2010. *From Plant Traits to Vegetation Structure: Chance and Selection in the Assembly of Ecological Communities*. Cambridge University Press, Cambridge.



- Siebe, C., V. Rodríguez-Lara, P. Schaaf y M. Abrams. 2004. Radiocarbon ages of Holocene Pelado, Guespalapa and Chichinautzin scoria cones, south of Mexico City: implications for archaeology and future hazards. *Bulletin of Volcanology*, **66**: 203-225.
- Siemann, E., D. Tilman, J. Haarstad y M. Ritchie. 1998. Experimental tests of the dependence of arthropod diversity on plant diversity. *The American Naturalist*, **152**: 738-750.
- Sodhi, N. S., B. W. Brook y C. J. A. Bradshaw. 2009. Causes and consequences of species extinctions. En: Levin, S. (ed.). *The Princeton Guide to Ecology*. Pp. 514-520. Princeton University Press, Princeton.
- Swingland, I. R. 2001. Definition of biodiversity. En: S. A. Levin (ed.). *Encyclopedia of Biodiversity Vol. 1*. Pp. 377-391. Academic Press, San Diego.
- ter Braak, C. J. F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, **67**: 1167-1179.
- ter Braak, C. J. F. 1995. Ordination. En: Jongman, R. H. G., C. J. F. ter Braak y O. F. R. van Tongeren (eds.). *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*. Pp. 91-173. Cambridge University Press, Cambridge.
- Terborgh, J. y C. P. van Schaik. 1997. Minimizing species loss: the imperative of protection. En: Kramer, R., C. P. van Schaik y J. Johnson (eds.). *Last Stand: Protected Areas & the Defense of Tropical Biodiversity*. Pp. 15-35. Oxford University Press, Nueva York.
- Terradas, J. 2001. *Ecología de la Vegetación: de la Ecofisiología de las Plantas a la Dinámica de Comunidades y Paisajes*. Omega, Barcelona.
- Tilman, D. 1985. The resource-ratio hypothesis of plant succession. *The American Naturalist*, **125**: 827-852.
- Tilman, D., R. M. May, C. L. Lehman y M. A. Nowak. 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, **371**: 65-66.
- Tonn, W. M. y J. J. Magnuson. 1982. Patterns in the species composition and richness of fish assemblages in northern Wisconsin lakes. *Ecology*, **63**: 1149-1166.
- Valencia-Á., S. 2004. Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **75**: 33-53.
- Vallance, J. W. 1999. Lahars. En: Sigurdsson, H., B. Houghton, H. Rymer y J. Styx (eds.). *Encyclopedia of Volcanoes*. Pp. 601-616. Academic Press, San Diego.
- van der Heijden, M. G. A., R. D. Bardgett y N. M. van Straalen. 2008. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, **11**: 296-310.

- van der Maarel, E. 1979. Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effects on community similarity. *Vegetatio*, **39**: 97-114.
- van der Maarel, E. 2005. Vegetation ecology – and overview. En: van der Maarel, E. (ed.). *Vegetation Ecology*. Pp. 1-51. Blackwell Publishing, Padstow.
- van de Maarel, E. 2007. Transformation of cover-abundance values for appropriate numerical treatment – Alternatives to the proposals by Podani. *Journal of Vegetation Science*, **18**: 767-770.
- van Tongeren, O. F. R. 1995. Cluster analysis. En: Jongman, R. H. G., C. J. F. ter Braak y O. F. R. van Tongeren (eds.). *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*. Pp. 174-212. Cambridge University Press, Cambridge.
- Vázquez-G., J. A. y T. J. Givnish. 1998. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure and diversity in the Sierra de Manantlán. *Journal of Ecology*, **86**: 999-1020.
- Vega-Guzmán, A., J. López-García y L. de L. Manzo-Delgado. 2008. Análisis espectral y visual de vegetación y uso del suelo con imágenes Landsat ETM+ con apoyo de fotografías aéreas digitales en el Corredor Biológico Chichinautzin, Morelos, México. *Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía, UNAM*, **68**: 59-75.
- Velázquez, A. y A. M. Cleef. 1993. The plant communities of the volcanoes “Tláloc” and “Pelado”, México. *Phytocoenologia*, **22**: 145-191.
- Vetaas, O. R. y J.-A. Grytnes. 2002. Distribution of vascular plant species richness and endemic richness along the Himalayan elevation gradient in Nepal. *Global Ecology & Biogeography*, **11**: 291-301.
- Waide, R. B., M. R. Willig, C. F. Steiner, G. Mittelbach, L. Gough, S. I. Dodson, G. P. Juday y R. Parmenter. 1999. The relationship between productivity and species richness. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **30**: 257-300.
- Walker, L. R. y R. del Moral. 2003. *Primary Succession and Ecosystem Rehabilitation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, **21**: 213-251.
- Whittaker, R. H. y G. M. Woodwell. 1969. Production and diversity of the oak-pine forest at Brookhaven, New York. *Journal of Ecology*, **57**: 155-174.
- Whittaker, R. J., K. J. Willis y R. Field. 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, **28**: 453-470.
- Wiens, J. J. y M. J. Donoghue. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution*, **19**: 639-644.

- Wilson, K. A., M. F. McBride, M. Bode y H. P. Pssingham. 2006. Prioritizing global conservation efforts. *Nature*, **440**: 337-340.
- Wilson, S. D. 2000. Heterogeneity, diversity and scale in plant communities. En: M. J. Hutchings, E. A. John y A. J. A. Stewart (eds.). *The Ecological Consequences of Environmental Heterogeneity*. Pp. 53-69. Blackwell Science, Oxford.
- Wilson, S. D. y D. Tilman. 1995. Competitive responses of eight old-field plant species in four environments. *Ecology*, **76**: 1169-1180.
- Wolf, J. H. D. y A. Flamenco-S. 2006. Vascular epiphytes and their potential as a conservation tool in pine-oak forests of Chiapas, México. En: M. Kappelle (ed.). *Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests*. Pp. 375-391. Springer, Berlín.
- Zacarias-Eslava, L. E., G. Cornejo-Tenorio, J. Cortés-Flores, N. González-Castañeda y G. Ibarra-Manríquez. 2011. Composición, estructura y diversidad del cerro El Águila, Michoacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, **82**: 854-869.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, Upper Saddle River.
- Zobel, M. 1997. The relative role of species pool in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence. *Trends in Ecology and Evolution*, **12**: 266-269.
- Zúñiga-Navarrete, A. 1984. *Breve Historia y Narraciones Tepoztecas*. Secretaría de Educación Pública, Tepoztlán.

**Apéndice I.** Decreto oficial del Parque Nacional El Tepozteco, Morelos y Distrito Federal, México (Paz y Cuevas, 2006).

Decreto que declara Parque Nacional "El Tepozteco" los terrenos que rodean al pueblo de Tepoztlán, Morelos.

LÁZARO CÁRDENAS, Presidente Constitucional de los Estados Unidos Mexicanos, a sus habitantes, sabed:

Que en uso de las facultades que me otorgan los artículos 22 y 41 de la Ley Forestal, de 5 de abril de 1926, y atendiendo lo dispuesto por los artículos 39, 47 y 48 del Reglamento de dicha Ley, y

CONSIDERANDO, que la Sierra de Tepoztlán en el Estado de Morelos, constituye una región de excepcional belleza, que por su propia conformación dio origen al precioso valle donde tiene su asiento el pueblo de Tepoztlán, lugar de interés no sólo por los panoramas que allí se denominan, así como desde las partes más elevadas de dicha serranía, sino también por haber constituido en la antigüedad, la sede de una de las civilizaciones más asombrosas de su tiempo, que las leyendas atribuyen a la sabiduría de Tepoztecatl u Ometochtli, personaje fabuloso que dio a los tepoztecos la primacía sobre grandes señoríos y llevó la fama de su pueblo hasta las regiones apartadas de Chiapas y Guatemala, y los llevó a la realización de obras asombrosas, entre las que aún se conserva la pirámide de Tepoztlán, situada en la cumbre más elevada del cerro de Tepoztlán;

