



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

Posgrado en Geografía

Facultad de Filosofía y Letras e Instituto de Geografía

Geografía Ambiental

Factores de distribución de agrupaciones vegetales de bosque mesófilo de montaña en el volcán Cofre de Perote, Veracruz

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN GEOGRAFÍA

PRESENTA:

JENNIFER KIRSTEN WALTE VEGA

TUTOR: ARTURO GARCÍA ROMERO
INSTITUTO DE GEOGRAFÍA, UNAM

MÉXICO, D. F. (ENERO) 2014



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

Agradecimientos

A la Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la Beca de Maestría del Programa de Becas Nacionales (agosto 2010 - julio 2012) y la beca del Programa de Becas Mixtas en el Extranjero para Becarios CONACYT NACIONALES (mayo - julio 2012) (, con las cuales pude realizar los estudios y proyecto (CVU 377861).

A el proyecto Dinámica del paisaje y biodiversidad en los bosques templados del centro de México (clave: IN300911-3) Dirección General de Asuntos del Personal Académico – Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (DGAPA-PAPIIT), por la Beca de Maestría (agosto – diciembre 2012).

Al Posgrado de Geografía por el apoyo económico brindado para los muestreos en campo y la participación en coloquios.

Al Dr. Arturo García Romero quien dirigió esta tesis, por sus valiosos conocimientos compartidos, las innumerables revisiones y el gran apoyo brindado durante todo el proceso.

A las Dras. Irma Trejo Vázquez, Isabel Ramírez Ramírez y Guadalupe Williams Linera; y al Dr. Fernando Aceves Quesada, que fungieron como sinodales y a quienes agradezco los comentarios y cambios oportunos al escrito.

Al Dr. Luis Cayuela de la Universidad Rey Juan Carlos por la asesoría brindada en la parte estadística y la revisión del Capítulo 4.

A todos lo que brindaron su apoyo en las labores de campo, dieron consejos valiosos y proporcionaron información previa para la elaboración de este trabajo: Yoani Montoya, Karla Mendoza, Juan Antonio Reyes, Carlos Granados, Laeticia García, Alejandro Cabrera, Francisco Mancilla y Gabriela Alcantar.

Tabla de contenido

Resumen	1
1. Capítulo 1. Antecedentes y enfoque de estudio	3
1.1. Antecedentes	3
1.1.1. Bosque Mesófilo de Montaña.....	3
1.1.2. Área de estudio	5
1.1.3. Planteamiento del problema	7
1.1.4. Objetivos e Hipótesis.....	8
1.2. Marco Teórico	9
1.2.1 Formas del relieve.....	12
1.2.2 Uso del suelo.....	13
1.2.3 Fragmentación	14
1.2.4 Agrupaciones vegetales	16
1.3. Métodos.....	19
1.3.1 Cartografía de las cubiertas del suelo y clasificación de agrupaciones de BMM.....	19
1.3.2 Determinación de factores de distribución de las agrupaciones vegetales del BMM	26
2. Capítulo 2. Geomorfología	29
2.1. Geología	29
2.1.1. Historia geológica y litología de superficie.....	30
2.1.2. Tectónica	34
2.2. Morfometría	35
2.2.1. Altimetría y pendientes.....	35
2.2.2. Energía del relieve y densidad de drenaje.....	36
2.2.3. Exposición, insolación y forma de laderas	36
2.3. Geoformas.....	39
2.3.1. Origen Endógeno	40
2.3.2. Origen Exógeno	45
3. Capítulo 3. Cubiertas del suelo	51
3.1 Fragmentación del paisaje	51
3.2 Caracterización de los Usos del Suelo	52
3.2.1 Cubiertas de origen cultural	54
3.2.2 Cubiertas de origen natural.....	58
3.3 Patrón de usos del suelo de acuerdo a la geomorfología	63

4. Capítulo 4. Agrupaciones vegetales y factores de distribución	68
4.1. Clasificación y caracterización de las agrupaciones vegetales	68
4.1.1. Composición florística	69
4.1.2. Diversidad.....	72
4.2. Determinación de factores de distribución	74
4.2.1. Correlación entre variables ambientales.....	74
4.2.2. Agrupación en componentes y selección de factores de distribución	76
4.2.3. Ajuste de las variables a la composición de los sitios	78
4.3. Predicción de la distribución de las agrupaciones	79
Discusión	85
1. Características de la fragmentación y los usos del suelo	85
2. Patrón de usos del suelo	86
3. Clasificación de agrupaciones	87
4. Factores de Distribución.....	88
5. Patrón de bosques mesófilos y geomorfología.....	90
Conclusiones	93
Trabajos citados	95
Anexo 1. Listado Florístico	101
Anexo 2. Variables ambientales.....	104

Índice de Figuras

Figura 1.1. Cambio de uso del suelo 1993-2002 en México (SEMARNAT, 2006). Nota: los valores corresponden a las probabilidades (expresadas en porcentaje) de cambio de superficie de un tipo de uso de suelo a otro que refiere distinta condición	5
Figura 1.2. A) Localización del área de estudio. B) Principales ríos (líneas discontinuas), curvas de nivel cada 300 m y principales localidades.	6
Figura 1.3. Relación espacio-temporal entre los componentes del paisaje. Las flechas negras representan efectos altamente condicionantes, las flechas punteadas representan efectos poco condicionantes, el tamaño de la flecha indica la intensidad.	11
Figura 1.4. Ubicación de los sitios de muestreo.....	22
Figura 2.1. Localización y principales cordilleras volcánicas de la FVTM: (1) Navajas-Cerro Grande, (2) Cántaro-Volcán de Colima, (3) Palo Huérfano-Toluca, (4) Popocatepetl-Iztacíhuatl, (5) Cofre de Perote-Pico de Orizaba (Concha-Dimas <i>et al.</i> , 2005).....	29
Figura 2.2. Esquema de un estrato-volcán y un volcán escudo (Huggett, 2003)	30
Figura 2.3. Columna estratigráfica de la región de Xalapa (González-Mercado, 2005)	32
Figura 2.4. Mapa geológico del área de estudio, CP=etapas de formación del Cofre de Perote (I, II, III, IV y V), CVMX= Campo Volcánico Monogenético de Xalapa. (Fuente: Modificado de González-Mercado, 2005 y Carrasco-Núñez, 2010).....	34
Figura 2.5. Principales sistemas de fracturas, alineamientos de volcanes y epicentros de terremotos en la cordillera volcánica Pico de Orizaba – Cofre de Perote (Fuente: Carrasco-Núñez <i>et al.</i> , 2006).	35
Figura 2.6. Mapas morfométricos: a) altitud, b) pendientes, c) energía del relieve y d) densidad del drenaje.....	37
Figura 2.7. Geoformas agrupadas por origen (CP= Cofre de Perote).....	39
Figura 2.8. Mapa de Geoformas.	50
Figura 3.1. Mapa de usos de suelo general.....	53
Figura 3.2. Mapa de cubiertas del suelo de origen cultural.....	57
Figura 3.3. Mapa de Cubiertas del Suelo de Origen Natural.....	62
Figura 4.1. Clúster jerárquico de los sitios de muestreo	68
Figura 4.2. Porcentajes de cobertura de especies dominantes en las agrupaciones vegetales	71
Figura 4.3. Curvas de riqueza esperada por tamaño de la muestra.	73
Figura 4.4. Escalamiento Multidimensional no Métrico (NMDS), azul=altitud, verde=energía del relieve, el tamaño de los puntos es proporcional a la riqueza.....	79
Figura 4.5. Reglas de clasificación según altitud y energía del relieve	80
Figura 4.6. a) Mapa de distribución de las agrupaciones por clasificación supervisada a partir de imagen satelital Landsat y b) por reglas de clasificación	83

Resumen

El bosque mesófilo de montaña (BMM), es el ecosistema con menor cobertura en el país, así como el más amenazado por las actividades humanas debido a la alta tasa de cambio de uso de suelo. Se caracteriza por presentar una alta diversidad en relación al área que ocupa y distribuirse de manera fragmentada, lo que le confiere propiedades particulares a regiones pequeñas y amplias diferencias florísticas en sitios cercanos.

Al igual que todo ecosistema, se encuentra regulado por las características de su medio, es decir por factores físicos, biológicos y sociales. Dentro de estos factores, el relieve, el uso del suelo y la fragmentación crean una red de retroalimentación de la que resultan la distribución y propiedades de las agrupaciones vegetales. Estos factores actúan en conjunto en el paisaje, y no de manera aislada, por lo que es necesario conocer de qué manera interactúan y los patrones que existen entre ellos. El objetivo de este trabajo es determinar qué aspectos del relieve, el uso del suelo y la fragmentación determinan las diferencias entre agrupaciones vegetales de BMM y a partir de ellos determinar patrones de distribución.

La zona de estudio se ubicó en la ladera oriental del Cofre de Perote, en el estado de Veracruz. Para la determinación de factores se realizaron mapas de cubiertas del suelo, geoformas, morfometría y diversos parámetros de la fragmentación, a partir del primero se obtuvieron los parámetros de la fragmentación. Se realizaron 21 muestreos de los que se obtuvieron datos de la composición y estructura de la vegetación. Se conformó una matriz de distancias entre sitios, a la que se le realizó un clúster jerárquico para identificar las agrupaciones vegetales. Se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA) con los datos del relieve, uso del suelo y fragmentación para elegir las variables que explicaran la mayor cantidad de varianza, con las cuales se realizó un Análisis de Varianza Multivariado (MANOVA) no paramétrico para detectar aquellas que tuvieran efectos significativos sobre la composición vegetal. Después se realizó un Escalamiento Multidimensional No Métrico (NMDS) para modelar la composición de las agrupaciones vegetales de acuerdo a las variables encontradas por el MANOVA. Finalmente, se elaboró un árbol de clasificación para detectar los intervalos de las variables encontradas en los que potencialmente se distribuyen las agrupaciones.

Los BMM identificados mediante fotointerpretación se encontraron sobre laderas lávicas modeladas del Cofre de Perote, rodeados de una matriz de pastos inducidos, con tamaños de fragmentos muy variables, pero en general irregulares con grandes superficies dentro de áreas núcleo, lo que indica una compleja red de corredores. Existe una alta diversidad de cubiertas forestales y culturales, lo cual puede ser un aspecto positivo para mantener la complejidad del mosaico del paisaje y reducir la degradación.

Se encontraron dos agrupaciones de BMM: a) bosque de *Carpinus tropicalis* y *Quercus delgadoana* y, b) bosque de *Carpinus tropicalis* y *Prunus serotina*; dos ecotonos: c) de *Alchornea* sp. y *Liquidambar* sp. y, d) de *Cupressus lusitanica* y *Alnus* sp.; y un agroecosistema: e) cafetales.

Se identificaron a la altitud y a la energía del relieve como los factores que explican la mayor cantidad de varianza y que tienen efectos significativos sobre la composición de las agrupaciones. En el NMDS se identificó un sector de afinidad tropical y otro de afinidad templada, en medio de ambos sectores se encontraron los bosques de *C. tropicalis* y *Q. delgadoana*, y los de *C. tropicalis* y *P. serotina*, en la región donde la altitud y la energía del relieve son intermedias. En el árbol de clasificación se obtuvo que el ecotono de *C. lusitanica* y *Alnus* sp se encuentra a altitudes >1,388 msnm y con energía del relieve >66 m; los bosques de *C. tropicalis* y *Q. delgadoana* se encuentran a >1,885 msnm y con energía del relieve <66 m; los bosques de *C. tropicalis* y *P. serotina* están a <1,885 msnm y con <66 m; el ecotono de *Alchornea* sp. y *Liquidambar* sp. y los cafetales se encuentran a las mismas altitudes (<1,388 msnm), pero con gran variedad de energía del relieve.

Con estos resultados se puede establecer un primer nivel jerárquico de factores que influyen en las características de las agrupaciones del BMM de la zona, conformado por las características del relieve que regulan el mesoclima, pero es necesaria más investigación para identificar los siguientes niveles, una vez descartados la altitud y la energía del relieve.

Capítulo 1. Antecedentes y enfoque de estudio

1.1. Antecedentes

1.1.1. Bosque Mesófilo de Montaña

El bosque mesófilo de montaña (BMM) es un ecosistema de distribución restringida y particularmente sensible a los disturbios. En México ocupa menos del 1% del territorio nacional y se distribuye en condiciones ambientales similares a aquellas donde crecen los bosques de pino-encino, es decir, en formas abruptas y sustrato que varía desde estructuras volcánicas a kársticas, aunque no se ha observado en suelos con drenaje deficiente (Rzedowski, 2006).

Desde el punto de vista climático, se distribuye en las zonas montañosas de clima templado húmedo -Cf según la clasificación de Köppen (1948)-, desde 600 a 3,000 msnm (Alcántara *et al.*, 2002). La precipitación anual es de 1,500 a 3,000 mm, la temperatura media anual varía entre los 14 y 23 °C y los meses secos nunca son más de cuatro. Los altos niveles de humedad en el aire favorecen la condensación y causan lluvias abundantes durante gran parte del año, principalmente donde el terreno es de difícil acceso como vertientes pronunciadas y cañadas (Rzedowski, 2006; Williams-Linera, 2007). Las variaciones diurnas de temperatura son mínimas, por lo que muchas especies que son sensibles a las temperaturas extremas se desarrollan en este tipo de bosque (Williams-Linera, 2007). Sin embargo, las condiciones microclimáticas de los estratos inferiores pueden ser muy diferentes a las del dosel (Rzedowski, 2006).

Además de su gran importancia para la estabilidad de las tierras y para la recarga de los mantos acuíferos, estos bosques representan un ecotono entre la vegetación de la Región Biogeográfica Neártica y la Neotropical, lo que propicia una gran diversidad y riqueza biológica. De hecho, se ha reconocido que este ecosistema es el de mayor diversidad en relación con el área que ocupa y se presenta de manera fragmentada, lo que promueve que exista gran cantidad de endemismos (Toledo, 2009). Por lo mismo, es difícil encontrar consistencias florísticas entre los BMM de diferentes regiones o incluso entre bosques cercanos (Cayuela *et al.*, 2006).

Algunas de las características más importantes del BMM son: (1) la capacidad de capturar el agua de las nubes, (2) suelos siempre húmedos y de alto contenido orgánico, (3) alta proporción de biomasa por parte de las epífitas, (4) pocas trepadoras leñosas (a comparación de otros tipos de bosques) y (5) alta diversidad de epífitas, arbustos y herbáceas, además del alto número de endemismos (Luna *et al.* 1999; Cayuela *et al.*, 2006), todas ellas causadas por la heterogeneidad topográfica y microambiental (Williams-Linera, 2007). La estructura del bosque consiste en un dosel cerrado, que puede tener entre 20 y 30 m de altura, formado por especies de *Quercus* y *Liquidambar* principalmente, con árboles emergentes de 40 m o más. El sotobosque consiste en

dos o tres estratos arbustivos y un herbáceo no desarrollado en los bosques conservados pero exuberante en los claros (Rzedowski, 2006).

Toledo (2009) menciona que los suelos son ácidos debido a la descomposición lenta de la materia orgánica, lo que limita la capacidad de las raíces para absorber nutrientes. Además, la niebla reduce la cantidad y calidad de la radiación solar, afectando de manera negativa los niveles de evapotranspiración de las plantas. Por tales razones los árboles que se desarrollan en este tipo de bosques son con frecuencia bajos y retorcidos.

Debido a que el bosque regula las condiciones microclimáticas, es común que al perderse el BMM se establezca otro tipo de vegetación, por lo general bosques de pino que comparten similitudes en cuanto a las condiciones climáticas (Toledo, 2009). El cambio de uso de suelo del bosque a pastizales conlleva a la pérdida de las propiedades del suelo, lo que tiene como consecuencia un flujo errático de las corrientes de agua a los sitios más bajos (Cayuela *et al.*, 2006).

No obstante la inaccesibilidad y los riesgos asociados a los ambientes propios del BMM, las condiciones climáticas favorecen los asentamientos humanos y el desarrollo de actividades agrícolas y ganaderas. En este tipo de ambientes se cultiva maíz, frijol y café principalmente, los cuales han propiciado la deforestación a tan alto grado que en la actualidad se estima que el 50% de la cobertura nacional del bosque original ha sido remplazada, siendo considerado como un ecosistema que requiere de atención especial (Toledo, 2009). Tan solo en el estado de Veracruz se ha remplazado el 40% de los bosques originales por asentamientos humanos, potreros, cultivos y bosques secundarios (Manson *et al.*, 2008). La tasa de cambio de uso de suelo de BMM a uso agropecuario en el país es muy alta, tanto para los bosques primarios (1.94%) como para los secundarios (6.28%); mientras que la recuperación de espacios agropecuarios a bosques es mínima (0.05%) y la degradación de bosques primarios es alta (16.5%); además, el BMM tiene las tasas más altas de pérdida de cobertura comparado con los bosques templados y las selvas (SEMARNAT, 2006) (Figura 1.1).

Muchos de los remanentes de BMM presentan distintos grados de alteración, que pueden verse reflejados en uno o varios de los estratos. En el caso de las áreas afectadas por cultivos de café, los estratos inferiores son eliminados, mientras que se utilizan los árboles nativos del bosque o se siembran otros de interés comercial para dar sombra, por lo que el nivel de perturbación puede pasar desapercibido (Rzedowski, 2006), lo que hace necesarios estudios que evalúen los factores que afectan su distribución, composición y estado.

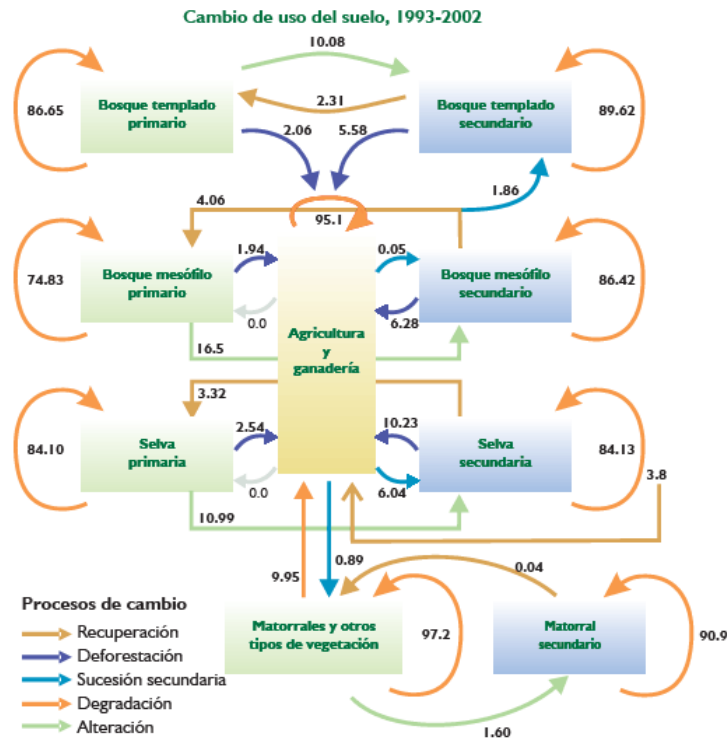


Figura 1.1. Cambio de uso del suelo 1993-2002 en México (SEMARNAT, 2006). Nota: los valores corresponden a las probabilidades (expresadas en porcentaje) de cambio de superficie de un tipo de uso de suelo a otro que refiere distinta condición

1.1.2. Área de estudio

El área de estudio se encuentra entre las coordenadas UTM X 693,000 – 716,000 m y Y 2,137,000 – 2,169,000 m 14N (Figura 1.2), y abarca la totalidad o parte de los municipios de Acajete, Ayahualulco, Banderilla, Coatepec, Cosautlán de Carvajal, Ixhuacán de los Reyes, Jilotepec, Las Vigas de Ramírez, Perote, Rafael Lucio, Teocelo, Talnelhuayocan, Xalapa y Xico; y pertenece a la Región Terrestre Prioritaria No. 122, donde se han identificado bosques de pino, BMM y de oyamel entre otros (Arriaga *et al.*, 2000; Gómez-Pompa y Dirzo, 1995).

La mayor parte del área de estudio se encuentra en la ladera oriental del volcán Cofre de Perote o *Nauhcampatépetl* (“cerro de los cuatro lados”), que es un escudo-volcán compuesto que pertenece a la cordillera del Eje Volcánico Transmexicano y que constituye el límite norte del alineamiento volcánico Pico de Orizaba – Cofre de Perote, que a su vez separa la Cuenca de Serdán-Oriental de las planicies costeras del Golfo de México (Carrasco-Núñez *et al.*, 2010). La presencia de fallas, aguas termales y la evolución geológica crean diferencias de inestabilidad de laderas entre los flancos del volcán, con mayor inestabilidad en la ladera oriental (Díaz-Castellón *et al.*, 2008; Carrasco-Núñez *et al.*, 2010).

Dentro del área se encuentran varias Áreas Naturales Protegidas (ANP): (1) el Parque Nacional Cofre de Perote de competencia federal, (2) la Reserva Ecológica Cerro las Culebras de competencia estatal, (3) el Parque Estatal Francisco Javier Clavijero, (4) el Parque Estatal Molino de San Roque de competencia estatal, y (5) el Área Verde Reservada para la Educación Ecológica San Juan del Monte de competencia municipal; en la mayoría de ellos domina el BMM o estadios secundarios, y en el caso del Parque Estatal Francisco Javier Clavijero existe un jardín botánico especializado en especies del BMM (SEDENA, 2011).

La parte más alta del volcán fue decretada Parque Nacional el 4 de mayo de 1937 y cuenta con 11,700 ha (UV, 2009) y 12 localidades, tres de ellas con más de 800 habitantes y las otras nueve con menos de 350 habitantes (INEGI, 2011). Las principales actividades económicas son la agricultura y la ganadería, las cuales han causado la fragmentación de los bosques y su transformación en pastizales. Otra actividad importante es la extracción de madera, la cual se practica de manera ilegal dentro del parque (SEMARNAT, 2007).

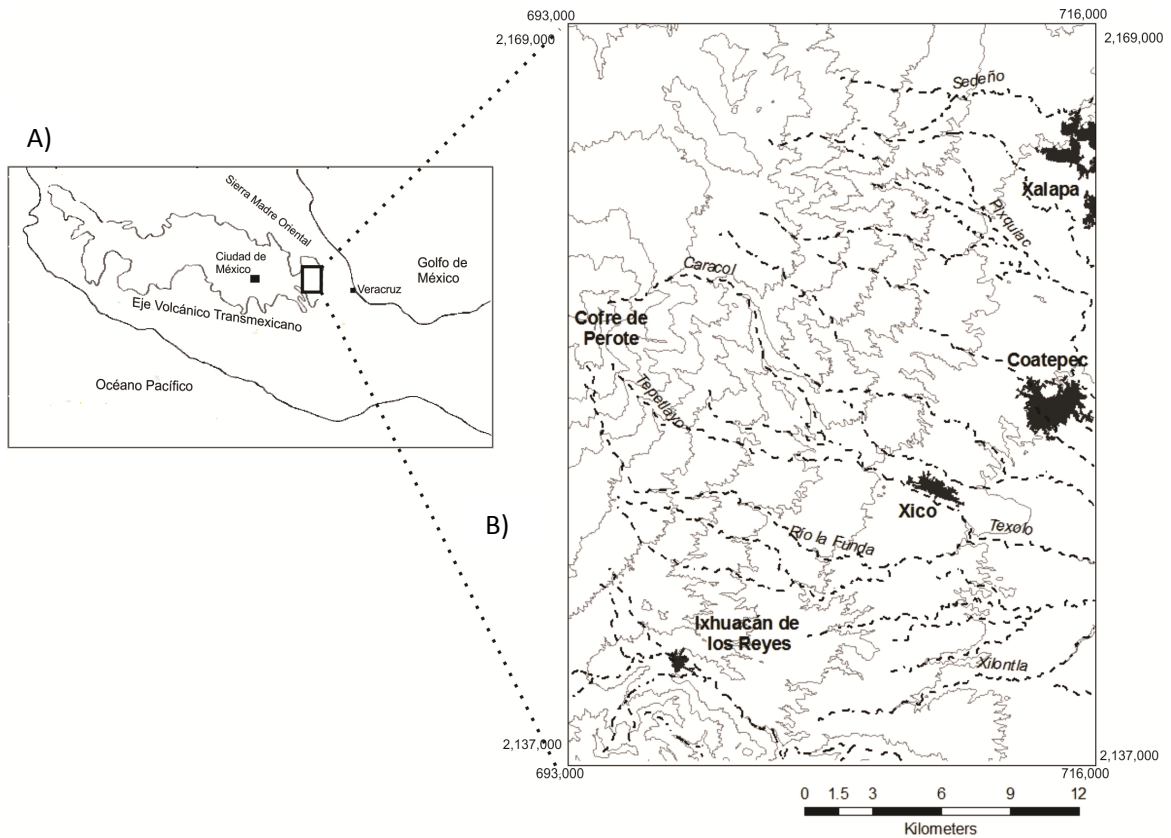


Figura 1.2. A) Localización del área de estudio. B) Principales ríos (líneas discontinuas), curvas de nivel cada 300 m y principales localidades.

El área de estudio se ubica en la Subregión de la Cuenca La Antigua, caracterizada por una alta conectividad, un gran tamaño de los fragmentos de BMM, y una alta diversidad de especies comparada con otras subregiones hidrográficas de Veracruz. Al encontrarse en la ladera de un gran edificio volcánico, la vegetación presenta un gradiente continuo de distribución a través de los pisos altitudinales debido a que se han encontrado BMM desde los 600 msnm hasta algunos fragmentos aislados en las zonas altas (Cruz-Angón *et al.*, 2010). Williams-Linera (2007) menciona que la distribución del BMM en esta zona se encuentra restringida entre los 1,200 y 2,100 msnm, donde las masas de aire húmedo provenientes del Golfo de México tienen contacto con las laderas volcánicas y causan precipitaciones orográficas. Este intervalo continuo permite tener distintas zonas de transición y una gama muy variada de condiciones ambientales en un área menor, así las diferencias biológicas entre fragmentos pueden ser adjudicadas a las condiciones ambientales, más que a procesos biogeográficos más complejos.

Es de interés señalar que la mayoría de los ríos de la región nacen en las laderas del volcán, por lo que la funcionalidad del BMM es de gran importancia para los sistemas hidrológicos de la vertiente del Golfo (Williams-Linera, 2007).

1.1.3. Planteamiento del problema

El estado de Veracruz es uno de los que presentan menor porcentaje de cobertura vegetal (0-30%) y mayores índices de cambio de uso de suelo (SEMARNAT, 2006). El Parque Nacional Cofre de Perote cuenta con 123 ha de asentamientos humanos, en torno a los cuales se desarrollan actividades agrícolas y ganaderas caracterizadas por altos índices de expansión (Montoya, 2008), a lo que se añade una grave problemática asociada a la tala y extracción ilegal de especies (Cruz-Angón *et al.*, 2010). Estas actividades han tenido como consecuencia la disminución de la superficie forestal, la fragmentación de los bosques remanentes, la expansión de los bosques secundarios y la alteración de la composición y estructura de las agrupaciones vegetales, ésta última debida tanto a la introducción de especies exóticas (i.e., por campañas de reforestación) como a la transformación de los bosques en pastizales, cultivos o matorrales (UV, 2009). Montoya (2008) determinó que la distribución de los fragmentos forestales de distintas características y productividad se relaciona directamente con cambios en el relieve y los sistemas de uso de suelo.

En México se han realizado diversos estudios sobre la composición vegetal de los distintos ecosistemas (Toledo y Ordóñez, 1996; CONABIO, 1998; Rzedowski, 2006) y son abundantes aquellos que abordan la relación entre el uso del suelo, la fragmentación forestal y su impacto en la biodiversidad. Sin embargo, son escasos los estudios que explican los patrones de distribución de las agrupaciones a partir de su relación con la distribución de las formas del relieve y el uso de suelo, como base para determinar el estado y dinámica de los ecosistemas. En este sentido, medir

las consecuencias del disturbio en una escala temporal y espacial amplia mediante la cuantificación de los patrones ecosistémicos ha sido usado como indicador de los posibles efectos en los organismos, a nivel de poblaciones e individuos (Wu y Hobbs, 2007).

Los BMM son altamente susceptibles a los cambios ambientales, lo cual se ve reflejado en las diferencias en composición y estructura en distancias cortas, por lo que estudios en una ladera con un gradiente altitudinal continuo puede permitir identificar los factores físicos y sociales que causan la variación en las agrupaciones.

Realizar un estudio que integre las formas de relieve, el uso de suelo, la fragmentación y la composición de las agrupaciones vegetales del BMM proporcionaría información sobre las causas naturales y culturales (i.e. por actividades humanas) de los cambios en los bosques de la región, permitiría identificar las zonas más vulnerables a las actividades humanas y brindaría una mejor comprensión de los procesos biofísicos responsables de moldear el paisaje, los cuales deben ser incluidos en los modelos de desarrollo.

1.1.4. Objetivos e Hipótesis

General

Determinar los factores geomorfológicos, del uso de suelo y la fragmentación que controlan la distribución de las agrupaciones de bosque mesófilo de montaña en la ladera oriental del volcán Cofre de Perote, Veracruz.

Particulares

1. Caracterizar las agrupaciones de bosque mesófilo de montaña en la vertiente oriental del volcán Cofre de Perote.
2. Conocer la distribución de las geoformas de distinta categoría, origen, edad, litología y morfometría.
3. Identificar los tipos y distribución de usos del suelo y su agrupación en patrones asociados a las distintas geoformas.
4. Reconocer la estructura espacial del bosque de acuerdo al tamaño, forma y conectividad de los fragmentos.
5. Determinar los factores de la geomorfología, el uso del suelo y la fragmentación que explican la mayor cantidad de varianza en la composición de las agrupaciones de BMM.
6. Describir a partir de los factores encontrados el patrón de distribución potencial de las agrupaciones de BMM.

Hipótesis

Las propiedades y distribución de las agrupaciones vegetales están claramente controladas por las características geomorfológicas, de uso de suelo y fragmentación del hábitat. Sin embargo, estos factores poseen una gran cantidad de componentes que afectan en distinta escala e intensidad a la vegetación. En este estudio de carácter regional se espera identificar un número reducido de factores de distribución, los cuales representarían un primer nivel jerárquico del control espacial de los factores ambientales sobre las características de las agrupaciones. Se considera que un modelo sencillo con pocas variables explicará un alto porcentaje de la varianza similar a las condiciones naturales. Entre los factores de distribución esperados se encuentran la litología y la altitud, que ejercen efectos a mayor escala e intensidad, y las pendientes, la matriz de uso de suelo y el tamaño de los fragmentos que actúan a escala más local y con efectos más particulares.

1.2. Marco Teórico

El paisaje integra la totalidad de las características físicas y ecológicas, incluyendo a todos los procesos y patrones tanto de origen natural como humano que intervienen dentro del sistema ambiental e interactúan de manera no lineal (Farina, 1998; Hall *et al.*, 2004). Por lo tanto, debe ser considerado como un ente heterogéneo y su estudio, en el enfoque de la ecología del paisaje, busca determinar el impacto de dicha discontinuidad de características en los procesos ecológicos (Boutin y Hebert, 2002).

Los distintos elementos que conforman al paisaje (medio físico, social y agrupaciones de organismos) se encuentran relacionados por medio de interacciones entre lo orgánico y lo inorgánico que varían en cuanto a su dirección, elementos e importancia en las escalas de tiempo y espacio (Figura 1.3). La relación entre las agrupaciones de organismos y el medio físico presenta procesos de retroalimentación en los que el medio físico regula el número y tipo de organismos que pueden coexistir en una agrupación y modelar el ambiente selectivo que conduce la evolución mientras que, al mismo tiempo, los organismos modifican el ambiente de forma que aseguran su permanencia y aumentan su probabilidad de sobrevivencia (Urban y Daniels, 2006; Corenblit *et al.*, 2008; Reinhardt, *et al.* 2010). A estos procesos se les denomina formas biofísicas de coevolución, posibles en las agrupaciones de organismos debido a que cualquier grupo de especies pueden compartir características de historias de vida que hacen que respondan o modifiquen el paisaje de manera similar (Reinhardt *et al.*, 2010). En muchas ocasiones las modificaciones al paisaje son 'accidentales' y brindan pocas ventajas adaptativas al mismo organismo, en cuyo caso son consideradas *cambio del nicho* (*sensu* Dawkins, 1983), pero existen casos en los que se obtiene una ventaja directa y se les considera como *fenotipo extendido* (Dawkins, 1983); lo que sugiere la existencia de dichos procesos de retroalimentación (Reinhardt *et al.*, 2010).

El enfoque de la ecología del paisaje ofrece la ventaja de considerar los aspectos físicos, ecológicos y sociales, así como la dinámica a distintas escalas temporales y espaciales. Esto permite tener una visión más general en comparación a los estudios donde solo se considera un solo aspecto del paisaje (Wiens *et al.*, 2004). Además, en este enfoque se reconoce al relieve y al impacto humano como los principales factores modeladores del paisaje (Csorba, 2010).

La distribución espacial y temporal de las agrupaciones de organismos está controlada por factores físicos y culturales que determinan los cambios en su composición florística, estructura y función. Algunos de los factores físicos que influyen en la distribución de las agrupaciones vegetales son el clima, la composición y estabilidad del sustrato geológico, las propiedades físicas y químicas del suelo, el relieve y la frecuencia y magnitud de los disturbios (Chave *et al.*, 2002). Cuando se consideran grandes superficies (i.e. biomas), los factores asociados al clima determinan todas las características de los organismos en un sistema, es decir, que cada patrón del clima está asociado a un bioma particular, como es el caso de los climas tropicales y las selvas. Pero a escalas regionales (i.e. ecorregiones), la geología y la topografía dominan los cambios en las características de los organismos (Huston, 2005). Esto hace que el relieve se constituya como un factor clave de la heterogeneidad espacial de la vegetación (Csorba, 2010). Por ejemplo, a través del gradiente altitudinal el relieve modifica las condiciones del mesoclima, con consecuencias en la distribución de los tipos de vegetación (Rzedowski, 2006). Asimismo, las diferentes geoformas que resultan de procesos exógenos y endógenos propician cambios en las condiciones ambientales, por ejemplo, en las propiedades del suelo, los niveles de evaporación del agua, la disponibilidad de humedad y la estabilidad de laderas y erosión, todos los cuales influyen en el establecimiento y desarrollo de la vegetación, de modo que se esperan tipos de vegetación parecidos en ambientes geomorfológicos que son similares (Turner *et al.*, 2001; García-Aguirre *et al.*, 2010).

Por otra parte, los factores socioculturales también inciden en las características de la vegetación, siendo el uso del suelo una de las fuentes de disturbio más ampliamente reportadas en la literatura internacional (Turner *et al.*, 2001). Su efecto sobre las agrupaciones vegetales varía en función de la superficie, la intensidad y la permanencia de la actividad relacionada con el uso del suelo. Diversos autores le otorgan gran importancia a la capacidad del ambiente para resistir el disturbio (resistencia) y permanecer dentro de una condición estable (resiliencia), ambos atributos emergentes de los ecosistemas que dependen en alto grado de la composición de las agrupaciones (Begon *et al.*, 2006; Gunderson, 2000).

El modelo de la Figura 1.3 muestra que el relieve, el uso del suelo, la fragmentación y las agrupaciones de organismos conforman un sistema abierto, es decir, que pueden ser afectados y afectar a otros factores tanto biofísicos como sociales, y con retroalimentación en todos sentidos. Aunque cada factor del sistema se encuentra interconectado y tiene efectos sobre los demás, la intensidad del efecto difiere de acuerdo a su escala espacial y temporal. Mientras que las unidades

del relieve tienen una escala geológica, es decir, que los procesos que las modifican pueden cubrir grandes extensiones y transcurrir en millones de años, en cambio, los usos de suelo, la fragmentación y las agrupaciones tienen una dinámica de escala y tiempo ecológico, es decir, que los procesos ocurren a escala local y en tiempos que no superan los miles de años (Gould, 1985). Los efectos del relieve (plano geológico) sobre el uso del suelo, la fragmentación y las agrupaciones (plano ecológico) son fuertemente condicionantes, es decir, que las características del plano geológico determinan predominantemente a las características del plano ecológico. En cambio, los efectos del plano ecológico sobre el geológico son poco condicionantes, lo que no quiere decir que los efectos sean débiles y modifiquen el relieve escasamente; por ejemplo, la erosión y la desertificación acelerada en algunos sitios pueden transformar por completo el relieve en tiempos cortos (Csorba, 2010).

Además de estas relaciones entre los planos ecológico y geológico también existen relaciones dentro del mismo plano ecológico. Por ejemplo, el uso del suelo afecta fuertemente a la fragmentación, mientras que la fragmentación tiene efectos más débiles sobre el uso de suelo y ambos tienen efectos dominantes sobre las agrupaciones (Farina, 2010). Las relaciones en este plano son más complejas debido a que la escala espacial del uso del suelo puede ser mayor que la escala de los procesos de fragmentación y de las agrupaciones (Vogt *et al.*, 2004). Esto es debido principalmente al uso de tecnologías para el cambio de uso de suelo, el cual históricamente estaba limitado por el relieve y la disponibilidad de recursos. En este caso un ambiente fragmentado sería más favorable para el cambio de uso de suelo, la implementación de infraestructura y la extracción de recursos que uno homogéneo. Sin embargo, a partir del uso de maquinaria pesada para la transformación de la superficie esta limitante desapareció y las actividades humanas tomaron mayor peso sobre los patrones de fragmentación y las características de las agrupaciones (Turner *et al.*, 2001).

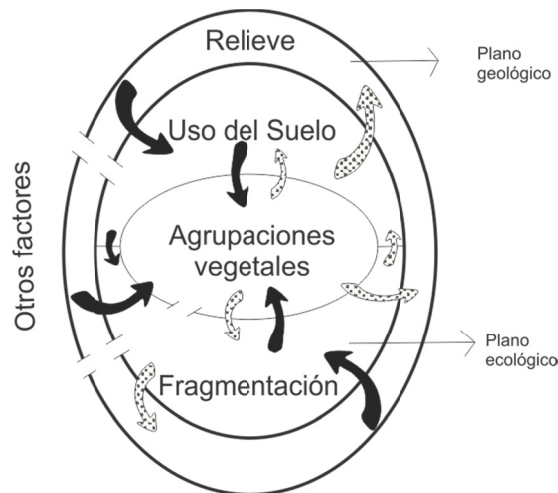


Figura 1.3. Relación espacio-temporal entre los componentes del paisaje. Las flechas negras representan efectos altamente condicionantes, las flechas punteadas representan efectos poco condicionantes, el tamaño de la flecha indica la intensidad.

