



# UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

“ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN FLORÍSTICA DE LOS BOSQUES TROPICALES  
HÚMEDOS DE MONTAÑA DE SANTA CRUZ TEPETOTUTLA, OAXACA, MÉXICO”

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G O

P R E S E N T A :

ARMANDO ALBERTO RINCÓN GUTIÉRREZ

DIRECTOR DE TESIS: DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO

MÉXICO, D.F.

NOVIEMBRE DE 2007



Universidad Nacional  
Autónoma de México



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

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

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

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

1. Datos del alumno.

Autor.

Rincón

Gutiérrez

Armando Alberto

56732021

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

089552588

2. Datos del tutor.

Dr.

Jorge Arturo

Meave

Del Castillo

3. Datos del sinodal 1

M. en C.

Nancy Raquel

Mejía

Domínguez

4. Datos de sinodal 2

M. en C.

Irene

Sánchez

Gallén

5. Datos de sinodal 3

Biól.

Othón

Alcántara

Ayala

6. Datos de sinodal 4

M. en E.B.

Eduardo Alberto

Pérez

García

7. Datos de la tesis.

Estructura y composición florística de los bosques tropicales húmedos de montaña de Santa Cruz Tepetotutla, Oaxaca, México

105

2007

*A mi querido hijo y a la memoria de mi padre que tanto admiró la naturaleza de esta vida y que seguramente lo seguirá haciendo, donde quiera que esté*

*A mi madre y a Laura por su apoyo y comprensión*

*A todos los que en algún momento creyeron posible la culminación de esta tesis*

## **AGRADECIMIENTOS**

La realización de esta tesis fue posible gracias al financiamiento otorgado al Dr. Jorge A. Meave por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Estudio de la Biodiversidad (CONABIO) a través del Proyecto “Estudio de la Diversidad Florística en la Región de La Chinantla, Sierra Norte de Oaxaca” (clave FB063/P069/93).

Además, su culminación no hubiera sido posible sin el apoyo de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México, institución que me brindó un apoyo invaluable no sólo en infraestructura, material y conocimientos.

También se contó con el apoyo del antiguo Departamento de Biología, y posteriormente del Departamento de Ecología y Recursos Naturales de la Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

Agradezco a los revisores de la tesis por sus atinados comentarios y sugerencias que permitieron mejorar sustancialmente este trabajo: Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo (quién fungió como director de la tesis), M. en C. Nancy Raquel Mejía Domínguez, M. en C. Irene Sánchez Gallén, M. en Ecol. Bás. Eduardo Alberto Pérez García y Biól. Othón Alcántara Ayala.

Finalmente agradezco a los pobladores de Santa Cruz Tepetotutla por el permiso para realizar este trabajo en los terrenos de su comunidad y por la ayuda brindada durante el trabajo de campo.

## INDICE

<b>AGRADECIMIENTOS</b>	iv
<b>RESUMEN</b>	v
<b>ABSTRACT</b>	vi
<b>Capítulo 1: INTRODUCCIÓN</b>	1
1.1 Presentación	1
1.2 Zonación altitudinal de los BTHM	3
1.2.1 Factores ambientales	3
1.2.2 Clasificación	5
1.3 Estudio de los BTHM en México	7
1.4 Presentación del problema y objetivos	9
<b>Capítulo 2: REGIÓN DE ESTUDIO</b>	10
<b>Capítulo 3: MATERIAL Y MÉTODOS</b>	15
3.1 Selección de los sitios de muestreo	15
3.2 Nomenclatura de los bosques y zonificación altitudinal.	15
3.3 Muestreo de la vegetación	15
3.4 Análisis florístico y de diversidad	18
3.4.1 Composición florística	18
3.4.2 Riqueza y diversidad	18
3.5 Estructura cuantitativa	20
3.6 Histogramas de frecuencias diamétricas finas	21
3.7 Análisis de tendencias altitudinales	21
3.8 Clasificación de las comunidades	21
<b>Capítulo 4: RESULTADOS</b>	23
4.1 Riqueza florística	23
4.1.1. Distribución de la riqueza en clases diamétricas (estratos)	26