CONSIDERANDO, que las regiones de mayor interés en la historia antigua de nuestro pueblo, merecen una atención especial, conservando sus bellezas naturales, para lo cual deben protegerse los bosques fomentando el desarrollo de la vegetación arbórea en los lugares deforestados, para constituir así un centro de atracción donde el turismo encuentre un amplio campo de estudio y de observación en la historia de nuestro pueblo antiguo, de la que nuestra civilización actual no desconoce sus méritos y ha logrado conservar sus joyas arqueológicas de mayor interés;

CONSIDERANDO, que aparte de la conservación de las bellezas naturales, es necesario dar una atención especial a la protección de los terrenos que por la acción de los agentes naturales han quedado expuestos a la degradación de sus suelos con peligro de la buena calidad de las tierras de las llanuras situadas en las partes bajas, y cuya acción pone en peligro también el régimen hidráulico de las corrientes de agua, todo lo cual adquiere una importancia especial en la región de Tepoztlán, he tenido a bien expedir el siguiente

DECRETO:

ARTICULO PRIMERO. Se declara Parque Nacional, con el nombre de "El Tepozteco", los terrenos que rodean el pueblo de Tepoztlán, Estado de Morelos, destinándolos a la conservación

perpetua de la Fauna y Flora silvestres, así como para la protección de las joyas arqueológicas de la comarca.

ARTICULO SEGUNDO. El Parque Nacional a que se refiere el artículo anterior, comprenderá los terrenos situados dentro de los límites siguientes:

Partiendo de la cumbre del cerro de Chichinautzin, hacia el Este, hasta llegar a la cumbre del cerro de Chihuacuilot o Zoanquillo; de este lugar, hacia el Sur, hasta la cumbre del cerro de La Mina, de donde con dirección general al Suroeste, se tocan los puntos conocidos con los nombres de cerro del Ahorcado, Ojuelos, cerro de Los Gañanes, cerro Barrica de Plata y Mojonera de Acolapa; de ese lugar, con dirección al Noroeste y pasando por la mojonera de Las Balderas, se llega al cerro de La Herradura de cuyo lugar, en dirección al Noreste se toca la mojonera de La Paz y Metusco, terminando los linderos en la cumbre del cerro de Chichinautzin, que se toma como punto de partida.

ARTICULO TERCERO. El Departamento Forestal y de Caza y Pesca tendrá a su cuidado la administración del Parque y la conservación de los terrenos forestales comprendidos en el mismo, ya sean de particulares, comunales o ejidales, proporcionando las facilidades de explotación dentro de las normas que garanticen la perpetua conservación de su vegetación forestal y la restauración artificial en casos necesarios, manteniendo la actual belleza de los paisajes y proporcionando a los vecinos los pueblos las ventajas y compensaciones consiguientes al desarrollo del turismo: con esos fines el mismo Departamento Forestal y de Caza y Pesca, con la cooperación de las autoridades municipales de Tepoztlán y representantes de las comunidades indígenas de la región, constituirán el Comité de Mejoras del Parque Nacional a que se refiere el presente decreto.

Decreto publicado en el Diario Oficial de la Federación el 22 de enero de 1937.

**Apéndice II.** Lista de personas que contribuyeron a la determinación de plantas, ordenadas por institución. Acrónimos: FC-UNAM = Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM); IB-UNAM = Instituto de Biología, UNAM; FESI-UNAM = Facultad de Estudios Superiores de Iztacala, UNAM; FB-UAEM = Facultad de Biología, Universidad Autónoma del Estado de Morelos; CUCBA-UdeG = Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara.

Institución y nombre	
FB-UAEM	IB-UNAM (continúa)
Rodrigo Hernández Cárdenas	Rafael Torres Colín
CUCBA-UdeG	José Luis Villaseñor Ríos
Aarón Rodríguez Contreras	Leticia Torres Colín
IB-UNAM	FC-UNAM
Alfonso Delgado Salinas	Sebastián Block Munguía
Eduardo Domínguez Licona	Ramiro Cruz Durán
Hilda Flores Olvera	Nelly Diego Pérez
María del Rosario García Peña	Jaime Jiménez Ramírez
Oscar Hinojosa Espinosa	Lucio Lozada Pérez
Verónica Juárez Jaimes	Martha Martínez Gordillo
Esteban Martínez Salas	Jorge Arturo Meave del Castillo
Gilda Ortiz Calderón	Eduardo Alberto Pérez García
Jaime Pacheco Trejo	Jorge Rojas Gutiérrez
Angélica Ramírez Roa	Jesús Ricardo de Santiago Pérez
Clara Hilda Ramos Álvarez	Susana Valencia Ávalos
Alberto Reyes García	Ernesto Velázquez Montes
Gerardo Adolfo Salazar Chávez	FESI-UNAM
Jorge Sánchez Ken	Rafael Lira Saade

**Apéndice III.** Lista de los taxones de plantas vasculares de los encinares del Parque Nacional El Tepozteco (Morelos, México). Los ejemplares de referencia fueron depositados en MEXU, en FCME (Herbario de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México [se indica con las siglas del herbario junto al número del ejemplar]) o, en el caso de ejemplares estériles o de poco valor para una colección, en el microherbario del Laboratorio de Ecología y Diversidad Vegetal de la Facultad de Ciencias de la UNAM (se indica con un asterisco junto al número del ejemplar). También se muestran las claves de las especies incluidas en el análisis canónico de correspondencias y se indica en cuáles unidades geomorfológicas se registró la presencia de cada taxón. Acrónimos de las unidades geomorfológicas: DeRe = Derrame reciente; DeSu = Derrame del Suchiooc; PreSuA = Derrames previos al Suchiooc altos; PreSuB = Derrames previos al Suchiooc bajos; SinDe = Sin derrame; Tepoz = Sierra del Tepozteco. Ver Sección 3.1 para una descripción completa de estas unidades.

	Clave	DeRe	DeSu	PreSuA	PreSuB	SinDe	Tepoz
<b>Lycopodiophyta</b>							
<b>Selaginellaceae Willk.</b>							
<i>Selaginella pallescens</i> (C. Presl) Spring SB 1238	Sel pal	X	X		X		X
<i>Selaginella</i> aff. <i>porphyrospora</i> A. Braun SB 859*	---			X			
<b>Polypodiophyta</b>							
<b>Aspleniaceae Newman</b>							
<i>Asplenium castaneum</i> Schlttdl. & Cham. SB 1254	---						X
<i>Asplenium hallbergii</i> Mickel & Beitel SB 817	Asp hal	X		X			
<i>Asplenium monanthes</i> L. SB 293	Asp mon	X	X	X		X	
<i>Asplenium praemorsum</i> Sw. SB 14	---	X					
<b>Dennstaedtiaceae Lotsy</b>							
<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn var. <i>arachnoideum</i> (Kaulf.) Brade SB 1262*	Pte aqu						X

	Clave	DeRe	DeSu	PreSuA	PreSuB	SinDe	Tepoz
<b>Dryopteridaceae Herter</b>							
<i>Dryopteris cinnamomea</i> (Cav.) C. Chr. SB 912	Dry cin	X			X		X
<i>Dryopteris maxonii</i> Underw. & C. Chr. SB 1273	Dry max	X	X				X
<i>Dryopteris patula</i> (Sw.) Underw. SB 1119	Dry pat	X					X
<i>Polystichum rachichlaena</i> Fée SB 623	---					X	
<b>Ophioglossaceae Martinov</b>							
<i>Botrychium virginianum</i> (L.) Sw. SB 834	---				X		
<b>Polypodiaceae J. Presl</b>							
<i>Pecluma ferruginea</i> (M. Martens & Galeotti) M.G. Price SB 764	---						X
<i>Phlebodium pseudoaureum</i> (Cav.) Lellinger SB 353	Phl are	X		X	X		X
<i>Pleopeltis mexicana</i> (Fée) Mickel & Beitel SB 587*	---	X					
<i>Pleopeltis polylepis</i> (Roemer ex Kunze) T. Moore SB 1358	---				X		X
<i>Polypodium furfuraceum</i> Schltdl. & Cham. SB 748	Pol fur				X		X
<i>Polypodium hartwegianum</i> Hook. SB 1044	---	X					
<i>Polypodium madreense</i> J. Sm. SB 1140	Pol mad	X	X	X	X	X	X
<i>Polypodium plesiosorum</i> Kunze SB 29	---	X					
<i>Polypodium polypodioides</i> Weath. SB 1297	Pol pol		X		X		X
<i>Polypodium rosei</i> Maxon SB 1118	---						X