1.2.1 Formas del relieve

El relieve ha sido considerado como una capa que funciona como interface entre los procesos geológicos y climáticos, creando las condiciones donde se desarrollan los factores bióticos y abióticos que conforman el ambiente (Huggett, 2003; Rzedowski, 2006). Los patrones espaciales del relieve, entendidos como el arreglo de distribución de las formas del relieve en una superficie, dependen de la escala a la que se manifieste. Mientras mayor sea la escala los procesos causantes serán más recientes (o ecológicos), y a menor escala serán procesos geológicos. La estabilidad de los ecosistemas que se encuentren dentro de estos patrones espaciales depende de su heterogeneidad, siendo más vulnerables los ecosistemas homogéneos (Slaymaker, 2007), en los cuales la falta de variabilidad ambiental puede derivar en agrupaciones biológicas con predominio de especialistas sensibles a los cambios en el ambiente.

En el modelo se puede apreciar que el relieve afecta de manera dominante al uso del suelo, la fragmentación y las agrupaciones de organismos, lo cual se explica porque el relieve actúa como sustrato, regulador climático y primera fuente de heterogeneidad espacial, lo cual condiciona por completo el potencial de los sitios para el desarrollo de diferentes cubiertas, usos y patrones. Además, los atributos del relieve relacionados con su origen, edad, litología y morfología intervienen decisivamente en la conformación de los patrones de uso de suelo y de su dinámica a través del tiempo, pues influyen en la disponibilidad de agua y suelo, estabilidad, intensidad de la erosión y accesibilidad, que son factores clave para la productividad de las actividades humanas (Turner *et al.*, 2003; Huston, 2005), y para los patrones de fragmentación natural, la cual es entendida como el resultado de la heterogeneidad espacial del mismo relieve (Hilty *et al.*, 2006).

Por otra parte, la manera en que las formas del relieve afectan a los organismos ha sido ampliamente documentada (Reinhardt *et al.*, 2010), por ejemplo, la especiación alopátrica debida a la formación de una barrera geográfica (e.g. una montaña o un río) (Coyne y Orr, 2004), y después de la especiación, la sobrevivencia y distribución de las nuevas especies dependen de factores como la tectónica de placas (Raven y Axelrod, 1974) y el vulcanismo (Miller, 1997). A escalas más detalladas, se ha demostrado que los disturbios naturales frecuentes, como los deslizamientos, controlan la estructura de las agrupaciones (Conell, 1979) y al igual que en el caso de las actividades humanas, la disponibilidad de recursos de acuerdo a la dinámica del relieve también determina las características de las agrupaciones vegetales (Turner *et al.*, 2003).

Una relación más compleja se da entre la forma de las vertientes y la cobertura vegetal, que expresa la respuesta hidro-geomorfológica a eventos de lluvia, en la cual una pendiente cóncava absorbe escorrentía mientras que una pendiente convexa la genera. Ésto se complementa con la cobertura vegetal y el tipo de suelo, ya que el tipo de vegetación y su densidad pueden aumentar la retención del agua, en tanto que algunos suelos tienen propiedades que les permiten absorber más

rápido el agua (Slaymaker, 2007). El resultado es la determinación de unidades de respuesta con distintos niveles de erosión por escorrentía.

1.2.2 Uso del suelo

El uso del suelo se refiere al manejo y propósito que el hombre le da a un área determinada. Relacionado con este concepto se tiene el de cubierta del suelo, que se refiere al tipo de vegetación o rastro de la actividad humana que cubre la superficie del terreno (Turner *et al.*, 2001).

Los efectos que tienen las actividades humanas sobre el relieve varían de acuerdo al tipo e intensidad de las actividades. Cuando el impacto es debido a la agricultura (cultivos y hortalizas) los principales efectos son el aplanamiento de la superficie, la alteración del sistema hídrico, la erosión, la degradación de suelos, la inestabilidad de las laderas y los procesos gravitatorios (Vanacker *et al.*, 2003; Lóki, 2010). Si el impacto es causado por el cambio de uso a pastizales para la ganadería se suman la desertificación y la compactación de suelos (Tóth, 2010); y si es causado por actividades industriales, como la minería y la extracción de combustibles fósiles, los efectos aumentan de escala e intensidad, e incluso llevan a la completa destrucción de geoformas y formaciones rocosas (Sütó, 2010). Las actividades humanas son un agente modelador del relieve que domina sobre los procesos naturales (Figura 1.3). Sus efectos sobre el relieve son causados principalmente por la erosión y el transporte de sedimentos así, mientras que cerca del 70% de los sedimentos transportados por causas humanas son resultado de la agricultura, el 37% es resultado de los asentamientos humanos (Wilkinson y McElroy, 2007).

Por otra parte, la dinámica del uso del suelo es un factor importante de disturbio y causante de la fragmentación del ambiente (Turner *et al.*, 2003). Los cambios más importantes en la vegetación ocurrieron a partir del inicio de la agricultura durante el Holoceno, con la tala de árboles y la quema de superficie para adecuar el terreno para la siembra, lo que llevó a la eliminación de los bosques y a la pérdida de especies (Piperno, 2006). A escala global, los efectos negativos del cambio de uso del suelo sobre el paisaje son mayores que los cambios causados por el medio biofísico, lo que incluye el aumento en la fragmentación, el efecto de borde y la alteración del mosaico paisajístico original (Turner *et al.*, 2003; Dormann *et al.*, 2007).

Entre las mayores consecuencias del cambio de uso de suelo sobre las agrupaciones de organismos están la pérdida de diversidad nativa, la alteración del recambio de especies entre agrupaciones locales, la reducción del área de distribución de especies, la apertura de nichos para especies exóticas e invasoras y la pérdida de propiedades de los suelos (Fischer y Lindenmayer, 2007), todas las cuales están relacionadas con la fragmentación derivada del cambio de uso de suelo. Una vez que el paisaje se ha alterado de manera importante y se pierde la cubierta vegetal también se pierde la estabilidad del sustrato y las propiedades de los suelos, lo que aumenta la

probabilidad de deslaves y reduce la vida productiva de los suelos para la agricultura, respectivamente (Huston, 2005).

No obstante los avances en el conocimiento de los efectos del cambio de uso del suelo sobre el ambiente, los trabajos sobre los cambios en las formas del relieve debidos a las actividades humanas son escasos, y muchos de los estudios se centran en planicies de zonas templadas con alta productividad agrícola (Reinhardt *et al.*, 2010). Además, se debe considerar que el cambio de uso de suelo no solo es una causa, sino también una consecuencia de la degradación ambiental, y esta retroalimentación entre humanos y ambiente también ha sido poco estudiada (Bakker *et al.*, 2005).

1.2.3 Fragmentación

La fragmentación es un proceso dinámico por el cual se pierde la continuidad del hábitat, lo que resulta en fragmentos de menores dimensiones que quedan inmersos en una matriz con propiedades diferentes (Echeverría *et al.*, 2007). Se puede diferenciar entre la fragmentación natural, que es resultado de las diferentes variables ambientales que actúan en tiempo geológico, y la fragmentación antropogénica, que actúa a escalas de tiempo ecológico (>1,000 años); aunque ambas conforman un mosaico heterogéneo, la funcionalidad del mismo se ve comprometida en el caso de la fragmentación antropogénica debido a la mayor intensidad de los cambios y al menor tiempo en que ocurren (Hilty *et al.*, 2006). Es común encontrar que los ecosistemas se encuentran fragmentados como consecuencia del disturbio, lo que ocasiona la pérdida de cobertura, continuidad y conectividad. Estas alteraciones tienen consecuencias severas en la funcionalidad de los ecosistemas, lo que se refleja en la pérdida de biodiversidad y cambios en la estructura de la agrupación, que pueden ser resultado del aumento de poblaciones de especies exóticas o la pérdida de especialistas (Collinge, 2009). La fragmentación transforma las condiciones ambientales (como la temperatura y la humedad), y modifica el grado de influencia de los procesos externos (Farina, 1998). Esto da como resultado el aumento de la heterogeneidad, pues cada fragmento tendrá condiciones, organismos y un desarrollo distintos (Collinge, 2009). Sin embargo, al ser una heterogeneidad a escala local, se compromete en mayor grado la continuidad y no tiene los mismos efectos que la heterogeneidad del relieve (Slaymaker, 2007), y en lugar de favorecer la estabilidad ambiental favorece la vulnerabilidad biofísica de los ecosistemas.

En la actualidad se reconoce a la fragmentación como uno de los principales problemas a los que se enfrenta la conservación, ya que las tasas de cambio de uso de suelo aumentan de manera dramática en todo el mundo y la fragmentación es el resultado inmediato (Farina, 1998). El intercambio de energía, nutrientes y organismos, además de la estabilidad de los fragmentos están asociados al tamaño, forma, distribución y conectividad de los mismos (Boutin y Hebert, 2002).

El estudio de la fragmentación se fundamenta en la Teoría de Biogeografía de Islas (TBI) (Haila, 2002), la cual establece que la riqueza, diversidad y tasa de recambio de especies entre fragmentos, entre otras variables, son afectadas por el tamaño, forma y conectividad, así como por la matriz en que se encuentran inmersos los fragmentos (Farina, 1998; Scariot, 1999; Jules y Shahani, 2003). Se espera que la riqueza regional y la resistencia a disturbios sea mayor en ambientes donde los fragmentos sean grandes, regulares y se encuentren conectados, pues así los fragmentos serán menos susceptibles a las especies invasoras, el efecto de borde se verá reducido y el recambio de especies entre fragmentos será continuo (Jules y Shahani, 2003).

La fragmentación tiene varios efectos asociados, como el efecto de borde y el aislamiento de remanentes (Pohlman *et al.*, 2007). El efecto de borde consiste en un gradiente de condiciones microambientales y composición florística que varía del interior al exterior del fragmento. Por lo general, al interior se encuentran las condiciones más húmedas, con menor radiación solar y con una mayor diversidad de especies nativas (Murcia, 1995; Williams-Linera *et al.*, 1998; Lawrance, 2008). En los bordes, el dosel del bosque es discontinuo, lo que permite la entrada de vientos fuertes y disminuye la humedad del aire, afectando la calidad y cantidad de luz que logra llegar al suelo del bosque. La presencia de especies parásitas aumenta en los bordes, y algunas de ellas, como las lianas, aceleran la mortalidad de los árboles (Lawrance, 2008).

Los cambios ambientales de los bordes varían de acuerdo a la edad, composición y exposición. La edad del borde puede hacer más o menos permeable al fragmento a eventos de disturbio (como vientos fuertes y fuego). La composición florística puede ser favorable para algunos usos de suelo o atractiva para su aprovechamiento, aumentando la probabilidad de cambio de uso de suelo, y la susceptibilidad a la pérdida de especies y al aumento de invasoras. Mientras que en el hemisferio Norte la orientación con respecto al sol hace que en los bordes con orientación Sur la humedad se pierda con mayor velocidad (Lawrance, 2004).

Aunque la TBI ayuda a evaluar las tendencias de la fragmentación, no es suficiente para predecir el comportamiento de las especies y realizar un plan de manejo (Lawrance, 2008). Se ha visto que los fragmentos rodeados de una matriz de vegetación similar, aunque sea secundaria, no presentan un efecto de borde tan acentuado ni tan desfavorable como aquellos que están rodeados de zonas desmontadas, como los potreros o campos abiertos de cultivo (Lawrance, 2004).

Los cambios en la incidencia de luz, temperatura del suelo y humedad en el aire debido a elementos antropogénicos (caminos, líneas de luz, etc.) pueden influir solo a cierta distancia del borde del fragmento. Esta distancia varía de 15 m en bosques templados a 100 m en bosques tropicales (Pohlman *et al.*, 2007), esto debido a las diferencias en estructura de los bosques al interior del fragmento (Williams-Linera *et al.*, 1998). A pesar de que el efecto de borde genera un gradiente de condiciones, las características florísticas pueden no seguir este gradiente, pues

dependen de las interacciones y de la estructura heterogénea de las mismas agrupaciones vegetales (Williams-Linera *et al.*, 1998).

1.2.4 Agrupaciones vegetales

La definición clásica dicta que una comunidad es el arreglo de poblaciones de organismos en un mismo espacio (Krebs, 1972); pero más ampliamente una comunidad está definida por ocupar un hábitat común, lo que implica la existencia de límites espaciales que están dados por las características ambientales, la dinámica interna de la misma comunidad y los límites de dispersión de las especies (Begon *et al.*, 2006; Verhoef y Morin, 2010). Lo anterior sugiere la existencia de una complicada red de condiciones en la que no existe un solo arreglo funcional, si no que se crea una dinámica más o menos variable entre los organismos conocida como *estados estables de sucesión* (Gunderson, 2000).

La definición de una comunidad y la dinámica en la que se encuentra tiene como resultado que una comunidad no exista como una unidad natural describible, ya que al establecer un límite discreto en la composición de especies se omite el recambio de especies a través del tiempo (Verhoef y Morin, 2010). Al realizar clasificaciones de organismos para agruparlos en comunidades vegetales se deben considerar tanto la estructura como la fisonomía, al considerarlos por separado es posible identificar dos tipos de agrupaciones: 1) la formación vegetal, cuando se considera la fisonomía dada por formas de vida dominantes, y 2) la asociación vegetal, cuando se considera la composición dada por especies dominantes. Mientras que las formaciones son unidades amplias en las que la composición es muy variable (i.e. bosques, selvas, matorrales, etc.), las asociaciones poseen una composición mejor definida por la dominancia de una o varias especies y se encuentran estrechamente relacionadas con la ubicación geográfica y sus condiciones ambientales (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974; Kopecký *et al.*, 1995). En este trabajo se emplea el término genérico de “agrupación” con una acepción de asociación, ya que las agrupaciones son definidas de acuerdo a la composición y la dominancia de acuerdo a la abundancia de individuos por especie.

La distribución espacial de las agrupaciones no es estática, y varía con las condiciones del paisaje. Las plantas son especialmente sensibles a las características del relieve, el disturbio y el clima, por lo que la composición florística se ajusta a la heterogeneidad del mosaico del paisaje. Sin embargo el mosaico paisajístico no es estático y puede modificarse tanto por factores antropogénicos, como el cambio de uso de suelo, como por factores naturales, como la pérdida de fertilidad de los suelos o el cambio climático (Farina, 2010).

El factor dominante en regular el arreglo de especies en una agrupación depende de la escala temporal y espacial. Así, cuando las condiciones ambientales son las más importantes se habla de

un arreglo determinista, el cual es más frecuente en estadios tempranos de sucesión y en fragmentos pequeños, que es cuando existe una gran disponibilidad de nutrientes y espacio, pero también existen condiciones ambientales extremas, como una mayor insolación y una gran zona de borde. En cambio, cuando las interacciones entre organismos son las dominantes se habla de un arreglo históricamente contingente, el cual ocurre principalmente en estadios tardíos de sucesión y a escalas regionales, que es cuando existe mayor competencia por nutrientes y las condiciones ambientales son más homogéneas (Caswell, 1976; Fukami, 2010).

El estudio de la estructura se centra en la composición o cuantificación de las especies que conforman las agrupaciones (Caswell, 1976); sin embargo, al igual que el estudio de la fragmentación, el estudio de las agrupaciones vegetales debe incluir un enfoque de biogeografía de islas, en el que no se puede considerar una agrupación como un ente homogéneo en el espacio sino como un conjunto de fragmentos con hábitats diferentes y por lo tanto con especies comunes y exclusivas de cada fragmento, de esta manera la composición debe cuantificarse a escala local y regional (Hubbell, 2001).

En este sentido, Whittaker (1972) identificó tres componentes de la diversidad de acuerdo a la escala espacial: diversidad local (α), de recambio entre fragmentos (β) y regional (γ), los cuales reflejan la existencia de un número similar de individuos de todas las especies (equitabilidad) y por lo tanto de una mayor diversidad o bien, que domine una sola especie pero con pocas especies en general (rareza) y una menor diversidad (Halffter *et al.*, 2001). Existen varios índices para medir la diversidad local, entre los más simples se encuentran la riqueza (R) y la riqueza esperada o rarefacción (E[s]), el primero es un simple conteo del número de especies independientemente del tamaño de la muestra lo cual ignora el hecho de que a mayor tamaño de muestra también habrá mayor riqueza (Peet, 1974); mientras que la riqueza esperada calcula el número de especies de acuerdo al tamaño de la muestra (Hurlbert, 1971), con lo que se pueden crear curvas de rarefacción en la cual se gráfica el número de especies esperado de acuerdo a varios tamaños de muestra y al estabilizarse (presentar asíntota) se considera que el esfuerzo de muestreo fue suficiente para reflejar la diversidad del sitio. Otros índices más complejos consideran la dominancia de algunas especies, como es el caso del índice de Simpson (1949), el cual calcula la probabilidad de que dos individuos tomados al azar de una muestra pertenezcan a la misma especie, existen varias versiones del índice que varían según se considere una muestra infinita o finita. Además, existen índices que miden la heterogeneidad, por ejemplo el índice de Shannon-Wiener (1949) que se basa en la Teoría de la Información, la cual establece que la heterogeneidad puede ser equiparable al grado de incertidumbre que existe en encontrar a un individuo de una especie en una muestra determinada, así mientras mayor sea el número de especies cercanas entre sí mayor será la diversidad (Peet, 1974).

Una vez que se conoce la composición local y regional se puede proceder a encontrar los patrones espaciales, es decir el arreglo que adquieren las especies en el espacio, y relacionar dichos patrones con las características de ese espacio, es decir con los factores ambientales y así obtener un modelo determinista; los gradientes altitudinales y las ordinales son un ejemplo de este tipo de modelos, en los que se forman grupos con afinidad de composición en respuesta a la altitud o a grupos dominantes respectivamente (Ludwig y Reynolds, 1988; Magurran, 2004). Sin embargo, se debe considerar que la manera en que el ambiente afecta a las agrupaciones es muy compleja y no siempre se puede encontrar una relación directa y lineal entre una variable ambiental y la agrupación, es decir que hay elementos estocásticos que no se pueden modelar; o que en una ordenación de agrupaciones no se encuentren grupos completamente heterogéneos entre ellos y homogéneos al interior, por lo que estos modelos tienen elementos subjetivos.

La estructura y funcionalidad de una agrupación puede alterarse debido a un disturbio, que es un evento discreto en el espacio y tiempo que causa modificaciones en el ambiente físico o en la disponibilidad de recursos (Pickett y White, 1985). Después de un disturbio se considera al ambiente como perturbado e inicia el proceso de sucesión, en el que ocurren extinciones y colonizaciones de poblaciones de diferentes especies dando lugar a una agrupación en constante cambio (Wali, 1999). La principal fuente de disturbio son las actividades humanas y, asociado a ellas, la fragmentación antropogénica, sin embargo la composición de las agrupaciones vegetales también determina en buena medida el tipo de actividades humanas que se desarrollarán y hará al ambiente más o menos susceptible a la fragmentación (Turner *et al.*, 2003). Para el estudio de estas relaciones se ha utilizado la diversidad como indicador para el estudio de paisajes heterogéneos y de ambientes fragmentados, ya que permite hacer comparaciones sobre la complejidad entre fragmentos y del ambiente como una sola entidad (Farina, 2010).

Los efectos que tienen los organismos sobre las formas del relieve son determinados por las actividades de los animales o por la presencia de la vegetación. Se reconocen cuatro tipos de efectos principales: 1) tasas de transporte (i.e. animales que transportan sedimentos), 2) umbrales de movimientos, 3) estabilidad de laderas (por vegetación o fauna del suelo) e 4) intensidad hidráulica o energía hidrodinámica de una corriente. Aunque las tasas a las que los organismos modifican el relieve son más lentas y de menor intensidad que las actividades humanas no se debe pasar por alto que estas modificaciones proporcionan ventajas a los organismos sobre las presiones de selección (Reinhardt *et al.*, 2010). Por ejemplo, existen trabajos en los que se incorpora la densidad de las raíces y la dinámica de las poblaciones animales como factores explicativos de la profundidad del suelo (Yoo *et al.*, 2005; Roering, 2008).

1.3. Métodos

1.3.1 Cartografía de las cubiertas del suelo y clasificación de agrupaciones de BMM

a) *Mapa de cubiertas del suelo*

1. Mapa de Cubiertas del Suelo: se interpretaron las unidades de usos de suelo por medio de técnicas directas, asociativas y deductivas (Slaymaker, 2003), según el origen y tipo de vegetación (natural, inducida o cultivada), y el tipo de uso de suelo (agrícola, pastizal cultivado e inducido, asentamiento humano, banco de material), a partir de ortofotos digitales de 2 m de resolución (INEGI, 1995). El área mínima cartografiable fue de 1 ha (100 x 100 m), y en el caso de las cubiertas forestales se consideraron corredores aquellas superficies de > 10 m de ancho y <50 m de longitud entre fragmentos de la misma clase. El mapa resultante se actualizó a partir de imágenes satelitales Landsat TM (2012), con las cuales se puede hacer la diferenciación entre áreas forestadas y no forestadas de manera segura, por lo que solo se actualizaron fue posible la actualización de las zonas que fueron identificadas como forestadas en las ortofotos y que en la imagen Landsat presentó un uso de suelo asociado a las actividades humanas. Las imágenes fueron corregidas geoméricamente y georreferenciadas mediante mapas topográficos (1:50,000) y el método "Tie-Points" (Maus, 1996), y se utilizó el Índice SIGMA ≤ 2 para verificar la precisión. En esta misma etapa se realizó la clasificación visual de los tipos de cubiertas vegetales y, dentro de ellas, la de las agrupaciones de BMM preliminar, dados por diferencias en el color, intensidad y textura que presenta la ortofoto, la cual fue utilizada para el diseño del muestreo en campo. Además, se creó un mapa de densidad de caminos, el cual representa la cantidad de km de vías por km², considerado como un indicador del disturbio
2. Mapa de fragmentos: se utilizó el programa FRAGSTATS 4.0 (McGarigal *et al.*, 2012) para obtener los parámetros espaciales por fragmento, tipo de cubierta y de todo el paisaje, los parámetros se agrupan en índices de: a) área y perímetro, b) forma, c) áreas núcleo, d) agregación y e) diversidad, los cuales ayudan a explicar los fenómenos ecológicos que se derivan de la fragmentación del paisaje (Turner *et al.*, 2001) (Cuadro 1.1). Las propiedades de área y forma fueron utilizadas para el diseño del muestreo de vegetación.

Cuadro 1.1. Parámetros de la fragmentación

Grupo	Parámetro	Abr	Descripción	Unidad
Área y Perímetro	Área	AREA	P. Superficie del fragmento C. Promedio del área de los fragmentos de una misma clase L. Promedio del área de todos los fragmentos	km ²
	Área total	TA	L. Suma del área de todos los fragmentos	km ²
	Perímetro	PERIM	P. Perímetro del fragmento	M
	Porcentaje del paisaje	PLAND	C. Porcentaje del paisaje ocupado por una clase determinada	%
	Borde Total	TE	L. Suma del perímetro de todos los fragmentos	Km
	Densidad del Borde	ED	C. La cantidad de m de borde por cada ha de una clase L. La cantidad de m de borde por cada ha	m/ha
Forma	Tasa Perímetro-Área	PARA	P. Relación Perímetro/Área de cada fragmento	s/u
	Índice de Forma	SHAPE	P. Similitud de cada fragmento con una forma simple (i.e. cuadrado), si es regular el valor será igual a 1 y conforme se vuelva irregular el valor aumentará. Este índice no tiene un límite superior. C. Promedio del SHAPE de los fragmentos de una clase, no es muy útil para hacer comparaciones debido a que no considera la escala y es sesgado si existen fragmentos mucho más grandes que otros, sin embargo no es sensible al tamaño de la muestra, la cual puede ser menor de 10.	s/u
	Dimensión Fractal Perímetro-Área	PAFRAC	C. y L. Utiliza la misma relación perímetro-área que SHAPE pero mediante la regresión lineal de sus logaritmos, estandariza en valores entre 1 y 2 (de menos a más complejas), por lo que puede ser más útil en las comparaciones, además de que considera la escala y no es sesgado si los fragmentos tienen un intervalo muy amplio de tamaños, sin embargo es sensible al tamaño de la muestra y no puede ser calculado para muestras menores de 10.	s/u
Áreas Núcleo (AN)	Superficie en AN	CORE	P. Superficie del AN de un fragmento, considerada un AN aquella superficie a más de 50 m de cualquier borde del fragmento.	km ²
	Número de AN	NCORE	P. Número de áreas núcleo en un fragmento, más de dos implica la existencia de corredores C. Suma del número de AN de los fragmentos de una clase	s/u
	AN Total	TCA	P. Suma de la superficie de todas las áreas núcleo	km ²
	Índice de AN	CAI	P. Porcentaje del fragmento que ocupa el AN, si existe C. Porcentaje de la superficie total de una clase ocupada por AN	%
	Paisaje ocupado por AN	CPLAND	C. Porcentaje del paisaje ocupado por AN de una clase	%
Conectividad	Distancia Euclidiana del Vecino más Cercano	ENN	P. Distancia Euclidiana entre el fragmento y su vecino más cercano, es decir la distancia borde-borde calculada con los fragmentos alineados por su centro. Se utilizó un radio de búsqueda de 1000 m L. Promedio del ENN de todos los fragmentos	M

Grupo	Parámetro	Abr	Descripción	Unidad
	Índice de Proximidad	PROX	P. Relación ENN/AREA del fragmento y de los fragmentos vecinos del mismo tipo. Tiene un valor igual a 0 si no existen vecinos dentro del umbral establecido y aumenta el tamaño y cercanía de fragmentos del mismo tipo C. Promedio del PROX de todos los fragmentos de una clase	s/u
	Conectividad	CONNECT	C. Porcentaje de fragmentos de la misma clase que se encuentran separados por una distancia menor que el umbral establecido (1000 m) L. Porcentaje de los fragmentos que poseen conexión con otros de su mismo tipo en todo el paisaje	%
Diversidad	Riqueza de Fragmentos	PR	L. Es el número de tipos de fragmentos encontrados, es decir el número de clases	s/u
	Índice de Diversidad de Shannon	SHDI	L. Está basado en el índice de diversidad biológica de Shannon, solo que en lugar de utilizar especies utiliza clases de fragmentos, no posee un límite superior, y es muy sensible a clases raras y a la escala.	s/u
	Índice de Equitatividad de Shannon	SHEI	L. Está basado en el índice de equitatividad de Shannon, el cual está estandarizado entre 0 y 1, cuando es igual a 0 significa que solo existe una clase en todo el paisaje y mientras más se acerque a 1 quiere decir que las clases tienen un área similar y por lo tanto hay poca dominancia	s/u

Descripción del parámetro usado en el caso de (P) los fragmentos, (C) las clases y (L) el paisaje (McGarigal, Cushman and Ene 2012).

3. Clasificación de agrupaciones: a partir del mapa de fragmentos y usos del suelo se identificaron los fragmentos de BMM en los cuales se realizaron los muestreos de vegetación en transectos de 100 x 2 m para el estrato arbóreo, en los cuales se obtuvo el diámetro a la altura del pecho (DAP) y la altura de todos los árboles con altura mayor a 2 m. para el estrato arbustivo se utilizaron cuadrantes de 10 x 10 m, en los que se midieron la altura y el diámetro mayor y menor de las leñosas, y se identificó el número de especies de helechos y epífitas, grupos que han sido identificados como altamente representativos o identificadores del BMM. La ubicación de los sitios de muestreo se encuentra representada en la Figura 1.4.

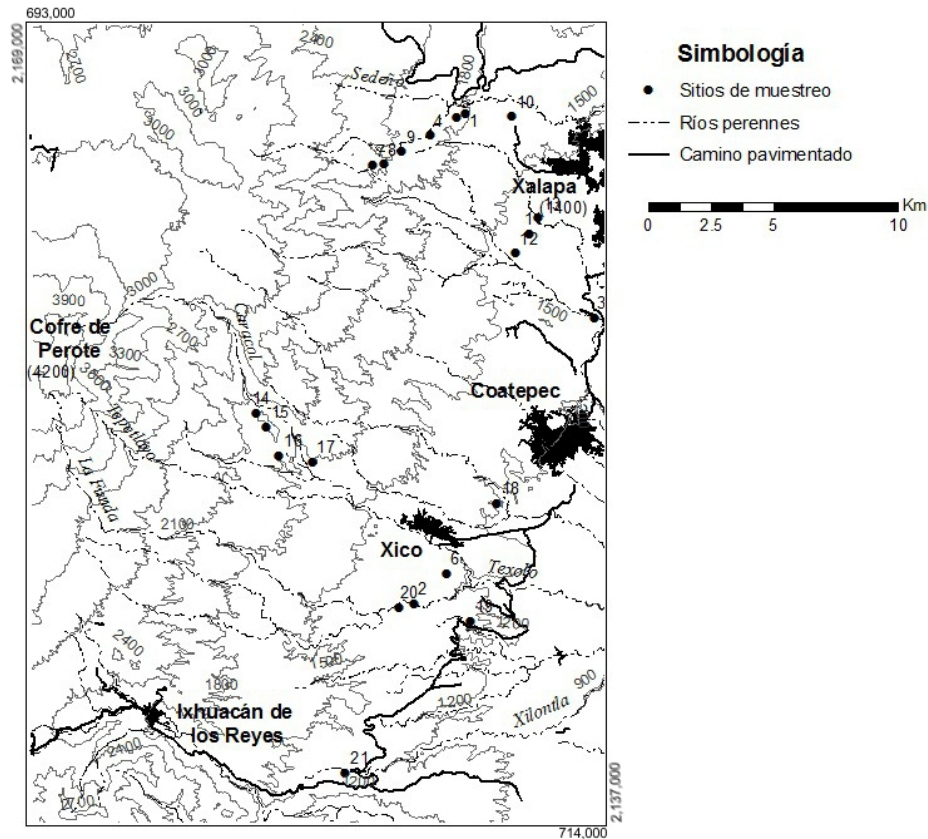


Figura 1.4. Ubicación de los sitios de muestreo

A partir de esta información se obtuvieron los valores de composición (riqueza, abundancia, dominancia, diversidad) y estructura (densidad y cobertura) (Cuadro 1.2), de los cuales se emplearon las abundancias relativas para dar la denominación a cada agrupación. Los índices empleados para medir la diversidad local fueron la riqueza (R) y la riqueza esperada o rarefacción (E[s]). También se emplearon otros índices más complejos como es el caso del índice de Simpson (1949) y el índice de Shannon-Wiener (1949) (Peet, 1974). Se calculó una matriz de distancias a partir de las abundancias de cada especie por sitio, la cual representa el índice de disimilitud de Bray-Curtis (1957) por cada combinación de sitios, se utiliza este índice debido a que se ha demostrado que tiene una alta robustez tanto para datos continuos como para datos agrupados, y que es de los más adecuados para realizar ordinales (Faith *et al.*, 1987). Se realizó un Clúster jerárquico a la matriz de distancias para agrupar los sitios de muestreo de acuerdo a la composición florística, el cual crea subgrupos exclusivos a su rama superior y de este modo asegura que sean homogéneos al interior y heterogéneos al exterior de la rama (Ludwig y Reynolds, 1988).

Cuadro 1.2. Variables de riqueza y diversidad

Composición	Riqueza y curva de riqueza esperada	S= número de especies Fórmula de Hurlbert $E[s] = \sum_{i=1}^S \left\{ 1 - \left[\binom{N - N_i}{n} / \binom{N}{n} \right] \right\}$	donde: N _i = núm. de individuos de la especie i N= núm. total de individuos
	Abundancia	Matriz formada con el número de individuos de la especie i en el sitio j	
	Diversidad	Índice de Simpson $D' = 1 - (\sum_{i=1}^S p_i^2)$	donde: p _i = proporción de individuos de la especie i S= riqueza
		Índice de Shannon-Wiener $H' = - \sum_{i=1}^S p_i \text{Log } p_i$	
Matriz de distancias	Índice de disimilitud de Bray-Curtis $d_{jk} = \frac{\sum x_{ij} - x_{ik} }{\sum x_{ij} + x_{ik}}$	donde: X= individuos de la especie i en los sitios j y k	
Estructura	Densidad	D= N _i /A'	donde: N _i = núm. de individuos de la especie i A'= área del transecto o cuadro
	Cobertura	Relativa $Cr_i = \left(\sum_{j=1}^l AB_j \right) / A'$	donde: AB= área basal del individuo j l= número de individuos de la especie i A'= área del transecto o cuadro

b) Mapa geomorfológico

El mapa muestra formas del relieve homogéneas en: 1) tipos generales y específicos del relieve (planicies, lomeríos, piedemontes y laderas de montañas); 2) origen (historia y composición de las estructuras litológicas); 3) temporalidad (edades de las rocas, de las estructuras y de las formas); y 4) clase geométrica o morfometría (Tapia-Varela y López-Blanco, 2002). Este mapa se obtuvo de la interpretación de los mapas topográficos (INEGI 1:50,000 y curvas de nivel a cada 20 m), fotografías aéreas (1:75,000), ortofotos digitales (2 m de resolución) (INEGI, 1995), la descripción geológica de la zona realizada por varios autores (Geissert, 1994; Rodríguez-Elizarrarás, 2005; Carrasco-Núñez *et al.*, 2006; Carrasco-Núñez *et al.*, 2010; Rodríguez-Elizarrarás *et al.*, 2005), y el modelo de elevación del terreno (MET) con un tamaño de píxel de 25 m. Este último se creó a partir de la base digital de la topografía utilizando la función "Contour Interpolation"; y se creó un modelo sombreado con el filtro "Shadow", el cual simula las sombras como si el sol se encontrara al NW, para utilizarlo en la presentación de los datos. A partir del MET se generaron e interpretaron diversos modelos digitales de la morfometría del terreno, los cuales fueron utilizados para la

diferenciación espacial y caracterización de las formas del relieve, tanto el MET como la mayoría de los morfométricos fueron creados utilizando los programa ILWIS 3.4 Open (52 North Initiative, 2007). Los mapas morfométricos son:

- 1) Pendientes: se aplicó el filtro “DFDX” y “DFDY” para obtener dos mapas que muestran las diferencias de inclinación en direcciones horizontal y vertical, después se aplicó la fórmula “HYP” (hypotenuse), lo cual calcula el ángulo de inclinación del terreno usando la superficie como hipotenusa en un triángulo formado por los filtros DFDX y DFDY.
- 2) Altimetría: se aplicó un “Slicing” que consiste en crear categorías de altitud para agrupar los pixeles del MET. Las 6 categorías se formaron a manera de que los intervalos de altitud fueran iguales para una mejor interpretación visual.
- 4) Densidad de drenaje: se realizó una corrección para rellenar depresiones con la función “Fill Sink” al MET, la cual es indispensable debido a que normalmente al formar un MET se pueden interpretar falsas depresiones que pueden alterar los resultados de manera importante (Hengl y Reuter, 2009). Después se rasterizó la carta hidrográfica vectorial (INEGI, 1999) y se aplicó un “Resample” con un radio de búsqueda de 400 m y un tamaño de pixel de 25 m en el programa ArcMap 9.3 (ESRI, 2006), así se obtuvo un mapa en el que cada pixel muestra cuantos km de flujo de agua existen por cada km² de superficie (Doornakamp y King, 1971). Se aplicó un *Slicing* para agrupar estos datos en categorías con intervalos equivalentes.
- 5) Morfología de laderas: se aplicó el filtro de 5x5 “D2FDXDY”, el cual detecta las diferencias en las pendientes en direcciones vertical y horizontal; después se agruparon las formas en rectas, cóncavas y convexas, y se aplicó el filtro “Majority”, el cual aplica un kernel de 5x5 y da al pixel central el valor que más se repite.
- 6) Energía del relieve: se aplicaron dos filtros “Rank Order”, uno para detectar la máxima altitud de cada pixel y otro para detectar la mínima, y después se restaron los dos mapas obtenidos para obtener un mapa que muestra la diferencia en m; se le aplicó un *Slicing* para agrupar estos valores.
- 7) Exposición de laderas: se aplicó la fórmula “ATAN2” sobre los mapas creados con los filtros DFDX y DFDY, lo cual transforma los ángulos en radianes; al mismo tiempo se aplicó la fórmula “RADDEG”, que convierte los radianes a grados, esto crea un mapa que muestra la exposición de las laderas en grados (0-360) siguiendo el compás geológico, en el caso de las áreas planas no se puede obtener un valor por lo que se aplicó un *Slicing* para asignar categorías con los puntos cardinales y una especial para las zonas planas.

8) Insolación: se utilizó la función “Solar Radiaton” incluida en ArcMap 9.3, la cual utiliza la altitud, las pendientes y la orientación para calcular la cantidad de energía (W) que recibe un m² de la superficie en un periodo de 155 días entre enero y junio (finales de invierno a principios de verano) y con ciertas características, como la latitud y el ángulo con respecto al sol de una región, por lo que es un buen indicador del microclima que ayuda a explicar las características de la vegetación (Royer *et al.*, 2011).

Al final se aplicó un análisis Clúster a los mapas morfométricos en el programa ILWIS, excluyendo los de exposición de laderas e insolación, de lo que se obtuvo un mapa que agrupa áreas homogéneas en pendientes, energía, altitud, drenaje, forma y exposición de laderas, que fue utilizado para validar la homogeneidad de las geoformas identificadas y ajustar el mapa para asegurar su equivalencia.

c) Determinación del patrón de uso de suelo en base a las geoformas

Se cruzaron los mapas de Cubiertas del Suelo y Geomorfológico, se obtuvo un cuadro con la variable independiente GeoUso, que tiene cada posible combinación de uso de suelo por geoforma, la variable Área que proporciona el área dicha combinación y ambas están agrupadas en la variable FragID que es el identificador del fragmento al que pertenece (ejemplo: Cuadro 1.3).