4.2 Patrones altitudinales de estructura	27
4.2.1 Densidad	27
4.2.1.1. Distribución de la densidad en clases diamétricas	28
4.2.2 Área Basal	29
4.3 Patrones altitudinales de diversidad	32
4.4 Importancia estructural de las especies por sitio	34
4.5 Variación florística altitudinal	38
4.6 Índices de similitud (diversidad beta)	41
<b>Capítulo 5: DISCUSIÓN</b>	44
5.1 Comparaciones de los bosques premontanos	47
5.2 Comparaciones de los bosques montanos bajos (MB)	50
5.2.1 Bosque MB de <i>Cyrilla racemiflora</i>	50
5.2.2 Bosque MB de <i>Oreomunnea</i>	52
5.2.3 Bosque MB de <i>Zinowiewia</i> sp.	55
5.2.4 Bosque MB de lauráceas	57
5.3 Comparación de los bosques montanos altos (MA)	59
5.3.1 Bosque MA de <i>Vaccinium-Weinmannia</i>	59
5.3.1 Bosque MA de <i>Quercus</i>	65
5.4 Relaciones de los bosques montanos húmedos de La Chinantla con los bosques mesófilos de México de otras regiones	67
<b>LITERATURA CITADA</b>	70
<b>APÉNDICES</b>	85

## RESUMEN

Se analizó la estructura y la composición de la vegetación primaria a lo largo de un gradiente altitudinal (1,120–2,560 m) en una zona de muy alta humedad de la cuenca alta del río Perfume, Santa Cruz Tepetotutla, ubicada en la región de La Chinantla (Oaxaca, México). La vegetación se estudió en nueve sitios de 0.1 ha ubicados a lo largo del gradiente, donde se censaron y midieron todas las plantas con DAP  $\geq$  2.5 cm. Las comunidades muestreadas incluyeron dos bosques premontanos, uno dominado por *Pleuranthodendron lindenii* y *Chamaedorea tepejilote* (1,120 m) y otro por *Clethra integerrima* y *Miconia trinervia* (1,220 m); cuatro bosques montanos bajos, dominados por *Cyrilla racemiflora* (1,640 m), *Oreomunnea mexicana* (1,830 m), *Zinowiewia* sp. (2,010 m), y lauráceas (2,260 m); y tres bosques montanos altos, uno dominado por *Vaccinium consanguineum* y *Weinmannia tuerckheimii* (2,430 m), y dos dominados por *Quercus ocoteifolia* (ambos a 2,560 m, uno con exposición N y otro S). En total se registraron 208 morfoespecies, pertenecientes a 103 géneros y 63 familias. Los patrones altitudinales de diversidad florística se analizaron mediante índices de diversidad y las abundancias relativas de las especies ( $\alpha$  de Fisher, Shannon, Simpson, rarificación) y se elaboraron curvas suavizadas de acumulación a través de estimadores de riqueza no paramétricos. En general, se observó una disminución significativa de la riqueza de especies conforme se incrementó la altitud. A nivel estructural, los valores de área basal oscilaron entre 4.5 y 7.2 m<sup>2</sup> 0.1 ha<sup>-1</sup> y los de densidad de 161 a 832 ind. ha<sup>-1</sup>). No hubo una correlación clara con la altitud. Tanto a nivel de la composición florística como de la estructura, Lauraceae fue la familia más importante en todo el muestreo. Otras familias importantes fueron Ericaceae, Clethraceae y Theaceae. Con fines comparativos se analizaron las variables estructurales y de composición a nivel de estratos (con un DAP = 10 cm como límite entre ellos) y se extrapolaron sus valores estructurales a 1 ha. Las comunidades estudiadas fueron clasificadas con el método de Ward, utilizando índices de similitud cuantitativa (Morisita) y cualitativa (Sørensen); los resultados se compararon con los presentados en trabajos similares realizados en México y otras partes del mundo. Estas comparaciones permitieron identificar una estrecha relación ecológica entre las comunidades estudiadas en este trabajo y las analizadas para varias localidades tropicales húmedas de montaña de diferentes regiones del mundo, sobre todo de América Central, pero también de Sudamérica, el Caribe e incluso varias regiones del sureste asiático.