	Clave	DeRe	DeSu	PreSuA	PreSuB	SinDe	Tepoz
<i>Polypodium subpetiolatum</i> Hook. SB 818	Pol sub	X		X		X	
<b>Pteridaceae E.D.M. Kirchn</b>							
<i>Adiantum andicola</i> Liebm. SB 1215	Adi and	X	X	X	X	X	X
<i>Adiantum braunii</i> Mett. ex Kuhn SB 761*	Adi bra				X		X
<i>Adiantum concinnum</i> Humb. & Bonpl. ex Willd. SB 1280	Adi con		X				X
<i>Adiantum poiretii</i> Wikstr. SB 1067	Adi poi	X	X	X	X		X
<i>Adiantum raddianum</i> C. Presl SB 533	---		X				
<i>Anogramma leptophylla</i> (L.) Link SB 95	---				X		
<i>Bommeria pedata</i> (Sw.) E.Fourn. SB 876*	---		X		X		
<i>Cheilanthes bonariensis</i> (Willd.) Proctor SB 334	Che bon	X			X		X
<i>Cheilanthes cuneata</i> Kaulf. ex Link SB 1275	---						X
<i>Cheilanthes farinosa</i> (Forssk.) Kaulf. SB 1087	Che far	X	X	X			X
<i>Cheilanthes kaulfussii</i> Kunze SB 1314	Che kau	X			X		X
<i>Cheilanthes lendigera</i> (Cav.) Sw. SB 332	Che len	X		X			
<i>Cheilanthes marginata</i> Kunth SB 1313*	Che mar	X	X	X			X
<i>Cheilanthes myriophylla</i> Desv. SB 1256	---				X		X
<i>Cheilanthes pyramidalis</i> Fée SB 697*	Che pyr	X	X	X			X
<i>Notholaena ochracea</i> (Hook.) Yatsk. & Arbeláez SB 1319	---						X

	Clave	DeRe	DeSu	PreSuA	PreSuB	SinDe	Tepoz
<i>Pellaea ternifolia</i> (Cav.) Link SB 331	Pel ter	X					
<i>Pteris quadriaurita</i> Retz. SB 1262*	Pte qua					X	
<b>Woodsiaceae Herter</b>							
<i>Woodsia mollis</i> (Kaulf.) J. Sm. SB 931	Woo mol	X	X	X	X		X
Gymnospermae							
<b>Cupressaceae Bartl.</b>							
<i>Juniperus flaccida</i> Schltld. SB 41*	Jun fla				X		
<b>Pinaceae Lindl.</b>							
<i>Pinus</i> aff. <i>ayacahuite</i> C. Ehrenb. ex Schltld. SB 1352*	---				X		
<i>Pinus</i> aff. <i>hartwegii</i> Lindl. SB 1020*	Pin har	X					
<i>Pinus</i> aff. <i>leiophylla</i> Shiede ex Schltld. & Cham. SB 514*	Pin lei			X			
<i>Pinus</i> aff. <i>maximinoi</i> H.E. Moore SB 248*	Pin max		X			X	
<i>Pinus</i> aff. <i>montezumae</i> Lamb. SB 1054*	Pin mon		X				
<i>Pinus</i> aff. <i>pseudostrobus</i> Lindl. SB 1173*	Pin pse					X	
<i>Pinus</i> aff. <i>teocote</i> Schltld. & Cham. SB 1327*	Pin teo						X
Angiospermae Magnoliopsidas							
<b>Actinidiaceae Gilg &amp; Werderm.</b>							
<i>Saurauia</i> sp. SB 325*	Sau sp	X					

	Clave	DeRe	DeSu	PreSuA	PreSuB	SinDe	Tepoz
<b>Adoxaceae E. Mey.</b>							
<i>Sambucus</i> sp. SB 1376*	---				X		
<b>Amaranthaceae Juss.</b>							
<i>Iresine diffusa</i> Humb. & Bonpl. ex Willd. SB 821	Ire dif	X		X		X	X
<i>Iresine</i> sp. SB 1164*						X	
<b>Anacardiaceae R. Br.</b>							
<i>Toxicodendron radicans</i> (L.) Kuntze SB 612*	Tox rad		X	X	X	X	
<b>Annonaceae Juss.</b>							
<i>Annona cherimola</i> Mill. SB 894*	Ann che				X		
<b>Apiaceae Lindl.</b>							
<i>Arracacia toluensis</i> (Kunth) Hemsl. SB 1022*	Arr tol	X	X				X
<i>Donnellsmithia mexicana</i> (B.L. Rob.) Mathias & Constance SB 924	Don mex		X	X	X		
<i>Eryngium</i> cf. <i>ghiesbreghtii</i> Decne. SB 727	Ery ghi	X		X		X	X
<i>Eryngium</i> cf. <i>pectinatum</i> C. Presl ex DC. SB 57	---				X		
<b>Apocynaceae Juss.</b>							
<i>Asclepias pringlei</i> (Greenm.) Woodson SB 1086*	---		X				
<i>Mandevilla</i> sp. SB 731	---						X
<i>Gonolobus uniflorus</i> Kunth SB 1045	Gon uni	X	X	X	X		

	Clave	DeRe	DeSu	PreSuA	PreSuB	SinDe	Tepoz
<b>Araliaceae Juss.</b>							
<i>Oreopanax peltatus</i> Linden SB 134*	Ore pel				X		X
<b>Asteraceae Bercht. &amp; J. Presl</b>							
<i>Acourtia</i> sp1. SB 430	Aco sp		X	X			X
<i>Acourtia</i> sp2. SB 60*	---				X		
<i>Ageratina areolaris</i> (DC.) Gage ex B.L. Turner SB 837	Age are			X	X		X
<i>Ageratina choricephala</i> (B.L. Rob.) R.M. King & H. Rob. SB 1283	Age cho			X			X
<i>Ageratina glabrata</i> (Kunth) R.M. King & H. Rob. SB 163	---	X					
<i>Ageratina maireriana</i> (DC.) R.M. King & H. Rob. SB 1010	---	X	X				
<i>Ageratina pazcuarensis</i> (Kunth) R.M. King & H. Rob. SB 1093	Age paz		X	X	X	X	
<i>Ageratina</i> aff. <i>petiolaris</i> (Moc. ex DC.) R.M. King & H. Rob. SB 1059	---		X				
<i>Ageratina photina</i> (B.L. Rob.) R.M. King & H. Rob. SB 520	Age pho		X	X			X
<i>Ageratum corymbosum</i> Zuccagni SB 525	Age cor	X	X	X			X
<i>Alloispermum scabrum</i> (Lag.) H. Rob. SB 1304	---						X
<i>Archibaccharis serratifolia</i> (Kunth) S.F. Blake SB 1136	---						X
<i>Baccharis conferta</i> Kunth SB 1208	Bac con		X	X			

	Clave	DeRe	DeSu	PreSuA	PreSuB	SinDe	Tepoz
<i>Bidens ocellatus</i> (Greenm.) Melchert SB 196	Bid oce		X	X			
<i>Bidens</i> sp1. SB 745	---						X
<i>Brickellia scoparia</i> (DC.) A. Gray var. <i>scoparia</i> SB 1317	---						X
<i>Coreopsis rhyacophila</i> Greenm. SB 598	Cor rhy	X					
<i>Cosmos crithmifolius</i> Kunth SB 1346	---						X
<i>Critoniopsis salicifolia</i> (DC.) H. Rob. SB 1300	---						X
<i>Dahlia coccinea</i> Cav. SB 595	Dah coc	X					X
<i>Dahlia merckii</i> Lehm. SB 1008	Dah mer	X		X			
<i>Dahlia rudis</i> Sørensen SB 566a	---						X
<i>Eupatorium collinum</i> DC. SB 878	---				X		
<i>Hieracium</i> sp1. SB 1267*	---						X
<i>Jaegeria hirta</i> (Lag.) Less. SB 578	---	X			X		
<i>Lagascea rigida</i> (Cav.) Stuessy SB 1311	---						X
<i>Melampodium montanum</i> Benth var. <i>viridulum</i> Stuessy SB 1138	---						X
<i>Montanoa frutescens</i> (Mairet ex DC.) Hemsl. SB 218	Mon fru		X	X	X	X	X
<i>Psacalium peltatum</i> (Kunth) Cass. var. <i>peltatum</i> SB 836	Psa pel	X	X	X	X		X