Cuadro 1.3. Ejemplo de estructura de los datos para la determinación del patrón de usos del suelo

FragID	GeoUso	Área
1	Geoforma1/Us0 1	6,590
	Geoforma2/Us03	540
	Geoforma5/Us01	8,903
2	Geoforma4/Us02	32,098
	Geoforma3/Us04	64,900
...		

Para determinar si existe una afinidad entre los usos de suelo con respecto a las geoformas sobre las que se distribuyen de manera preferencial se realizó un Modelo Lineal de Efectos Mixtos (LME, Lineal Mixed Effects model). Al igual que un Modelo Lineal General (GLM), el LME obtiene dos parámetros (el intercepto y la pendiente) a partir de la fórmula de una línea recta, con la diferencia de que en un modelo mixto se tiene un componente para el efecto aleatorio (la variable en que están anidados los datos). De este modelo sirven a la interpretación a) el valor del intercepto, b) la

pendiente del componente fijo y si ésta es diferente de 0 significativamente (p-value), y c) la varianza del componente aleatorio, es decir, cuanto se desvían las predicciones dadas por el componente fijo (Zuur *et al.*, 2009).

Este modelo se emplea en los casos en que no existe independencia entre variables o se encuentran anidadas, en este caso, no existe independencia entre las combinaciones de geoformas y usos, debido a que están anidadas en un fragmento. El modelo se especificó con el Área como variable de respuesta, el GeoUso como variable predictiva y el FragID como factor aleatorio.

1.3.2 Determinación de factores de distribución de las agrupaciones vegetales del BMM

Factores que determinan la riqueza y composición florística

Para determinar los factores que controlan la riqueza y la composición de árboles y arbustos en el área de estudio se emplearon varios análisis estadísticos en tres fases: (1) exploración de los datos para encontrar relaciones generales entre las variables y la riqueza de especies de los sitios; (2) selección de las variables que tienen un efecto sobre la composición florística; y (3) modelación del patrón de distribución de las agrupaciones a partir de las variables ambientales seleccionadas. Los métodos empleados para cada una de estas fases se describen a continuación:

(1) Exploración de datos

- a) Tabla de correlación espacial: se extrajo la información de las tablas de atributos de los mapas con datos continuos de la morfometría (altitud, pendientes, energía del relieve, densidad del drenaje e insolación), el uso del suelo (densidad de caminos) y todos los parámetros calculados de la fragmentación a nivel de fragmento a partir de un filtro bilinear para cada uno de los sitios de muestreo en campo. Así se obtuvo una tabla con el promedio de cada una de las variables ambientales mencionadas para los píxeles que conforman cada sitio.
- b) Correlación de Pearson: se aplicó a las variables ambientales para detectar cuáles de ellas se encuentran correlacionadas entre sí, una correlación de Pearson se utiliza cuando la distribución de los datos es normal y se busca una relación proporcional entre las variables la cual puede tomar valores de -1 a 1, de acuerdo a si la relación es negativa o positiva (Zar, 2010). Se aplicó a las variables ambientales para conocer cuáles se encuentran correlacionadas entre sí y así poder discriminar más fácilmente entre ellas para elegir solo variables no correlacionadas en los análisis posteriores.

(2) Selección de variables

- c) Análisis de Componentes Principales (PCA): es una ordenación que agrupa un gran número de variables en componentes, y determina el porcentaje de varianza que explica cada uno, así se pueden elegir la menor cantidad de componentes que expliquen la mayor cantidad de varianza posible y determinar las variables más importantes de acuerdo a su valor de importancia dentro del componente (Ludwig y Reynolds, 1988).

- d) Se realizó un ajuste con un modelo lineal generalizado (GLM) de distribución Poisson para determinar si los componentes del PCA tienen efectos significativos sobre la riqueza ($P < 0.05$), después se eligieron las variables no correlacionadas de los componentes con significancia para el siguiente análisis.

- e) Análisis de Varianza Multivariado Permutacional: un MANOVA sirve para detectar los efectos de muchos factores ambientales sobre más de una variable respuesta. En el caso del análisis de agrupaciones biológicas se considera que la abundancia de cada especie es una variable respuesta. Sin embargo este tipo de análisis es muy restrictivo en cuanto a los supuestos de multinormalidad, homocedasticidad y esfericidad, entre otros (Zar, 2010), supuestos que raramente se cumplen en el caso de datos de abundancia de especies, en donde abundan los ceros. En estos casos suele ser más conveniente el uso de un MANOVA semi-paramétrico que utiliza las matrices de distancia entre sitios en lugar de los datos originales para realizar la partición de la varianza (Anderson, 2001). La matriz de distancias se calculó con el índice de Bray-Curtis a partir de las abundancias por especie, mientras que las variables explicativas fueron aquellas que se seleccionaron en el PCA y se utilizó un número de 999 permutaciones, con lo que se obtuvieron las sumas de cuadrados, F, R^2 y P para cada variable explicativa (modelo) y el residual. Aquellas variables con una $P < 0.05$ fueron empleadas para realizar la ordenación.

(3) Modelación del patrón de distribución

- f) Escalamiento Multidimensional no Métrico (NMDS): esta técnica utiliza la misma matriz de distancias que en el análisis anterior (d), la cual se ordena de manera ascendente; después se crea un espacio multidimensional en el que en cada dimensión se representa la abundancia de una especie en cada sitio. Así se crea una configuración de puntos distribuidos en este espacio de acuerdo a la cantidad de individuos de cada especie, se calcula la distancia Euclidiana entre puntos y se obtiene otra matriz de distancias (d'). Después se ordenan los puntos de la matriz d' de manera que se asemeje al orden de la matriz d , y las diferencias son medidas como estrés con la fórmula de Kruskal (1964). Este es un proceso iterativo en el que con cada iteración se busca reducir el estrés y se acepta

la ordenación con menor estrés, la cual se normaliza y representa en un espacio bidimensional en el que la cercanía de los puntos indica similitud en composición (Faith *et al.*, 1987; Minchin, 1987; Ludwig y Reynolds, 1988). Se ajustaron los factores encontrados en el MANOVA a esta ordenación mediante superficies de tendencias (*thin plate splines*), que consiste en la formación de curvas suaves que reflejan la relación de los puntos en la ordenación y las variables que se ajustan (Wood, 2003).

- g) Mapa de distribución según variables seleccionadas: se obtuvieron reglas para la elaboración del mapa mediante un árbol de clasificación, el cual utiliza las agrupaciones de bosque mesófilo como variable de respuesta y la información de cada variable ambiental seleccionada como variables independientes, con lo que crea un árbol donde cada nodo es una partición binaria basada en la relación entre uno de los factores y la variable de respuesta (Brieman *et al.*, 1984), así cada rama al final del árbol representa una de las agrupaciones y los nodos son las reglas a seguir para su clasificación en el mapa. Para comparar los resultados del árbol de clasificación con una clasificación hecha a partir de las características espectrales de una imagen satelital, se realizó una clasificación supervisada con imágenes Landsat TM (2012), utilizando los sitios de muestreo como campos de entrenamiento para las agrupaciones. Después se aplicó una máscara con los polígonos de las áreas forestales que se encontraron dentro del intervalo altitudinal de los bosques mesófilos, con lo que se eliminaron todos los errores de clasificación en pastizales, campos de cultivo, asentamientos humanos y bosques de coníferas.

Capítulo 2. Geomorfología

2.1. Geología

El área de estudio se encuentra en el extremo oriental del Eje Volcánico Transmexicano (EVT), arco volcánico que atraviesa el país en dirección E-W a la latitud del paralelo 19°N. Su origen se relaciona con la subducción de la placa de Cocos y Rivera bajo la de Norteamérica, y a diferencia de otros estratovolcanes del área, en este caso consistió de un vulcanismo principalmente basáltico (Concha-Dimas et al., 2005) (Figura 2.1).

Abarca parte de: a) el Campo Volcánico Cofre de Perote (CVCP), el cual forma parte de la Cordillera Volcánica Cofre de Perote-Pico de Orizaba que sigue una dirección N-S; b) el Campo Volcánico Monogenético de Xalapa (CVMX), que limita al oriente con la planicie costera del Golfo de México; c) el Complejo Volcánico Las Cumbres (CVLC), que limita al sur con el Pico de Orizaba y, d) las calizas pertenecientes a la formación Orizaba, que limitan al occidente con la Cuenca de Serdán-Oriental (Rodríguez-Elizarrarás, 2005; Carrasco-Núñez *et al.*, 2006; Carrasco-Núñez *et al.*, 2010; Rodríguez-Elizarrarás *et al.*, 2010).

La actividad de estos campos volcánicos se extiende desde el Pleistoceno, con la actividad eruptiva del Cofre de Perote, hasta hace menos de 10,000 años, con varios colapsos de los edificios volcánicos de la región (González-Mercado, 2005; Rodríguez-Elizarrarás, 2005).

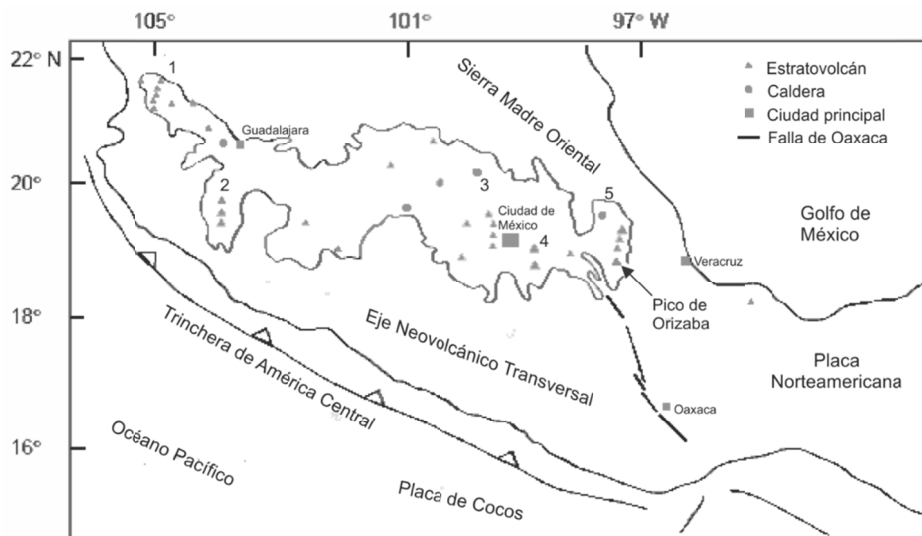


Figura 2.1. Localización y principales cordilleras volcánicas de la FVTM: (1) Navajas-Cerro Grande, (2) Cántaro-Volcán de Colima, (3) Palo Huérano-Toluca, (4) Popocatepetl-Iztacihuatl, (5) Cofre de Perote-Pico de Orizaba (Concha-Dimas *et al.*, 2005).

2.1.1. Historia geológica y litología de superficie

El basamento de la región está conformado por rocas sedimentarias del Mesozoico, principalmente del Cretácico. Existen afloramientos de estas rocas en el margen del río Los Pescados (Geissert, 1994; Rodríguez-Vargas, 2010), al suroeste de la ciudad de Xalapa (González-Mercado, 2005) y al sur del Cofre de Perote. En la región donde se encuentran los flujos del Cofre de Perote existe una secuencia más compleja en la que las rocas sedimentarias se interdigitan con ignimbritas del Plioceno tardío y flujos de lava andesíticos del Plioceno (Carrasco-Núñez *et al.*, 2010).

(1) Etapas de formación del Campo Volcánico de Cofre de Perote (CVCP)

El Cofre de Perote ha sido catalogado como un estratovolcán o volcán compuesto (Concha-Dimas *et al.*, 2005), término que designa a un aparato volcánico de gran magnitud que resulta cuando uno o varios vents (aberturas o chimeneas volcánicas) alternan actividad efusiva y explosiva formando un edificio altamente simétrico, con pendientes de moderadas a fuertes y más alto que ancho (Bloom, 1991). Sin embargo, en el caso del Cofre de Perote, la forma asimétrica, pendientes suaves en todo el edificio y un diámetro mucho mayor (entre 25 y 30 km) comparado con su altura (4,282 msnm) son típicas de un volcán escudo; los flujos de lava de múltiples vents y la actividad predominantemente efusiva alternada con explosiva, son característicos de un volcán compuesto (Carrasco-Núñez *et al.*, 2010) (Figura 2.2). Por lo anterior, recientemente el volcán ha sido clasificado como un volcán escudo compuesto (Carrasco-Núñez *et al.*, 2010).

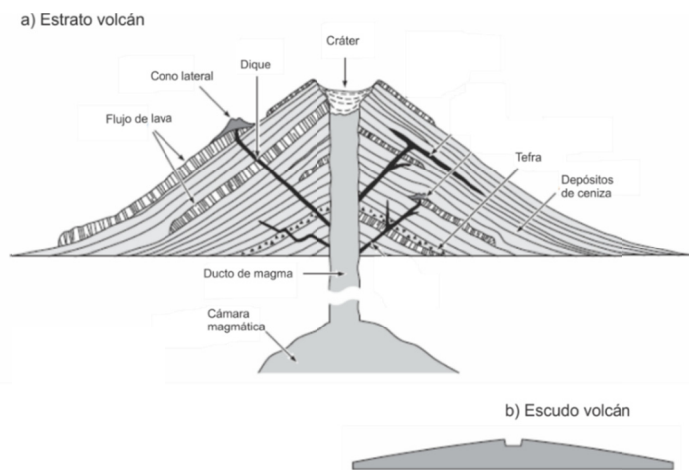


Figura 2.2. Esquema de un estrato-volcán y un volcán escudo (Huggett, 2003)

Según Carrasco-Núñez *et al.* (2010), la evolución geológica del volcán consiste en cinco etapas, de las cuales cuatro son constructivas y una es destructiva. La primera etapa de construcción (1.3-0.51 Ma) está caracterizada por actividad efusiva intensa a partir de varios volcanes individuales que formaron domos y algunos flujos de lava, y está compuesto por traquiandesitas principalmente

(Díaz-Castellón *et al.*, 2008). Durante esta etapa el centro volcánico Los Humeros (0.47 Ma) tuvo una erupción catastrófica que formó la caldera del mismo nombre y produjo varios flujos piroclásticos, conocidos como ignimbrita de Xaltipan, que se expandieron radialmente cubriendo parte de las andesitas de los flancos este y norte del Cofre de Perote (Rodríguez-Vargas, 2010).

La segunda etapa de construcción (0.42-0.31 Ma) consistió en actividad efusiva continua a partir de vents ubicadas en el sector inferior del edificio principal. Esto propició la construcción de un sólo volcán compuesto en forma de escudo al extenderse los flujos de lava a lo largo y ancho sin formar pendientes pronunciadas. Las lavas de esta etapa son principalmente traquiandesíticas, en las que se pueden observar algunos cristales de plagioclasa con textura esquelética y poiquiloblástica (cristales evidentes con inclusiones de otros cristales y metamorfismo de contacto).

En la tercera etapa de construcción (0.25-0.2 Ma), la actividad se localizó en la cima de la estructura y está caracterizada por lavas de traquita agrietadas, las cuales presentan erosión glacial. Estas lavas se distribuyen por todo el volcán excepto en la parte oeste, debido a que las lavas de la segunda etapa representaron un límite topográfico que no permitió el avance de las lavas de la tercera etapa. Las lavas de todas las etapas constructivas son muy similares en composición, dominando las rocas compuestas de plagioclasas y cristales de augita en una matriz de microlitos de plagioclasa y piroxenos (Díaz-Castellón *et al.*, 2008).

La cuarta etapa se caracterizó por colapsos repetidos que produjeron avalanchas y depósitos de detritos que afectaron la vertiente Este del volcán (44-13 mil años). Estos colapsos dieron la forma de herradura a la cima del edificio volcánico, tal como sucede típicamente cuando ocurren avalanchas volcánicas catastróficas asociadas a eventos sísmicos, lluvias intensas o deshielo de glaciares (Carrasco-Núñez *et al.*, 2010). Se han identificado dos depósitos en las laderas orientales más bajas del volcán que resultaron de estos colapsos. El más reciente es el depósito de Xico (11-13 mil años), que se extiende 20 km desde su origen hacia el este sobre el valle del río Xico. La consistencia del depósito es deleznable a semiconsolidado, y la morfología es de lomeríos en la parte más próxima al volcán, mientras que en la distal es plana (Rodríguez-Vargas, 2010).

El más antiguo es el depósito de Los Pescados (44 mil años), que se extiende 57 km y consiste en dos unidades diferentes sobre la ribera del río del mismo nombre, formando una terraza central que se inclina ligeramente hacia el este. Hacia el norte está delimitado por una placa basáltica que forma un muro con algunas colinas de roca caliza y al sur está limitada por la avalancha de Las Cumbres, conformada por ignimbrita riolítica muy erosionada (Carrasco-Núñez *et al.*, 2006; Carrasco-Núñez *et al.*, 2010). La consistencia del depósito va de consolidado a semiconsolidado debido a la cantidad de material fino en la matriz (5.6 – 7.13%). La morfología es plana y con terrazas que rellenan el valle del río Los Pescados. Se considera que este depósito es resultado del colapso del edificio y de la remoción de los materiales por el agua del glaciar en forma de lahar.

La quinta etapa corresponde a la actividad volcánica monogenética del Pleistoceno tardío al Holoceno (42-0.9 mil años), durante la cual se formaron conos de escoria, ceniza y lava al norte del volcán. La actividad más reciente fue por parte de El Volcancillo, que está formado por dos conos de escoria montados uno sobre el otro con diferencias considerables de composición. Estas lavas presentan un contenido muy bajo de silicatos en comparación con las demás lavas de Cofre de Perote (Siebert y Carrasco-Núñez 2002; Carrasco-Núñez *et al.*, 2010).

(2) Campo Volcánico Monogenético de Xalapa (CVMX)

Según Rodríguez-Elizarrarás *et al.* (2010) el CVMX está conformado por 59 vents monogenéticos, entre los cuales hay 54 conos de escoria, dos volcanes escudo y tres cráteres en un radio de 20 km alrededor de la ciudad de Xalapa. El CVMX se considera un complejo volcánico independiente del de Cofre de Perote, aunque la actividad del primero sea más reciente que la de muchos de los vents del complejo de Xalapa.

La base pre-volcánica del CVMX está conformada por una secuencia de rocas sedimentarias del Mesozoico que se encuentran plegadas y falladas, con predominio de calizas y con intercalaciones de esquistos que afloran en algunas zonas de Chavarrillo, Jalcomulco, Jilotepec y Coatepec (Rodríguez-Elizarrarás *et al.*, 2010). La ciudad de Xalapa rodea al cono de escoria basáltica Macuitépetl, los flujos de lava de este volcán se encuentran parcialmente cubiertos por depósitos de lahares. Al sur de la ciudad, los flujos piroclásticos de andesita asociados al volcán escudo Pacho Viejo (2 ± 0.02 Ma) subyacen los depósitos piroclásticos de la ignimbrita de Xaltipan, que llena los valles de los ríos alrededor y dentro de Xalapa (González-Mercado, 2005; Rodríguez-Elizarrarás *et al.*, 2010) (Figura 2.3). También existe un depósito de avalancha al norte de la ciudad de Xalapa, el cual se encuentra sobre los depósitos de la ignimbrita de Xaltipan (González-Mercado, 2005).

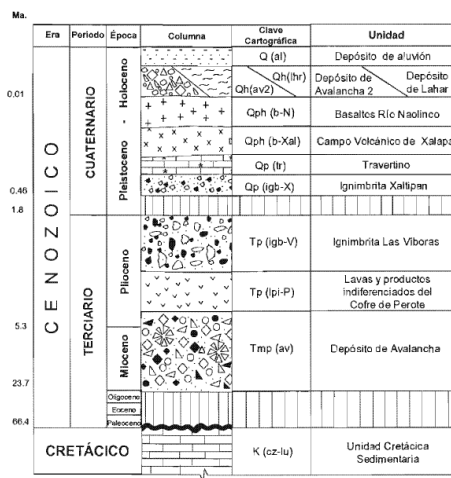


Figura 2.3. Columna estratigráfica de la región de Xalapa (González-Mercado, 2005)

El derrame ignimbrítico de Xaltipan afloran de manera aislada al suroeste de Xalapa y al norte de Coatepec. El flujo no se relaciona genéticamente con el CVMX, pero se ha incluido en la región de Xalapa por su cercanía. El siguiente flujo más antiguo es el producido por el CVMX, que consiste en una secuencia de lavas originadas a partir de volcanes ubicados al sur y este de la ciudad de Xalapa y que comparten características de composición, edad y estructura. La mayoría de los flujos son extensos y con orientación E-SE, con dominancia de basalto de olivino, andesita basáltica con fenocristales de plagioclasa, piroxeno y olivino, y andesita con fenocristales de plagioclasa y piroxeno (Rodríguez-Elizarrarás *et al.*, 2010). La mayoría de los afloramientos muestran un alto intemperismo debido a las condiciones climáticas y la alta densidad de vegetación que caracteriza la región.

Los depósitos de avalancha que se encuentran en la parte noreste del área de estudio son considerados como brechas volcánicas de basaltos. Sobreyacen a los flujos de la ignimbrita de Xaltipan y, a su vez, están cubiertos por depósitos aluviales (González-Mercado, 2005). Los depósitos aluviales están representados por materiales areno-arcillosos y poca pedregosidad. Se distribuyen en los valles del río Actopan y otros secundarios como resultado de la disminución abrupta de la pendiente entre los flujos de lava del Cofre de Perote y las lavas del campo volcánico de Xalapa (González-Mercado, 2005).

(3) Complejo Volcánico las Cumbres (CVLC)

Este complejo está conformado por el estratovolcán Las Cumbres, domos, cráteres de explosión y conos del Pleistoceno tardío, además de un extenso depósito de avalancha que se asienta en el río Huitzilapan-Los Pescados (Rodríguez-Elizarrarás, 2005). El volcán Las Cumbres es un estratovolcán muy erosionado de composición andesítica, que hace 40 ka~ sufrió un colapso en el flanco este del edificio, probablemente causado por actividad magmática. Los resultados de este colapso fueron una avalancha y un flujo de derrubios, este último se extiende hacia la costa del Golfo y topa con el río de los Ajolotes al norte (Rodríguez-Elizarrarás, 2005; Carrasco-Núñez *et al.*, 2006).

Dentro de la zona de estudio sólo se encuentra parte del depósito del flujo de derrubios de esta formación volcánica, el cual yace sobre ignimbritas del Pleistoceno y calizas del Cretácico (Carrasco-Núñez *et al.*, 2006). Este depósito no presenta erosión fuerte ni discontinuidades, además de alta homogeneidad en los tipos de suelo que se desarrollan. El grosor del depósito varía entre los 20 y 10 m con gravas de 1 a 5 cm y pequeños cantos de andesita con hornblenda, en algunas zonas hay clastos de roca caliza y en otras los clastos son angulosos de andesitas en una matriz arenosa. En muchas zonas existen paleosuelos debajo del depósito (Rodríguez-Elizarrarás, 2005; Carrasco-Núñez *et al.*, 2006).

(4) Rocas sedimentarias del Mesozoico

Los afloramientos de roca sedimentaria al suroeste de la ciudad de Xalapa están conformados por calizas de color beige, dispuestas en estratos masivos y con fracturas recristalizadas. Se presenta una gran cantidad de fauna fósil, por lo que se considera un *packstone* de microfósiles, característico de la Formación Orizaba del Cretácico (González-Mercado, 2005).

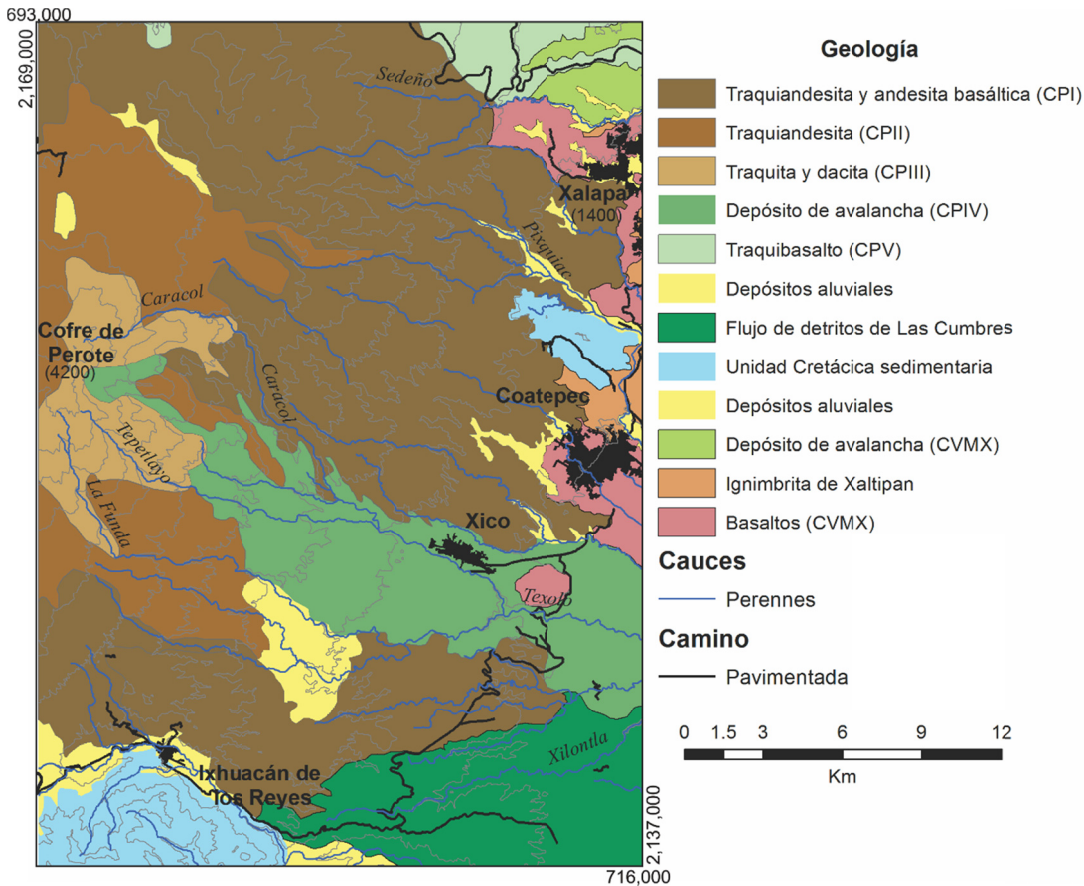


Figura 2.4. Mapa geológico del área de estudio, CP=etapas de formación del Cofre de Perote (I, II, III, IV y V), CVMX= Campo Volcánico Monogenético de Xalapa. (Fuente: Modificado de González-Mercado, 2005 y Carrasco-Núñez, 2010)

2.1.2. Tectónica

En contraste con el resto del Eje Volcánico Transmexicano, en la cordillera volcánica Pico de Orizaba – Cofre de Perote los volcanes se encuentran alineados en dirección N-S principalmente, y en dirección NE-SO en segundo lugar. No existen fallas activas, y no hay un patrón estructural evidente, sin embargo, se pueden identificar patrones de acuerdo a zonas, por ejemplo, las fracturas que tienen una dirección NO-SE afectan a las rocas sedimentarias del Mesozoico (Figura 2.5), mientras que las que tienen dirección E-O y NE-SO afectan a las rocas volcánicas del Cuaternario (Carrasco-Núñez *et al.*, 2006; Díaz-Castellón *et al.*, 2008).

El mayor estrés tectónico va en dirección E-O en la parte sur, y NE-SO en la parte norte y centro de la región. A pesar de la existencia de fallas y fracturas en esta zona, los colapsos de la parte este de la región, entre ellos los de la ladera oriental de Cofre de Perote, se relacionan más con la estructura local que con la tectónica (Carrasco-Núñez *et al.*, 2006).

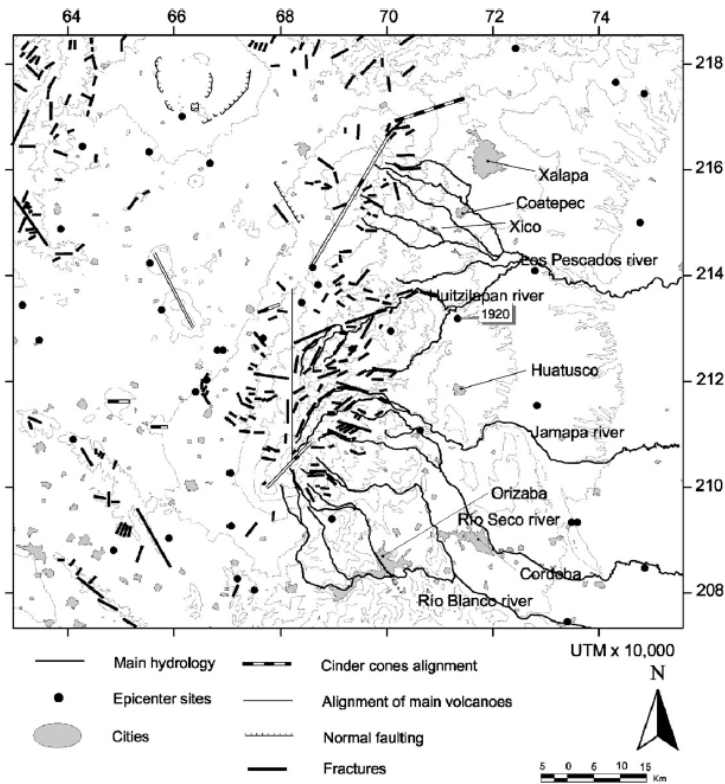


Figura 2.5. Principales sistemas de fracturas, alineamientos de volcanes y epicentros de terremotos en la cordillera volcánica Pico de Orizaba – Cofre de Perote (Fuente: Carrasco-Núñez *et al.*, 2006).

2.2. Morfometría

2.2.1. Altimetría y pendientes

Los valores hipsométricos van de 860 a 4,200 msnm, con pendientes de 0 a 90° de inclinación. El 54% del área de estudio se encuentra entre 860 y 1,973 msnm, que abarca la franja climática de los BMM (Williams-Linera, 2007); y el 47% tiene pendientes de moderadas a muy altas (15 – 90°). No existe un patrón claro entre la altitud y las pendientes, que muestre si la mayoría de los escarpes se encuentran en zonas de gran altitud. Esto se debe a que la gran cantidad de barrancos en el área genera laderas de fuerte pendiente distribuidas uniformemente. El área se puede dividir en dos sectores diferenciados por el tipo de material, tectónica, altitud y pendiente: a) el sector más alto, que corresponde a los productos de la tercera fase de construcción del Cofre de Perote y a la unidad sedimentaria del sur, caracterizados por pendientes altas (como el escarpe

más importante de toda la zona en la cima del Cofre de Perote), seguido de los numerosos barrancos modelados sobre lavas de la primera fase de construcción del volcán, todos ellos asociados a una falla y varias fracturas; y b) el sector bajo, correspondiente al CVMX y al depósito de detritos de las Cumbres, en donde las pendientes son más bajas pero disectadas por barrancos. En esta zona también existen varios conos importantes que incrementan el valor promedio de las pendientes. Los mapas altimétrico y de pendientes se encuentran en la Figura 2.6a y b, respectivamente.

2.2.2. Energía del relieve y densidad de drenaje

Los valores máximos de energía del relieve corresponden al escarpe de la cima del Cofre de Perote, la formación de calizas del sur y las laderas internas de los barrancos mayores, donde la diferencia altimétrica puede ir de 80 a 240 m (7% del área total). En el entorno de dichas unidades, así como en el edificio del volcán los valores son medios (20 - 80 m), y cubren el 61% del área (Figura 2.6c). Los valores de densidad de drenaje van de 0 a 6 km/km²; el 50% del área tiene valores entre 1 y 2.5 km/km². Los principales flujos de agua están relacionados con las zonas de mayor energía, es decir, el interior de los barrancos y las laderas del Cofre de Perote. También existe una alta densidad de cauces en la zona del depósito de derrubios que posee baja energía del relieve (a excepción de los barrancos), pero se caracteriza por una cubierta de selva y una morfología irregular, lo que aumenta el número de afluentes (Figura 2.6d).

2.2.3. Exposición, insolación y forma de laderas

La exposición de las laderas hacia el norte o sur determina las condiciones microambientales, como el periodo e intensidad de la exposición a la radiación solar y la humedad disponible, por lo que esas dos orientaciones se reportan agrupadas con sus rumbos laterales. En la zona de estudio, el 41% del área tiene exposición S, SE o SW, el 32% está expuesta hacia el N, NE o NW, el 16% hacia el E, el 3% al W y el 8% no tiene exposición (Figura 2.6e). Las formas de las laderas están agrupadas en erosivas (cóncavas) y esparcidoras (rectas y convexas), que abarcan el 34 y 66% del área, respectivamente (Figura 2.6f). Las formas cóncavas se encuentran principalmente en las laderas del Cofre de Perote y la formación de calizas del sur; mientras que las formas rectas y convexas son más abundantes en las lavas del CVMX.

La mayor insolación se encuentra en las zonas más altas, es decir, en el edificio del Cofre de Perote. En la unidad sedimentaria se encuentran valores muy bajos debido a la exposición hacia el norte y a la gran irregularidad del terreno en forma de barrancos, que brinda mayor sombra durante el día. Esto mismo sucede con el resto de los barrancos en toda la zona. La insolación es menor conforme disminuye la altitud, y en la zona de BMM se encuentran los valores intermedios (Figura 2.6g).

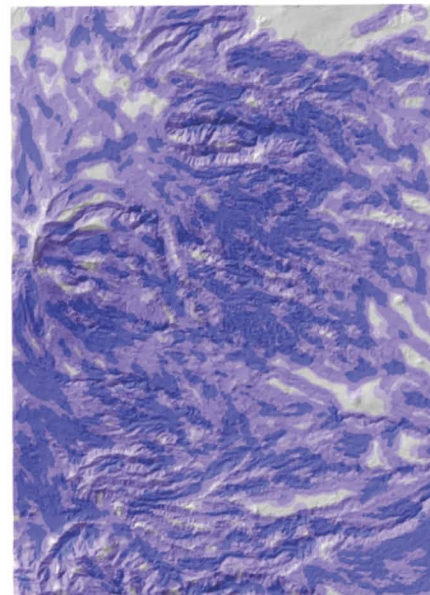
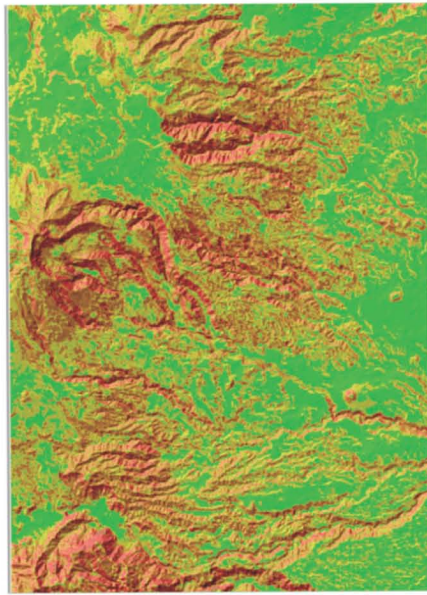
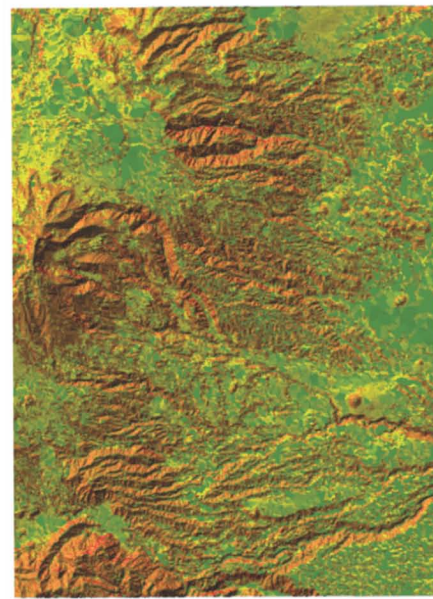
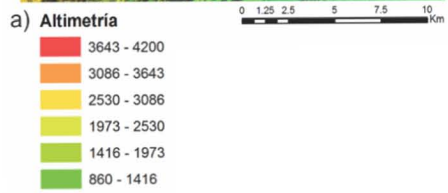
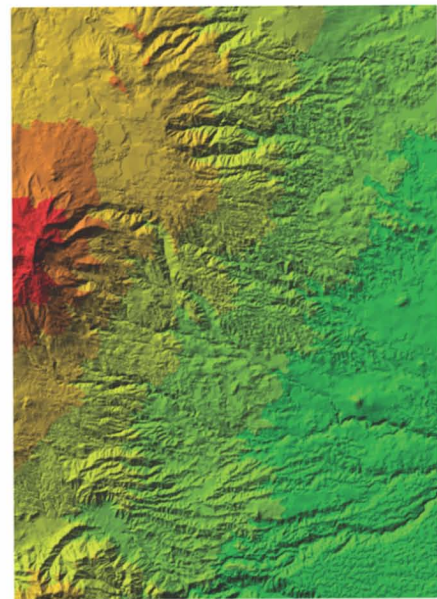


Figura 2.6. Mapas morfométricos: a) altitud, b) pendientes, c) energía del relieve y d) densidad del drenaje

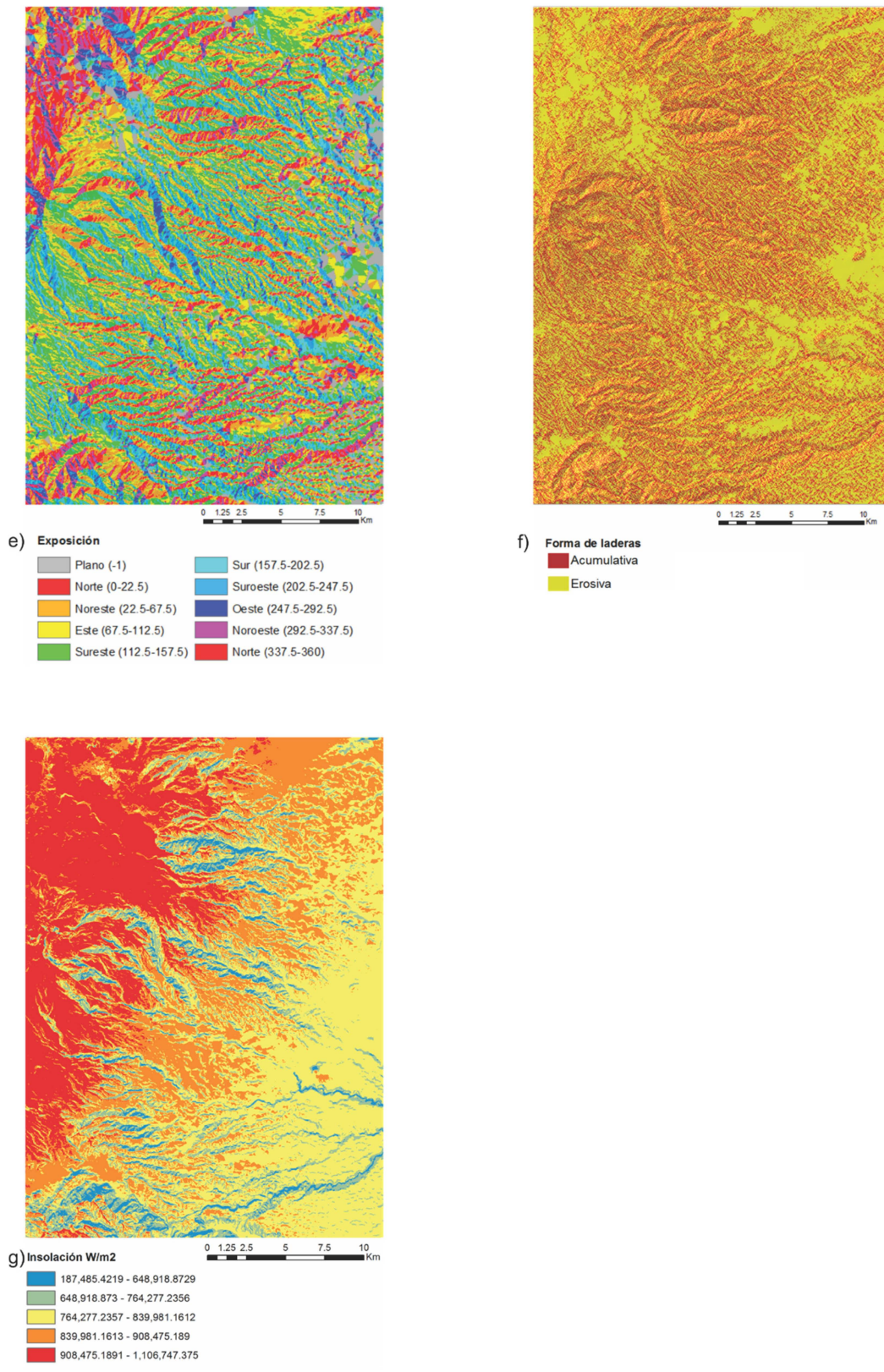


Figura 2.6. Mapas morfométricos (continuación): e) exposición de laderas, f) forma de laderas e g) insolación

2.3. Geoformas

Las geoformas de origen endógeno se encuentran agrupadas de acuerdo a tres grandes unidades: Cofre de Perote, CVMX y de Plegamiento. La unidad del Cofre de Perote se encuentra dividida en: a) Cono Principal, b) Piedemonte superior y c) Piedemonte inferior, a partir de las cuales se describen las geoformas. Las formas exógenas se dividen de acuerdo al proceso de formación, siendo las más extensas el depósito de avalancha del Cofre de Perote, el depósito de derrubios de Las Cumbres y los barrancos o valles incididos (Figura 2.7).