## ABSTRACT

Structure and floristic composition of primary forest vegetation were analyzed along an altitudinal gradient (1,120–2,560 m) in a hyper-humid zone belonging to the upper Perfume river basin, Santa Cruz Tepetotutla, located in the La Chinantla region (Oaxaca, S Mexico). Vegetation was studied at nine sites of 0.1 ha each, distributed along the gradient, where all woody plants with a DBH  $\geq$  2.5 cm were censused and measured. The sampled communities included two premontane forests, one dominated by *Pleuranthodendron lindenii* and *Chamaedorea tepejilote* (1,120 m), and other by *Clethra integerrima* and *Miconia trinervia* (1,220 m); four lower montane forests, dominated by *Cyrilla racemiflora* (1,640 m), *Oreomunnea mexicana* (1,830 m), *Zinowiewia* sp. (2,010 m), and Lauraceae (2,260 m); and three upper montane forests, one dominated by *Vaccinium consanguineum* and *Weinmannia tuerckheimii* (2,430 m), and two by *Quercus ocoteifolia* (both at 2,560 m, with N and S aspect, respectively). A total of 208 morphospecies were recorded that belonged to 103 genera and 63 families. Altitudinal diversity patterns were analyzed through diversity indices and species relative abundances (Fisher's  $\alpha$ , Shannon, Simpson, rarefaction), and smoothed cumulative species-area curves were drawn obtained non-parametric richness estimators. In general, a significant reduction in species richness was observed as elevation increased. As for structure, basal area values ranged between 4.5 and 7.2 m<sup>2</sup> 0.1 ha<sup>-1</sup>, and density values between 161 and 832 ind. ha<sup>-1</sup>). There were no clear correlations of these variables with elevation. Both in terms of floristic composition and structure, Lauraceae was the most important family in the entire sampling. Other important families were Ericaceae, Clethraceae, and Theaceae. With comparative purposes the structural and compositional variables were analyzed for two different strata (by using a DBH of 10 cm as the threshold between them), and their values were extrapolated to 1 ha. The studied communities were classified through Ward's method, using quantitative (Morisita) and qualitative (Sørensen) similarity indices. The results were compared with those reported for other studies in similar communities in Mexico and other parts of the world. This comparison allowed to recognize the existence of a close ecological relationship between the studied communities and other located in various tropical montane humid sites, especially in Central America, but also in South America, the Caribbean and also some regions of southeast Asia.

## Capítulo 1.

### INTRODUCCIÓN

---

#### 1.1 Presentación

A principios del siglo XIX, Alexander von Humboldt publicó una de las descripciones sistemáticas más completas sobre la vegetación de los sistemas montañosos del trópico húmedo (Troll, 1968). Casi dos siglos después, a pesar de que se han hecho importantes esfuerzos por continuar esta labor (p.ej., Stadtmüller, 1987; Hamilton *et al.*, 1995; Churchill *et al.*, 1995), aún se desconocen muchos detalles sobre cómo la vegetación de estas áreas refleja las condiciones ambientales (Bruijnzeel y Veneklaas, 1998; Tanner *et al.*, 1998), e incluso para varias regiones se ignoran aspectos básicos relacionados con la distribución, la composición y los procesos ecológicos que ocurren en estos bosques. No obstante, existe suficiente información para que la sociedad valore su importancia y promueva alternativas para frenar su destrucción. Desde el punto de vista ecosistémico, los bosques montanos del trópico húmedo representan fuentes primordiales de captación para importantes cuencas hidrológicas, así como de fijación de CO<sub>2</sub> (Körner *et al.*, 1991); además, consituyen importantes refugios biogeográficos de vegetación relictual (van der Hammen, 1974, 1987; Rzedowski y Palacios-Chávez, 1977; Wendt, 1989; Graham, 1995) y constituyen ambientes con altas tasas de especiación, lo que se expresa en la presencia de numerosas especies endémicas (Sugden, 1982a; Rzedowki 1991; Burger, 1995; Fjeldså, 1995).