	Clave	DeRe	DeSu	PreSuA	PreSuB	SinDe	Tepoz
<i>Pseudognaphalium attenuatum</i> var. <i>silvicola</i> Anderb. SB 1007	---	X					X
<i>Pseudognaphalium liebmannii</i> var. <i>monticola</i> (Sch. Bip. ex Klatt) Anderb. SB 1012	---	X					
<i>Pseudognaphalium oxyphyllum</i> (DC.) Kirp. SB 541	---		X				X
<i>Pseudognaphalium roseum</i> (Kunth) Anderb. SB 599	Pse ros	X					X
<i>Roldana albonervia</i> (Greenm.) H. Rob. & Brettell SB 277	Rol alb		X	X		X	
<i>Roldana angulifolia</i> (DC.) H. Rob. & Brettell SB 1091	Rol ang	X	X	X			
<i>Roldana chapalensis</i> (S. Watson) H. Rob. & Brettell SB 644	Rol cha	X					X
<i>Roldana lineolata</i> (DC.) H. Rob. & Brettell SB 477	---			X			
<i>Roldana lobata</i> La Llave SB 544	---			X			X
<i>Roldana suffulta</i> (Greenm.) H. Rob. & Brettell SB 1341	---						X
<i>Roldana</i> sp. SB 559*	Rol sp		X	X	X		
<i>Rumfordia floribunda</i> DC. var. <i>floribunda</i> SB 1359	Rum flo				X		X
<i>Smallanthus maculatus</i> (Cav.) H. Rob. SB 641	---						X
<i>Stevia aschenborniana</i> Sch. Bip. SB 1269	---						X
<i>Stevia monardifolia</i> Kunth SB 1196	---			X			
<i>Stevia organoides</i> Kunth SB 879	Ste ori	X			X		

	Clave	DeRe	DeSu	PreSuA	PreSuB	SinDe	Tepoz
<i>Stevia ovata</i> Willd. SB 391	Ste ova	X	X				X
<i>Stevia suaveolens</i> Lag. SB 1212	---			X			
<i>Stevia subpubescens</i> Lag. var. <i>subpubescens</i> SB 1018	---	X					
<i>Tagetes filifolia</i> Lag. SB 402	---	X					
<i>Tagetes lucida</i> Cav. SB 105	---				X		
<i>Tagetes lunulata</i> Ortega SB 404	Tag lun	X	X				X
<i>Tridax brachylepis</i> Hemsl. SB 1312	---						X
<i>Trigonospermum melampodioides</i> DC. SB 1344	---						X
<i>Verbesina fastigiata</i> B.L. Rob. & Greenm. SB 1263	---						X
<i>Verbesina oncophora</i> B.L. Rob. & Seaton var. <i>oncophora</i> SB 1103	Ver onc			X		X	
<i>Verbesina virgata</i> Cav. var. <i>virgata</i> SB 219	Ver vir	X	X	X	X		X
<i>Viguiera dentata</i> (Ca.) Spreng. SB 1279	---						X
<b>Begoniaceae C. Agardh</b>							
<i>Begonia</i> cf. <i>balmisiana</i> Balmis SB 604*	---	X					X
<i>Begonia gracilis</i> Kunth SB 10	Beg gra	X	X	X			X
<b>Betulaceae Gray</b>							
<i>Alnus acuminata</i> Kunth SB 617*	Aln acu					X	

	Clave	DeRe	DeSu	PreSuA	PreSuB	SinDe	Tepoz
<i>Alnus jorullensis</i> Kunth SB 1066*	Aln jor		X	X			X
<b>Bignoniaceae Juss.</b>							
<i>Tecoma stans</i> (L.) Juss. ex Kunth SB 45*	Tec sta				X		
<b>Boraginaceae Juss.</b>							
<i>Lithospermum trinervium</i> (Lehm.) J. Cohen SB 1229	---					X	
<i>Nama origanifolia</i> Kunth SB 1259	---						X
<i>Tournefortia cf. acutiflora</i> M. Martens & Galeotti SB 739	---						X
<i>Wigandia urens</i> (Ruiz & Pav.) Kunth SB 1143*	---						X
<b>Cactaceae Juss.</b>							
<i>Heliocereus speciosus</i> (Cav.) Britton & Rose subsp. <i>speciosus</i> SB 547	Dis spe	X					
<b>Campanulaceae Juss.</b>							
<i>Lobelia laxiflora</i> Kunth SB 683*	Lob lax		X	X	X	X	X
<i>Lobelia schmitzii</i> E. Wimm. SB 26a	---	X					
<b>Caprifoliaceae Juss.</b>							
<i>Symphoricarpos microphyllus</i> Kunth SB 1234*	---					X	
<i>Valeriana robertianifolia</i> Briq. SB 483	---		X				
<i>Valeriana sorbifolia</i> var. <i>mexicana</i> (DC.) F.G. Mey. SB 503	---		X				



	Clave	DeRe	DeSu	PreSuA	PreSuB	SinDe	Tepoz
<i>Valeriana urticifolia</i> Kunth SB 129	---				X		
<b>Caryophyllaceae Juss.</b>							
<i>Arenaria lanuginosa</i> (Michx.) Rohrb. SB 856	Are lan	X	X	X			
<i>Drymaria glandulosa</i> Bartl. SB 762	---						X
<i>Drymaria villosa</i> Schtdl. & Cham. SB 1025	---		X				
<i>Minuartia moehringioides</i> (Moc. & Sessé ex DC.) Mattf. SB 1001	Min moe	X					X
<i>Stellaria cuspidata</i> Willd. ex Schtdl. SB 1230	Ste cus	X	X	X		X	
<b>Celastraceae R. Br.</b>							
<i>Celastrus pringlei</i> Rose SB 305*	Cel pri	X		X		X	
<b>Clethraceae Klotzsch</b>							
<i>Clethra mexicana</i> DC. SB 1000	Cle mex			X		X	
<b>Convolvulaceae Juss.</b>							
<i>Ipomoea</i> aff. <i>caudata</i> Fernald SB 654	---						X
<i>Ipomoea</i> aff. <i>murucoides</i> Roem. & Schult. SB 890*	Ipo mur				X		X
<i>Ipomoea purpurea</i> (L.) Roth SB 113	Ipo pur				X		X
<b>Crassulaceae J. St.-Hil.</b>							
<i>Echeveria gibbiflora</i> Moc. & Sessé ex DC. No se recolectó ningún ejemplar de esta especie.	Ech gib	X					
<i>Sedum frutescens</i> Rose SB 6*	Sed fru	X					

	Clave	DeRe	DeSu	PreSuA	PreSuB	SinDe	Tepoz
<i>Sedum jaliscanum</i> S. Watson SB 899	---				X		X
<i>Sedum oxypetalum</i> Kunth SB 289*	Sed oxy	X					
<b>Cucurbitaceae Juss.</b>							
<i>Cyclanthera integrifoliola</i> Cogn. SB 1165	---					X	
<i>Sechiopsis triqueter</i> (Ser.) Naudin SB 1282	---						X
<b>Ericaceae Juss.</b>							
<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth SB 154*	Arb xal	X	X	X	X		X
<i>Comarostaphylis glaucescens</i> (Kunth) Zucc. ex Klotzsch SB 387	Com gla	X					
<b>Euphorbiaceae Juss.</b>							
<i>Acalypha langiana</i> Müll. Arg. SB 52	Aca lan				X		X
<i>Acalypha</i> aff. <i>triloba</i> Müll. Arg. SB 118	---				X		
<i>Acalypha</i> sp. SB 246*	---			X			
<i>Euphorbia ariensis</i> Kunth SB 1251	---						X
<i>Euphorbia sonora</i> Rose SB 1287a [FCME]	---				X		X
<i>Euphorbia subreniformis</i> S. Watson SB 874	---				X		
<b>Fabaceae Lindl.</b>							
<i>Acacia pennatula</i> (Schltdl. & Cham.) Benth. SB 101*	Aca pen				X		