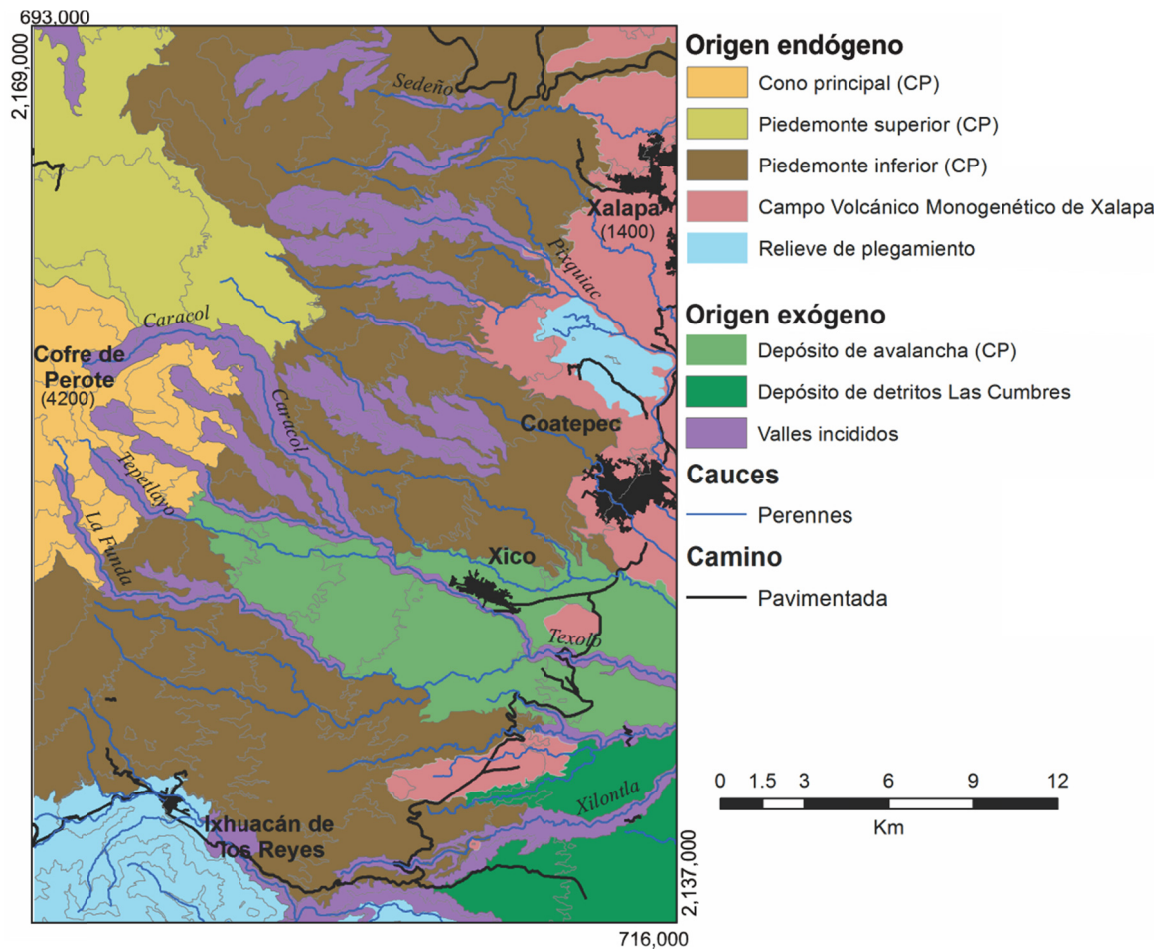


Figura 2.7. Geoformas agrupadas por origen (CP= Cofre de Perote)

2.3.1. Origen Endógeno

(1) Cofre de Perote

Las geoformas asociadas al Cofre de Perote fueron agrupadas de acuerdo a su distribución en: a) el Cono Principal (2,270 a 4,200 msnm), que se encuentra en el extremo occidental del área de estudio y está conformado por los productos de las fases II y III (traquiandesita y dacita); b) el Piedemonte superior (1,880 a 3,440 msnm), que forma un escalón de relativamente poca pendiente justo al norte del cono principal y está conformado por los productos de la fase II de construcción (traquiandesita); y c) el Piedemonte inferior (1,095 a 3,140 msnm), que conforma la mayor parte de la zona de estudio y está formado por lavas de la fase I de construcción (traquiandesita, traquita y andesita basáltica). Se describen las características de las geoformas del Cofre de Perote y los valores morfométricos por subunidad se condensan en el Cuadro 2.1.

i. Conos de escoria

Son el resultado de la acumulación de partículas entre tefra y escoria durante la actividad explosiva de los *vents*, sin embargo, no se desarrollan conos muy grandes debido a que son vencidos por el peso de los materiales; el resultado son conos de poca altura, simétricos, de pendientes altas, energía del relieve media y laderas de morfología convexa (Bloom, 1991). Los conos del piedemonte superior son resultado de la fase II de construcción (0.42-0.31 Ma) y están compuestos de traquiandesita, a excepción de dos de ellos que se ubican al N del área de estudio y que corresponden a la fase V (42-0.9 ma), y están compuestos por basaltos. Estos dos conos se encuentran abiertos y superpuestos uno sobre el otro, lo cual es producto de la ruptura de uno de los flancos por el peso del material efusivo que hace que éste colapse (Bloom, 1991).

Existen varios conos dispersos en la vertiente norte del volcán, sobre el piedemonte inferior, que corresponden a la fase I de construcción (1.3-0.51 Ma). Su composición puede ser de traquiandesitas y andesitas basálticas, con pendientes de moderadas a altas y energía del relieve alta, resultado de la erosión avanzada. Al igual que todos los conos de la zona, poseen una densidad de drenaje baja, pero a diferencia de los conos típicos las laderas son de forma cóncava.

ii. Derrames lávicos

Son derrames de lava fluida que se extienden ladera abajo a partir de su fuente de emisión en un vent de origen. Los flujos de lava se adaptan a la topografía existente y rellenan los valles u otras depresiones, su superficie es altamente vesicular debido a la enorme cantidad de gases que escapan durante el enfriamiento (Bloom, 1991). En el área de estudio existen dos derrames en el

pedemonte superior: uno que separa el pedemonte inferior del superior y otro en el extremo NW. Están compuestos por traquiandesita y forman terrenos relativamente planos, con baja energía del relieve y alta densidad del drenaje.

Los derrames del pedemonte inferior se encuentran al norte del área de estudio y son resultado de la fase de formación V (42-0.9 ma). Están formados principalmente de basaltos, con pendientes moderadas y baja energía del relieve. A comparación de los derrames del pedemonte superior tienen menor inclinación y disección, esto debido a que son más recientes y no han sido sometidos a la erosión por tanto tiempo.

iii. Domo dacítico

Cuando un sólo vent tiene actividad efusiva de lavas muy viscosas en un terreno plano o de muy poca inclinación se construye un domo, que es un cúmulo de lava de poca elevación y bajas pendientes (Bloom, 1991). El domo dacítico del Cofre de Perote es resultado de la fase III de formación (0.25-0.2 Ma), durante la cual se formó la cima. Es el punto más alto de toda el área de estudio y, a diferencia de un domo típico, posee escarpes erosivos, altas pendientes y energía del relieve, generados por el colapso del flanco oriental, la erosión glacial y la presencia de una falla importante que atraviesa la cima en una dirección de NE – SO. Existe una densidad del drenaje media que refleja el que en esta zona se originen varios ríos importantes.

iv. Laderas lávicas

Son el resultado de uno o varios derrames sobre terreno inclinado (Bloom, 1991). Las laderas del cono principal fueron formadas durante las fases II y III de construcción (0.42-0.2 Ma) y se componen de traquiandesita y dacita. Forman el cuerpo del cono principal y se caracterizan por tener altas pendientes y energía del relieve, a pesar de lo cual no se encuentran tan disectadas como las laderas lávicas del pedemonte, siendo interrumpidas sólo por los valles incididos y el colapso del flanco oriental. La alta densidad del drenaje se concentra en los valles incididos de los principales ríos, mientras que las formas convexas enfatizan su carácter erosivo.

En el pedemonte superior, estas laderas se encuentran justo debajo del cono principal, al sur del edificio volcánico, están compuestas de traquiandesita y andesita basáltica de la fase II de formación y poseen pendientes y energía del relieve altas. Muestran un mayor grado de erosión en comparación con los derrames de las laderas lávicas tendidas de esta misma subunidad, sin embargo, estas laderas lávicas no presentan suficiente disección para ser catalogadas como modeladas, como es el caso de algunas laderas del pedemonte inferior. Esto debido a que el pedemonte superior es más reciente.

v. Laderas lávicas tendidas

Son laderas de poca inclinación y morfología suave, que se caracterizan por un escaso grado de modelado. Se encuentran en un sector alto de la vertiente norte del edificio, sobre el piedemonte superior, y están conformadas por traquiandesitas de la fase II de construcción. Estas laderas, junto con el derrame de lava que se extiende debajo, conforman una zona de importancia hidrológica, ya que la densidad de drenaje es alta y actúa como parteaguas, dirigiendo los flujos hacia el norte o el este.

A diferencia de las laderas tendidas del piedemonte superior, las laderas del piedemonte inferior son más recientes (fase V de construcción) y se originaron a partir de derrames lávicos que fluyeron sobre terrenos planos o de muy poca inclinación, lo que permitió la expansión de los flujos. Estas laderas se distribuyen en una extensa superficie del NE de la zona de estudio.

vi. Laderas lávicas modeladas

Es la unidad más representativa del área de estudio, concentrándose entre 1,095 y 3,140 msnm. Están compuestas por traquiandesitas y andesitas basálticas de la fase I de construcción (1.3-0.51 Ma), siendo una característica la formación de cañadas y pequeños barrancos que incrementan notablemente los valores promedio de la pendiente, la energía del relieve y la densidad del drenaje. Los valles incididos más amplios atraviesan estas laderas, resultado de la edad, tipo de material, características climáticas de la región y fuerza erosiva del gran número de flujos de agua que las caracterizan. La importancia de esta unidad no sólo radica en su extensión, sino en su ubicación en las zonas de distribución potencial de los BMM, es decir entre 1,200 y 2,100 msnm (Williams-Linera, 2007).

vii. Laderas lávicas intensamente modeladas

Estas laderas se caracterizan por la intensa erosión del material volcánico y por la consecuente evolución de profundos desniveles muy cercanos entre sí. Se encuentran al sur del edificio principal, en donde se alcanzan los valores de la pendiente más altos del volcán ($27 \pm 11.7^\circ$), tan solo superados por el escarpe erosivo de la cima. Debido a lo anterior, otros parámetros morfológicos son también muy altos como la energía del relieve (61 ± 21 m) y la densidad del drenaje. Es posible que el intenso modelado sea resultado de condiciones climáticas más húmedas y cálidas comparadas con las de otras laderas, lo que hace que esta unidad sea altamente propensa a la erosión, de lo cual es evidencia el talud aluvial que se encuentra al pie de estas laderas.

Cuadro 2.1. Valores morfométricos de las unidades geomorfológicas del Cofre de Perote

Zona	Unidad	Altimetría (msnm)	Pendientes (°)	Energía del relieve (m)	Densidad del drenaje (km/km ²)	Exposición preferencial de las laderas	Forma preferencial de las laderas
Cono principal (Dacita y traquita)	Domo dacítico	3,920 – 4,200	25 ± 13	59 ± 29.6	0.9 ± 0.81	W	Cóncava
	Laderas lávicas	2,270 – 4,012	22 ± 10	50 ± 21	2 ± 1	SE	Convexa
Piedemonte superior (Traquita y traquiandesita)	Conos de escoria	2,613 – 3,440	19 ± 9	39 ± 13.5	1.3 ± 1	SE	Convexa
	Derrames lávicos	2,712 – 3,070	6 ± 5.8	12 ± 9.4	1.6 ± 1	NE	Recta
	Laderas lávicas	1,880 – 2,920	14 ± 8.8	31 ± 14.4	2.6 ± 1	SE	Convexa
	Laderas lávicas tendidas	2,640 – 3,420	9 ± 6	20 ± 11	1.7 ± 1	NE	Recta
Piedemonte inferior (Traquiandesita y andesita basáltica)	Conos de escoria	2,680 – 3,140	19 ± 8.5	41 ± 13.1	1.4 ± 1.1	SE	Cóncava
	Derrames lávicos	1,511 – 3,111	8 ± 6.7	18 ± 12.3	1 ± 1.1	SE	Recta
	Laderas lávicas modeladas	1,095 – 3,140	19 ± 10.5	40 ± 17.3	2.3 ± 1	SE	Convexa
	Laderas lávicas intensamente modeladas	1,440 – 2,460	27 ± 11.7	61 ± 21	2.1 ± 1	S	Convexa
	Laderas lávicas tendidas	1,640 – 2,120	8 ± 4	17 ± 7	0.13 ± 0.4	E	Recta

(2) Campo Volcánico Monogenético Xalapa (CVMX)

i. Conos de escoria

Los conos del CVMX son más numerosos que los del Cofre de Perote, sin embargo, sólo siete de ellos se ubican dentro del área de estudio, distribuidos entre 1,108 y 1,680 msnm. Al igual que el resto de los productos del CVMX, los conos de escoria tienen una edad que varía entre 2.59 y 0.8 Ma, por lo que los efectos de la erosión son más evidentes, como lo demuestra una morfología moderadamente abrupta, con una mayor energía del relieve y densidad de drenaje comparados con los conos de escoria del cofre de Perote (Cuadro 2.2).

ii. Derrames lávicos

Varios de estos derrames se encuentran aislados y sobrepuestos a formas de otro origen (lavas del Cofre de Perote, material sedimentario, etc.) y se encuentran distribuidos al este y sur del área de estudio. Se caracterizan por pendientes suaves, energía del relieve baja, densidad del drenaje moderada y laderas de forma recta. Por su ubicación sobre otros materiales y el escaso modelado

parecen ser los derrames más recientes del área de estudio, junto al derrame de la fase V de formación del Cofre de Perote al norte del área de estudio.

iii. Laderas lávicas modeladas

Estas laderas se encuentran cerca y dentro del área de la ciudad de Xalapa, tienen pendientes moderadas y baja energía del relieve, lo que indica que son relativamente recientes. No obstante que la profundidad de disección es baja la densidad del drenaje es alta y las laderas internas de los barrancos son de forma recta, a diferencia de las laderas lávicas modeladas del Cofre de Perote que son convexas.

iv. Lomerío de Ignimbrita

Es la unidad volcánica más antigua de la zona, genéticamente relacionada con la actividad del centro volcánico Los Humeros (Ignimbrita de Xaltipan). Sin embargo, se le incluye en el CVMX debido a que sus afloramientos son locales y se encuentran dentro de la zona que circunda a la ciudad de Xalapa. A pesar de su edad, esta unidad no muestra un modelado intenso debido a la resistencia propia de las ignimbritas, estando caracterizada por una alta densidad del drenaje, aunque bajas pendientes y energía del relieve.

Cuadro 2.2. Valores morfométricos de las unidades geomorfológicas del CVMX

Unidad	Altimetría (msnm)	Pendientes (°)	Energía del relieve (m)	Densidad del drenaje (km/km ²)	Exposición preferencial de las laderas	Forma preferencial de las laderas
Conos de escoria	1,108 – 1,680	20 ± 10.5	42 ± 20	0.8 ± 1.3	S	Cóncava
Derrames lávicos	1,060 – 1,720	8 ± 7.8	18 ± 14	1.3 ± 1.2	S	Cóncava
Laderas lávicas modeladas	1,298 – 1,490	8 ± 6	16 ± 10	1.6 ± 1.2	E	Recta
Lomerío de ignimbrita	1,180 – 1,261	5 ± 5	10 ± 8	1.8 ± 1	S	Recta

(3) Plegamiento

i. Laderas de plegamiento

El plegamiento es el proceso mediante el cual la superficie es deformada sin ser fracturada, es consecuencia de la presión ejercida por las placas tectónicas, ya sea por movimientos horizontales o verticales, que obligan al terreno a deformarse, las formas resultantes son elevaciones que mantienen el orden de los estratos (Bloom, 1991). Las laderas de plegamiento son parte de una montaña de calizas al sur del área de estudio, al ser una formación muy antigua la erosión ha

actuado lo suficiente para crear pendientes pronunciadas con una alta energía del relieve (Cuadro 2.3), solo comparables con las que existen en las laderas intensamente modeladas del Cofre de Perote. Estas características favorecen una alta densidad del drenaje, pero debido al clima de la zona, más seco y cálido, no existen afluentes importantes en estas laderas.

ii. Lomerío de plegamiento

El lomerío de calizas se encuentra al sur de la ciudad de Xalapa, al este de la zona de estudio. Como todo lomerío tiene pequeñas elevaciones de forma convexa, con pendientes de moderadas a altas y una energía del relieve media, que resultan en una densidad del drenaje alta. Esta unidad se encuentra fuertemente erosionada por el efecto del clima tropical y el gran número de flujos de agua que la atraviesan.

Cuadro 2.3. Valores morfométricos de las unidades geomorfológicas de Plegamiento

Unidad	Altimetría (msnm)	Pendientes (°)	Energía del relieve (m)	Densidad de drenaje (km/km ²)	Exposición preferencial de las laderas	Forma preferencial de las laderas
Laderas de plegamiento	1,020 – 2,860	33 ± 12	80 ± 27	1.8 ± 1	N	Cóncava
Lomerío de plegamiento	1,220 – 1,540	14 ± 8	30 ± 17	1.7 ± 1	S	Convexa

2.3.2. Origen Exógeno

(1) Fluvial/glacial erosivo

i. Cabeceras glaciales

Las cabeceras glaciales son resultado de procesos de nivación, entendidos como la erosión por la acumulación, congelamiento y descongelamiento del hielo de manera continua, lo que crea una depresión con forma semicircular en las zonas más altas del glaciar (Bloom, 1991). Las cabeceras están ubicadas en la cima del Cofre de Perote, entre los 3,620 y 3,990 msnm, tienen fuertes pendientes y una alta energía del relieve; la densidad de drenaje es alta y son el sitio donde nacen muchos de los ríos y valles incididos importantes (Cuadro 2.4), pero a diferencia de una cabecera típica las laderas no tienen una forma cóncava dominante. Al encontrarse erosionadas existen laderas rectas y convexas dentro de las mismas cabeceras, especialmente en la parte baja de éstas.

ii. Valles incididos

Un valle se forma debido a la acción erosiva de un río, el cual forma un canal profundo y de grandes pendientes (Lugo-Hubp, 2011), que puede ser de carácter temporal, ya que en algún punto el río pierde el carácter erosivo (por alguna placa tectónica que emerge o por pérdida de inclinación) y adquiere un carácter acumulativo rellenando el valle (Bloom, 1991). Toda la zona de laderas del Cofre de Perote se caracteriza por el gran tamaño y abundancia de valles incididos, los cuatro valles más importantes del área se originan desde la cima del volcán, se fusionan al pie del mismo y atraviesan toda el área de estudio. Estos valles se encuentran entre los 860 y los 3,980 msnm, con pendientes fuertemente escarpadas, energía del relieve y densidad de drenaje altas, las laderas son cóncavas como resultado de la erosión por el agua.

(2) Fluvial acumulativo

i. Abanicos aluviales

Un abanico aluvial se forma por el transporte fluvial de sedimentos a través de un cañón o barranco que desembocan donde exista un cambio abrupto de pendientes, es decir, entre las montañas y una planicie. Las laderas de un abanico son erosivas (convexas) y sin vegetación debido al aporte continuo de sedimentos, hasta que éste quede inactivo y se establezca vegetación que estabilice las laderas (Bloom, 1991). Los abanicos se encuentran al norte del Cofre de Perote y se caracterizan por tener pendientes fuertemente inclinadas y baja energía del relieve, esto debido a que son abanicos activos y el aporte de sedimentos no permite el modelado; a pesar de esto presentan una alta densidad del drenaje.

ii. Planicie aluvial

Las planicies aluviales son formadas por dos procesos, uno de acreción o crecimiento lateral y otro de crecimiento vertical. En el primero, el río va erosionando el terreno de los flancos, mientras que en el segundo se depositan sedimentos en el fondo del canal debido a la disminución de la velocidad y el cauce del agua. Estos dos procesos juntos forman extensiones planas de aluvión rodeadas de terrenos más altos (Bloom, 1991). La única planicie aluvial sin evidencia de erosión está ubicada al norte de la cima del Cofre de Perote, y conforma el límite entre el piedemonte superior y el inferior. Es una zona de gran importancia para la red hidrológica de la zona, ya que en ella se reparten los flujos de agua que bajan de la cima del volcán hacia la zona de Xalapa o a la de Perote. Posee todas las características de una planicie aluvial típica: pendientes planas a casi planas, poca energía del relieve, laderas rectas y alta densidad del drenaje.

iii. Planicie aluvial modelada

La única planicie aluvial modelada se ubica al sur del Cofre de Perote y al norte de la unidad sedimentaria, rellenando el valle entre estas dos formaciones. Se encuentra erosionada y por lo mismo no presenta ni las pendientes, ni la energía del relieve esperada en una planicie. Esto puede indicar que esta planicie es muy antigua y por lo tanto ha estado expuesta a cambios en el régimen de los ríos de acumulativos a erosivos.

iv. Talud aluvial

Un talud aluvial es el resultado de la fusión de abanicos aluviales al pie de las laderas (Bloom, 1991). El talud del área de estudio es muy extenso y se encuentra al sur del Cofre de Perote, al pie de las laderas lávicas intensamente modeladas, lo que puede explicar su extensión debido a la erosión tan intensa. A diferencia de las demás formas fluviales acumulativas, el talud posee laderas convexas, con pendientes que van de fuertemente inclinadas a escarpadas, una energía del relieve media y alta densidad del drenaje, que denotan la falta de aporte de sedimentos en algunas zonas y por lo tanto que sean susceptibles a la erosión.

v. Terrazas aluviales

Las terrazas aluviales son parte del microrrelieve de una planicie aluvial, son escalones alineados a los flancos del río que se formaron a partir de etapas erosivas y acumulativas alternadas. En algunos casos no se forma una planicie muy clara debido a la continua actividad erosiva del río, pero sí se conservan las terrazas. No obstante, las terrazas desaparecen con el tiempo ya que son muy susceptibles a la erosión (Bloom, 1991). Las principales terrazas de la zona se encuentran cerca de la ciudad de Xalapa y otras más pequeñas en el piedemonte inferior del Cofre de Perote, se caracterizan por las laderas rectas, bajas pendientes y energía del relieve con una densidad del drenaje muy alta, lo que es común en todas las formas fluviales acumulativas del área de estudio.

(3) Gravitacional erosivo

i. Escarpe erosivo

Un escarpe es una pendiente abrupta normalmente delimitado por fallas o fracturas tectónicas, terrazas u otros desniveles topográficos (Bloom, 1991). Este escarpe es la cicatriz del colapso del flanco oriental del Cofre de Perote, evento del que existe un amplia discusión sobre su origen. Típicamente se ha manejado como un escarpe tectónico debido a la presencia de una falla

importante en la zona y a que la dirección de la falla corresponde a la pared del escarpe (Concha-Dimas *et al.* 2005). Sin embargo, otros autores sugieren que su origen es debido a las condiciones más húmedas del flanco oriental, ya que existe un lahar formado desde la parte cumbral, producto de la saturación del suelo y su posterior colapso (Carrasco-Núñez *et al.*, 2006). Como cualquier escarpe, posee pendientes escarpadas, casi verticales en muchos sitios, con una alta energía del relieve y mediana densidad del drenaje, se encuentra expuesto al SE, apuntando a la zona más inestable de las laderas del Cofre de Perote.

(4) Gravitacional acumulativo

i. Abanico de derrubios

Los flujos de derrubios son un tipo de movimiento en masa que implica la saturación del suelo y su desplazamiento hacia alturas inferiores, las partículas son principalmente finas formando un flujo de lodo (Bloom, 1991). El flujo de derrubios del área de estudio fue ocasionado por el colapso del flanco oriental del volcán Las Cumbres, que dio origen a un gran depósito en forma de abanico, el cual es estrecho cerca de su origen en la cima del volcán Las Cumbres pero se ensancha conforme se acerca a la planicie costera del Golfo de México (Carrasco-Núñez *et al.*, 2006). La forma que adquirió sobre el terreno es alomada, con bajas pendientes y energía del relieve, pero una alta densidad del drenaje. Aunque es muy extenso sólo una parte se localiza en el extremo SE del área, donde está expuesto al efecto del clima tropical.

ii. Depósito de avalancha

Los depósitos de avalancha son el producto del movimiento en masa de suelo saturado que se desplaza pendiente abajo y se acumula en las zonas bajas. Estos flujos viajan a través de valles preexistentes y tienen una concentración de hasta el 80% de partículas más gruesas que las arenas. Una avalancha comúnmente comienza con el desprendimiento de rocas o hielo que al impactar en el suelo generan un flujo que viaja a altas velocidades, y en muchas ocasiones se encuentran asociadas a fallas (Bloom, 1991).

Existen dos depósitos de avalancha en la zona de estudio, el de Cofre de Perote y el del CVMX. El depósito del Cofre de Perote fue originado por el colapso del flanco oriental del edificio y pertenece a la fase destructiva (IV, 44-13 ma). Está conformado por los flujos de Los Pescados y Xico, y atraviesa el área de estudio, desde la cima del Cofre de Perote hasta el extremo oriental, formando una franja alomada y de pendientes bajas. En la parte superior se encuentra altamente erosionado y es atravesado por barrancos, por lo que en estas partes la energía del relieve es mediana. Conforme disminuye la altitud y se acerca a la costa del Golfo de México disminuyen la energía del

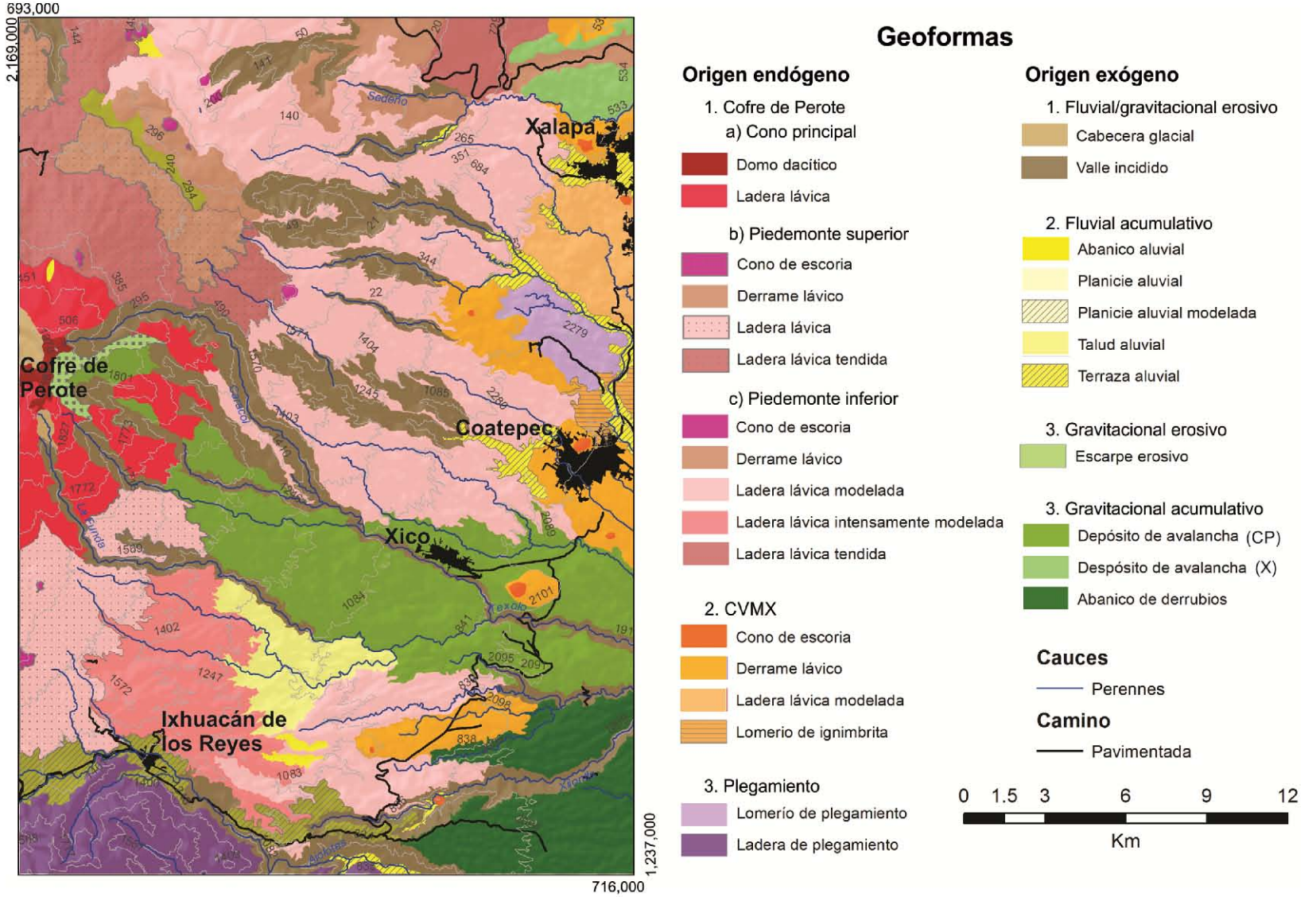
relieve y las pendientes, teniendo zonas casi planas. Esta unidad posee una alta densidad del drenaje generada por los barrancos que la atraviesan y al mismo modelado que ha sufrido con el tiempo.

El depósito del CVMX se encuentra en la parte NE del área de estudio, al norte de la ciudad de Xalapa. Está compuesto por brecha basáltica, que es roca altamente fracturada que resulta de una explosión volcánica, la remoción posterior o por hundimiento (Lugo-Hubp, 2011). Los depósitos están conformados por bloques entre 20 y 30 cm, angulosos, y en una matriz areno-arcillosa. Son de forma alomada, pero al ser más antiguos han estado sometidas a un modelamiento más intenso y, en consecuencia, poseen fuertes pendientes, una energía del relieve media y una alta densidad del drenaje.

Cuadro 2.4. Valores morfométricos de las unidades geomorfológicas de origen erosivo

Origen	Unidad	Altimetría (msnm)	Pendientes (°)	Energía del relieve (m)	Densidad de drenaje (km/km ²)	Exposición preferencial de las laderas	Forma preferencial de las laderas
Fluvial/glacial erosivo	Cabeceras glaciales	3,620 – 3,990	18 ± 11.5	42 ± 23.2	2 ± 1.12	SW	Convexa
	Valles incididos	860 – 3,980	30 ± 13	29 ± 15	2.3 ± 1	NE	Cóncava
Fluvial acumulativo	Abanicos aluviales	1,500 – 3,460	7.4 ± 7	18 ± 12.6	2.3 ± 1	NE	Recta
	Planicie aluvial	2,900 – 2,990	4.4 ± 4	10 ± 8	1.9 ± 1	SW	Recta
	Planicie aluvial modelada	1,280 – 2,240	12 ± 10	26 ± 18	2.4 ± 1	SE	Recta
	Talud aluvial	1,320 – 1,920	14 ± 10	28 ± 15	2.5 ± 1	SE	Convexa
	Terrazas aluviales	980 – 1,948	6 ± 6	14 ± 12	2.4 ± 1	S	Recta
Gravitacional erosivo	Escarpe erosivo	2,960 – 4,130	37 ± 12	97 ± 33	1.2 ± 0.7	SE	Cóncava
Gravitacional acumulativo	Abanico de derrubios	900 – 1,400	9 ± 8	19 ± 12	2.4 ± 1	SE	Recta
	Depósito de avalancha – Cofre de Perote	980 – 3,540	11 ± 8	23 ± 15	2 ± 1	SE	Recta
	Depósito de avalancha – CVMX	1,480 – 1,783	11 ± 8	22 ± 11	2 ± 1	S	Recta

Figura 2.8. Mapa de Geoformas.



Capítulo 3. Cubiertas del suelo

3.1 Fragmentación del paisaje

El área de estudio conforma un paisaje heterogéneo y fragmentado, lo que sugiere una complicada dinámica a la que se encuentran sometidos los bosques de la región. El área total del paisaje (TA) es de 736 km², la cual se encuentra altamente fragmentada, como indica la alta densidad de bordes (ED), que muestra que por cada hectárea existen 73 m de borde, relacionada a su vez con la mayor proporción de fragmentos pequeños (AREA). Los fragmentos son medianamente irregulares (PARAFRAC) y existe gran variedad de formas, entre las regulares, que caracterizan a las ciudades y los pastizales, y las irregulares de los bosques presentes en cañadas o en medio de la matriz de uso agropecuario (Cuadro 3.1).

De acuerdo con el TA y el TCA, el ~59% del área se encuentra dentro de áreas núcleo, lo que indica que el 41% restante se distribuye en fragmentos demasiado pequeños o irregulares, o en corredores entre fragmentos. El 64% de los fragmentos se encuentran conectados con otros de la misma clase (CONNECT), sin embargo el nivel de aislamiento de los fragmentos es muy variable en todo el paisaje aunque corto en promedio (ENN). Esta gran variabilidad debe analizarse por clase, ya que puede ser resultado de la rareza de algunas categorías, como los bosques de encino y los bancos de material. La dispersión de las categorías dentro del paisaje puede ser otra causa de la variabilidad.

El área de estudio cuenta con 14 categorías de uso de suelo, que en su conjunto dan un paisaje diverso (SHID) y con una alta equitatividad (SHEI). Esto implica que hay un alto número de clases de cubiertas que se encuentran bien representadas en todo el paisaje, aunque no todas las clases tienen una alta equitatividad. Por ejemplo, los bosques de oyamel, los asentamientos humanos y el pastizal de alta montaña se encuentran restringidos a escasas áreas bien localizadas dentro del área de estudio.

Cuadro 3.1. Parámetros de la fragmentación a nivel de paisaje

Nombre	Siglas [^]	Tipo de parámetro	Valor
Área total	TA	Área y borde	735.8 km ²
Borde total	TE	Área y borde	5,352 km
Densidad de borde	ED	Área y borde	72.7 m/ha
Área ($\mu \pm SD$)	AREA	Área y borde	0.40 \pm 2.65 km ²
Dimensión Fractal de Área-Perímetro	PARAFRAC	Forma	1.4195 *
Superficie total de áreas núcleo	TCA	Áreas Núcleo	433.62 km ²
Distancia Euclidiana al Vecino más Cercano ($\mu \pm SD$)	ENN	Proximidad	269.3 \pm 783 m

Nombre	Siglas [^]	Tipo de parámetro	Valor
Conectividad	CONNECT	Proximidad	64.7%
Riqueza de fragmentos (clases)	PR	Diversidad	15
Índice de Diversidad de Shannon	SHDI	Diversidad	2.18 **
Índice de Equitatividad de Shannon	SHEI	Diversidad	0.805 ***

[^] Las fórmulas para el cálculo de estos parámetros están en (McGarigal, Cushman and Ene 2012).