Por lo general, las obras clásicas, que sientan las bases de mucha de la información que se ha generado acerca de la vegetación del trópico húmedo, consideran a los bosques montanos de estas regiones como formaciones derivadas de las existentes en las tierras bajas (Beard, 1944; Richards, 1952, 1996). De acuerdo con este planteamiento, conforme se asciende una montaña las condiciones ambientales cambian paulatinamente, siendo el cambio más evidente la disminución de la temperatura con la altura. En consecuencia, la vegetación experimenta transformaciones notables en su fisonomía, estructura y composición.

Existen diversos criterios para definir los límites de distribución geográfica de las regiones tropicales húmedas. Algunas áreas de México expuestas a la influencia marítima constituyen el límite boreal de distribución de la vegetación húmeda tropical en el continente (Koeppen, 1948; Rzedowski, 1978; Dirzo y Miranda, 1991). Estas regiones se localizan

comúnmente en cordilleras montañosas cuyas laderas de barlovento, están muy expuestas a la acción directa de los vientos alisios, los cuales contribuyen a mantener elevados niveles de precipitación, incluso superiores a los de las tierras bajas (Richards, 1996). La mayoría de los estudios sobre bosques tropicales húmedos de montaña (BTHM) en distintas partes del mundo hace referencia a los altos niveles de humedad atmosférica que los caracterizan, generalmente asociados a una constante cobertura de nubes o neblina (p.ej., Beard, 1944; Grubb y Whitmore, 1966; Stadtmüller, 1987; Gentry, 1991; Bruijnzeel *et al.*, 1993; Hamilton *et al.*, 1995; Webster, 1995; Kappelle, 1996; Pendry y Proctor, 1996).

Desde el siglo pasado, a partir de finales de la década de los 70 y hasta la fecha, la gran mayoría de los estudios sobre BTHM realizados en México han utilizado el término “bosque mesófilo de montaña” (Rzedowski, 1978) para referirse a estos sistemas. Este nombre alude a las condiciones ambientales de alta humedad que imperan en estos bosques; sin embargo en otras regiones se utilizan otras denominaciones para referirse a ellos. Quizá por esta razón, muchas discusiones y revisiones sobre bosques de este tipo no han incluido buena parte de la información derivada de estudios del bosque mesófilo de montaña en nuestro país, lo cual en cierta manera obstaculiza la posibilidad de hacer comparaciones y ubicarlos en un contexto más amplio. Sin duda, al considerar su posición geográfica y su historia geológica, los BTHM mexicanos poseen características que permiten relacionarlos con los de otras regiones del mundo (Miranda y Sharp, 1950; Sharp, 1953; Martin y Harrell, 1957; Miranda, 1960; Sharp, 1966; Graham, 1976; Rzedowski y Palacios-Chávez, 1977; Luna-Vega *et al.*, 1988; Graham, 1993; Palacios-Chávez y Rzedowski, 1993; Rzedowski, 1996; Luna-Vega y Alcántara, 2002).

Aunque el estudio formal los BTHM en nuestro país tiene más de medio siglo de antigüedad (p.ej., Miranda y Sharp, 1950), es a partir del trabajo de Rzedowski (1978), cuando se tiene una idea más clara sobre su distribución. Sin embargo, en parte por lo fragmentado de su hábitat y por la inaccesibilidad de muchas de las zonas donde se desarrollan, aún se desconoce mucho sobre ellos. En México existen pocos listados confiables de las especies que conforman estos bosques, y desde una perspectiva ecológica, también es grave la escasez de trabajos en los que se cuantifiquen las características propias de las plantas que allí habitan y que den una idea precisa de la estructura de su vegetación. A pesar de estas carencias, recientemente se han publicado revisiones que compilan gran parte de la información generada sobre estos sistemas forestales y su estado de conservación (Challenger, 1998; Luna-Vega *et al.*, 2001b). Con miras de

contribuir a ampliar este conocimiento, el presente trabajo constituye un estudio cuantitativo de la estructura y diversidad de los bosques tropicales húmedos de montaña, en una de las regiones menos conocidas del territorio nacional, pero probablemente, una de las áreas donde están mejor representados.