	Clave	DeRe	DeSu	PreSuA	PreSuB	SinDe	Tepoz
<i>Acaciella angustissima</i> (Mill.) Britton & Rose var. <i>angustissima</i> SB 674	Aca ang				X		X
<i>Acaciella painteri</i> Britton & Rose var. <i>houghii</i> L. Rico SB 456*	---			X	X		
<i>Astragalus guatemalensis</i> Hemsl. var. <i>brevidentatus</i> Barneby SB 1340	Ast gua			X	X		X
<i>Brongniartia lupinoides</i> (Kunth) Taub. SB 1285	---						X
<i>Calliandra grandiflora</i> (L'Hér.) Benth SB 1247	Cal gra			X	X		X
<i>Canavalia villosa</i> Benth SB 104	Can vil				X		X
<i>Cologania broussonetii</i> (Balb.) DC. SB 677	Col bro		X	X	X		X
<i>Crotalaria vitellina</i> Ker Gawl. SB 568	---						X
<i>Dalea reclinata</i> (Cav.) Willd. SB 109	---	X			X		
<i>Desmodium bellum</i> (S.F. Blake) B.G. Schub. SB 1240	---						X
<i>Desmodium</i> aff. <i>cinereum</i> (Kunth) DC. SB 1332*	---						X
<i>Desmodium</i> aff. <i>densiflorum</i> Hemsl. SB 729*	Des den			X	X		X
<i>Desmodium intortum</i> (Mill.) Urb. SB 111	---				X		
<i>Desmodium</i> aff. <i>jaliscanum</i> S. Watson SB 467*	---				X		
<i>Desmodium</i> sp. SB 372*	---			X	X		
<i>Erythrina breviflora</i> Sessé & Moc. ex DC. SB 567	Ery bre						X

	Clave	DeRe	DeSu	PreSuA	PreSuB	SinDe	Tepoz
<i>Eysenhardtia orthocarpa</i> (A. Gray) S. Watson SB 1330*	Eys ort				X		X
<i>Indigofera thibaudiana</i> DC. SB 106	---				X		
<i>Lupinus</i> aff. <i>elegans</i> Kunth SB 1207	Lup cam		X	X			
<i>Lysiloma divaricatum</i> (Jacq.) J.F. Macbr. SB 778*	Lys div						X
<i>Mimosa albida</i> Humb. & Bonpl. ex Willd. SB 871	---				X		
<i>Mimosa caerulea</i> Rose SB 1135*	---						X
<i>Phaseolus coccineus</i> L. SB 930	Pha coc	X	X		X	X	X
<i>Phaseolus leptostachyus</i> Benth. SB 884	---				X		
<i>Phaseolus vulgaris</i> L. SB 820	Pha vul			X	X		
<i>Trifolium amabile</i> Kunth SB 126	---				X		
<i>Vachellia campechiana</i> (Mill.) Seigler & Ebinger SB 1290*	---						X
<b>Fagaceae Dumort.</b>							
<i>Quercus castanea</i> Née SB 226	Que cas		X	X	X		X
<i>Quercus glabrescens</i> Benth. SB 91 [FCME]	Que gla				X		
<i>Quercus glaucoides</i> M. Martens & Galeotti SB 718 [FCME]	Que gla						X
<i>Quercus laurina</i> Bonpl. SB 561	Que lau			X		X	
<i>Quercus obtusata</i> Bonpl. SB 892	Que obt				X		X
<i>Quercus rugosa</i> Née SB 1	Que rug	X	X	X			X

	Clave	DeRe	DeSu	PreSuA	PreSuB	SinDe	Tepoz
<b>Garryaceae Lindl.</b>							
<i>Garrya laurifolia</i> Hartw. ex Benth. SB 386*	Gar lau	X		X	X		X
<b>Geraniaceae Juss.</b>							
<i>Geranium seemannii</i> Peyr. SB 1046	Ger sem		X	X	X	X	
<b>Gesneriaceae Rich. &amp; Juss.</b>							
<i>Achimenes heterophylla</i> (Mart.) DC. SB 565a	---						X
<b>Grossulariaceae DC.</b>							
<i>Ribes</i> sp. SB 1028*	---	X					
<b>Hypericaceae Juss.</b>							
<i>Hypericum philonotis</i> Schltld. & Cham. SB 535	Hyp phi	X	X				
<b>Lamiaceae Martinov</b>							
<i>Asterohyptis stellulata</i> (Benth.) Epling SB 116 [FCME]	---				X		
<i>Cunila lythrifolia</i> Benth. SB 1201	---			X			
<i>Hyptis mutabilis</i> (Rich.) Briq. SB 107 [FCME]	---				X		
<i>Lepechinia caulescens</i> (Ortega) Epling SB 1199 [FCME]	---			X			
<i>Lepechinia</i> sp1. 1210*	---			X			
<i>Salvia gesneraeflora</i> Lindl. & Paxton SB 1183	Sal ges			X		X	
<i>Salvia iodantha</i> Fernald SB 1334	---		X				X
<i>Salvia lavanduloides</i> Kunth SB 542	Sal lav		X	X	X		

	Clave	DeRe	DeSu	PreSuA	PreSuB	SinDe	Tepoz
<i>Salvia longistyla</i> Benth. SB 1342 [FCME]	---						X
<i>Salvia mexicana</i> L. SB 187	Sal mex	X	X	X	X	X	
<i>Salvia polystachia</i> Cav. SB 526	Sal pol	X	X	X		X	X
<i>Salvia purpurea</i> Cav. SB 772 [FCME]	---						X
<i>Salvia rhyacophila</i> (Fernald) Epling SB 1286 [FCME]	---						X
<i>Salvia sessei</i> Benth. SB 358	---	X					
<i>Salvia setulosa</i> Fernald SB 838	Sal set		X	X			X
<i>Salvia</i> aff. <i>tiliifolia</i> Vahl SB 237*	---			X			
<i>Scutellaria dumetorum</i> Schltld. SB 550	Scu dum				X		X
<i>Stachys coccinea</i> Ortega SB 1222	Sta coc		X			X	X
<b>Lauraceae Juss.</b>							
<i>Litsea glaucescens</i> Kunth SB 740*	---						X
<i>Persea americana</i> Mill. SB 1380*					X		
<b>Linaceae DC. ex Perleb</b>							
<i>Linum orizabae</i> Planch. SB 1192	---			X			
<b>Lythraceae J. St.-Hil.</b>							
<i>Cuphea wrightii</i> A. Gray SB 87	---				X		

	Clave	DeRe	DeSu	PreSuA	PreSuB	SinDe	Tepoz
<b>Malvaceae Juss.</b>							
<i>Sida rhombifolia</i> L. SB 110	---				X		
<b>Meliaceae Juss.</b>							
<i>Trichilia</i> sp. SB 31*	---	X					
<b>Moraceae Gaudich.</b>							
<i>Trophis mexicana</i> (Liebm.) Bureau SB 835*	Tro mex				X		
<b>Nyctaginaceae Juss.</b>							
<i>Mirabilis longiflora</i> L. SB 1166*	---					X	
<b>Oleaceae Hoffmanns. &amp; Link</b>							
<i>Fraxinus uhdei</i> (Wenz.) Lingelsh. SB 147*	---				X		
<b>Onagraceae Juss.</b>							
<i>Lopezia racemosa</i> Cav. SB 566	Lop ram	X	X	X	X	X	X
<i>Fuchsia thymifolia</i> Kunth subsp. <i>thymifolia</i> SB 1169	Fuc thy	X	X	X		X	X
<i>Fuchsia</i> sp1. SB 614*	---					X	
<b>Oxalidaceae R. Br.</b>							
<i>Oxalis</i> aff. <i>hernandezii</i> DC. SB 796*	---		X				
<i>Oxalis</i> aff. <i>jacquiniana</i> Kunth SB 500*	Oxa jac	X	X	X		X	
<i>Oxalis</i> aff. <i>tetraphylla</i> Cav. SB 652*	Oxa tet		X		X		X