* $1 \leq \text{PAFRAC} \leq 2$, un valor mayor a 1 implica una mayor complejidad de la forma

** $0 \leq \text{SHDI}$ sin límite superior, cuando es igual a 0 significa que solo existe una clase, conforme aumenta implica una mayor cantidad de clases o una mejor distribución de las mismas en el área (equitatividad)

*** $0 \leq \text{SHEI} \leq 1$, cuando es igual a 1 la proporción de área en cada clase es idéntica y por lo tanto tiene una equitatividad perfecta

3.2 Caracterización de los Usos del Suelo

La agricultura ha sido la principal actividad productiva desde la época prehispánica; con la llegada de los españoles se remplazaron cultivos de granos básicos por caña y pastizales para el ganado. Con el tiempo estas actividades se convirtieron en las más importantes del estado de Veracruz y de gran relevancia en el Producto Interno Bruto (PIB) del sector agropecuario nacional, al que dicho estado contribuyó con el 12% desde mediados del siglo pasado (Borja-Castañeda *et al.*, 1995). Para finales de la década de 1980 la producción agropecuaria del estado bajó drásticamente hasta llegar al 8.3% (Borja-Castañeda *et al.*, 1995), y para el 2010 descendió hasta el 7.3% (INEGI, 2012). Las causas del descenso están en múltiples problemas relacionados con la calidad de los suelos, como ensalitramiento, erosión y contaminación, los cuales han afectado a los municipios de Perote, Xalapa y Teocelo, principalmente (INEGI, 2011); además de los cambios en el tiempo de los precios y la demanda. A pesar de la disminución de la producción, en la actualidad las principales actividades económicas de la región son la agricultura y la ganadería, siendo esta última la más representativa, no obstante que en el estado no se practique el cultivo de pastos con fines de agostadero de manera exhaustiva (INEGI, 2012). La producción de café también posee una gran importancia para el estado, actualmente cerca de 153,000 ha son cultivadas con café y la mayoría de ellas son cafetales de sombra bajo sistemas tradicionales, aunque debido a la crisis en los precios del café, en los últimos años se ha optado por el cultivo del café de sol y la tecnificación de las parcelas (Manson *et al.*, 2008).

La zona de estudio abarca los territorios de 15 municipios, de los cuales cubre casi por completo Acajete, Banderilla, Coatepec, Cosautlán de Carvajal, Ixhuacán de los Reyes, Tlalnelhuayocan y Xico; mientras que sólo cubre una pequeña parte de Ayahualulco, Jilotepec, Las Vigas de Ramírez, Perote, Rafael Lucio, Teocelo y Xalapa. De los que solo Acajete e Ixhuacán de los Reyes

presentan una importante cobertura forestal (55 y 39% respectivamente). Existe una clara diferencia entre los municipios del norte, donde la agricultura es la actividad más importante, respecto a los del sur y centro, en los que domina la ganadería (Cuadro 3.2).

Cuadro 3.2. Porcentaje de cubiertas en los principales municipios

	Acajete	Banderilla*	Coatepec*	Cosautlán de Carvajal	Ixhuacán de los Reyes	Rafael Lucio	Tlalnahuayocan	Xico*
Agricultura	28	68	66	80	26	1	36	19
Pastizal	17	24	19	1	35	99	49	50
Forestal	55	0	13	19	39	0	15	30
Total	100	92	98	100	100	100	100	99

* Los datos no suman el 100% debido a que se omiten otros usos de suelo, como industrial o urbano. Fuente: INEGI, 2012

En el área de estudio los usos intensivos abarcan el 39% de la superficie total, en la que se incluye el uso agrícola, ganadero, industrial y los asentamientos humanos. El uso forestal se extiende en una superficie equivalente al 61%, en la que se agrupan todos los tipos de vegetación. Aunque esta superficie sea mayor que el área con actividades humanas, se encuentra altamente fragmentada e inmersa en una matriz agropecuaria que genera altos niveles de disturbio (Figura 3.1).

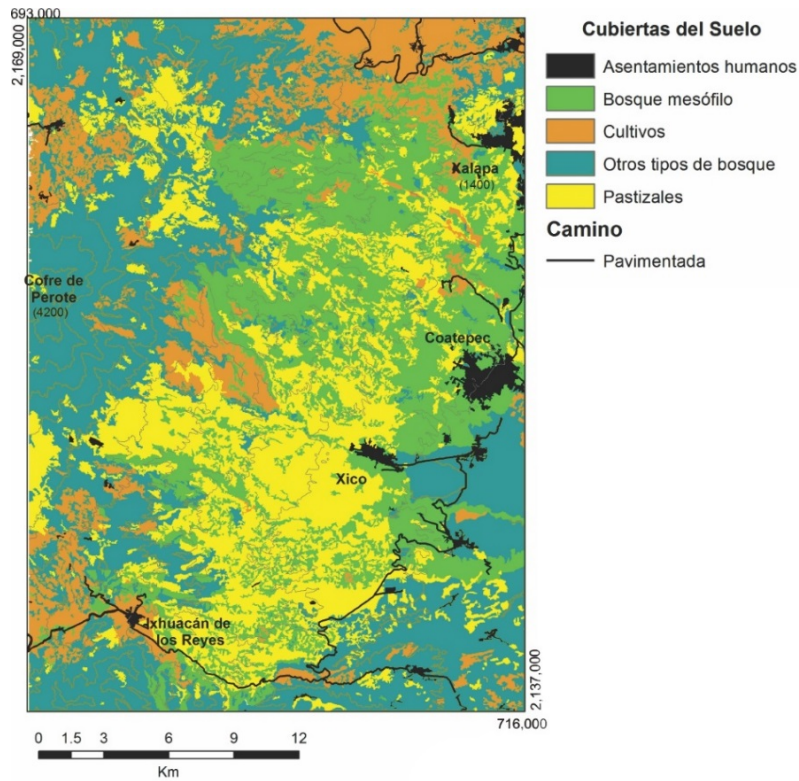


Figura 3.1. Mapa de usos de suelo general

3.2.1 Cubiertas de origen cultural

Cerca del 39% del área de estudio se encuentra dedicada a las actividades productivas y asentamientos humanos, los fragmentos en general son medianos, irregulares y mal conectados. En el

Cuadro 3.3 se listan los valores de los índices de fragmentación para las clases de actividades humanas.

Cuadro 3.3. Valor de los índices de fragmentación para las cubiertas de actividades humanas

	Pf	Ct	Pi	Pc	Ah	Bcm
Número de fragmentos	12	232	275	219	99	4
% del área total	0.30	12.45	12.63	11.43	1.82	0.03
Densidad del borde	0.68	20.08	17.33	20.61	3.84	0.07
Área ha ($\mu \pm SD$)	18 \pm 23	39 \pm 233	34 \pm 461	38 \pm 158	13 \pm 47	6 \pm 4
* SHAPE (μ)	-	-	-	-	-	1.07
PAFRAC	1.39	1.42	1.40	1.43	1.44	-
CPLAND	0.11	6.75	7.78	5.76	0.86	0.01
NCORE	27	550	468	578	92	2
CAI	17.47	13.31	10.52	17.91	10.15	20.92
CONNECT	1.52	0.32	0.14	0.28	0.25	16.67

Pf= Plantaciones de árboles frutales, Ah= asentamientos humanos, Ct= cultivos de temporal, Bcm= bancos de material, Pc= pastizales cultivados y Pi= pastizales inducidos.

* El PAFRAC no se puede calcular en muestras <10, por lo que se calculó el promedio del índice SHAPE de cada fragmento, sin embargo estos datos no se pueden comparar entre sí.

(1) Plantaciones de árboles frutales

Existen pocas plantaciones de frutales (limón y naranja principalmente), al norte de la zona de estudio, cubriendo sólo el 0.3% del área de estudio y están conformados por pequeños fragmentos alargados y medianamente regulares que se encuentran mal conectados entre sí. Los municipios con mayor producción de naranja son Coatepec y Cosautlán de Carvajal, con 516 y 483 ton/año, mientras que el único municipio donde se cultiva limón es Xalapa con una producción baja (0.77 ton/año), que corresponde a la pequeña superficie sembrada (0.05 ha) (INEGI, 2011).

(2) Cultivos de temporal

La agricultura de temporal es la principal práctica agrícola de la región y consiste en la siembra anual de un producto dependiendo de la temporada de lluvias. La agricultura de temporal cubre el 12.5% del área de estudio, se distribuye en fragmentos irregulares al norte del Cofre de Perote y

en un área bastante homogénea al norte de Xalapa. La superficie agrícola generalmente está rodeada de bosque de pino-encino (21% del borde). En la ladera oriental, el límite altitudinal entre los campos de cultivo de maíz y los bosques se encuentra alrededor de los 2,600 msnm, a partir del cual solo se presenta agricultura de subsistencia (Campos, 2004). Los principales cultivos de temporal son de maíz blanco, avena forrajera, maíz amarillo, frijol y sorgo. Cabe destacar la presencia de cultivos de café, con 9 mil ha en los municipios de Coatepec y Cosautlán de Carvajal, y una producción de más de 38 mil ton/año en todos los municipios (INEGI, 2011).

Los cultivos de temporal se presentan en una gran variedad de tamaños, desde una hectárea hasta casi 300, sin embargo, son más numerosas los medianos (~40 ha.). Son muy irregulares en forma, lo que les confiere una gran densidad de borde y un mayor número de áreas núcleo que de fragmentos. Aunque están muy mal conectados se encuentran poco dispersos entre sí, pero se debe recordar que el índice CONNECT mide la conectividad entre fragmentos que no están unidos por corredores, por lo que esto sólo indica que el patrón espacial va de fragmentos pequeños y aislados a fragmentos grandes, muy irregulares, con múltiples zonas núcleo conectadas por corredores.

(3) Pastizales inducidos

Los pastizales inducidos son resultado del desmonte con una posterior colonización de pastos que sirven para el pastoreo del ganado bovino, del cual el 60% se encuentra en libre pastoreo, 26% controlado y 6% estabulado, el resto se encuentra en sistemas mezclados (SIAP, 2010). El área con pastizales inducidos es la de mayor extensión del área de estudio (12.6% del total), conforma una matriz grande y continua, sólo interrumpida por pequeños fragmentos vecinos de BMM principalmente (57%). Los polígonos de pastizal inducido se encuentran distribuidos en la misma franja altitudinal que los BMM, lo que sugiere que la principal fuente de disturbio y de pérdida de cobertura de estos bosques es el crecimiento de la actividad ganadera.

Los fragmentos de pastizales inducidos tienen la misma estructura que los cultivos de temporal: fragmentos grandes, irregulares y con muchas áreas núcleo conectadas por corredores. Una diferencia es que existen menos áreas núcleo pero que poseen una superficie mayor, por lo que existen menos corredores entre fragmentos. Además, son abundantes los fragmentos pequeños y aislados, con una mayor variedad de tamaños que en el caso de los cultivos de temporal.

(4) Pastizales cultivados

El cultivo de pastos como forraje para la ganadería es el tercer uso con mayor cobertura sobre el área (11.4%). Al igual que el pastizal inducido, tiene una mayor proporción de perímetro

compartido con los BMM que con otras cubiertas (66%). La mayoría de estos polígonos se encuentran al SE del área de estudio, son de mayor tamaño y no existe tanta variación en este aspecto; son igual de irregulares que los pastizales inducidos pero poseen una mayor cantidad de áreas núcleo y menos corredores. La conectividad entre los pastizales cultivados es mayor que en los otros casos de cubiertas culturales, por lo que se puede decir que están menos dispersos en el área.

(5) Asentamientos humanos

Los municipios que conforman el área de estudio tienen una densidad poblacional promedio de 525 hab/km², aunque varía entre 72 y 3,681 hab/km² (INEGI, 2012). Existen 309 poblados concentrados en las proximidades de la ciudad de Xalapa y otros poblados de importancia económica y turística (i.e. Coatepec, Xico y Teocelo). La mayoría de los poblados son pequeños y rurales, sólo 99 de ellos alcanzaron el área mínima cartografiable (1 ha) para ser representados en el mapa de usos de suelo, cubriendo el 1.8% del área total. Estas poblaciones se concentran en la parte este del área de estudio y en las inmediaciones de Xalapa (al norte), y están rodeadas por selva mediana caducifolia (56%) y agricultura de temporal (24%). Los fragmentos de las poblaciones son pequeños y poco variables, los más grandes corresponden a la ciudad de Xalapa y Coatepec. Los fragmentos de los poblados son los más regulares entre las cubiertas culturales y se encuentran muy aislados entre sí.

(6) Bancos de material

Existen cuatro bancos de material para la extracción de basalto y tezontle cerca de la ciudad de Xalapa (SCT, 2010); los cuales representan el 0.03% del área de estudio. Están rodeados de BMM principalmente (87%), pero se debe aclarar que estos bosques pertenecen a la zona de reservas que rodean la ciudad de Xalapa. Los polígonos son pequeños, muy regulares y, al estar muy cercanos entre sí, se puede decir que están conectados, por lo que fuera del disturbio geológico que causan, sus efectos están muy restringidos a un área pequeña (Figura 3.2).

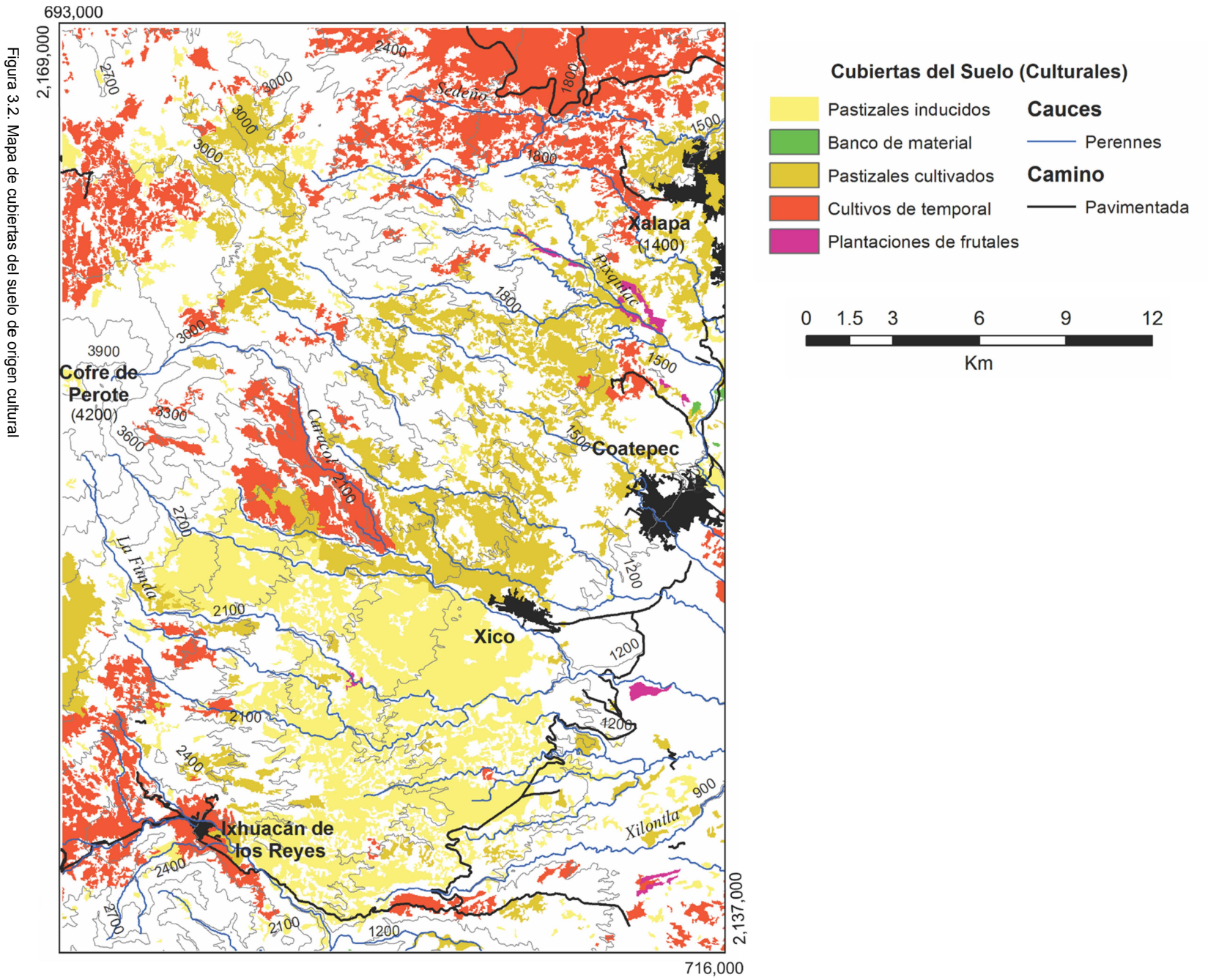


Figura 3.2. Mapa de cubiertas del suelo de origen cultural

3.2.2 Cubiertas de origen natural

El 61% del área de estudio está cubierta por vegetación que puede tener uso forestal, ser agrosistemas o no tener aprovechamiento. Los fragmentos son más grandes que aquellos con actividades humanas, aunque existe gran variabilidad en los tamaños, son muy irregulares y en consecuencia poseen un menor porcentaje de superficie dentro de áreas núcleo. La excepción a este patrón general son los BMM que poseen un gran número de áreas núcleo respecto al número de polígonos, lo cual enfatiza su forma irregular aunque gran conectividad por corredores. Existen grandes contrastes entre los BMM y las selvas, ya que por un lado las selvas tienen pocos polígonos grandes y regulares que poseen una mayor cantidad de superficie dentro de áreas núcleo (CAI=26%), en tanto que los BMM tienen muchos polígonos variables en tamaño, irregulares, con muchas áreas núcleo pequeñas (CAI=11%), pero con una gran representatividad en el paisaje (CPLAND=14%) (Cuadro 3.4).

Cuadro 3.4. Índices de fragmentación para las cubiertas forestales

	Pa	Bo	Bp	Bpe	Be	Smsc	Mat	Bm
Número de fragmentos	2	42	150	90	20	18	233	228
% del área total	0.38	1.9	10.5	7.93	0.47	9.71	7.5	22.97
Densidad del borde	0.26	3.29	12.49	11.45	1.01	5.51	11.14	32.98
Área ha ($\mu \pm SD$)	139 \pm	33 \pm	51 \pm	65 \pm	17 \pm	397 \pm	24 \pm	74 \pm
	137	73	252	247	23	1,115	129	728
* SHAPE (μ)	1.1	-	-	-	-	-	-	-
PAFRAC	-	1.37	1.45	1.44	1.42	1.35	1.39	1.46
PLAND	0.29	0.96	6.95	4.68	0.19	7.75	4.34	13.74
NCORE	3	91	280	278	32	87	359	875
CAI	39	25.36	8.65	13.81	19.75	26.1	15.98	11.55
CONNECT	0	0.93	0.44	0.87	1.05	3.27	0.13	0.33

Pa= Pastizal alpino, Bo= Bosque de oyamel, Bp= B. de pino, Bpe= B. de pino-encino, Be= B. de encino, Smsc= Selva mediana subcaducifolia, Mat= Matorral xerófilo, Bm= B. mesófilo.

* El PAFRAC no se puede calcular en muestras <10, por lo que se calculó el promedio del índice SHAPE de cada fragmento, sin embargo estos datos no se pueden comparar entre sí.

(1) Pastizal alpino

Este tipo de vegetación se encuentra en las principales elevaciones, como el Pico de Orizaba, el Popocatepetl y el Cofre de Perote, se caracteriza por la dominancia de elementos herbáceos que crecen en macollos de hasta 1 m de altura, así como por individuos dispersos de *Juniperus spp* de baja cobertura (Rzedowski, 2006). En el área de estudio se encuentra a partir de la cota de los 3,900 msnm, en sólo dos fragmentos continuos en la cima del Cofre de Perote, cubriendo el 0.38% del área total. Los fragmentos son grandes, regulares y bien conectados, uno de ellos se angosta

al centro formando dos áreas núcleo. Las cubiertas vecinas dominantes son bosques de pino (66%) y de oyamel (32%), al encontrarse dentro del área del Parque Nacional no están sometidos a actividades culturales que comprometan el estado de conservación.

(2) Bosque de oyamel

Los bosques de oyamel están confinados a la franja altitudinal entre los 2,400 y los 3,600 msnm, y en climas fríos con grandes variaciones de temperatura entre el día y la noche. Son de gran importancia económica por el valor de la madera del oyamel, aunque en el Cofre de Perote está prohibida su extracción por ubicarse dentro del área protegida (UV, 2009). En el área de estudio se distribuye en áreas pequeñas confinadas al edificio principal del Cofre de Perote y cubre el 1.9% del área total. Los fragmentos son irregulares y poco conectados entre sí, probablemente debido a que están confinados a barrancos y cañadas. Los fragmentos de oyamel se encuentran rodeados por campos agrícolas (53%) y por bosques de pino (27%) principalmente.

(3) Bosque de pino

Es la segunda cubierta forestal más importante por su superficie (10.5% del área), aunque en general se encuentra altamente fragmentada y dispersa en el sector NE del área de estudio. Mientras que los fragmentos más grandes y regulares se encuentran próximos al edificio principal del Cofre de Perote, los fragmentos pequeños son más abundantes y se distribuyen por una extensa superficie. La forma de los fragmentos de pino es más regular en comparación a los bosques de oyamel, con una gran cantidad de áreas núcleo unidas por corredores. Al igual que los bosques de oyamel, los fragmentos están rodeados por campos agrícolas (59%) principalmente.

El aprovechamiento de estos bosques en el área de estudio es diverso, aunque el principal recurso que se explota es la madera de pino, de la que se obtienen 68 mil m³/año (INEGI, 2012); la explotación no maderable se centra en el ocoteo y la extracción de tierra de monte, aunque estos han sido controlados (UV, 2009). Además, se han empleado árboles de pino de manera exclusiva en el 43% del área que ha sido reforestada en los municipios del área de estudio (INEGI, 2011).

(4) Bosque de pino-encino

Los fragmentos de estos bosques forman una franja debajo del cono principal del Cofre de Perote, entre los 3,600 y los 2,500 msnm, justo arriba de la zona de transición con los BMM. Cubren el 8% del área de estudio y están rodeados por campos de cultivo principalmente (47%). Se encuentran en fragmentos relativamente grandes cerca del escarpe del Cofre de Perote, y en fragmentos

pequeños e irregulares en los extremos norte y sur de esta franja altitudinal, aunque en general existe una gran variabilidad de tamaños. Los fragmentos de pino-encino son irregulares y tienen un gran número de áreas núcleo respecto al número de fragmentos, por lo que la dinámica de corredores es más compleja. Los fragmentos están poco dispersos por lo que se encuentran menos aislados que en las otras cubiertas naturales.

(5) Bosque de encino

Estos bosques tienen una cobertura baja (0.47% del total), se encuentran en pocos fragmentos, muy pequeños, regulares, poco aislados unos de los otros y, comparados con otras cubiertas forestales, tienen una mayor proporción de superficie dentro de áreas núcleo. Se encuentran en la misma franja altitudinal que los bosques de pino-encino y están inmersos en matrices de pino-encino (12.9%) y campos agrícolas (24%). El aprovechamiento forestal del encino es mucho menor que el del pino, y se destina a la producción de carbón orgánico y leña. En los municipios del área solo se extraen 1,000 m³/año de madera, y las zonas de reforestación con encino sólo cubre el 1% de la superficie (INEGI, 2011).

(6) Selva mediana subcaducifolia

La selva mediana se encuentra en la parte SE del área de estudio, por debajo de los 1,200 msnm, cubre el 9.7% del área total, y está rodeada por agricultura de temporal (30%) y pastizales cultivados (25.6%). Los fragmentos son grandes, irregulares, con pocas áreas núcleo en relación con el número de fragmentos y bien conectados. Las selvas medianas son altamente diversas y, al igual que los BMM, son aprovechadas para el cultivo de café (Rzedowski, 2006).

(7) Matorral xerófilo

Los matorrales del área de estudio representan un límite bien marcado entre el clima más húmedo del flanco este y norte del Cofre de Perote y el del oeste y sur, que son más secos tanto por la exposición como por el contacto con la Cuenca de Serdán-Oriental, que posee condiciones áridas.

El matorral xerófilo cubre el 7.5% del área de estudio y los fragmentos más grandes se encuentran sobre las laderas de plegamiento ubicados al sur. Algunos fragmentos pequeños cercanos a la ciudad de Xalapa se relacionan con las actividades humanas más que con las condiciones climáticas y geológicas, siendo más probable que sean resultado de la perturbación de los BMM que caracterizaban la región. En general, los fragmentos de matorral son pequeños, irregulares,

dispersos y poco conectados. Están rodeados por pastizales inducidos (33.6%) y agricultura de temporal (16%).

(8) Bosque mesófilo de montaña

En el área de estudio, el BMM se distribuye entre 1,200 y 2,300 msnm, inmersos en una matriz de pastizales cultivados (32%) e inducidos (49%). Muchos de los fragmentos más grandes están en contacto con zonas de transición con los bosques templados. Es la cubierta forestal con mayor cobertura en el área de estudio (23%). El tamaño de los fragmentos es muy variable, con un intervalo que va de 1 a más de 700 ha, por lo que también existe un amplio intervalo de formas, desde las regulares hasta las muy complejas. En general, los fragmentos tienen una dinámica de corredores y áreas núcleo compleja, y es la cubierta con mayor cantidad de áreas núcleo con relación a la cantidad de fragmentos, por lo que tienen una buena proporción de su superficie dentro de estas áreas. En la Figura 3.3 se puede observar esta gran disparidad de tamaños y formas de los polígonos de BMM.

3.3 Patrón de usos del suelo de acuerdo a la geomorfología

Las actividades humanas dependen de varios factores del entorno, varios de ellos controlados directamente por la geomorfología, como es el caso de la productividad de los suelos, la intensidad de la erosión y la accesibilidad (Turner *et al.*, 2003). La zona de estudio posee geoformas altamente contrastantes, como es el caso de las laderas modeladas y las terrazas aluviales, que representan ventajas y desventajas a las actividades humanas.

La zona de estudio posee geoformas que resultaron de procesos endógenos (vulcanismo y plegamientos) y exógenos (fluviales, glaciales y gravitacionales), las cuales son base de cubiertas forestales o culturales de manera preferencial. Las geoformas volcánicas del Cofre de Perote: como principal, piedemonte superior e inferior, poseen cubiertas forestales (59%) destacando los bosques de pino y pino-encino en el cono principal y el piedemonte superior (48%), y BMM en el piedemonte inferior (31%). En las geoformas del Campo Volcánico Monogenético de Xalapa (CVMX), la cobertura dominante es de BMM (34%), seguida de los pastizales cultivados (20%), pero presentan la misma dominancia forestal que las formas del Cofre de Perote (54%), con lo que se puede generalizar que las formas volcánicas de la zona tienen una mayor cobertura forestal. Las geoformas del CVMX se encuentran en altitudes menores que las del Cofre de Perote y cercanas a los principales asentamientos de la zona, por lo que las actividades humanas cubren porcentajes altos en ellas. Las geoformas de plegamiento están cubiertas por matorral xerófilo generalmente, pues la mayoría de ellas corresponden a afloramientos sedimentarios que limitan la edafogénesis, al tiempo que coinciden con el sector más árido de la zona, adyacente a la Cuenca de Serdán-Oriental. Las formas fluviales acumulativas están cubiertas por pastizales inducidos (30%), las erosivas por BMM (39%), y las gravitacionales acumulativas están cubiertas por la selva mediana caducifolia (36%) y pastizales inducidos (25%), lo cual muestra que en las geoformas acumulativas con pendientes suaves existe mayor proporción de cubiertas culturales, sobre todo relacionadas con la actividad pecuaria, mientras que en geoformas abruptas y con poca accesibilidad se mantienen las cubiertas naturales. En el caso de las geoformas gravitacionales erosivas y glaciales erosivas sus cubiertas son principalmente de bosque de pino, seguidas de pastizales inducidos y de alta montaña (Cuadro 3.5).

Cuadro 3.5. Porcentajes más altos de superficie de los tipos de cubiertas del suelo por origen de las geoformas

Origen	Unidad	Cubierta	%
Cofre de Perote	Cono principal	Bp	40.60
		Bpe	22.03
	Piedemonte superior	Bpe	25.06
		Ct	23.07

Origen	Unidad	Cubierta	%
	Piedemonte inferior	BMM	30.97
		Pc	17.03
Campo Volcánico Monogenético de Xalapa		BMM	33.82
		Pc	20.27
Sedimentario		Mat	58.26
		BMM	22.44
Fluvial acumulativo		Pi	30.49
		BMM	21.70
Fluvial erosivo		BMM	38.87
		Bp	12.910
Glacial erosivo		Bp	79.95
		Pi	13.18
Gravitacional acumulativo		Smsc	36.03
		Pi	25.14
Gravitacional erosivo		Bp	40.74
		Pa	22.67

Cubiertas: Bp= bosque de pino, Bpe= b de pino-encino, BMM= bosque mesófilo de montaña, Ct= cultivos de temporal, Pa= pastizal alpino, Pc= pastizal cultivado, Pi= pastizal inducido, Smsc= selva mediana subcaducifolia.

La relación espacial entre los usos del suelo y las diversas geoformas que integran el área de estudio fue determinada con el Modelo Lineal de Efectos Mixtos (LME), según el cual la varianza que crean los polígonos es de 1.93, mientras que el intercepto del componente fijo es de 12.77; y el efecto de la combinación de las geoformas y el uso del suelo sobre el área son significativos (ANOVA, $df=220$, $F=384$, $p<0.001$). En los casos en que el value es negativo existe una menor afinidad del uso por la geoforma, es decir, que el área es menor; mientras que cuando es positivo la afinidad aumenta, es decir, que el área es mayor (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**).

Los diferentes tipos de cubiertas del suelo poseen altos porcentajes de superficie sobre las laderas lávicas modeladas del Cofre de Perote, sin embargo estas laderas cubren una alta proporción del área de estudio (21%), lo que aumenta la probabilidad de que cualquier cubierta se encuentre sobre ellas.

En general, aunque todas las cubiertas tuvieron porcentajes importantes sobre las laderas lávicas modeladas del Cofre de Perote, se identificó un patrón agrícola en el que las cubiertas culturales se encontraron preferentemente sobre geoformas acumulativas y de baja energía del relieve, como planicies, terrazas y las laderas menos inclinadas. Sin embargo, existe un alto porcentaje de pastizales inducidos sobre laderas de inclinación importante que está asociado a la alta tasa de cambio de suelo de forestal a ganadero.

Las cubiertas naturales se encuentran asociadas a las geoformas volcánicas, erosivas y de alta energía del relieve, como las laderas lávicas (38%) y los valles incididos (54%), y la mayoría tiene valores negativos y significativos de LME con geoformas más favorables para las actividades humanas, es decir con las geoformas fluviales acumulativas. El BMM es la cubierta con el mayor número de geoformas con valores negativos y significativos de LME, tanto erosivas como acumulativas, lo que destaca el carácter restringido que caracteriza a este tipo de vegetación.

Los bosques de encino tuvieron un alto porcentaje de superficie sobre las laderas lávicas del Cofre de Perote pero no se encontró ninguna relación significativa (Cuadro 3.6). El BMM tuvo un mayor porcentaje sobre las laderas lávicas modeladas del Cofre de Perote y presentaron valores negativos y significativos del LME sobre geoformas con pendientes bajas (derrames lávicos, laderas lávicas tendidas, el lomerío de ignimbrita y el depósito de avalancha del CVMX), sobre geoformas inestables (conos de escoria), y sobre geoformas acumulativas y estables pero con altos porcentajes de cubiertas culturales (terrazas y abanicos aluviales). Los bosques de pino-encino presentan un patrón similar al del BMM, es decir que el mayor porcentaje se encuentra sobre las laderas lávicas modeladas del Cofre de Perote, pero con un menor número de relaciones negativas significativas (laderas lávicas tendidas, conos de escoria, terrazas y planicie aluvial). Sin embargo, se conserva la relación negativa con las geoformas inestables o con altos porcentajes de cubiertas culturales.

Los bosques de oyamel se encontraron sobre las laderas lávicas tendidas, laderas lávicas y valles incididos en su mayoría, pero ninguna geoforma tuvo efectos significativos. Se debe considerar la distribución estrictamente climática de este tipo de bosque, que en esta zona se limita por encima de los 3,000 msnm, por lo que puede resultar inadecuado enfocar el patrón de distribución de los bosques de oyamel a las geoformas sin descartar primero el efecto del clima. Los bosques de pino se concentran en los valles incididos, con valores negativos sobre los conos de escoria del piedemonte superior, el domo dacítico, los abanicos y terrazas aluviales, lo cual muestra dos patrones: el primero en el que no es probable encontrar este tipo de bosque en geoformas que brindan ventajas para las actividades humanas, y el segundo en el que no es probable encontrarlo sobre geoformas a grandes altitudes e inestables.

Los matorrales se presentaron sobre las laderas de plegamiento, que se caracterizan por la aridez de su clima y se encuentran en el contacto con una zona de vegetación similar (Cuenca Serdán-Oriental). Los matorrales presentaron valores negativos y significativos con el escarpe erosivo y los conos de escoria. Los pastizales de alta montaña presentaron valores positivos y mayor porcentaje de superficie sobre el domo dacítico y el escarpe erosivo de la cumbre del Cofre de Perote, lo cual denota la afinidad que tiene este tipo de vegetación por el clima y la altitud de alta montaña. En el caso de la selva, el mayor porcentaje se encuentra sobre el abanico de derrubios de Las Cumbres, y se obtuvo un valor positivo sobre el depósito de avalancha del Cofre de Perote, es decir,

geoformas resultantes de procesos gravitacionales acumulativos asociados a los requerimientos climáticos de la selva, que también puede ser encontrada en geoformas volcánicas del CVMX.

Las geoformas con valores negativos de LME con cubiertas de bosques templados se caracterizaron por presentar pendientes bajas (laderas tendidas, derrames lávicos, depósitos de avalancha) y altos porcentajes de cubiertas culturales (terrazas y planicie aluvial). Esto permite generalizar el patrón de distribución de las cubiertas naturales a las laderas lávicas del Cofre de Perote en sus distintas inclinaciones y niveles de modelado, a los valles incididos y, específicamente la selva, a las formas gravitacionales acumulativas. En el caso de los conos de escoria, parecen no tener ninguna afinidad especial por alguna cobertura natural ni cultural, aunque la mayoría de su superficie posee cubiertas naturales (73%), y dominan los bosques de pino (21%) y la selva mediana subcaducifolia (18%).

Cuadro 3.6. Porcentajes más altos de superficie y coeficientes del LME por tipo de cubierta y geoforma que ocupa (cubiertas de origen natural)

Cubierta	Origen	Forma	% *	LME	
				Value	p-value
Be	CP	Ladera lávica (ps)	37.31	-2.44	0.191
BMM	CP	Ladera lávica modelada (pi)	35.08	-3.23	0.070
		Derrame lávico (cpi)	0.29	-4.71	0.091
		Ladera lávica tendida (pi)	0.02	-7.75	0.001
		Ladera lávica tendida (ps)	0.04	-7.27	0.003
		Derrame lávico (ps)	<0.01	-9.39	<0.001
	CVMX	Lomerío de ignimbrita	1.58	-5.10	0.014
		Cono de escoria	0.15	-5.99	0.014
		Depósito de avalancha	0.133	-6.21	0.005
		Derrame lávico	4.80	-3.94	0.033
	Fluvial acumulativo	Abanico aluvial	0.25	-4.49	0.029
Terraza aluvial		3.02	-4.31	0.020	
Bo	CP	Ladera lávica tendida (ps)	25.65	-3.29	0.073
		Ladera lávica (c)	23.84	-1.13	0.565
	Fluvial erosivo	Valle incidido	18.03	-0.28	0.878
Bp	Fluvial erosivo	Valle incidido	18.11	-1.53	0.432
	Fluvial acumulativo	Abanico aluvial	0.13	-5.64	0.021
		Terraza aluvial	0.09	-4.38	0.024
	CP	Cono de escoria (ps)	0.50	-5.01	0.022
		Domo dacítico	0.08	-5.16	0.038
Bpe	CP	Ladera lávica modelada (pi)	22.61	-2.98	0.101
		Ladera lávica tendida (pi)	0.30	-5.06	0.009

Cubierta	Origen	Forma	% *	LME	
				Value	p-value
		Cono de escoria (ps)	0.07	-4.93	0.047
		Fluvial acumulativo			
		Terraza aluvial	0.23	-5.40	0.010
		Planicie aluvial	0.16	-4.95	0.017
Mat	Sedimentario	Ladera de plegamiento	36.66	-2.60	0.163
	Gravitacional erosivo	Escarpe erosivo	0.13	-4.29	0.034
	CP	Cono de escoria (ps)	0.19	-4.30	0.037
Pam	CP	Domo dacítico (c)	61.95	1.00	0.706
	Gravitacional erosivo	Escarpe erosivo	25.80	0.12	0.964
Smsc	Gravitacional acumulativo (LC)	Abanico de derrubios	38.86	-0.83	0.707
	Gravitacional acumulativo (CP)	Depósito de avalancha	24.37	1.26	0.548

* % del uso sobre la geoforma

Cubiertas: BE= bosque de encino, BMM= b mesófilo de montaña, Bo= b oyamel, Bp= b pino, Bpe= b pino-encino, Mat= matorral xerófilo, Pam= pastizal de alta montaña, Smsc= selva mediana subcaducifolia. Origen: CP= Cofre de Perote, CVMX= Campo Volcánico Monogenético de Xalapa, LC= Las Cumbres. Forma: c= cono principal, pi= piedemonte inferior, ps= piedemonte superior. En negritas valores significativos ($p < 0.05$).

Capítulo 4. Agrupaciones vegetales y factores de distribución

4.1. Clasificación y caracterización de las agrupaciones vegetales

Se identificaron cinco agrupaciones: (1) ecotono con *Cupressus lusitanica* y *Alnus sp.* (2) bosques de *Carpinus tropicalis* y *Quercus delgadoana*, (3) bosques de *Carpinus caroliniana* y *Prunus serotina*, (4) ecotono con *Alchornea sp.* y *Liquidambar sp.*, y (5) cafetales bajo dosel del bosque (Figura 4.1).