## **1.2 Zonación altitudinal de los BTHM**

### **1.2.1 Factores ambientales**

Uno de los principales autores que intentó explicar la relación de las comunidades de vegetación tropical con el medio físico fue Beard (1944, 1955). Con base en criterios fisonómico-estructurales e integrando factores climáticos y edáficos, a partir de un hábitat óptimo y sin limitaciones, dicho autor define una comunidad exuberante y compleja (*Tropical rain forest*). En estas regiones, al observar el aumento de altitud y la consecuente disminución de la temperatura y una mayor exposición al viento, Beard definió una serie de formaciones de montaña. Posteriormente otros trabajos han permitido establecer que los BTHM continentales suelen restringirse a un intervalo altitudinal comprendido entre 1,000 y 3,000 m s.n.m. (Webster, 1995).

Aunque se han establecido criterios para detectar límites naturales entre las diferentes formaciones montañas de una misma localidad, resulta difícil hacerlo a un nivel más regional (p.ej., América tropical). La distribución altitudinal de los pisos de vegetación cambia mucho de una montaña a otra, dependiendo de factores tales como su grado de aislamiento o su distancia con respecto al mar. En muchos de estos casos se tiende a referirse a este fenómeno como efecto de "elevación de masas" o "*Massenerhebung*" (Richards, 1952; van Steenis, 1961; Grubb y Whitmore, 1966; Hastenrath, 1968; Grubb, 1971; Grubb, 1977; Bruijnzeel *et al.*, 1993).

Un factor ambiental muy importante implicado en la zonación altitudinal del trópico húmedo es la ubicación de una densa franja de nubes, frecuentemente concentrada entre 1,200 y 2,500 m, aunque puede alcanzar más de 3,000 m y abarcar hasta 1,000 m s.n.m. (Grubb y Whitmore, 1966). A su vez, esta variación está influenciada por numerosos factores físicos tales como la estructura de la tropósfera, las condiciones de temperatura y humedad, el comportamiento de la inversión de los vientos alisios y el efecto de elevación de masas (Stadmüller, 1987). La niebla, también conocida como "precipitación horizontal" (Bruijnzeel y Proctor, 1995), mantiene una relación recíproca muy compleja con la vegetación. La magnitud y las consecuencias de su acción dependen en primer lugar del contenido de humedad, del tamaño de

las gotas y de la velocidad y dirección del viento, pero también de factores propios de la vegetación como la altura y la disposición del dosel, la cantidad de biomasa, y el arreglo y las propiedades físicas de las hojas y las epífitas, entre otras (Vogelman, 1973; Cavelier y Goldstein, 1989; Cavelier y Mejía, 1990).

A nivel microambiental, la intensidad de la luz (relacionada con la nubosidad), en combinación con la reducción altitudinal de la temperatura, suele promover la formación de una fina capa de agua sobre la superficie de las hojas que impide el intercambio gaseoso. Este fenómeno restringe la fotosíntesis, disminuye la tasa de crecimiento de los árboles y elimina especies intolerantes a tales condiciones (Grubb, 1974; 1977b; Grubb y Stevens, 1985; Cavelier y Mejía, 1990; Flenley, 1995). Esta relación planta-ambiente también se refleja en aspectos de la morfología foliar como el área y el grosor de las hojas (Velázquez-Rosas *et al.*, 2002). Además de ser un factor ecológico relevante en el establecimiento de los límites de los bosques, la niebla también representa un importante aporte de agua en este tipo de ecosistemas (Vogelman, 1973, Juvik y Nullet, 1995).