	Clave	DeRe	DeSu	PreSuA	PreSuB	SinDe	Tepoz
<b>Orobanchaceae Vent.</b>							
<i>Castilleja</i> aff. <i>stipifolia</i> G.L. Nesom SB 400*	---	X					
<i>Castilleja tenuiflora</i> Benth. SB 605	---	X					
<b>Papaveraceae Juss.</b>							
<i>Bocconia</i> aff. <i>arborea</i> S. Watson SB 888*	Boc arb				X		
<b>Passifloraceae Juss. ex Roussel</b>							
<i>Passiflora</i> cf. <i>exsudans</i> Zucc. SB 465*	Pas exs		X	X	X		X
<b>Pentaphragaceae Engl.</b>							
<i>Ternstroemia lineata</i> DC. subsp. <i>lineata</i> SB 1080	Ter lin		X	X	X	X	
<b>Phytolaccaceae R. Br.</b>							
<i>Phytolacca rivinoides</i> Kunth & C.D. Bouché SB 549	---						X
<b>Piperaceae Giseke</b>							
<i>Peperomia bracteata</i> A.W. Hill SB 428*	Pep bra	X	X	X			X
<i>Peperomia galioides</i> Kunth SB 34	Pep gal	X			X		
<i>Peperomia hispidula</i> (Sw.) A. Dietr. SB 291	---	X					
<b>Plantaginaceae Juss.</b>							
<i>Lophospermum scandens</i> D. Don SB 574	---	X					X
<i>Penstemon roseus</i> (Cerv. ex Sweet) G. Don SB 158	Pen ros	X	X	X	X		X
<i>Russelia coccinea</i> (L.) Wettst. SB 732	Rus coc				X		X



	Clave	DeRe	DeSu	PreSuA	PreSuB	SinDe	Tepoz
<b>Polygalaceae Hoffmanns. &amp; Link</b>							
<i>Monnina ciliolata</i> Sessé & Moc. ex DC. SB 532	---		X				
<b>Primulaceae Batsch ex Borkh.</b>							
<i>Anagallis arvensis</i> L. SB 648*	---						X
<b>Ranunculaceae Juss.</b>							
<i>Clematis dioica</i> L. SB 702	Cle dio	X	X	X	X		X
<i>Delphinium pedatisectum</i> Hemsl. SB 649	---		X				X
<i>Thalictrum gibbosum</i> Lecoy. SB 274*	---					X	
<i>Thalictrum grandifolium</i> S. Watson SB 553	Tha gra						X
<b>Rosaceae Juss.</b>							
<i>Alchemilla procumbens</i> Rose SB 1048	Alc pro		X	X			
<i>Rubus</i> cf. <i>cymosus</i> Rydb. SB 1197*	Rub cym		X	X		X	X
<i>Rubus pringlei</i> Rydb. SB 308	Rub pri	X					
<i>Prunus</i> aff. <i>serotina</i> Ehrh. SB 728*	Pru ser	X					X
<b>Rubiaceae Juss.</b>							
<i>Borreria remota</i> (Lam.) Bacigalupo & E.L. Cabral SB 54	Bor rem				X		
<i>Bouvardia ternifolia</i> (Cav.) Schltld. SB 1307	Bou ter		X	X			X
<i>Crusea coccinea</i> DC. var. <i>coccinea</i> SB 266*	---				X	X	

	Clave	DeRe	DeSu	PreSuA	PreSuB	SinDe	Tepoz
<i>Crusea longiflora</i> (Willd. ex Roem. & Schult.) W.R. Anderson SB 811	Cru lon	X	X				
<i>Crusea</i> sp1. SB 1071*	---		X			X	X
<i>Didymaea mexicana</i> Hook. f. SB 507*	Did mex		X	X			
<i>Galium aschenbornii</i> Nees & S. Schauer SB 1006	Gal asc	X	X				
<i>Hoffmannia konzattii</i> B.L. Rob. SB 632*	---						
<i>Mitracarpus</i> sp. SB 1182*	Mit sp		X	X		X	
<b>Sabiaceae Blume</b>							
<i>Meliosma dentata</i> (Liebm.) Urb. SB 1186*	Mel den					X	
<b>Salicaceae Mirb.</b>							
<i>Xylosma flexuosa</i> (Kunth) Hemsl. SB 61*	Xyl fle				X		X
<b>Sapindaceae Juss.</b>							
<i>Dodonaea viscosa</i> Jacq. SB 46	Dod vis				X		
<i>Serjania triquetra</i> Radlk. SB 872*	---				X		
<b>Scrophulariaceae Juss.</b>							
<i>Buddleja cordata</i> Kunth SB 1046a	Bud cor	X	X				
<i>Buddleja parviflora</i> Kunth SB 1100	Bud par			X			
<i>Buddleja</i> cf. <i>sessiliflora</i> Kunth SB 1097	Bud ses		X	X			

	Clave	DeRe	DeSu	PreSuA	PreSuB	SinDe	Tepoz
<b>Solanaceae Juss.</b>							
<i>Cestrum anagyris</i> Dunal SB 1090*	Ces ana		X	X		X	
<i>Cestrum nitidum</i> M. Martens & Galeotti SB 1205*	Ces nit			X		X	X
<i>Cestrum nocturnum</i> L. SB 638*	---	X					X
<i>Cestrum oblongifolium</i> Schltld. SB 564*	Ces obl	X		X		X	
<i>Cestrum thyrsoides</i> Kunth SB 1343*	Ces thy		X	X	X	X	X
<i>Cestrum tomentosum</i> L. f. SB 317*	---	X			X		
<i>Jaltomata procumbens</i> (Cav.) J.L. Gentry SB 1065*	---		X				
<i>Lycianthes lenta</i> (Cav.) Bitter SB 462*	---				X		
<i>Solanum aligerum</i> Schltld. SB 1178*	Sol ali					X	
<i>Solanum appendiculatum</i> Dunal SB 634*	Sol app	X	X	X		X	X
<i>Solanum nigrescens</i> M. Martens & Galeotti SB 551*	---	X					X
<i>Solanum nigricans</i> M. Martens & Galeotti SB 1189*	---					X	
<i>Solanum stoloniferum</i> Schltld. & Bouché SB 943*	---		X				
<b>Staphyleaceae Martinov</b>							
<i>Turpinia</i> aff. <i>paniculata</i> Vent. SB 1376*	---				X		
<b>Styracaceae DC. &amp; Spreng.</b>							
<i>Styrax ramirezii</i> Greenm. SB 135*	Sty ram			X	X	X	X

	Clave	DeRe	DeSu	PreSuA	PreSuB	SinDe	Tepoz
<b>Symplocaceae Desf.</b>							
<i>Symplocos citrea</i> Lex. ex La Llave & Lex. SB 252*	---	X		X	X	X	
<b>Verbenaceae J. St.-Hil.</b>							
<i>Lantana camara</i> L. SB 873	Lan cam				X		X
<i>Lantana velutina</i> M. Martens & Galeotti SB 548	---						X
<i>Lippia mexicana</i> Grieve SB 678	Lipp mex			X	X		X
<b>Violaceae Batsch</b>							
<i>Viola</i> aff. <i>guatemalensis</i> W. Becker SB 1194	Vio gua			X	X	X	
<b>Vitaceae Juss.</b>							
<i>Vitis</i> aff. <i>tiliifolia</i> Humb. & Bonpl. ex Roem & Schult. SB 620*	Vit til				X	X	X
Angiospermae Liliopsidas							
<b>Alstroemeriaceae Dumort.</b>							
<i>Bomarea edulis</i> (Tussac) Herb. SB 307	Bom edu	X	X	X	X	X	X
<b>Amaryllidaceae J. St.-Hil.</b>							
<i>Hymenocallis</i> aff. <i>glauca</i> (Zucc.) M. Roem. SB 724*	---						X
<i>Manfreda pringlei</i> Rose SB 885*	---			X	X		
<i>Manfreda pubescens</i> (Regel & Ortgies) Verh.-Will. ex Pina SB 1284*	---						X