El ecotono con *C. lusitanica* y *Alnus sp.* es similar a los bosques de *C. tropicalis* y *P. serotina*, que es la categoría con un mayor número de sitios de muestreo y que a su vez es más similar a los bosques de *C. tropicalis* y *Q. delgadoana*. El ecotono de *Alchornea sp.* y *Liquidambar sp.*, y los cafetales presentan la mayor similitud entre sí, pero los cafetales son bastante heterogéneos.

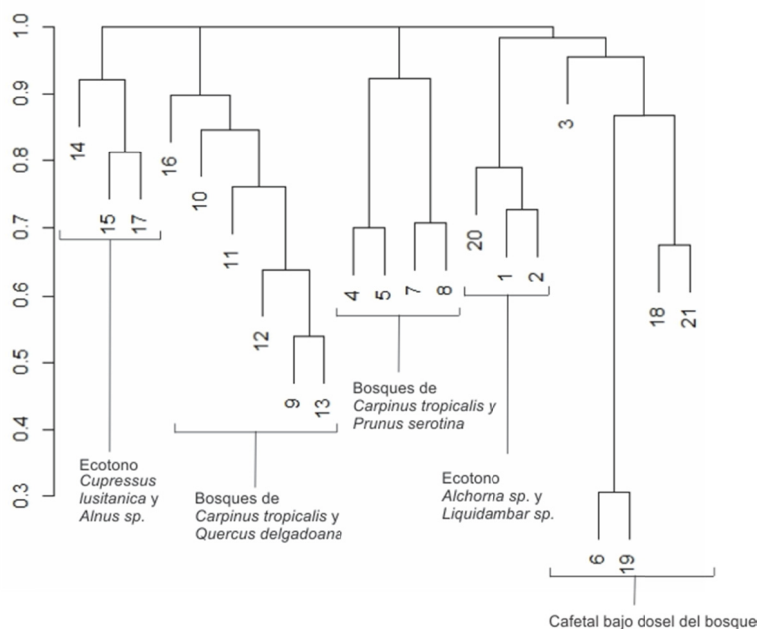


Figura 4.1. Clúster jerárquico de los sitios de muestreo

Los dos tipos de ecotonos poseen una composición florística y fisonomía más semejantes a los bosques tropicales o templados que a los bosques mesófilos. Sin embargo, se encuentran entre los 1,200 y los 2,100 msnm, es decir, dentro de la franja altitudinal de los bosques mesófilos reportada para el centro de Veracruz (Williams-Linera, 2007), y comparten algunos elementos florísticos como *Liquidambar sp.* y *Carpinus tropicalis*, además de la gran abundancia de epífitas. Los ecotonos no se consideran como bosques mesófilos, pero son incluidos dentro de la descripción de los tipos de agrupaciones dada la gran importancia que tienen en la dinámica de los

bosques en la franja altitudinal de los mesófilos. Su composición y estructura son indicativos del estado del bosque y de la repercusión de las actividades humanas, al tiempo que representan los límites con otros tipos de vegetación (i.e. los bosques de coníferas y la selva).

Los bosques de *C. tropicalis* y *Q. delgadoana*, y los bosques de *C. tropicalis* y *P. serotina* poseen todos los elementos de los bosques mesófilos, y se consideran como los bosques mejor conservados. Aunque en ambos tipos de bosque se presentan tanto *Carpinus tropicalis* como varias especies de *Quercus*, solo en el primer caso existe codominancia de *Quercus delgadoana* con los individuos de *Carpinus tropicalis*. Se ubicaron en la zona media de la zona de estudio, a altitudes no superiores a los 1,900 msnm, entre los ecotonos. Aunque se encuentran muy cercanos entre sí, existe cierta tendencia a que los bosques de *C. tropicalis* y *P. serotina* se encuentren en zonas más bajas que los de *C. tropicalis* y *Q. delgadoana*.

Los cafetales bajo el dosel son agroecosistemas de bajo impacto, que pueden variar entre un sistema rústico, monocultivo o policultivo, los dos últimos con una y varias especies arbóreas, respectivamente, que pueden ser de interés comercial (Hernández-Martínez, 2008). Mientras que las otras agrupaciones tienen un uso forestal o no tienen ningún tipo de aprovechamiento, los cafetales presentan una fuente de disturbio más intenso y prolongado, están sujetos a poda constante y su estructura es controlada. Sin embargo, se ha demostrado que este tipo de agroecosistema permite la conservación de muchas de las características de los bosques nativos, entre ellas la estructura y la permanencia de especies endémicas o especialistas típicas de los mesófilos (Manson *et al.*, 2008). Es por ello que los bosques con cafetal son de vital importancia para la dinámica de los mesófilos de la zona, ya que al conservar muchas de las características de los bosques originales funcionan como corredores o como zonas de amortiguamiento entre los bosques nativos y las zonas deforestadas.

4.1.1. Composición florística

Se encontraron 110 especies, de las cuales nueve no pudieron ser identificadas, seis pertenecieron al grupo de las Gimnospermas, una al de las Cyatheales (helechos arborescentes), y 103 a las Angiospermas. Dentro del grupo de las Gimnospermas, Pinaceae es la familia mejor representada, aunque cabe destacar la presencia de *Podocarpus* sp. (Podocarpaceae) por ser indicativo de un buen estado de conservación del sitio, ya que está asociado a refugios Pleistocénicos (Ornelas *et al.*, 2010).

En las Angiospermas, las monocotiledóneas solo presentaron cuatro familias, de las cuales Bromeliaceae es la mejor representada. Mientras que las dicotiledóneas presentaron 42 familias de las cuales las mejor representadas fueron Rubiaceae, Fagaceae, Rosaceae y Solanaceae (Cuadro 4.1).

Cuadro 4.1. Número de especies por taxones

	No. Familias	No. Géneros	Familias con mayor número de especies
Gimnospermas	3	6	Pinaceae (4)
Monocotiledóneas	3	4	Bromeliaceae (2)
Dicotiledóneas	42	51	Rubiaceae (7) Fagaceae (4) Rosaceae (3) Solanaceae (3)

El ecotono de *C. lusitanica* y *Alnus* sp. es la única agrupación donde se presentan individuos de *Pinus* spp., *Abies religiosa*, *Cupressus lusitanica* y *Eupatorium* sp. Los individuos del género *Cestrum* tienen una alta cobertura tanto en el estrato arbóreo como en el arbustivo y se presentan algunos de los elementos del BMM, es decir, algunos individuos de *Liquidámbar* sp. y una gran abundancia de helechos y epífitas.

Los bosques de *C. tropicalis* y *Q. delgadoana* poseen una mezcla de elementos tropicales y templados pero con predominio de los templados. En el estrato arbóreo los individuos de *Liquidambar* sp., *Carpinus tropicalis*, *Q. delgadoana* y *Prunus* sp., de afinidad templada, y *Trichila* sp. y *Rhamnus* sp., de afinidad tropical poseen altos valores de cobertura; mientras que en el arbustivo la cobertura es dominada por los individuos de *Deppea* sp., que es un género tropical. Estos sitios presentaron la mayor riqueza de helechos y epífitas, además de que en todos ellos se presentaron helechos arborescentes, los cuales dada su altura superior a 5 m y la superficie que cubren (~10%) fueron contabilizados como árboles.

Los bosques de *C. tropicalis* y *P. serotina* están ubicados al centro-norte del área de estudio y sobre laderas más bajas que el grupo anterior. Existe una mayor mezcla de elementos tropicales y templados, por ejemplo, en el estrato arbustivo la mayor cobertura es de *Moussonia deppeana*, que es de afinidad tropical, y *Roldana* sp., de afinidad templada; mientras que en el arbóreo dominan *Ardisia* sp., de afinidad tropical, *C. tropicalis*, *Prunus* sp. y varias especies de *Quercus*, de afinidad templada. Los miembros de este grupo tienen más elementos templados que tropicales, son sitios con alta riqueza de helechos y una gran cantidad de epífitas como *Bromelia* sp. y *Tillandsia* sp., sin embargo, se tiene una minoría de sitios con helechos arborescentes.

El ecotono de *Alchornea* sp. y *Liquidambar* sp. se encuentra cercano a los ambientes propios de las selvas. Se caracterizan por una mezcla de elementos tropicales, como *Alchornea* sp., y de distribución más amplia como *Trema micrantha* y *Platanus* sp., además de individuos de *Liquidambar* sp. No obstante dicha mezcla de elementos, estos sitios son poco diversos y altamente perturbados, lo cual es notorio por la ausencia de estratos arbustivos.

Los cafetales son poco diversos y poseen una mayor dominancia de elementos tropicales, como es el caso de *Musa sp.*, *Inga sp.* y *Alchornea sp.*, aunque en varios de ellos solo se encontraron individuos de *T. micrantha*. Existe una alta perturbación debido a las actividades humanas, primordialmente asociada a los asentamientos humanos, los cultivos de plátano dentro de los mismos cafetales y las zonas cubiertas con bambú. Aunque es evidente el dominio del café, también se encontraron individuos de *Ceanotus depressus* y una compuesta. Algunos de estos sitios se encuentran en zonas en reposo, por lo que se encontraron individuos de café sin evidencias de haber sido sembrados o podados (Figura 4.2).

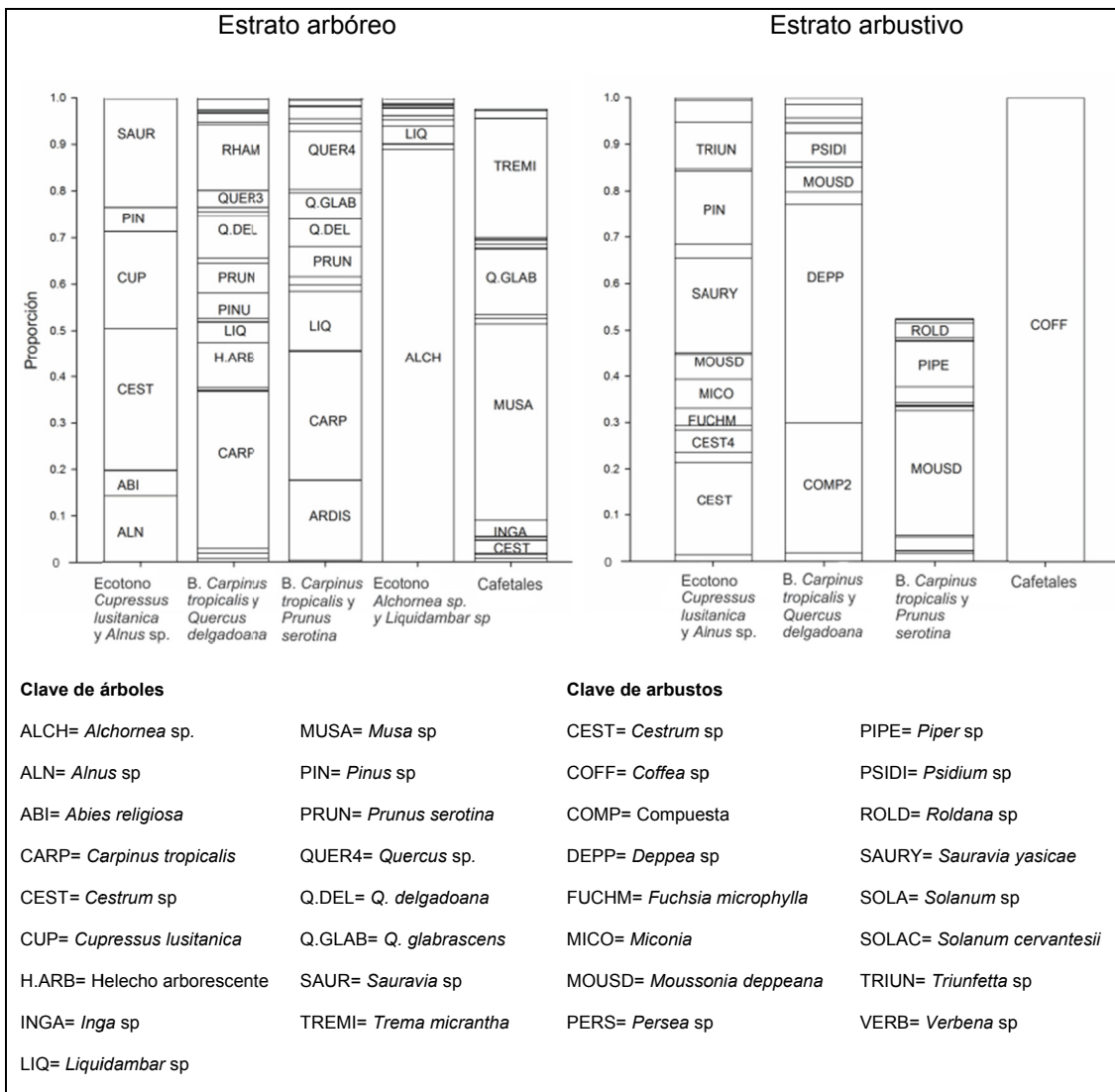


Figura 4.2. Porcentajes de cobertura de especies dominantes en las agrupaciones vegetales

4.1.2. Diversidad

Los bosques de *C. tropicalis* y *Q. delgadoana* poseen los valores más altos en todos los índices de diversidad, lo que indica que tienen una mayor cantidad de especies con abundancias similares, comparándolos con el resto de las categorías (Cuadro 4.2). La siguiente categoría más diversa es la de los bosques de *C. tropicalis* y *P. serotina*, los cuales tienen menos individuos y especies que los bosques de *C. tropicalis* y *Q. delgadoana*. Presentan una codominancia por parte de *C. tropicalis* y *P. serotina*, lo que causa una disminución en el índice de Simpson; sin embargo, los valores de diversidad de Shannon y Fisher son mucho mayores que en las otras categorías.

Por otra parte, los ecotonos poseen valores muy similares de diversidad, aunque ambos presentan una composición radicalmente diferente. Mientras que en el ecotono de *C. lusitanica* y *Alnus* sp. se tiene una menor equitabilidad debido a la dominancia de *C. lusitanica*, en el ecotono de *Alchornea* sp. y *Liquidambar* sp. hay cuatro especies dominantes: *Alchornea* sp., *Liquidambar* sp., *T. micrantha* y *Rapanea* sp., lo que le permite un índice de Simpson más alto. En cambio, el ecotono de *C. lusitanica* y *Alnus* sp. tiene una mayor riqueza y abundancia, lo que hace que el índice de Shannon sea más alto que en el ecotono de *Alchornea* sp. y *Liquidambar* sp. Esta dinámica de dominancia por pocas especies es normal en un ecosistema templado, pero en el caso del ecotono de *Alchornea* sp. y *Liquidambar* sp. indica un mal estado de conservación.

Aunque los cafetales son muy similares en composición al ecotono de *Alchornea* sp. y *Liquidambar* sp., presentan muchas diferencias en cuanto a su estructura. Los cafetales son los bosques menos diversos de todos, tanto por la dominancia de una sola especie como por la baja riqueza, aunque los sitios de esta categoría presentan más individuos que el ecotono de *Alchornea* sp. y *Liquidambar* sp., se debe considerar que es debido a que la mayoría de los individuos son plantas de café o bambú, lo que causa que el índice de Simpson sea el más bajo de todos.

Cuadro 4.2. Promedio de los índices de diversidad por agrupación

Clase	Núm. Sitios	Núm. Individuos	N. Familias	Riqueza	Simpson	Shannon	Fisher
Ecotono de <i>Cupressus lusitánica</i> y <i>Alnus</i> sp.	3	62	3	11	0.736	1.8077	3.9648
Bosques de <i>Carpinus tropicalis</i> y <i>quercus delgadoana</i>	4	122	13	20.5	0.877	2.4888	7.6463
Bosques de <i>Carpinus tropicalis</i> y <i>Prunus serotina</i>	6	70	9	13.67	0.799	2.0268	5.3459
Ecotono de <i>Alchornea</i> sp. y <i>Liquidambar</i> sp.	3	28	7	8.667	0.756	1.7488	4.4181
Cafetales	5	51	6	8.4	0.576	1.31	3.1014

Al comparar las curvas de riqueza esperada se observa que en los bosques de *C. tropicalis* y *Q. delgadoana*, y de *C. tropicalis* y *P. serotina* hay una mayor riqueza esperada inclusive en tamaños

de muestra pequeños, sin alcanzar una asíntota a tamaños de muestra superiores a los 150 individuos. Mientras que en los cafetales y los ecotonos las curvas alcanzan la asíntota en riquezas muy bajas y a un menor tamaño de muestra. Los sitios con mayor riqueza esperada son los bosques de *C. tropicalis* y *Q. delgadoana*, lo que refuerza la idea de que son los sitios más conservados, mientras que los sitios con menor riqueza esperada pertenecen al ecotono de *Alchornea* sp. y *Liquidambar* sp. Sin embargo, esto no se puede afirmar por completo debido a que esta categoría solo cuenta con tres sitios de muestreo (Figura 4.3).

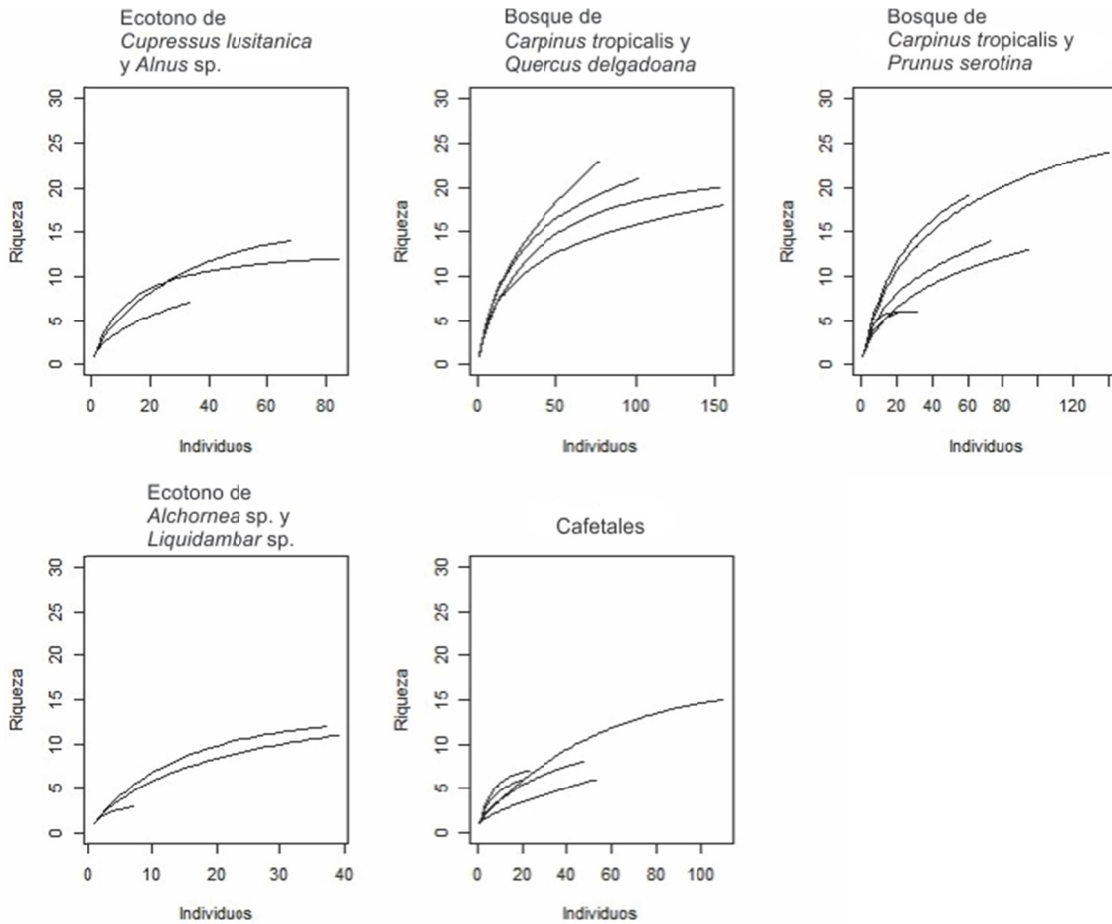


Figura 4.3. Curvas de riqueza esperada por tamaño de la muestra.

4.2. Determinación de factores de distribución

4.2.1. Correlación entre variables ambientales

En el caso de las variables del relieve existe una correlación positiva pero débil entre la altitud y la energía del relieve, y entre la energía del relieve y las pendientes (Cuadro 4.3), lo cual es resultado de que al formarse unidades de gran altitud se originan formas agudas y pendientes abruptas (Huggett, 2003). También existe una correlación positiva pero débil entre la altitud y el índice de forma (SHAPE) y el número de áreas núcleo (NCORE), lo cual indica que los fragmentos de bosque son más irregulares a mayor altura, probablemente relacionado con la presencia de barrancos importantes y con el contacto con los bosques templados que crean un mosaico más complejo.

La insolación, que es calculada a partir de la orientación, pendientes y variaciones en la elevación, no presenta correlación con ninguna de estas variables, pero esto se debe a que los puntos de muestreo se concentran en la franja que va de los 2,400 a los 1,200 msnm, donde la insolación es bastante homogénea y solo disminuye en los barrancos; en realidad sí existe una relación positiva entre la altitud y la insolación (Gómez-Tagle y Chávez-Huerta, 2004), que se vuelve evidente por encima de los 2,700 msnm en la zona de bosques templados, por lo que dicha relación no se alcanza a reflejar en el análisis. Sin embargo, la insolación presenta una débil correlación positiva con algunas de las variables de la fragmentación (perímetro, SHAPE y NCORE), que muestra que una mayor insolación está relacionada con un mayor grado de fragmentación.

Por su parte, la densidad de caminos se correlaciona positivamente con el índice de conectividad PROX, lo que indica que a mayor cantidad de caminos los fragmentos son más cercanos entre sí, lo cual no tiene sentido si se piensa que donde existe un camino se crea una franja de uso de suelo diferente (principalmente ganadero o agrícola) aumentando la distancia entre fragmentos del mismo tipo forestal, así que esta correlación positiva puede deberse a un sesgo causado por la proximidad de los sitios de muestreo a los caminos locales.

En el caso de las variables de la fragmentación existe una correlación positiva entre el área, el perímetro, el índice de forma (SHAPE), el número y el índice de áreas núcleo (NCORE, CAI); y una correlación negativa con el índice de forma PARA, por lo que se puede ocupar solo el área en lugar de toda la lista de variables correlacionadas. Las únicas variables que no tuvieron correlación alguna fueron la densidad de drenaje y la distancia Euclidiana entre vecinos (ENN). El que la densidad del drenaje no esté correlacionada con ninguna variable del relieve resulta extraño, debido a que los flujos de agua son uno de los principales agentes modeladores del relieve y debería existir una correlación positiva con la energía del relieve y las pendientes (Huggett, 2003), pero debido a que los sitios de muestreo están sesgados solo a las zonas con BMM se está

omitiendo una gran cantidad de datos que reflejen esta correlación, la cual podría ser evidente en zonas más altas donde los cauces están restringidos a los barrancos.

Cuadro 4.3. Matriz de correlaciones (R de Pearson)

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1 Altitud	1														
2 Densidad caminos	-0.06	1													
3 Densidad drenaje	-0.04	-0.04	1												
4 Energía relieve	0.55 *	-0.50	0.07	1											
5 Pendiente	0.49	-0.29	-0.11	0.70 **	1										
6 Insolación	0.23	0.20	0.12	-0.31	-0.25	1									
7 Área	0.27	-0.21	0.17	0.28	0.04	0.45	1								
8 Perímetro	0.44	-0.02	0.09	0.19	0.02	0.57 *	0.90 ***	1							
9 PARA	0.43	0.14	-0.23	0.02	0.28	0.14	-0.50 *	-0.25	1						
10 SHAPE	0.51 *	0.05	-0.02	0.17	0.10	0.59 *	0.77 **	0.95 ***	-0.04	1					
11 CORE	0.16	-0.29	0.21	0.32	0.05	0.35	0.97 ***	0.76 **	-0.60	0.59 *	1				
12 N CORE	0.57 *	0.07	-0.01	0.15	0.08	0.58 *	0.72 **	0.94 ***	-0.04	0.96 ***	0.52 *	1			
13 CAI	-0.45	-0.18	0.19	0.00	-0.27	-0.04	0.55 *	0.28	-0.97 ***	0.10	0.66 **	0.05	1		
14 PROX	-0.25	0.51 *	0.25	-0.37	-0.29	0.14	0.13	0.11	-0.20	0.07	0.12	0.02	0.17	1	
15 ENN	0.13	0.10	0.13	-0.04	0.12	-0.42	-0.43	-0.42	0.22	-0.46	-0.40	-0.33	-0.38	-0.25	1

Correlación * débil (R=0.5-0.69), ** moderada (R=0.7-0.89) y *** fuerte (R=0.9-1)

PARA= índice de forma (perímetro-área)

SHAPE= índice de forma

CORE= superficie de áreas núcleo

N CORE= número de áreas núcleo

CAI= índice de áreas núcleo

PROX= índice de conectividad

ENN= distancia Euclidiana al vecino más cercano

4.2.2. Agrupación en componentes y selección de factores de distribución

La totalidad de la varianza se explicó con 14 componentes, de los cuales los dos primeros explican el 57%. En el primer componente se encuentran aquellas variables relacionadas con el tamaño y forma de los fragmentos (área, perímetro, SHAPE, CORE y NCORE), el valor de importancia de estas variables es negativo por lo que sus efectos sobre la riqueza también lo son. El segundo componente está asociado a la altitud, las pendientes y la forma del fragmento (pendientes, energía del relieve y PARA) de manera positiva, y el porcentaje de superficie en área núcleo (CAI) de manera negativa (Cuadro 4.4).

Cuadro 4.4. Correlaciones entre las variables y los componentes

Variable	PC1	PC2
Altitud	-0.158	0.462
Densidad de caminos	0.054	-0.116
Densidad del drenaje	-0.062	-0.130
Energía del relieve	-0.110	0.328
Pendiente	-0.017	0.394
Insolación	-0.246	-0.001
Área	-0.416	-0.047
Perímetro	-0.416	0.060
PARA	0.169	0.403
SHAPE	-0.384	0.141
CORE	-0.378	-0.103
NCORE	-0.367	0.166
CAI	-0.196	-0.403
PROX	-0.055	-0.290
ENN	0.231	0.138

En negritas valores más altos por componente

El primer y segundo componente del PCA resultaron significativos en el ajuste de modelos lineales generalizados (GLM) realizado con una distribución Poisson y usando la riqueza de los sitios como variable de respuesta. En ambos casos la relación que se encontró fue positiva, aunque con efectos más fuertes por parte del segundo componente, lo que quiere decir que en los fragmentos más grandes, regulares, bajos y con pendientes menos pronunciadas la riqueza aumenta (Cuadro 4.5).

Cuadro 4.5. Resultados del GLM para cada componente

	Estimado	Error estándar	Z	P
Intercepto	2.429	0.066	36.96	< 2e-16 **
PC1	0.056	0.029	1.97	0.0488*
PC2	0.122	0.037	3.31	0.0009**

Significancia: <0.001 ***, <0.05 **

Ya que los primeros dos componentes tienen efectos significativos sobre la riqueza se seleccionaron variables de ambos. Del primer componente se seleccionó la variable **área** debido a que todas las variables de este componente se encuentran correlacionadas con ella; del segundo componente se seleccionaron las variables de **altitud** y **energía del relieve** debido a que las pendientes están correlacionadas con estas variables y los índices PARA y CAI se encuentran correlacionados con el área.

Estas variables fueron sometidas a un MANOVA no paramétrico ya que el PCA solo es un análisis exploratorio y el GLM solo sirve para discernir si existen efectos significativos entre cada componente y la variable de respuesta, además de que no permite discernir cuáles de las variables que forman a cada componente causan esta significancia (Ludwig y Reynolds, 1988). De las variables seleccionadas solo el área no tuvo efectos significativos, mientras que la altitud y la energía del relieve tuvieron efectos positivos (Cuadro 4.6), por lo que se puede declarar que los factores más importantes que determinan la riqueza de los sitios de estudio son la **altitud** y la **energía del relieve**, y que a mayor altura y energía del relieve la riqueza también aumenta. Cabe aclarar, que esto no se puede aplicar por completo a un sistema natural pues las relaciones entre las variables de respuesta y los factores ambientales no son lineales, por lo que es necesario realizar un ajuste que no sea lineal de los factores de distribución encontrados de acuerdo a la composición de los sitios.

Cuadro 4.6. Resultados del MANOVA no paramétrico

	GI	Suma de Cuadrados	Promedio de Cuadrados	F	R ²	P
Área	1	0.275	0.276	0.702	0.032	0.908
Altitud	1	0.86	0.86	2.19	0.101	0.003**
Energía del relieve	1	0.664	0.664	1.69	0.078	0.017*
Residuo	17	6.677	0.393		0.788	
Total	20	8.477			1	

Significancia: <0.001 ***, <0.05 **

4.2.3. Ajuste de las variables a la composición de los sitios

Se realizó un Escalamiento Multidimensional no Métrico (NMDS) para determinar las distancias entre los sitios de acuerdo a su composición florística. El NMDS es un método de ordenación en el cual se crea un espacio multidimensional, donde en cada dimensión se representa la abundancia de dos especies en cada sitio, así todas las dimensiones creadas sirven para representar las distancias entre los sitios de acuerdo a su composición. El análisis se encarga de reducir éste hiperespacio a solo dos dimensiones mediante iteraciones hasta conseguir un modelo que se ajuste lo mejor posible a las distancias originales del espacio multidimensional (Ludwig y Reynolds 1988).

En la Figura 4.4 se aprecia que el NMDS1 (eje horizontal) divide los sitios en dos sectores: el de los sitios con afinidad tropical, determinado por la presencia de individuos de *Alchornea* sp., *Trema micrantha*, *Inga* sp. y otros pertenecientes a la familia Theaceae; y el de los sitios de afinidad templada, donde son determinantes los individuos de *Alnus* sp., *Eupatorium* sp., y *Cestrum* spp. Posteriormente, se ajustaron la altitud y la energía del relieve mediante superficie de tendencias al modelo, a partir de lo cual se puede apreciar que en el sector con afinidad tropical las diferencias entre grupos están dadas por la altitud, los cafetales se concentran en las zonas más bajas (<1,400 msnm), mientras que el ecotono de *Alchornea* sp. y *Liquidambar* sp. se distribuye a mayor altitud, aunque ambos grupos se encuentran en zonas con una energía del relieve similar (50-20 m). En el sector de afinidad templada el grupo mejor diferenciado es el del ecotono de *C. lusitanica* y *Alnus* sp., que se encuentran en zonas altas y con energía del relieve mayor a 70 m, luego los bosques de *C. tropicalis* y *Q. delgadoana*, que también se encuentran en zonas altas pero con una energía del relieve menor de 60 m, y los bosques de *C. tropicalis* y *P. serotina* que se encuentran en un intervalo más amplio de altitud, aunque en zonas con menor energía del relieve. Los sitios con mayor riqueza, pertenecientes a los bosques de *C. tropicalis* y *Q. delgadoana*, y de *C. tropicalis* y *P. serotina*, se encuentran a altitudes entre los 1,600 y los 2,100 msnm, mientras que en los extremos se encuentran los de menor riqueza. Esta relación entre altitud y riqueza es contraria a la

que se esperaría en las zonas bajas debido a su cercanía con la selva, sin embargo, se debe considerar un mayor impacto por parte de las actividades humanas dentro de estas áreas forestales, como es el caso del cultivo de café, plátano y bambú.

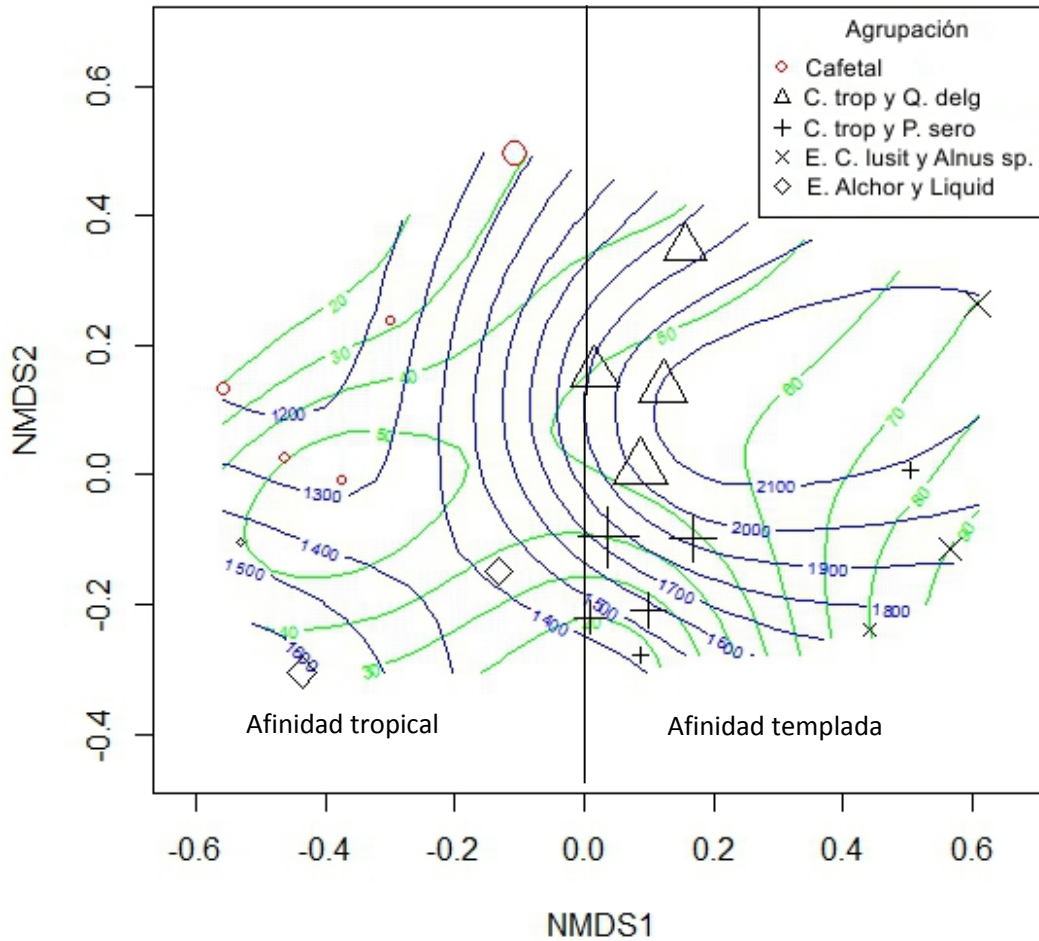


Figura 4.4. Escalamiento Multidimensional no Métrico (NMDS), azul=altitud, verde=energía del relieve, el tamaño de los puntos es proporcional a la riqueza

4.3. Predicción de la distribución de las agrupaciones

Cada agrupación se ajusta a ciertas reglas de acuerdo a los factores de distribución encontrados, es decir, a ciertos intervalos de altitud y energía del relieve, los cuales se obtuvieron a partir de un árbol de clasificación (Figura 4.5). Este árbol muestra cuatro ramas en lugar de las cinco categorías del clúster jerárquico, pues existe una alta confusión entre los cafetales y el ecotono de *Alchornea* sp. y *Liquidambar* sp., los cuales se ubican a menos de 1,388 msnm.

El ecotono de *C. lusitanica* y *Alnus* sp. se ubican a altitudes superiores a los 1,388 msnm y donde la energía del relieve es superior a los 66 m. Esta es la única agrupación que no posee ningún error de clasificación debido a la alta energía del relieve donde se distribuye, característica que no comparte con otra agrupación. Los bosques de *C. tropicalis* y *Q. delgadoana* se encuentran por encima de los 1,885 y donde la energía del relieve no supera los 66 m, lo cual puede resultar extraño dada su composición con una mayor proporción de especies tropicales, sin embargo, puede ser un indicador de un mayor grado de conservación dada la inaccesibilidad de los sitios. Esta categoría tiene un bajo porcentaje de confusión con los bosques de *C. tropicalis* y *P. serotina*, los cuales son muy parecidos en composición, sin embargo estos bosques se distribuyen a altitudes menores de los 1,885 msnm y con energía del relieve menor de 66 m.

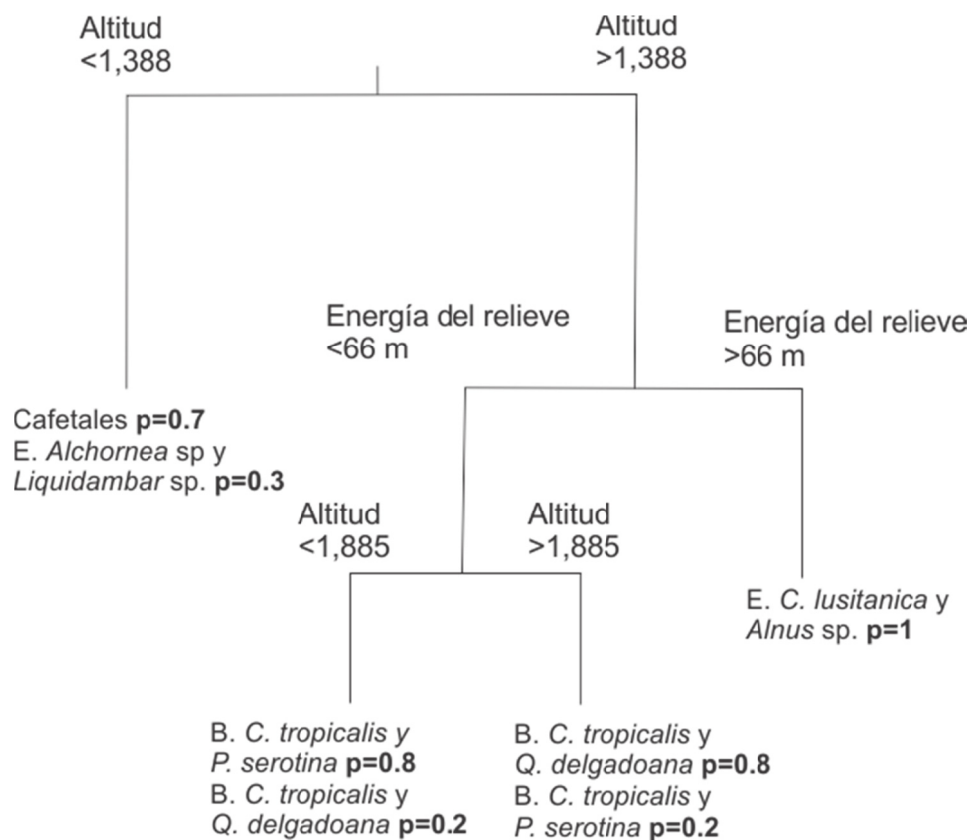


Figura 4.5. Reglas de clasificación según altitud y energía del relieve

Se utilizaron las reglas del árbol de clasificación para generar un mapa que esquematiza la distribución de las agrupaciones de acuerdo a los intervalos de altitud y energía del relieve. Además, se aplicó una máscara para eliminar las zonas con cubiertas del suelo diferentes a las forestales y aquellas con selva entre los 2,700 y los 800 msnm, resultando un mapa en el que se

pueden diferenciar muy bien tres franjas altitudinales en las que se agrupan los cafetales (<1,300 msnm), los bosques de *C. tropicalis* y *P. serotina* (1,300 – 1,885 msnm) y la combinación del ecotono de *C. lusitanica* y *Alnus* sp. y los bosques de *C. tropicalis* y *Q. delgadoana* (>1,885 msnm), los cuales se diferencian entre sí por lo abrupto del terreno. Se estableció el límite entre 2,700 y 800 msnm debido a que existen varios polígonos de gran tamaño en los que se identificaron cubiertas de BMM -mediante fotointerpretación- hasta estas altitudes, siendo los únicos que se encuentran a altitudes mayores e inferiores que el intervalo reportado por William-Linera para la ladera oriental del Cofre de Perote, pero que se consideran excepciones dada su ubicación en barrancos y cañadas.