El gradiente térmico que existe en las laderas de las montañas es sin duda uno de los cambios ambientales más notables asociados con la altitud. Por lo general, en las regiones tropicales la temperatura promedio desciende entre 0.4 y 0.7°C por cada incremento de 100 m; sin embargo, esta tasa de cambio (*lapse rate*) no es constante, ya que depende de factores como la nubosidad, la precipitación, la humedad atmosférica, la velocidad del viento y la radiación (Richards, 1952). Asimismo, varias características edáficas suelen estar relacionadas con la altitud (Grubb, 1977; Tanner, 1977; Cavelier y Peñuela, 1990; Bruijnzeel, 1993; Pendry y Proctor, 1996; Vázquez-García y Givnish, 1998): aspectos como la toxicidad del aluminio debida a la acidez edáfica, la deficiencia de nutrientes y las condiciones de inundación o anegamiento son determinantes en la zonación de la vegetación (Bruijnzeel, 1993). En suma, estos factores, junto con otros como la exposición de las laderas, explican porqué los BTHM comprenden una amplia gama de comunidades fisonómicamente diferentes, pero con grandes semejanzas entre pisos altitudinales equivalentes, aun en regiones alejadas entre sí. Por ejemplo, Richards (1996) menciona que la fisonomía de vegetación de ceja de montaña de los Andes sudamericanos, ricas en mirtáceas y ericáceas, es muy similar al *upper montane forest* descrito de la región paleotropical (Whitmore, 1984).

### 1.2.2 Clasificación

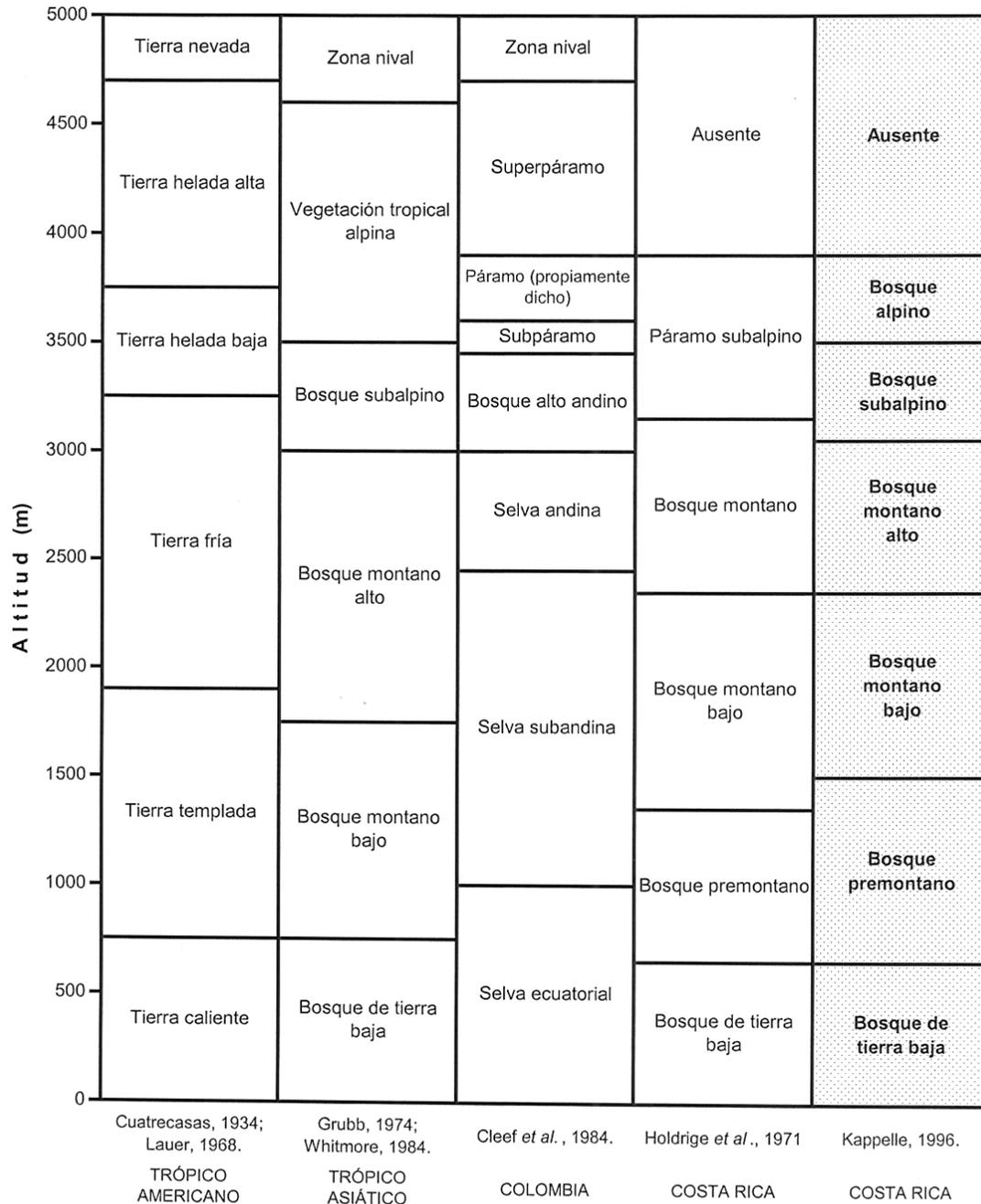
Con base en la variación fisonómica de las diferentes comunidades que conforman los BTHM, la cual implica variación en su estructura y composición, se han propuesto varios sistemas de clasificación. Grubb y Whitmore (Grubb *et al.*, 1963; Grubb y Whitmore, 1966) dieron mucha importancia a la frecuencia con que la neblina cubre la vegetación y a la variación térmica entre diferentes altitudes, y por ello proponen dividir la vegetación de los bosques tropicales lluviosos de montaña en “*lower mountain rain forest*” (LMRF) y “*upper mountain rain forest*” (UMRF). Además de sus estudios pioneros en los Andes ecuatorianos, existen otros más que refuerzan este esquema, principalmente para algunas zonas del Caribe (Grubb y Tanner, 1976; Tanner, 1977, 1980), de Malasia (Grubb, 1974; Whitmore, 1984) y de Nueva Guinea (Edwards y Grubb, 1977). Posteriormente varios autores han utilizado este mismo esquema de clasificación para otras regiones montañosas del trópico americano (p.ej., Sugden, 1982b; Lawton, 1982, 1984; Weaver *et al.*, 1986; Cavelier y Goldstein, 1989; Cavelier y Peñuela, 1990; Valencia y Jørgensen, 1992; Madsen y Øllgaard, 1994) y asiático (Bruijnzeel *et al.*, 1993).