	Clave	DeRe	DeSu	PreSuA	PreSuB	SinDe	Tepoz
<b>Araceae Juss.</b>							
<i>Syngonium neglectum</i> Schott SB 758	---						X
<b>Asparagaceae Juss.</b>							
<i>Agave</i> aff. <i>angustifolia</i> Haw. SB 341	Aga ang	X					
<i>Agave horrida</i> Lem. ex Jacobi SB 347*	Aga hor	X					
<i>Agave</i> aff. <i>inaequidens</i> K. Koch SB 1017	Aga ina	X	X				
<i>Echeandia mexicana</i> Cruden SB 920	Ech mex		X		X		X
<i>Echeandia</i> sp1. SB 659*	---						X
<b>Bromeliaceae Juss.</b>							
<i>Hechtia podantha</i> Mez SB 354*	Hec pod	X					
<i>Pitcairnia</i> cf. <i>heterophylla</i> (Lindl.) Beer SB 352*	---	X					
<i>Tillandsia</i> cf. <i>bourgaei</i> Baker SB 336*	---	X					
<b>Commelinaceae Mirb.</b>							
<i>Commelina</i> cf. <i>leiocarpa</i> Benth. SB 712	Com lei	X		X			X
<i>Commelina tuberosa</i> L. SB 686	Com tub	X					X
<i>Tinantia erecta</i> (Jacq.) Schldtl. SB 765	---						X
<i>Tradescantia poelliae</i> D.R. Hunt SB 651	Tra poe	X		X		X	X
<b>Cyperaceae Juss.</b>							
<i>Cyperus seslerioides</i> Kunth SB 660	---						X

	Clave	DeRe	DeSu	PreSuA	PreSuB	SinDe	Tepoz
<i>Cyperus hermaphroditus</i> (Jacq.) Standl. SB 1260	Cyp her	X	X				X
<i>Cyperus</i> sp1. SB 497*	---		X				
<b>Dioscoreaceae R. Br.</b>							
<i>Dioscorea galeottiana</i> Kunth SB 752	Dio gal						X
<i>Dioscorea</i> cf. <i>urceolata</i> Uline SB 1031	Dio urc	X			X		X
<b>Hypoxidaceae R. Br.</b>							
<i>Hypoxis</i> sp1. SB 349*	---	X					
<b>Iridaceae Juss.</b>							
<i>Sisyrinchium angustissimum</i> (B.L. Rob. & Greenm.) Greenm. & C.H. Thomps. SB 388	---	X					
<b>Orchidaceae Juss.</b>							
<i>Aulosepalum</i> aff. <i>pyramidale</i> (Lindl.) M. A. Dix & M.W. Dix SB 245*	---			X			
<i>Bletia</i> sp1. SB 1029*	---	X					X
<i>Epidendrum matudae</i> L.O. Williams SB 330	---	X					
<i>Govenia</i> sp1. SB 260*	Gov sp		X	X		X	
<i>Malaxis fastigiata</i> (Rchb. f.) Kuntze SB 936	Mal fas	X	X				X
<i>Malaxis rosilloi</i> R. González & E.W. Greenw. SB 768	---						X
<i>Sarcoglottis</i> sp1. SB 139	---				X		

	Clave	DeRe	DeSu	PreSuA	PreSuB	SinDe	Tepoz
<b>Poaceae Barnhart</b>							
<i>Brachypodium mexicanum</i> (Roem. & Schult.) Link SB 1200	Bra mex		X	X			
<i>Briza minor</i> L. SB 395	---	X					
<i>Bromus carinatus</i> Hook. & Arn. SB 448	---		X				
<i>Bromus dolichocarpus</i> Wagnon SB 1051	Bro dol		X			X	
<i>Lasiacis nigra</i> Davidse SB 1276	---						X
<i>Lasiacis procerrima</i> (Hack.) Hitchc. SB 1278	---						X
<i>Melinis repens</i> (Willd.) Zizka SB 1291a	---				X		X
<i>Muhlenbergia cenchroides</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) P.M. Peterson SB 1014	Muh cen	X	X	X			X
<i>Muhlenbergia diversiglumis</i> Trin. SB 35	---	X					
<i>Muhlenbergia robusta</i> (E. Fourn.) Hitchc. SB 1291	---						X
<i>Muhlenbergia versicolor</i> Swallen SB 1325	---						X
<i>Muhlenbergia virletii</i> (E. Fourn.) Soderstr. SB 1015	---	X					
<i>Oplismenus burmannii</i> (Retz.) P. Beauv. var. <i>burmannii</i> SB 62	Opl bur				X		X
<i>Oplismenus hirtellus</i> (L.) P. Beauv. SB 893	---				X		
<i>Paspalum prostratum</i> Scribn. & Merr. SB 27*	---	X					
<i>Paspalum squamulatum</i> E. Fourn. SB 119	---				X		

	<b>Clave</b>	<b>DeRe</b>	<b>DeSu</b>	<b>PreSuA</b>	<b>PreSuB</b>	<b>SinDe</b>	<b>Tepoz</b>
<i>Piptochaetium virescens</i> (Kunth) Parodi SB 447	Pip vir		X	X			
<i>Vulpia myuros</i> (L.) C.C. Gmel. SB 407	---	X					
<i>Zuloagaea bulbosa</i> (Kunth) Bess SB 1145*	---						X
<b>Smilacaceae Vent.</b>							
<i>Smilax</i> aff. <i>moranensis</i> M. Martens & Galeotti SB 619*	Smi mor			X		X	X



**Apéndice IV.** Variables estructurales y valor de importancia relativa para las especies del dosel de los encinares en diferentes unidades geomorfológicas del Parque Nacional El Tepozteco (Morelos, México). IA = intervalo de alturas, *i.e.* altura máxima y mínima; UGM = unidad geomorfológica; D = densidad; F = frecuencia; AB = área basal; COB = cobertura de la copa; VIR = valor de importancia relativa. Acrónimos de las unidades geomorfológicas como en el apéndice III.

UGM	Especie	IA (m)	D	F	AB (m <sup>2</sup> /ha)	COB (m <sup>2</sup> /ha)	VIR
DeRe	<i>Quercus rugosa</i>	2.0 - 13.0	32	9	12703.0	685.9	163.4
	<i>Arbutus xalapensis</i>	3.0 - 8.6	10	6	1827.4	156.9	50.1
	<i>Buddleja cordata</i>	2.6 - 9.0	8	5	752.8	88.5	36.6
	<i>Garrya laurifolia</i>	4.2 - 7.2	3	3	357.8	26.2	18.3
	<i>Saurauia</i> sp.	12.0 - 12.0	1	1	799.2	29.5	10.2
	<i>Celastrus pringlei</i>	-	3	1	93.8	-	9.3
	<i>Comarostaphylis glaucescens</i>	4.6 - 4.6	1	1	187.9	15.2	6.5
	<i>Pinus</i> aff. <i>hartwegii</i>	3.9 - 3.9	1	1	25.5	6.1	5.6
DeSu	<i>Quercus rugosa</i>	2.3 - 16.5	61	9	28756.6	1364.2	170.2
	<i>Ternstroemia lineata</i>	1.7 - 13.0	18	3	1705.1	113.2	35.3
	<i>Arbutus xalapensis</i>	9.0 - 15.0	4	4	3093	145.6	28.9
	<i>Pinus</i> aff. <i>montezumae</i>	30.0 - 30.0	1	1	3166.9	126.7	13.0
	<i>Alnus jorullensis</i>	3.1 - 18.0	3	1	1337.6	45.3	10.6
	<i>Quercus castanea</i>	11.0 - 12.5	2	1	1550.6	121.9	10.1
	<i>Roldana albonervia</i>	4.0 - 5.6	4	1	669.9	103	10.0
	<i>Juniperus flaccida</i>	4.5 - 5.2	4	1	66.4	13.8	8.5
	<i>Pinus</i> aff. <i>maximinoi</i>	16.5 - 16.5	1	1	1029.2	48.9	7.8
	<i>Baccharis conferta</i>	2.6 - 2.6	1	1	6.2	2.5	5.4
PreSuA	<i>Quercus rugosa</i>	2.8 - 22.5	30	9	17481.6	760.9	98.3
	<i>Quercus laurina</i>	23.0 - 25.0	5	2	10542.8	493.7	34.4
	<i>Baccharis conferta</i>	2.0 - 4.6	22	2	1761.9	150.6	34.3
	<i>Arbutus xalapensis</i>	3.0 - 25.0	6	5	4422.2	138.4	31.4
	<i>Styrax ramirezii</i>	3.7 - 20.0	9	3	1934.3	160.4	23.3
	<i>Pinus</i> aff. <i>pseudostrobus</i>	23.5 - 26.0	2	1	4080.6	136.8	14.1
	<i>Quercus castanea</i>	20.0 - 20.0	1	1	3379.9	137.6	11.4
	<i>Ternstroemia lineata</i>	2.6 - 8.0	3	2	409.6	28.7	10.3
	<i>Alnus jorullensis</i>	15.5 - 16.0	2	1	1544	41.4	8.6
	<i>Ageratina photina</i>	3.6 - 4.2	4	1	31.6	13.2	7.1
	<i>Verbesina oncophora</i>	4.1 - 6.4	3	1	66.3	15.7	6.5
	<i>Cestrum anagyris</i>	2.5 - 4.4	2	1	16.7	10.3	5.3
	<i>Clethra mexicana</i>	10.0 - 10.0	1	1	363.1	49.8	4.9
	<i>Roldana angulifolia</i>	4.6 - 4.6	1	1	194.2	1.7	4.6