Se realizó una clasificación supervisada de una imagen Landsat (2012) de las agrupaciones para comparar las similitudes con un mapa generado con las reglas de clasificación, no fue posible validar la clasificación supervisada debido al número reducido de sitios de muestreo, por lo que solo debe considerarse con fines esquemáticos. En la clasificación supervisada se puede apreciar un gradiente dado por la altitud, en el cual los bosques de *C. tropicalis* y *Q. delgadoana* son los que se distribuyen a mayor altitud, seguidos del ecotono de *C. lusitanica* y *Alnus* sp. y los bosques de *C. tropicalis* y *P. serotina*, los cuales presentan mayor mezcla en la zona central de este gradiente. En los sectores más bajos se encuentran los cafetales y el ecotono de *Alchornea* sp. y *Liquidambar* sp. (Figura 4.6a), lo cual es muy similar a lo encontrado en las reglas de clasificación (Figura 4.6b). Destaca también la gran proporción del área que quedó clasificada en otro tipo de cubierta, que en el mapa aparece en blanco, lo cual puede atribuirse a lo similares que son las firmas espectrales de los bosques con afinidad tropical y la dificultad de obtener una buena clasificación de los mismos con imágenes de mediana resolución (Lu *et al.*, 2008). La comparación de estos mapas demuestra que aunque la altitud y la energía del relieve fueron los factores dominantes para la distribución y composición de los bosques no son factores exclusivos, por lo que estas clasificaciones sirven para identificar zonas en las que probablemente se pueden encontrar agrupaciones de composición similar a las categorías identificadas. La segunda es que en relieves abruptos se pueden encontrar bosques dominados por elementos templados y de poca riqueza, mientras que a altitudes medias y con poca energía del relieve se encuentran los bosques más diversos, y a altitudes bajas se encuentran los bosques con afinidad tropical pero menos diversos y perturbados.

Aunque existen cinco agrupaciones de distinta composición solo se pueden diferenciar cuatro de acuerdo a las reglas de clasificación. La categoría que causa esta diferencia en las clasificaciones es la del ecotono de *Alchornea* sp y *liquidámbar* sp., que poseen características de composición muy conspicuas como la ausencia de un estrato arbustivo y baja diversidad, pero que no tienen un patrón de distribución muy claro en cuanto a la altitud y la energía del relieve.

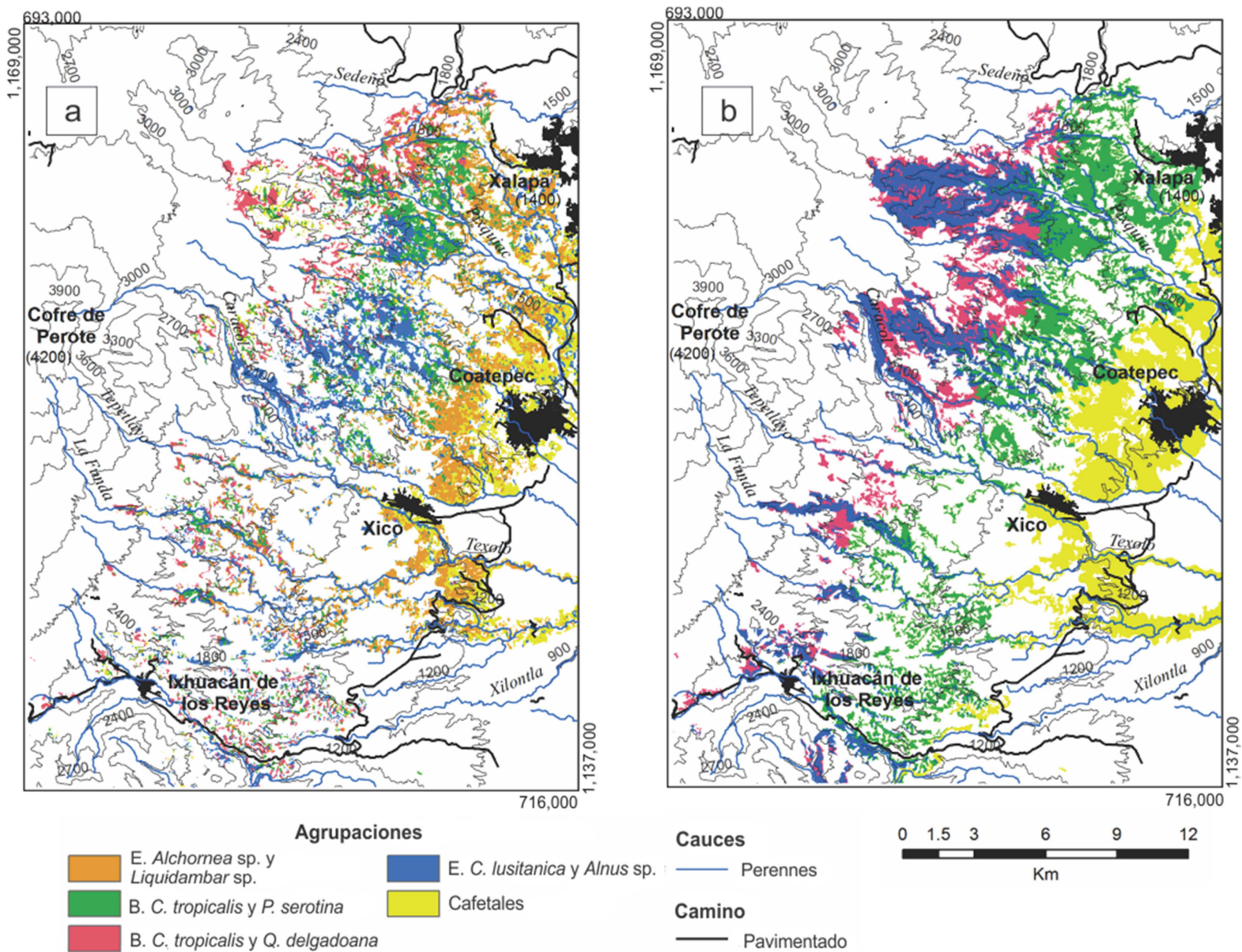
Las principales diferencias entre las imágenes obtenidas por reglas de clasificación y por la clasificación supervisada radicaron en el ecotono de *Alchornea* sp. y *Liquidambar* sp. y los bosques de *C. tropicalis* y *P. serotina*. El ecotono de *C. lusitanica* y *Alnus* sp. posee una gran semejanza espectral con los bosques de coníferas y de pino-encino de la región por lo que una gran proporción de los pixeles identificados como este ecotono por las reglas de clasificación fueron confundidos con otros tipos forestales; en el caso de los bosques de *C. tropicalis* y *P. serotina* existe una alta confusión con el ecotono de *Alchornea* sp. y *Liquidambar* sp., lo cual es de esperar dado que se trata de la zona de ecotono entre los bosques templados y la selva (Cuadro 4.7).

Cuadro 4.7. Matriz de confusión entre clasificación por reglas y clasificación supervisada

		Clasificación supervisada					
		E. <i>Alcho.</i> y <i>Liquid.</i>	Cafetales	B. <i>C. trop.</i> y <i>P. serotina</i>	B. <i>C. trop.</i> y <i>Q. delgad.</i>	E. <i>C. lusit.</i> y <i>Alnus</i> sp.	ND
Reglas de clasificación	Cafetal E. <i>Alcho.</i> y <i>Liquid.</i>	0.508	0.772	0.051	0.023	0.146	0.205
	B. <i>C. trop.</i> y <i>P. serotina</i>	0.427*	0.129	0.592	0.313*	0.470*	0.166
	B. <i>C. trop.</i> y <i>Q. delgad.</i>	0.028	0.034	0.147	0.425	0.138	0.222
	E. <i>C. lusit.</i> y <i>Alnus</i> sp.	0.036	0.064	0.208*	0.237*	0.244	0.405*

ND: otras clases forestales (bosque de oyamel, pino y pino-encino)

Figura 4.6. a) Mapa de distribución de las agrupaciones por clasificación supervisada a partir de imagen satelital Landsat y b) por reglas de clasificación



La altitud y la energía del relieve son atributos del relieve que caracterizan a las geoformas, aun cuando la mayoría del área de distribución de los BMM se encuentra sobre laderas lávicas modeladas del Cofre de Perote, existe cierta tendencia en la que los sitios de una misma agrupación se encuentran en geoformas similares. En el caso del ecotono de *C. lusitanica* y *Alnus* sp., los sitios de muestreo se localizaron en sectores altos del área de estudio y dentro de valles incididos que se caracterizan por la alta energía del relieve. Los sitios de muestreo de los bosques de *C. tropicalis* y *Q. delgadoana* se localizan dentro de las laderas lávicas modeladas del Cofre de Perote, las cuales son de difícil acceso y por lo tanto con débil impacto de las actividades humanas. Los bosques de *C. tropicalis* y *P. serotina* tuvieron mayor variedad, ya que unos se encontraron en las laderas lávicas modeladas, tanto del Cofre de Perote como del Campo Volcánico Monogenético de Xalapa, en tanto que otros se encontraron sobre terrazas aluviales y barrancos, siendo este grupo el más heterogéneo tanto en composición como en condiciones ambientales. En el caso del ecotono de *Alchornea* sp. y *Liquidambar* sp. y los cafetales, la mayoría de los sitios de muestreo se ubicaron sobre el depósito de avalancha del Cofre de Perote, el cual se caracteriza por presentar pendientes más suaves y formas menos abruptas, lo que hace que estos sitios sean más propensos al disturbio por las actividades humanas (Cuadro 4.8).

Cuadro 4.8. Geoforma y origen en que se encuentran los sitios de muestreo

Agrupación	Sitio	Geoforma	Origen
E. <i>C. lusitanica</i> y <i>Alnus</i> sp.	1	Ladera lávica modelada	Cofre de Perote
	2	Valle incidido	
	3	Valle incidido	
B. <i>C. tropicalis</i> y <i>Q. delgadoana</i>	1	Valle incidido	
	2	Ladera lávica modelada	Cofre de Perote
	3	Ladera lávica modelada	Cofre de Perote
	4	Ladera lávica modelada	Cofre de Perote
B. <i>C. tropicalis</i> y <i>P. serotina</i>	1	Ladera lávica modelada	Cofre de Perote
	2	Ladera lávica modelada	Cofre de Perote
	3	Ladera lávica modelada	Campo Volcánico Monogenético de Xalapa
	4	Terraza aluvial	Aluvial
	5	Terraza aluvial	Aluvial
	6	Valle incidido	
E. <i>Alchornea</i> sp. y <i>Liquidambar</i> sp.	1	Ladera lávica modelada	Cofre de Perote
	2	Depósito de avalancha	Cofre de Perote
	3	Depósito de avalancha	Cofre de Perote
Cafetales	1	Terraza aluvial	Aluvial
	2	Depósito de avalancha	Cofre de Perote
	3	Ladera lávica modelada	Cofre de Perote
	4	Depósito de avalancha	Cofre de Perote
	5	Valle incidido	

Discusión

1. Características de la fragmentación y los usos del suelo

El patrón de distribución de las cubiertas del suelo muestra que el área es paisajísticamente diversa y equitativa, es decir, que existe una distribución equitativa de la superficie entre las distintas cubiertas, aunque con predominio de las cubiertas forestales (61% del total). La diversidad y equitabilidad son aspectos que favorecen la diversidad de especies y hábitats (Nagendra, 2002; Jentsch *et al.*, 2012), sobre todo cuando existe fragmentación *per se* y la reducción del hábitat es baja, es decir, que la cubierta forestal no ha disminuido en grandes proporciones y solo se presenta de manera discontinua (Fahrig, 2003). Sin embargo, dicha situación puede no corresponder al área de estudio, ya que en el estado de Veracruz se ha perdido el 75% de la vegetación debido a la deforestación (SEMARNAT, 2005), y solo un 8.6% de su superficie corresponde a vegetación primaria (Ellis *et al.*, 2010).

La diversidad paisajística del área ha sido interpretada como favorable, ya que los patrones dominados por un solo tipo de uso de suelo intensivo están relacionados con mayor degradación ambiental y mayor pérdida en biodiversidad y en la calidad de los suelos, entre otros efectos (Persson *et al.*, 2010), de los cuales el ensalitramiento, la erosión y la contaminación de suelos se presentan de manera importante en todo el estado (INEGI, 2011). Por su parte, la alta diversidad de los usos del suelo favorece sistemas flexibles, dinámicos y complejos que permiten la adaptabilidad de las actividades económicas a las condiciones biofísicas (Farshad y Barrera-Bassols, 2003), con menores impactos en términos de degradación ambiental.

Todas las cubiertas forestales presentaron pocos fragmentos de gran tamaño e irregulares, con una tendencia a tener muchas áreas núcleo conectadas por corredores, lo cual es dado principalmente por la matriz de cubiertas agropecuarias y en parte por la morfología accidentada. El que exista una gran cantidad de áreas núcleo en pocos fragmentos tiene como consecuencia que estas áreas sean pequeñas, de este modo existe una gran cantidad de superficie total sin efecto de borde pero restringida a "islas" pequeñas, lo cual propicia una menor diversidad que en el caso de las áreas núcleo de mayor tamaño (Fahrig, 2003; Ortega-Huerta, 2007). Concordando con otros estudios, los fragmentos de bosque mesófilo son alargados, complejos y están rodeados por pastizales con aprovechamiento pecuario, lo que pone en peligro la diversidad y permanencia de los bosques (Williams-Linera *et al.*, 2002).

2. Patrón de usos del suelo

En el área de estudio el patrón de uso de suelo es de tipo agrario, con predominio de las cubiertas culturales en los sitios más accesibles, morfológicamente estables, con suelos fértiles y climas favorables que garantizan una mayor productividad. Este tipo de patrón tiene como resultado que existan regímenes de disturbio altos, lo cuales permanecen durante un largo periodo de tiempo (Huston, 2005). Las geoformas en las que se concentra la mayor cobertura agropecuaria y densidad de población, fueron los depósitos de avalancha, las terrazas y planicies aluviales, con numerosos asentamientos humanos dispersos, y por lo tanto los más altos regímenes de disturbio. Históricamente, las geoformas de origen fluvial acumulativo han sido destinadas al desarrollo de la agricultura y los asentamientos humanos, por lo que conforman paisajes completamente transformados (Hudson *et al.*, 2006).

Por su parte, las geoformas de origen volcánico poseen las más extensas cubiertas forestales debido a: 1) la alta productividad de los suelos volcánicos, 2) la baja accesibilidad asociada a altos niveles de energía del relieve, 3) los altos rangos de altitud que limitan la ocupación y uso del suelo y 4) los sistemas productivos del café que permiten la permanencia del bosque. Debido a lo anterior, las geoformas volcánicas están asociadas a condiciones sociales y ambientales que son más favorables a los aprovechamientos de tipo forestal que a los de tipo agropecuario, y con tendencia a una mayor variedad de cubiertas del suelo, lo cual aumenta la heterogeneidad del mosaico del paisaje y favorece la estabilidad (Galicia *et al.*, 2008).

No obstante que los usos del suelo se distribuyen en patrones bien diferenciados, no excluye la presencia significativa de cubiertas forestales en geoformas acumulativas, como es el caso de las selvas que ocupan el depósito de avalancha del Cofre de Perote y el abanico de derrubios; o bien, la presencia de extensas áreas agropecuarias en geoformas erosivas, como es el caso de los campos de cultivo y pastizales que ocupan las laderas del Cofre de Perote. En realidad, las cubiertas culturales se distribuyen en todos los tipos de geoformas -con la excepción del escarpe erosivo-, aunque estas sean inadecuadas, de carácter erosivo e inestable; lo que sugiere que el control de las cubiertas culturales por las condiciones físicas no es completo e intervienen otros factores no considerados en este estudio. Esto contrasta con lo que se ha encontrado en otros sitios, donde existe una dependencia total de las cubiertas culturales por las características biofísicas del medio (Huston, 2005; Galicia *et al.*, 2008), lo que enfatiza la intensa presión que existe en esta zona por parte de las actividades económicas y la necesidad de contar con un mayor conocimiento de los factores socioeconómicos para obtener patrones más claros (Verburg y Chen, 2000).

En los conos de escoria el patrón de uso de suelo es poco claro, con relaciones negativas con la mayoría de las cubiertas culturales y con todas las cubiertas forestales, es decir, que ninguno de los tipos de cubierta se distribuye de manera preferencial sobre los conos. Aunque este resultado

se puede explicar por la inestabilidad y la falta de suelos profundos en los conos de escoria, resulta extraña la ausencia de matorrales, ya que en otros volcanes y conos de edades similares se ha visto que en estadios tempranos de sucesión este tipo de vegetación es claramente dominante en el paisaje (Rejmanek *et al.*, 1982; Cano-Santana y Meave, 1996). Es probable que los conos del área presenten distintos estadios sucesionales, algunos propios de fases más tempranas, como es el caso de los conos más altos de la zona de estudio, y otros de fases más avanzadas, como en el Cerro de San Marcos al sur de Coatepec que está cubierto por selva mediana subcaducifolia.

3. Clasificación de agrupaciones

El estudio de la composición florística permitió identificar cinco agrupaciones: a) bosques de *Carpinus tropicalis* y *Quercus delgadoana*, b) bosques de *Carpinus tropicalis* y *P. serotina*, c) ecotono de *Cupressus lusitanica* y *Alnus* sp., d) ecotono de *Alchornea* sp. y *Liquidambar* sp., y e) cafetales.

Se consideró importante la caracterización de las agrupaciones que no presentaron la estructura típica de los bosques mesófilos de montaña (ecotonos y cafetales) debido a que se tienen similitudes como la altitud, la presencia de helechos arborescentes aislados, la alta cantidad de epífitas y la presencia de especies como *Liquidambar* sp., *Quercus* spp., y *Carpinus caroliniana* que son típicas de los bosques mesófilos (Rzedowski, 1996). Además, se ha comprobado que los cafetales de sombra conservan parte de la estructura de los bosques originales, al tiempo que disminuyen el contraste entre los bosques y los campos abiertos de fuerte influencia antrópica, lo cual tiene efectos benéficos para la conservación de la diversidad, en particular de las especies endémicas, y para la conformación de corredores que mantienen la continuidad de las poblaciones (López-Gómez *et al.*, 2008; Manson *et al.*, 2008). El uso de *T. micrantha* para dar sombra a los cafetales ayuda a mantener parte de esta continuidad con los bosques primarios y secundarios, además de que brinda opciones económicas alternativas al café, como la producción de papel amate y construcciones ligeras (Cruz-Márquez *et al.*, 2011), con un impacto positivo adicional al disminuir la probabilidad de cambio de uso de suelo hacia pastizales o cultivos de sol.

El ecotono de *Alchornea* sp. y *Liquidambar* sp. son menos diversos que los cafetales; de hecho, no se encontró un estrato arbustivo en ninguno de los sitios muestreados en el ecotono, lo cual puede ser consecuencia del alto impacto de las actividades humanas. Dada la altitud a la que se encontraron estas agrupaciones y su contacto directo con la selva se esperaría que estos sitios fueran muy diversos y con estratos arbustivos desarrollados; sin embargo, se identificaron varias fuentes de perturbación en todos los sitios muestreados, como asentamientos humanos, cultivos de bambú -que alteran los niveles de humedad en el subsuelo y tienen efectos alelopáticos-, tala

en laderas muy inclinadas, libre pastoreo de caprinos y bovinos, y contaminación por residuos sólidos en cuerpos de agua y suelo.

En el caso del ecotono de *C. lusitanica* y *Alnus* sp. existe una gran influencia por parte de los bosques de coníferas, lo que impide que estos bosques se definan como mesófilos. Además, algunas especies se ven favorecidas a causa del aprovechamiento maderero, como es el caso de *Cupressus lusitanica*. A pesar de no considerarse como bosques mesófilos, se considera los ecotonos y los cafetales son de vital importancia para la comprensión de la dinámica de los bosques mesófilos del área, ya que se puede apreciar mejor el efecto de las actividades humanas y la estructura de los ecotonos.

Los bosques de *C. tropicalis* y *Q. delgadoana* y los de *C. tropicalis* y *P. serotina* tienen características que los asemejan a los bosques caducifolios *sensu* Miranda y Hernández X. (1963), es decir, que poseen árboles caducifolios de afinidad boreal que dominan sobre los perennifolios, como es el caso de *C. tropicalis* y *Liquidambar macrophylla* (Challenger y Soberón, 2008). Estos bosques se diferencian entre sí por la dominancia de elementos templados, mayor diversidad y equitabilidad en los bosques de *C. tropicalis* y *Q. delgadoana*, mientras que en los de *C. tropicalis* y *P. serotina* dominan los elementos tropicales, al tiempo que existe una menor diversidad y equitabilidad. Las curvas de acumulación de especies no alcanzaron una asíntota, lo que sugiere que es necesario un mayor esfuerzo de muestreo para representar bien la diversidad de los sitios. A pesar de esto se obtuvieron valores de diversidad altos y una composición similar a la encontrada en La Cortadura, una región cercana a Coatepec con bosque mesófilo en buen estado de conservación, y donde se hizo un estudio más detallado de la composición (García-Franco *et al.*, 2008).

4. Factores de Distribución

Las variables del ambiente que fueron relevantes se pueden agrupar en dos ejes, uno conformado por la estructura espacial (fragmentación) y otro por las características del relieve. Las variables de la fragmentación están altamente correlacionadas entre sí, lo cual es obvio dadas las fórmulas para su obtención y su objetivo (McGarigal *et al.*, 2012). Sin embargo, ambos ejes tienen efectos comprobados a escalas diferentes, por ejemplo, los efectos del relieve son evidentes a escalas de ecorregiones (Huston, 2005), mientras que los efectos de la fragmentación son más notorios a escalas locales, como en el caso de las diferencias de composición entre fragmentos (Collinge, 2009). Entonces, no es de extrañar que los factores más importantes para la distribución de las agrupaciones sean la altitud y la energía del relieve, ya que en este estudio las diferencias más notorias entre agrupaciones pueden denotarse en la afinidad tropical o templada de las especies que las componen, las cuales son notorias a escalas regionales.

En otros trabajos también se ha reportado que la altitud es un factor dominante en la composición de los bosques mesófilos (Challenger y Soberón, 2008); por ejemplo, a partir de la altitud se han definido gradientes altitudinales (Alcántara *et al.*, 2002) y comunidades discretas (Rincón Gutiérrez, 2007). Además, se ha comprobado que la altitud no solo controla la composición de la vegetación, sino que su influencia es también indirecta al controlar las propiedades del suelo y de la productividad de los sitios (Zueng-Sang *et al.*, 1997). Por su parte, se puede considerar a la humedad como un efecto indirecto de la energía del relieve que crea zonas tipo “refugio” de muy baja insolación y con una alta concentración de cauces, como ocurre en el ecotono de *C. lusitanica* y *Alnus* sp. Esta idea se sustenta con otros resultados obtenidos en comunidades de bosques templados del volcán Ajusco, al sur de la Ciudad de México, donde la distribución de las comunidades vegetales fue determinada por la exposición de las laderas y la elevación, y se hallaron bosques de oyamel en exposiciones desfavorables pero en sitios protegidos por una alta energía del relieve, como cañadas y barrancos (García-Aguirre *et al.*, 2007).

Los bosques mesófilos de la zona se encuentran entre los 1,200 y los 2,300 msnm, es decir, un rango altitudinal un poco más restringido del reportado para el estado de Veracruz por Williams-Linera (2007). Sin embargo, los límites altitudinales identificados en este trabajo se definieron a partir de fotointerpretación, por lo que se espera un margen de error considerable, debido tanto a la subjetividad propia del método como a la antigüedad de las imágenes (2004) que fueron utilizadas. A este respecto Alcántara *et al.* (2002) menciona que este tipo de vegetación tiene un mejor desarrollo en el intervalo entre 1,700 y 2,000 msnm, basado en los géneros característicos de este tipo de bosque. El intervalo en el que se desarrollan los bosques de *C. tropicalis* y *Q. delgadoana*, y de *C. tropicalis* y *P. serotina*, considerados como los de mejor estado, se encuentra entre 1,407 y 2,206 msnm (punto de muestreo más bajo y más alto), el cual es mucho más amplio que el reportado por Alcántara *et al.*, sin embargo, se debe considerar que la zona es afectada por una perturbación constante e intensa, por lo que se espera que este intervalo de distribución se reduzca y sea similar al reportado por Alcántara *et al.*

Los distintos tipos de agrupaciones se encuentran en tres pisos altitudinales, de acuerdo a las reglas de clasificación: a) de 2,300 a 1,885 msnm, donde se pueden encontrar los bosques de *C. tropicalis* y *Q. delgadoana*, y el ecotono de *C. lusitanica* y *Alnus* sp., b) de 1,885 a 1,388 msnm, los bosques de *C. tropicales* y *P. serotina* y, c) de 1,388 a 1,200 msnm, los cafetales y el ecotono de *Alchornea* sp. y *Liquidambar* sp., cuyos límites se consideran difusos, ya que en los cafetales se emplean especies tropicales en el dosel lo que genera confusión con la selva.

Existe un umbral dado por la energía del relieve, que coloca a los bosques de *C. tropicalis* y *q. delgadoana* y los de *C. tropicalis* y *P. serotina* por debajo de los 66 m, y al resto de las agrupaciones por encima. Este valor también debe considerarse como un límite difuso ya que puede variar, pero brinda un panorama general de la distribución de las agrupaciones mejor

conservadas en las zonas intermedias del intervalo de distribución y fuera de los sectores más abruptos de la vertiente.

Por otra parte, los factores de la fragmentación no tuvieron efectos significativos sobre la composición de las agrupaciones. Este resultado fue inesperado, ya que estudios previos demuestran que la fragmentación se relaciona con la disminución del número de especies, tanto por el aumento en el efecto de borde como por la disminución del tamaño de las “islas” (Echeverría *et al.*, 2007; Lawrance, 2008; Collinge, 2009). Si bien el diseño de muestreo utilizado en esta investigación considera tanto fragmentos pequeños como de gran tamaño, es posible que la baja significancia de los efectos asociados a la fragmentación se deba a la fuerte influencia de la altitud, la localización de los sitios de muestreo y el tamaño del área de estudio, que hace más evidentes los efectos de variables que actúan a escalas regionales. Para poder identificar los efectos de la fragmentación se considera necesario realizar un diseño que descarte los efectos de las variables mencionadas.

La insolación es otra variable que no tuvo efectos significativos a pesar de su relación lógica con la vegetación. En otros trabajos se menciona su control sobre la composición florística (Rzedowski, 2006; García-Aguirre *et al.*, 2007), y no se puede negar que en el área de estudio tiene clara influencia en la distribución de los bosques de coníferas y el pastizal alpino que se distribuyen en las zonas más altas con una alta insolación, y los bosques de pino-encino, encino y mesófilos propios de las zonas bajas y barrancos con baja insolación. También es posible que las diferencias de insolación hayan sido subestimadas por el empleo de un método indirecto, ya que el cálculo de la insolación se realizó a partir del modelo de elevación del terreno mediante SIG.

Los ecotonos son zonas de transición entre el bosque mesófilo y los bosques de coníferas y los bosques tropicales. Presentan grandes diferencias en composición, diversidad y calidad de los sitios (alta perturbación, disturbio presente, baja productividad, presencia de especies exóticas como el bambú), por lo que se puede decir que estos ecotonos son discretos. Al respecto, Lieberman *et al.* (1996) mencionan que los ecotonos discretos son improbables cuando los factores ambientales son los principales determinantes de los patrones de la vegetación, en cambio son frecuentes cuando existe una fuerte influencia del disturbio (Martin *et al.*, 2007). Así, aunque en este estudio se encontró un control primario por parte de factores ambientales, son necesarios estudios más detallados sobre los efectos del disturbio en los ecotonos, ya que el disturbio podría estar jugando un papel determinante en la composición.

5. Patrón de bosques mesófilos y geomorfología

La mayoría de los bosques mesófilos identificados por fotointerpretación se encuentran sobre las lavas más antiguas del Cofre de Perote (CPI), conformadas por traquiandesitas y andesitas

basálticas, y sobre lavas del Campo Volcánico Monogenético de Xalapa (CVMX) compuesto por basaltos y andesitas. La única zona con litología sedimentaria dentro del área de distribución de los mesófilos presenta tal nivel de perturbación que difícilmente puede considerarse como un bosque mesófilo. Dada la similitud en la composición y edad de las lavas del área, no ha sido posible establecer comparaciones entre la distribución de los mesófilos y la litología, sin embargo, no se descarta el hecho de que la litología influye directamente sobre la vegetación, como se ha probado en otros trabajos (García-Aguirre *et al.*, 2010). Se consideran necesarios otros estudios en zonas con mayor variabilidad litológica para poder realizar comparaciones y determinar afinidades litológicas; además, se ha reportado que este tipo de vegetación puede encontrarse en una amplia variedad litológica (Rzedowski, 2006), lo que también sugiere que existan diferencias en las agrupaciones.

El patrón de distribución de los mesófilos determinado a partir del LME (Modelo Lineal de Efectos Mixtos) muestra que estos bosques tienden a tener una menor superficie sobre geoformas de pendientes suaves, inestables y con altos porcentajes de cubiertas culturales, es decir, sobre la mayoría de las geoformas. Esto demuestra, por una parte, el carácter restringido de su distribución y, por la otra, los posibles efectos del disturbio, ya que al ser un ecosistema frágil y con altas tasas de cambio de uso de suelo, su patrón de distribución puede estar limitado a las zonas más inaccesibles donde no ha sido transformado, como es el caso de las laderas modeladas e intensamente modeladas del Cofre de Perote.

De manera general, la mayoría de los sitios de muestreo se encontraron sobre las laderas lávicas del Cofre de Perote. A detalle, el ecotono de *C. lusitanica* y *Alnus* sp. y los bosques de *C. tropicalis* y *Q. delgadoana* se concentraron en los valles incididos, mientras que en las terrazas aluviales se encontraron los bosques de *C. tropicalis* y *P. serotina*. El ecotono de *Alchornea* sp. y *Liquidambar* sp. y los cafetales se ubicaron en el depósito de avalancha, aunque la cantidad de sitios de muestreo no se puede considerar evidencia suficiente para afirmar que existe una relación entre la geoforma y estos tipos de bosques que no sea causada por la altitud. Esto es consistente con el árbol de clasificación, en el cual se determina que el ecotono de *C. lusitanica* y *Alnus* sp. y los bosques de *C. tropicalis* y *Q. delgadoana* se ubican en zonas con una alta energía del relieve, mientras El ecotono de *Alchornea* sp. y *Liquidambar* sp. y los cafetales se encuentran en las zonas más bajas. Adicionalmente el depósito de avalancha del Cofre de Perote también se caracteriza por tener una baja energía del relieve, lo que puede explicar que estas agrupaciones presenten un mayor impacto por parte de las actividades humanas. Las cubiertas culturales se caracterizaron por una alta afinidad con las terrazas y planicies aluviales, lo que puede ser indicativo de que el impacto cultural sea una causa de que los bosques de *C. tropicalis* y *P. serotina* tengan menor diversidad y equitabilidad que los bosques de *C. tropicalis* y *Q. delgadoana*.

Se pueden determinar geoformas en las que sería más probable encontrar cada tipo de agrupación a partir de la clasificación supervisada de la imagen Landsat, de las reglas de clasificación por altitud y energía del relieve, y de la ubicación de los sitios de muestreo, lo cual es una manera de definir hábitats biofísicos discretos de forma más natural que en los casos en los que solo se considera la cubierta del suelo, que pueden ser empleadas para la predicción de la distribución de especies en zonas con las mismas características ambientales (Velázquez *et al.*, 2003). El ecotono de *C. lusitanica* y *Alnus* sp., que se encuentra en zonas de gran altitud y energía del relieve, se puede presentar en la parte alta de los valles incididos, dentro del intervalo altitudinal encontrado para los bosques mesófilos de montaña (1,200-2,300 msnm), y en las partes más abruptas a altitudes intermedias, es decir, en las laderas lávicas intensamente modeladas del Cofre de Perote. Inmediatamente debajo, los bosques de *C. tropicalis* y *Q. delgadoana* se pueden encontrar en las laderas lávicas con cualquier nivel de modelado y en la parte intermedia de los valles incididos, siempre que la energía del relieve no supere los 66 m. A menor altitud se encuentran los bosques de *C. tropicalis* y *P. serotina* en la parte más baja de las laderas lávicas modeladas del Cofre de Perote, en los derrames lávicos del CVMX, sobre el depósito de avalancha, el talud aluvial y en algunas de las terrazas aluviales que se encuentran inmersas en las laderas lávicas. Mientras que en las zonas más bajas del intervalo se encuentran los cafetales y el ecotono de *Alchornea* sp. y *Liquidambar* sp. sobre las geoformas del CVMX, es decir, sobre derrames lávicos, laderas lávicas tendidas, el lomerío de ignimbrita y las terrazas aluviales más grandes de la zona de estudio. Estas dos agrupaciones tuvieron un alto porcentaje de confusión entre sí en la clasificación por reglas de altitud y energía del relieve, aunque en la clasificación supervisada el ecotono se ubica en zonas más altas que los cafetales, sin embargo son necesarios más sitios de muestreo para poder comprobar esta tendencia.

Conclusiones

- La geología del área de estudio está mejor representada por las formaciones derivadas de la actividad volcánica del Cuaternario, de la cual dominan los productos de la primera fase (de construcción) del Cofre de Perote, compuestos por traquiandesitas, y de la cuarta fase (destruccionista), que conforman un amplio depósito de avalancha.
- La geomorfología del área es muy diversa aunque predominan las laderas lávicas modeladas del Cofre de Perote. Las geoformas de origen exógeno más importantes son los valles incididos, que cubren el 15% del territorio, seguidos de los depósitos de avalancha del Cofre de Perote y el Campo Volcánico Monogenético de Xalapa, y del abanico de derrubios de Las Cumbres.
- El área de estudio es predominantemente forestal (61% de la superficie total). La cubierta de origen cultural más representativa por su superficie fue el pastizal inducido, mientras que la cubierta dominante de origen natural fue el bosque mesófilo de montaña.
- Las cubiertas forestales poseen fragmentos más irregulares, grandes y con mayor superficie dentro de áreas núcleo que las cubiertas culturales, sin embargo la irregularidad de los fragmentos aumenta el efecto de borde y la formación de corredores angostos y largos.
- El patrón de uso del suelo es agrícola, es decir, que las cubiertas culturales se asientan cerca o sobre sitios de productividad primaria alta, lo que ocasiona que estos sitios posean regímenes de disturbio altos por tiempos prolongados. Sin embargo, se pueden encontrar fragmentos con cubiertas culturales en áreas de riesgo o de baja productividad, contradiciendo lo que sería una distribución adecuada al tipo de actividades que se desarrollan.
- Los BMM identificados por fotointerpretación poseen valores negativos de LME sobre un gran número de geoformas (derrames lávicos, laderas lávicas tendidas, lomerío de ignimbrita, conos de escoria y depósitos de avalancha), lo que denota su carácter restringido.
- Se identificaron cinco agrupaciones: a) bosque de *Carpinus tropicalis* y *Quercus delgadoana*, b) bosque de *Carpinus tropicalis* y *Prunus serotina*, c) ecotono de *Cupressus lusitanica* y *Alnus* sp., d) ecotono de *Alchornea* sp. y *Liquidambar* sp. y e) cafetales.
- Los bosques de *C. tropicalis* y *Q. delgadoana* y los de *C. tropicalis* y *P. serotina* son los más diversos, equitables y similares a un bosque mesófilo *sensu stricto*. Los ecotonos son discretos, poco diversos y de variable estado de conservación. Mientras que los cafetales son un agroecosistema bajo diversos tipos de sistemas de producción de gran importancia para la conservación de las especies de los bosques mesófilos.
- De todas las variables empleadas en el análisis (altitud, pendientes, energía del relieve, insolación, densidad del drenaje, densidad de caminos, área, perímetro, forma SHAPE y PARA, número de áreas núcleo, superficie en áreas núcleo, Índice de Áreas Núcleo, Índice de

Conectividad y distancia Euclidiana al vecino más cercano), sólo la altitud y la energía del relieve tuvieron efectos significativos en la composición de las agrupaciones.

- Se definieron tres pisos altitudinales con las reglas de clasificación: 1) 2,300 a 1,885 msnm (ecotono de *C. lusitanica* y *Alnus* sp. y bosques de *C. tropicalis* y *Q. delgadoana*); 2) 1,885 a 1,388 msnm (bosques de *C. tropicalis* y *P. serotina*); y 3) 1,388 a 1,200 msnm (ecotono de *Alchornea* sp y *Liquidambar* sp.).
- La energía del relieve explica la distribución del ecotono de *C. lusitanica* y *Alnus* sp. en zonas más escarpadas, mientras que los bosques de *C. tropicalis* y *Q. delgadoana* se ubican en zonas con menor desnivel.
- Los bosques de *C. tropicalis* y *Q. delgadoana* son considerados como los BMM con mejor estado de conservación. Se encuentran en un intervalo altitudinal alto y, por lo mismo, alejado de fuentes de disturbio relacionadas con las actividades agrícolas y pecuarias.
- Los bosques de *C. tropicalis* y *P. serotina* se encuentran perturbados, pero aún conservan las características de un BMM. Se encuentran a un intervalo altitudinal próximo a fuentes de disturbio importantes, lo que disminuye la diversidad.
- Los ecotonos y cafetales tienen muy baja diversidad, sin embargo, se considera que reducen el contraste entre los BMM y las cubiertas culturales, por lo que son importantes para la conservación de los BMM.

Trabajos citados

- 52 North Initiative. 2007. "ILWIS 3.4 Open - Integrated Land and Water Information System." <http://52north.org>.
- Alcántara, O., I. Luna y A. Velázquez. 2002. Altitudinal distribution patterns of Mexican cloud forest based upon preferential characteristic genera. *Plant Ecology*, **161**: 167-174.
- Anderson, M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, **26**: 32-46.
- Arriaga, L., J.M. Espinoza, C. Aguilar, E. Martínez, L. Gómez y E. Loa. 2000. *Regiones terrestres prioritarias de México*. México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Bakker, M., G. Govers, C. Kosmas, V. Vanacker, K. van Oost y M. Rounsevell. 2005. Soil erosion as Driver of Land-Use Change. *Agriculture Ecosystem and Environment* **105**: 467-481.
- Begon, M., J. Harper y C. Townsend. 2006. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. 4. UK: Blackwell Scientific Publications.
- Bloom, A. 1991. *Geomorphology. A systematic analysis of Late Cenozoic landforms*. New Jersey: Prentice-Hall, Inc.
- Borja-Castañeda, Esther, Ivonne Carrillo-Dewar y Vitalia López-Decluir. 1995. *Veracruz: cifras y perfiles 1970-1990*. Vols. Vol. III Las actividades productivas, Tomo 1 Sector agropecuario y forestal. Xalapa, Veracruz: IIESES Universidad Veracruzana.
- Boutin, S. y D. Hebert. 2002. Landscape Ecology and Forest Management: Developing an Effective Partnership. *Ecological Application* **12**: 390-397.
- Brieman, L., J. Friedman, R. Olshen y C. Stone. 1984. *Classification and regression trees*. USA: Chapman & Hall.
- Burel, F. y J. Baudry. 2003. *Landscape Ecology: concepts, methods and applications*. USA: Science Publishers, Inc..
- Burgos, A. y M. Maass. 2004. Vegetation change associated with land-use in tropical dry forest areas of Western Mexico. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **104**: 475-481.
- Campos, A. 2004. Effects of subsistence farming system on soil surface CO₂-C flux on Cofre de Perote volcano slopes, Veracruz (Mexico). *Forest Ecology and Management* **199**: 273-282.
- Cano-Santana, Z. y J. Meave. 1996. Sucesión primaria en derrames volcánicos: el caso del Xitle. *Ciencias* **41**: 56-68.
- Carrasco-Núñez, G., L. Siebert, R. Díaz-Castellón, L. Vázquez-Selem y L. Capra. 2010. Evolution and hazards of a long-quietest compound shield-like volcano: Cofre de Perote, Eastern Trans-Mexican Volcanic Belt. *Journal of Volcanology* **197**: 209-224.
- Carrasco-Núñez, G., R. Díaz-Castellón, L. Siebert, B. Hubbard, M.F. Sheridan y S.R. Rodríguez-Elizarrarás. 2006. Multiple edifice-collapse events in the Eastern Mexican Volcanic Belt: the role of sloping substrate and implications for hazard assessment. *Journal of Volcanology and Geothermal Research* **158**: 151-176.
- Caswell, H. 1976. Community Structure: a neutral model analysis. *Ecological Monographs* **46**: 327-354.
- Cayuela, L., D.J. Golicher y J.M Rey-Benayas. 2006. The Extent, Distribution, and Fragmentation of Vanishing Montane Cloud Forest in the Highland of Chiapas, México. *Biotropica* **38**: 544-554.
- Challenger, A. y J. Soberón. 2008. Los ecosistemas terrestres. Vol. I Conocimiento actual de la biodiversidad. En *Capital Natural de México*, por J. Sarukhán, 87-108. México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- 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.
- Churchill, S., E. Balslev, E. Forero y J. Luteyn. 1995. *Biodiversity and conservation of neotropical montane forest*. New York, USA: The New York Botanical Garden.
- Collinge, S. 1998. *Ecology of Fragmented Habitats*. USA: The John Hopkins University Press.
- CONABIO. 1998. *La Diversidad Biológica de México: Estudio de País*. DF, México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Concha-Dimas, A., M. Cerca, S.R. Rodríguez-Elizarrarás y R.J. Watters. 2005. Geomorphological evidence of the influence of pre-volcanic basement structure on emplacement and deformation of volcanic edifices at the Cofre the Perote-Pico de Orizaba chain and implications for avalanche generation. *Geomorphology* **72**: 19-39.
- Connell, J. 1979. Intermediate-disturbance Hypothesis. *Science* **204**: 1345.
- Corenblit, D., A. Gurnell, J. Steiger y E. Tabacchi. 2008. Reciprocal Adjustments Between Landforms and Living Organism: Extended Geomorphic Evolutionary Insights. *Catena* **73**: 261-273.
- Coyne, J. y H. Orr. 2004. *Speciation*. Sunderland, USA: Sinauer Associates.

- Cruz-Angón, A., F. Escobar-Sarria, P. Gerez-Fernández, M. Muñiz-Castro, F. Ramírez-Ramírez y G. Williams-Linera. Centro de Veracruz. 2010. En *El Bosque Mesófilo de Montaña en México: Amenazas y oportunidades para su conservación y manejo sostenible*, por CONABIO. México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Cruz-Márquez, U., C. López-Binnqüist y P. Negreros-Castillo. 2011. Una especie multiusos del trópico mexicano *Trema micrantha* (L.) Blume. *Ciencias* **101**: 16-22.
- Csorba, P. 2010. Anthropogenic geomorphology and landscape ecology. En *Anthropogenic Geomorphology*, por J. Szabó, L. Dávid y D. Lóczy. Hungary: Springer.
- Dawkins, R. 1983. *The Extended Phenotype: The Gene as the Unit of Selection*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Díaz-Castellón, R., G. Carrasco-Núñez y A. Álvarez-Manilla. 2008. Mechanical instability quantification of slopes at Cofre de Perote volcano, eastern Mexico. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* **72**: 187-201.
- Doornakamp, J. y C. King. 1971. *Numerical Analysis in Geomorphology: an introduction*. UK: Edward Arnold.
- Dormann, C., O. Schweiger, I. Augenstein, R. Bailey, G. de Blust, R. De Filippi, M. Frenzel, F. Hendrickx, F. Herzog, S. Klotz, J. Liira, J.P. Maelfait, T. Schmidt, M. Speelmans, W. van Wingerden y M. Zobel. 2007. Effects of Landscape Structure and Land-Use Intensity on Similarity of Plant and Animal Communities. *Global Ecology and Biogeography* **16**: 774-787.
- Echeverría, C., A. Newton, A. Lara, J.M. Rey-Benayas y D. Coomes. 2007. Impacts of Forest Fragmentation on Species Composition and Forest Structure in the Temperate Landscape of Southern Chile. *Global Ecology and Biogeography* **16**: 426-439.
- Ellis, E., K. Baerenklau, R. Marcos-Martínez y E. Chávez. 2010. Land use/land cover change dynamics and drivers in a low-grade marginal coffee growing region of Veracruz, Mexico. *Agroforestry Systems* **80**: 61-84.
- ESRI. 2006. "ArcMap 9.3." Redlands, California: Environmental Research Institute, Inc.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **34**: 487-515.
- Faith, D., P. Minchin y L. Belbin. 1987. Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. *Vegetatio* **69**: 57-68.
- Farina, A. 2010. *Ecology, Cognition and Landscape*. New York, USA: Springer-Verlag.
- . 1998. *Principles and Methods in Landscape Ecology*. UK: Chapman & Hall.
- Farshad, A. y N. Barrera-Bassols. 2003. Historical anthropogenic land degradation related to agricultural systems: case studies from Iran and Mexico. *Geografiska Annaler. Series A, Physical Geography* **85**: 277-286.
- Fischer, J. y D. Lindenmayer. 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography* **16**: 265-280.
- Fukami, T. 2010. Community assembly dynamics in space. En *Community Ecology: processes, models and applications*, por H. Verhoef y P. Morin. NY, USA: Oxford University Press.
- Galicia, L., E. Zarco-Arista, K. Mendoza-Robles, J. Palacio-Prieto y A. García-Romero. 2008. Land use/cover, landforms and fragmentation patterns in a tropical dry forest in the southern Pacific region of Mexico. *Singapore Journal of Tropical Geography* **29**: 137-154.
- García-Aguirre, M.C., M.A. Ortiz, J.J. Zamorano y Y. Reyes. 2007. Vegetation and landform relationship at Ajusco volcano Mexico, using a geographic information system (GIS). *Forest Ecology and Management* **239**: 1-12.
- García-Aguirre, M.C., R. Álvarez, R. Dirzo, M. Ortiz y M. Mah-Eng. 2010. Delineation of biogeomorphic land units across a tropical natural and humanized terrain in Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Geomorphology* **121**: 245-256.
- García-Franco, J., G. Castillo-Campos, K. Mehlreter, M.L. Martínez y G. Vázquez. 2008. Composición florística de un bosque mesófilo del centro de Veracruz, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **83**: 37-52.
- Geissert, D. 1994. Cartografía, génesis y restricciones al uso de los suelos de origen volcánico de la región natural Cofre de Perote, Veracruz, México. Informe final Proyecto CONACYT No. 0796-N9110. Instituto de Ecología, A.C., Veracruz, México.
- Gómez-Pompa, A. y R. Dirzo. 1995. *Reservas de la biosfera y otras áreas naturales protegidas de México*. Edición digital: Conabio 2006. México: Instituto Nacional de Ecología, SEMARNAP y Conabio.
- Gómez-Tagle, A. y Y. Chávez-Huerta. 2004. Cálculo de la distribución espacial de la insolación potencial en el terreno empleando MDE en un ambiente SIG. *Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía UNAM* **55**: 7-22.
- González-Mercado, E. 2005. El vulcanismo monogenético de la región de Xalapa, Veracruz. Geomorfología, petrología y génesis. Tesis de Maestría (Ciencias de la Tierra). Instituto de Geología, UNAM.
- Gould, S. 1985. The paradox of the first tier: an agenda for paleobiology. *Paleobiology* **11**: 2-12.

- Gunderson, L. 2000. Ecological Resilience - In Theory and Application. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **31**: 425-439.
- Haila, Y. 2002. A Conceptual Genealogy of Fragmentation Research: from Island Biogeography to Landscape Ecology. *Ecological Applications* **12**: 321-334.
- Halffter, G., C. Moreno y E. Pineda. 2001. *Manual para la evaluación de la biodiversidad en Reservas de la Biosfera*. España: CYTED, ORCYT-UNESCO y Sociedad Entomológica Aragonesa.
- Hall, O., G. Hay, A. Bouchard y D. Marceau. 2004. Detecting dominant landscape objects through multiple scales: an integration of object specific methods and watershed segmentation. *Landscape Ecology* **19**: 59-76.
- Hengl, T. y H. Reuter. 2009. *Geomorphometry: concepts, software, applications*. UK: Elsevier.
- Hernández-Martínez, G. 2008. *Clasificación agroecológica*. En *Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz: biodiversidad, manejo y conservación*, por R. Manson, V. Hernández-Ortiz, S. Gallina, & K. Mehlreter. México: INECOL e INE-SEMARNAT.
- Hilty, J., W. Lidicker y A. Merenlender. 2006. *Corridor ecology: the science and practice of linking landscapes for biodiversity conservation*. USA: Island Press.
- Hubbell, S. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. NJ, USA: Princeton University Press.
- Hudson, P., R. Colditz y M. Aguilar-Robledo. 2006. Spatial relations between floodplain environments and land use - land cover of a large lowland tropical river valley: Pánuco Basin, México. *Environmental Management* **38**: 487-503.
- Huggett, R.J. 2003. *Fundamentals of Geomorphology*. UK: Routledge.
- Hurlbert, S. 1971. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology* **52**: 577-586.
- Huston, M.A. 2005. The Three Phases of Land-Use Change: Implications for Biodiversity. *Ecological Applications* **15**: 1864-1878.
- INEGI. 2011. *Censo Agropecuario 2007. Censo agrícola, ganadero y forestal*. http://www.inegi.org.mx/est/contenidos/proyectos/Agro/ca2007/Resultados_Agricola/default.aspx (accessed Marzo 19, 2012).
- . 2012. *México en cifras. Información nacional, por entidad federativa y municipios*. <http://www.inegi.org.mx/sistemas/mexicocifras/> (accessed Marzo 14, 2012).
- . 2011 *Tipos de climas de Veracruz-Llave*. <http://mapserver.inegi.org.mx/geografia/espanol/estados/ver/clim.cfm?c=444&e=13> (accessed octubre 25, 2012).
- Jentsch, A., M.J. Steinbauer, M. Alt, V. Retzer, C. Buhk y C. Beierkuhnlein. 2012. A systematic approach to relate plant-species diversity to land use diversity across landscapes. *Landscape and Urban Planning* **107**: 236-244.
- Jules, E.S. y P. Shahani. 2003. A Broader Ecological Context to Habitat Fragmentation: Why Matrix Habitat is More Important than We Thought. *Journal of Vegetation Science* **14**: 459-464.
- Kopecký, K., J. Dostálek y T. Frantík. 1995. The use of the deductive method of syntaxonomix classification in the system of vegetational units of the Braun-Blanquet approach. *Vegetatio*, **117**: 95-112.
- Krebs, C. 1972. *Ecology*. USA: Harper & Row.
- Laurance, W. 2004. Forest-Climate Interactions in Fragmented Tropical Landscapes. *Philosophical Transactions: Biological Sciences* **359**: 345-352.
- Laurance, W. 2008. Theory Meets Reality: How Habitat Fragmentation Research has Transcended Island Biogeographic Theory. *Biological Conservation* **141**: 1731-1744.
- Lieberman, D., M. Lieberman, R. Peralta y G. Hartshorn. 1996. Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology* **84**: 137-152.
- Lóki, J. 2010. Agriculture: crop cultivation and horticulture." In *Anthropogenic geomorphology*, by J. Szabó, L. Dávid, & D. Lóczy. Hungary: Springer.
- López-Gómez, A., G. Williams-Linera y R. Manson. 2008. Tree species diversity and vegetation structure in shade coffee farms in Veracruz, Mexico. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **124**: 160-172.
- Lu, D., M. Batistella, E. Moran y E. Miranda. 2008. A comparative study of Landsat TM and SPOT HRG images for vegetation classification in the Brazilliam Amazon. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing* **74**: 311-321.
- Ludwig, J. y J. Reynolds. 1988. *Statistical Ecology: a primer on methods and computing*. USA: Wiley-Interscience Publication.
- Lugo-Hubp, J. 2011. *Diccionario geomorfológico*. México: Instituto de Geografía, UNAM.
- Luna, I., O. Alcántara, D. Espinosa y J. Morrone. 1999. Historical relationships of the Mexican Cloud Forest: A Preliminary Vicariance Model Applying Parsimony Analysis of Endemicity to Vascular Plant Taxa. *Journal of Biogeography* **26**: 1299-1305.

- Luna-Vega, I., O. Alcántara-Ayala, C. Ruiz-Jiménez y R. Contreras-Medina. 2006. *Composition and structure of humid montane oak forest at different sites in central and eastern Mexico*. En *Ecology and conservation of neotropical montane Oak forest*, por M. Kapelle. Berlín, Germany: Springer-Verlag.
- Magurran, A., 2004. *Measuring biological diversity*. UK: Blackwell Publishing.
- Manson, R., A. Contreras y F. López-Barrera. 2008. *Estudios de la biodiversidad en cafetales*. En *Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz: biodiversidad, manejo y conservación*, por R. Manson, V. Hernández-Ortiz, S. Gallina, & K. Mehlreter. México: INECOL e INE-SEMARNAT.
- Martin, P., R. Sherman y T. Fahey. 2007. Tropical montane forest ecotones: climate gradients, natural disturbance, and vegetation zonation in the Cordillera Central, Dominican Republic. *Journal of Biogeography* **34**: 1792-1806.
- Maus, P. 1996. *Guidelines for the use of digital imagery for vegetation mapping*. Washington: US Department of Agriculture.
- McGarigal, K., S. Cushman and E. Ene. 2012. *FRAGSTATS v4: Saptial Pattern Analysis Program for Categorical and Continuous Maps*. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst. <http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html>.
- Miller, A. 1997. Dissecting Global Diversity Patterns: Examples from the Ordovician Radiation. *Annual Review of Ecology and Systematics* **28**: 85-104.
- Minchin, P. 1987. An evaluation of the relative robustness of techniques for ecological ordination." *Vegetatio* **69**: 89-107.
- Miranda, F. 1947. Estudios sobre la vegetación de México -V. Rasgos de la vegetación en la Cuenca del Río de las Balsas. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* **8**: 95-113.
- Miranda, F. y E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **28**: 29-179.
- Montoya, Y. 2008. Dinámica del uso del suelo y la fragmentación del bosque de pino con aile del volcán Cofre de Perote (1970-2003). Tesis de Maestría (Geografía). Facultad de Filosofía y Letras. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Mueller-Dombois, D. y H. Ellenberg. 1974. *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. Wiley, Chichester.
- Muñoz-Villers, L. y J. López-Blanco. 2008. Land use/cover changes using Landsat TM/ETM images in a tropical and biodiverse mountainous area of central-eastern Mexico. *International Journal of Remote Sensing* **29**: 71-93.
- Murcia, C. 1995. Edge Effects in Fragmented Forests: Implications for Conservation. *Trends in Ecology and Evolution* **10**: 58-62.
- Nagendra, H. 2002. Opposite trends in response for the Shannon and Simpson indices of landscapes diversity. *Applied Geography* **22**: 175-186.
- Ornelas, J.F., E. Ruíz-Sánchez y V. Sosa. 2010. Phylogeography of Podocarpus matudae (Podocarpaceae): pre-Quaternary relicts in northern Mesoamerican cloud forest. *Journal of Biogeography* **37**: 2384-2396.
- Ortega-Huerta, M.A. 2007. Fragmentation patterns and implications for biodiversity conservation in three biosphere reserves and surrounding regional environments, northeastern Mexico. *Biological Conservation* **134**: 83-95.
- Peet, R. 1974. The measurement of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **5**: 285-307.
- Persson, A., O. Olsson, M. Rundlöf y H. Smith. 2010. Land use intensity and lanscape complexity -Analysis of landscape characteristics in an agricultural region in Southern Sweden. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **136**: 169-176.
- Pickett, S. y P. White. 1985. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamic*. California, USA: Academic Press.
- Piperno, D. 2006. Quaternary environmental history and agricultural impact on vegetation in Central America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **93**: 274-296.
- Pohlman, C.L., S.M. Turton y M. Goosem. 2007. Edge Effects of Linear Canopy Openings on Tropical Rainforest Understory Microclimate. *Biotropica* **39**: 62-71.
- Raven, P. y D. Axelrod. 1974. Angiosperm Biogeography and Past Continental Movements. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **61**: 539-673.
- Reinhardt, L., D. Jerolmack, B. Cardinale, V. Vanacker y J. Wright. 2010. Dynamic Interactions of Life and Its Landscape: Feedbacks at the Interface of Geomorphology and Ecology. *Earth Surface Processes and Landforms* **35**: 78-101.
- Rejmanek, M., R. Haagerova y J. Haager. 1982. Progress of plant succession on the Paricutin Volcano: 25 years after activity ceased. *American Midland Naturalist* **108**: 194-198.
- Rincón Gutiérrez, A. 2007. Estructura y composición florística de los bosques tropicales húmedos de montaña de Santa Cruz Tepetotutla, Oaxaca, México. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.

- Rodríguez-Elizarrarás, S.R. 2005. Geology of Las Cumbres Volcanic Complex, Puebla and Veracruz states, Mexico. *Revista Mexicana de ciencias Geológicas* **22**: 181-199.
- Rodríguez-Elizarrarás, S.R., W. Morales-Barrera, P. Layer y E. González-Mercado. 2010. A quaternary monogenetic volcanic field in the Xalapa region, eastern Trans-Mexican Volcanic Belt: geology, distribution and morphology of the volcanic vents. *Journal of Volcanology and Geothermal Research* **197**: 149-166.
- Rodríguez-Vargas, J. 2010. Edad y caracterización sedimentológica de los depósitos recientes de avalancha y flujo de escombros del volcán Cofre de Perote, Veracruz, México. Tesis de Maestría (Ciencias de la Tierra). Centro de Geociencias, Campus Juriquilla, UNAM.
- Roering, J. 2008. How Well can Hillslope Evolution Models 'Explain' Topography? Simulating Soil Production and Transport Using High-resolution Topographic Data. *Geological Society of America Bulletin* **120**: 1248-1262.
- Royer, P.D., N.S. Cobb, J.C. Michael, H. Cho-Ying, D.D. Breshears, H.D. Adams y J. Camilo-Villegas. 2011. Extreme climatic event-triggered overstorey vegetation loss increases understorey solar input regionally: primary and secondary ecological implications. *Journal of Ecology* **99**: 714-723.
- Rzedowski, J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botánica Mexicana* **35**: 25-44.
- . 2006. Vegetación de México. Versión digital 1. CONABIO. http://www.conabio.gob.mx/institucion/centrodoc/doctos/vegetacion_de_mexico.html.
- Scariot, A. 1999. Forest Fragmentation Effects on Palm Diversity in Central Amazonia. *Journal of Ecology* **87**: 66-76.
- SCT. 2010. Inventario de Bancos de Materiales. Centro S.C.T. Veracruz, Unidad General de Servicios Técnicos, Secretaria de Comunicaciones y Transportes, México.
- SEDENA. 2011. *Espacios Naturales Protegidos*. <http://www.veracruz.gob.mx/medioambiente/> (accessed 11 21, 2011).
- SEMARNAT. 2006. *El Medio Ambiente en México 2005: en resumen*. DF, México: SINIARN y PNUMA (ONU).
- . 2005. *Informe de la situación del medio ambiente en México; compendio de estadísticas ambientales*. SEMARNAT y PNUMA.
- . 2012. *Ordenamientos ecológicos decretados*. Dirección General de Política Ambiental e Integración Regional y Sectorial. <http://www.semarnat.gob.mx/temas/ordenamientoecologico/Paginas/ODEcretados.aspx> (accessed 11 8, 2012).
- . 2007. *Síntesis de prensa nacional. Síntesis del 31 de mayo de 2007*. www.semarnat.gob.mx/informacionambiental/.
- SIAP. 2010. *Resumen Municipal Pecuário*. Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera. SAGARPA. http://www.siap.sagarpa.gob.mx/index.php?option=com_wrapper&view=wrapper&Itemid=373 (accessed Marzo 26, 2012).
- Siebert, L. y G. Carrasco-Núñez. 2002. Late-Pleistocene to Precolumbian behind-the-arc mafic volcanism in the Eastern Mexican Volcanic Belt; implications for future hazards." *Journal of Volcanology and Geothermal Research* **115**: 179-205.
- Slaymaker, D. 2003. Using georeferencial large-scale aerial videography as a surrogate for ground validation data. En *Remote sensing for forest environments: concepts and case studies*, por M.A. Wulder, & S.E. Franklin. Kluwier Hardbound.
- Slaymaker, O. 2007. The Potential Contribution of Geomorphology to Tropical Mountain Development: the Case of the MANRECUR Project. *Geomorphology* **87**: 90-100.
- Sütő, L. 2010. Mining: extraction of fossil fuels. En *Anthropogenic geomorphology*, por J. Szabó, L. Dávid, & D. Lóczy. Hungary: Springer.
- Tapia-Varela, G. y J. López-Blanco. 2002. Mapeo geomorfológico analítico de la porción central de la Cuenca de México: unidades morfogenéticas a escala 1:100,000. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* **19**: 50-65.
- Toledo, T. 2009. El Bosque de Niebla. *Biodiversitas (CONABIO)* **83**: 1-6.
- Toledo, V.M. y M. Ordóñez. 1996. *Mapa: Zonas Ecológicas, obtenido del proyecto "Diagnóstico de los Escenarios de la Biodiversidad de México a través de un Sistema de Información Eco-geográfico"*. DF, México: INE-UNAM-CONABIO.
- Tóth, C. 2010. Agriculture: grazing lands and other grasslands. En *Anthropogenic geomorphology*, por J. Szabó, L. Dávid, & D. Lóczy. Hungary: Springer.
- Turner, M., S.M. Pearson, P. Bolstad y D.N. Wear. 2003. Effects of Land-cover Change on Spatial Pattern of Forest Communities in the Southern Appalachian Mountains, USA. *Landscape Ecology* **18**: 449-464.
- Turner, M.G., R.H. Gardner y R.V. O'Neill. 2001. *Landscape Ecology in Theory and Practice*. New York, USA: Springer-Verlag Inc.
- Urban, M. y M. Daniels. 2006. Exploring the Links Between Geomorphology and Ecology. *Geomorphology* **77**: 203-206.

- UV. 2009. *Programa de Manejo del Parque Nacional Cofre de Perote*. Universidad Veracruzana y Colegio Profesional de Biólogos del Estado. <http://www.uv.mx/cofrep/>.
- Vanacker, V., M. Vanderschaeghe, G. Govers, E. Willems, J. Poesen, J. Deckers y B. De Bievre. 2003. Linking Hydrological, Infinite Slope Stability and Land Use Change Models Through GIS for Assessing the Impact of Deforestation on Landslide Susceptibility in High Andean Watersheds. *Geomorphology* **52**: 299-315.
- Velázquez, A., G. Bocco, F. Romero y A. Pérez-Vega. 2003. A landscape perspective on biodiversity conservation: the case of Central Mexico. *Mountain Research and Development* **23**: 240-246.
- Verburg, P. y Y. Chen. 2000. Multiscale characterization of land-use patterns in China. *Ecosystems* **3**: 369-385.
- Verhoef, H. y P. Morin. 2010. Introduction. En *Community Ecology: processes, model and applications*, por H. Verhoef, & P. Morin. NY, USA: Oxford University Press.
- Villaseñor, J. 2010. *El bosque húmedo de montaña en México y sus plantas vasculares: catálogo florístico-taxonómico*. México, D.F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Conservación de la Biodiversidad-Universidad Nacional Autónoma de México.
- Vogt, K., M. Grove, H. Asbjornsen, K. Maxwell, D. Vogt, R. Sigurdardóttir, B. Larson, L. Schibli y M. Dove. 2004. Linking social and ecological scales for natural resource management. En *Integrating landscape ecology into natural resource management*, por J. Liu, & W. Taylor. Cambridge University Press.
- Wali, M. 1999. Ecological succession and the Rehabilitation of Disturbed Terrestrial Ecosystems. *Plant and Soil* **213**: 195-220.
- Wiens, J.A., B. van Horne y B.R. Noon. 2004. Integrating landscape structure and scale into natural resource management. En *Integrating Landscape Ecology into Natural Resource Management*, por J. Liu, & W.W. Taylor, 23-67. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Wilkinson, B. y B. McElroy. 2007. The Impact of Human on Continental Erosion and Sedimentation. *GSA Bulletin* **119**: 140-156.
- Williams-Linera, G. 2007. *El bosque de niebla del centro de Veracruz: ecología, historia y destino en tiempos de cambio climático*. INECOL-CONABIO.
- Williams-Linera, G., R. Manson y E. Isunza-Vera. 2002. La fragmentación del bosque mesófilo de montaña y patrones de uso del suelo en la región oeste de Xalapa, Veracruz, México. *Madera y Bosques* **8**: 73-89.
- Williams-Linera, G., V. Domínguez-Gastelú y M.E. García-Zúrita. 1998. Microenvironment and Floristics of Different Edges in a Fragmented Tropical Rainforest. *Conservation Biology* **12**: 1091-112.
- Wood, S. 2003. Thin Plate Regression Splines. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Statistical Methodology)* **65**: 94-114.
- Wu, J. y R. Hobbs. 2007. *Key Topics in Landscape Ecology*. New York, USA: Cambridge University Press.
- Yoo, K., R. Amundson, A. Heimsath y W. Dietrich. 2005. Process-based Model Linking Pocket Gopher (*Thomomys bottae*) Activity to Sediment Transport and Soil Thickness. *Geology* **33**: 917-920.
- Zar, J. 2010. *Biostatistical Analysis*. Quinta. USA: Prentice Hall.
- Zueng-Sang, C., H. Chang-Fu, J. Feei-Yu, H. Tsung-Hsin y S. I-Fang. 1997. Relations of soil properties to topography and vegetation in a subtropical rain forest in Southern Taiwan. *Plant Ecology* **132**: 229-241.
- Zuur, A., E. Ieno, N. Walker, A. Saveliev y G. Smith. 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. USA: Springer.

Anexo 1. Listado Florístico

Se listan solo los nombres de las familias de aquellos individuos que no pudieron ser identificados hasta género y fueron manejados como morfoespecies, los helechos arborescentes no fueron identificados, pero pertenecen al orden de las Cyatheaales.

GIMNOSPERMAS

Cupressaceae	<i>Cupressus lusitanica</i> Mill.
Pinaceae	<i>Abies religiosa</i> (Kumth) Schltdl. & Cham. <i>Pinus patula</i> Schiede ex Schltdl. & Cham. <i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl. <i>Pinus sp</i>
Podocarpaceae	<i>Podocarpus sp</i>

ANGIOSPERMAS

Liliopsida

Bromeliaceae	<i>Bromelia sp</i> <i>Tillandsia sp</i>
Musaceae	<i>Musa sp</i>
Poaceae	* Tribu: Banbusodeae

Magnoliopsida

Actinidiaceae	<i>Saurauia yasicae</i> Loes. <i>Sauravia sp</i>
Adoxaceae	<i>Viburnum tiliifolium</i> (Oerst.) Hemsl.
Altingiaceae	<i>Liquidambar sp</i>
Apocynaceae	
Araliaceae	<i>Oreopanax xalapensis</i> (Kunth) Dechet & Planch.
Asteraceae	<i>Eupatorium sp</i>
Betulaceae	<i>Alnus sp</i> <i>Carpinus tropicalis</i> (Donn.Sm.) Lundell.
Brunelliaceae	<i>Brunellia Mexicana</i> Standll.
Cannabaceae	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume
Celastraceae	

Compositae	<i>Roldana</i> sp <i>Vernonanthura</i> sp
Ericaceae	<i>Gautheria</i> sp
Euphorbiaceae	<i>Alchornea</i> sp
Fabaceae	<i>Cojoba</i> sp <i>Inga</i> sp
Fagaceae	<i>Quercus glabrescens</i> Benth. <i>Q. aff. lancifolia</i> Schltld. & Cham. <i>Q. delgadoana</i> S. Valencia, Nixon & L.M. Kelly <i>Q.</i> sp
Flacourtiaceae	<i>Casearia</i> sp <i>Xylosma</i> sp
Gesneriaceae	<i>Moussonia deppeana</i> (Schltld. & Cham.) Hanst.
Hypericaceae	<i>Vismia baccifera</i> (L.) Planch. & Triana
Lauraceae	<i>Persea</i> sp
Lobeliaceae	<i>Lobelia laxiflora</i> Kunth
Loranthaceae	<i>Strutanthus</i> sp
Magnoliaceae	<i>Magnolia schiedeana</i> Schltl.
Malvaceae	<i>Triumfetta</i> sp
Melastomataceae	<i>Conostegia</i> sp <i>Miconia</i> sp
Meliaceae	<i>Trichilia havanensis</i> Jacq. <i>Trichilia</i> sp
Moraceae	
Myrsinaceae	
Myrtaceae	<i>Eugenia</i> sp <i>Psidium</i> sp
Oleaceae	<i>Fraxinus</i> sp
Onagraceae	<i>Fuchsia microphylla</i> Kunth
Pentaphylacaceae	<i>Ternstroemia</i> sp
Piperaceae	<i>Piper</i> sp
Platanaceae	<i>Platanus</i> sp
Primulaceae	<i>Ardisia</i> sp <i>Rapanea</i> sp
Rhamnaceae	<i>Ceanothus depressus</i> Benth. <i>Rhamnus</i> sp
Rosaceae	<i>Eriobotrya</i> sp

	<i>Prunus serotina</i> Ehrh.
	<i>Prunus</i> sp
Rubiaceae	<i>Cephaelis elata</i> Sw.
	<i>Coffea</i> sp
	<i>Deppea</i> sp
	<i>Hamelia</i> sp
	<i>Hoffmannia excels</i> (Kunth) K.Schum.
	<i>Hoffmannia</i> sp
	<i>Randia</i> sp
Rutaceae	
Solanaceae	<i>Cestrum</i> sp
	<i>Solanum cervantesii</i> (Lag.)
	<i>S. erianthum</i> D.Don
	<i>S.</i> sp
Theaceae	
Verbenaceae	<i>Verbena</i> sp.
Winteraceae	<i>Drimys granadensis</i> L.f.

Anexo 2. Variables ambientales

Variables del relieve

Sitio	Agrupación	Altitud	Densidad de caminos	Densidad del drenaje	Energía del relieve	Pendiente	Insolación
1	E.ALCH/LIQ	1802	2.706088	2.012248	41	23	862299.688
2	E.ALCH/LIQ	1244	2.203762	1.740315	35	0	794816.813
3	CAFÉ	1318	4.792333	1.779917	23	4	788984.938
4	B.CAR/QUER	1973	3.403071	2.632632	55	48	681750.25
5	B.CAR/QUER	1926	4.773052	0.485031	50	37	719095.688
6	CAFÉ	1243	1.534984	2.478852	26	20	761375.938
7	B.CAR/QUER	2206	2.505473	1.719465	54	25	894693.313
8	B.CAR/QUER	2136	2.706699	1.781978	40	9	810028.188
9	B.CAR/PRUN	2030	3.266828	2.637018	57	10	886561.75
10	B.CAR/PRUN	1572	1.989755	0.519672	61	24	767534.625
11	B.CAR/PRUN	1407	4.406323	2.31848	3	0	833672.313
12	B.CAR/PRUN	1433	5.358716	1.085954	13	5	832001
13	B.CAR/PRUN	1426	3.506957	2.84992	11	0	838078.875
14	E.CUP/ALN	2140	1.567989	1.86365	72	28	725229.813
15	E.CUP/ALN	2030	2.209756	1.595978	92	32	787137.813
16	B.CAR/PRUN	1856	2.460002	2.143477	61	31	794765.5
17	E.CUP/ALN	1742	1.629151	2.942705	96	29	766094.5
18	CAFÉ	1167	0	1.931619	42	26	819007.688
19	CAFÉ	1269	6.627426	2.672453	26	14	783595.938
20	E.ALCH/LIQ	1368	1.172375	2.319039	39	9	776683.563
21	CAFÉ	1393	0.826932	1.878932	75	28	630542.125

Variables de la fragmentación

Sitio	AREA	PERIM	PARA	SHAPE	FRAC	CORE	NCORE	CAI	PROX	ENN	ECON
1	10778.4	1163800	108.0	28.0	1.36	7404.6	301	68.7	1386.7	50.0	94.8
2	2312.9	352400	152.4	18.3	1.34	1340.7	132	58.0	2526.4	50.0	92.8
3	10778.4	1163800	108.0	28.0	1.36	7404.6	301	68.7	1386.7	50.0	94.8
4	10778.4	1163800	108.0	28.0	1.36	7404.6	301	68.7	1386.7	50.0	94.8
5	10778.4	1163800	108.0	28.0	1.36	7404.6	301	68.7	1386.7	50.0	94.8
6	2312.9	352400	152.4	18.3	1.34	1340.7	132	58.0	2526.4	50.0	92.8
7	886.8	153200	172.8	12.8	1.32	451.3	50	50.9	88.2	50.0	89.1
8	10778.4	1163800	108.0	28.0	1.36	7404.6	301	68.7	1386.7	50.0	94.8
9	886.8	153200	172.8	12.8	1.32	451.3	50	50.9	88.2	50.0	89.1
10	10778.4	1163800	108.0	28.0	1.36	7404.6	301	68.7	1386.7	50.0	94.8
11	10778.4	1163800	108.0	28.0	1.36	7404.6	301	68.7	1386.7	50.0	94.8
12	34.5	8500	246.4	3.6	1.20	10.5	5	30.4	4206.3	160.1	97.1
13	10778.4	1163800	108.0	28.0	1.36	7404.6	301	68.7	1386.7	50.0	94.8
14	269.1	46300	172.0	7.0	1.26	132.1	24	49.1	63.9	50.0	77.1
15	25.8	6850	266.0	3.3	1.20	6.4	6	24.8	2076.8	75.0	98.4
16	30.9	11700	378.2	5.2	1.26	3.2	7	10.3	346.3	90.1	93.8
17	10778.4	1163800	108.0	28.0	1.36	7404.6	301	68.7	1386.7	50.0	94.8
18	10778.4	1163800	108.0	28.0	1.36	7404.6	301	68.7	1386.7	50.0	94.8
19	2312.9	352400	152.4	18.3	1.34	1340.7	132	58.0	2526.4	50.0	92.8
20	38.3	4200	109.8	1.7	1.08	25.4	1	66.5	7454.7	50.0	100.0
21	75.2	11200	149.0	3.2	1.17	36.8	3	49.0	0.5	670.8	81.5

Este documento fue editado e
impreso en los talleres de



“EXPERTOS EN IMPRESIÓN Y
ENCUADERNACIÓN DE DOCUMENTOS”
www.mitesis.mx

 01 800 841 39 47
copilco@mitesis.mx