UGM	Especie	IA (m)	D	F	AB (m <sup>2</sup> /ha)	COB (m <sup>2</sup> /ha)	VIR
	<i>Buddleja parviflora</i>	6.9 - 6.9	1	1	93.3	10.4	4.3
	<i>Lippia mexicana</i>	5.0 - 5.0	1	1	33.2	3.1	4.2
PreSuB	<i>Styrax ramirezii</i>	2.3 - 15.5	33	5	1712.6	386	66.6
	<i>Quercus castanea</i>	5.6 - 26.5	7	4	12145.4	1098.9	52.9
	<i>Juniperus flaccida</i>	3.3 - 20.2	9	3	5323.2	197.2	35.7
	<i>Quercus obtusata</i>	8.0 - 23.0	6	2	8233.4	705.3	35.0
	<i>Trophis mexicana</i>	40.0 - 40.0	1	1	8091.4	402.1	24.4
	<i>Arbutus xalapensis</i>	10.0 - 16.0	2	2	5229.1	121	22.4
	<i>Oreopanax peltatus</i>	4.4 - 9.0	4	1	197.7	18.1	9.5
	<i>Xylosma flexuosa</i>	3.8 - 5.1	2	1	50.4	20.5	6.4
	<i>Rumfordia floribunda</i>	2.6 - 3.7	2	1	17.7	8.1	6.3
	<i>Ipomoea aff. murucoides</i>	5.5 - 5.5	1	1	502.7	19.1	6.1
	<i>Bocconia aff. arborea</i>	5.2 - 5.2	1	1	44.2	5	5.0
	<i>Eysenhardtia orthocarpa</i>	4.3 - 4.3	1	1	41.9	3.1	5.0
	<i>Dodonaea viscosa</i>	4.6 - 4.6	1	1	15.9	5.1	5.0
	<i>Acacia penatula</i>	2.9 - 2.9	1	1	15.2	5.8	5.0
	<i>Tecoma stans</i>	2.9 - 2.9	1	1	9.6	1.9	4.9
	<i>Annona cf. cherimolia</i>	4.0 - 4.0	1	1	9.1	1.9	4.9
	<i>Ageratina areolaris</i>	2.6 - 2.6	1	1	6.2	6.4	4.9
SinDe	<i>Styrax ramirezii</i>	2.8 - 20.5	27	6	4648.9	364.1	59.5
	<i>Quercus laurina</i>	4.4 - 33.0	10	3	19018.8	713.4	53.7
	<i>Ternstroemia lineata</i>	2.3 - 12.0	20	5	1075.6	148.6	42.1
	<i>Pinus aff. maximinoi</i>	5.6 - 60.0	5	2	14555.2	386.5	37.0
	<i>Pinus aff. pseudostrobus</i>	7.0 - 40.0	1	1	13307.7	350.6	26.9
	<i>Roldana albonervia</i>	2.6 - 7.5	9	3	427.5	82.2	21.5
	<i>Pinus aff. montezumae</i>	12.0 - 20.0	6	1	2353.4	124.7	14.2
	<i>Meliosma dentata</i>	6.1 - 17.0	3	1	2007.8	194.8	10.3
	<i>Alnus acuminata</i>	20.0 - 20.0	2	1	2034.4	76.9	9.2
	<i>Cestrum anagyris</i>	3.0 - 4.6	2	1	73.7	8	5.9
	<i>Solanum aligerum</i>	9.3 - 9.3	1	1	299	36.8	5.2
	<i>Clethra mexicana</i>	7.5 - 7.5	1	1	143.1	15.8	4.9
	<i>Verbesina oncophora</i>	4.5 - 4.5	1	1	22.2	11.5	4.7
	<i>Montanoa frutescens</i>	3.4 - 3.4	1	1	4.9	5.5	4.7
Tepoz	<i>Quercus obtusata</i>	2.2 - 16.0	15	5	6142.4	438.9	51.5
	<i>Quercus castanea</i>	2.7 - 25.7	8	4	9470.1	577.5	49.0
	<i>Arbutus xalapensis</i>	4.3 - 12.0	6	3	5124.7	295.1	31.0

UGM	Especie	IA (m)	D	F	AB (m <sup>2</sup> /ha)	COB (m <sup>2</sup> /ha)	VIR
	<i>Quercus glaucooides</i>	5.4 - 12.4	3	2	2740.8	236.4	17.4
	<i>Pinus teocote</i>	9.0 - 20.0	3	1	2592.1	156.8	14.2
	<i>Erythrina breviflora</i>	2.5 - 8.0	4	2	554.9	89.5	12.4
	<i>Lippia mexicana</i>	2.9 - 4.9	5	2	31.4	14.9	12.3
	<i>Rumfordia floribunda</i>	2.0 - 6.0	6	1	55.3	27	11.0
	<i>Garrya laurifolia</i>	7.0 - 11.2	2	1	1748.5	69.8	10.5
	<i>Ageratina photina</i>	2.3 - 4.3	5	1	51	16.9	9.6
	<i>Quercus rugosa</i>	18.2 - 18.2	1	1	1609.8	81.3	8.7
	<i>Oreopanax peltatus</i>	2.8 - 5.0	2	1	118.8	15.5	5.7
	<i>Cestrum nocturnum</i>	2.5 - 3.5	2	1	14	7.5	5.4
	<i>Styrax ramirezii</i>	13.0 - 13.0	1	1	480.1	84.8	5.4
	<i>Lysiloma divaricata</i>	2.6 - 2.6	1	1	176.7	18.8	4.6
	<i>Ipomoea aff. murucoides</i>	5.4 - 5.4	1	1	101.8	20.7	4.3
	<i>Wigandia urens</i>	3.0 - 3.0	1	1	100.3	7.4	4.3
	<i>Xylosma flexuosa</i>	8.0 - 8.0	1	1	86.6	11.6	4.3
	<i>Montanoa frutescens</i>	3.8 - 3.8	1	1	34.2	9.3	4.2
	<i>Alnus jorullensis</i>	2.6 - 2.6	1	1	28.3	2.9	4.1
	<i>Ageratina areolaris</i>	1.3 - 2.0	1	1	18.3	4.5	4.1
	<i>Eysenhardtia orthocarpa</i>	2.6 - 2.6	1	1	10.2	4.8	4.1
	<i>Prunus aff. serotina</i>	2.8 - 2.8	1	1	9.1	4	4.1
	<i>Critoniopsis salicifolia</i>	4.1 - 4.1	1	1	7.1	4.2	4.1