Casi al mismo tiempo, Holdrige propuso un sistema con el que pretendió clasificar la vegetación a nivel mundial usando criterios bioclimáticos (Holdrige 1967; Holdrige *et al.*, 1971). Varios autores consideran que para algunas regiones de América tropical, p.ej. las montañas de Venezuela, dicho sistema no corresponde bien con la vegetación de esos sitios (ver Matteucci y Colma, 1982), pero otros le han dado una gran aceptación (Boyle, 1996; Lieberman *et al.*, 1996).

Tomando en cuenta varias de las propuestas existentes para la clasificación de la vegetación tropical a través de gradientes altitudinales, Kapelle (1996) hizo una adecuación para los bosques montanos de Costa Rica. En ella que se distinguen seis zonas altitudinales de vegetación natural, cuyos límites y nomenclatura correspondiente se presenta en la Fig. 1.1. En general, dicha propuesta resultó muy atractiva para el presente estudio, dada su correspondencia con los cambios fisonómicos observados durante exploraciones iniciales en nuestra zona de estudio, en la Sierra Norte de Oaxaca.

Existen otros sistemas de clasificación y términos para designar comunidades particulares de los BTHM que no están directamente asociados a la variación altitudinal, o que al menos enfatizan otros factores que determinan sus características. Por ejemplo, Ashton *et al.* (1978, en Stadtmüller, 1987), propusieron el término “*wind forest*” para nombrar algunas comunidades muy expuestas a fuertes corrientes de viento cargadas de humedad. Por su forma y estructura, éstas también son

conocidas como “*elfin woodland*” (Beard, 1944), “*dwarf forest*,” “*mountain thicket*” (Beard, 1955), “*mossy forest*” (Howard, 1968) o “bosque enano subalpino” (Kappelle, 2005).



**Fig. 1.1 Esquemas de zonación altitudinal para vegetación natural en algunas regiones tropicales. Modificado de Kappelle (1996).**

### 1.3 Estudio de los BTHM en México

Por su composición florística particular, y sobre todo por la gran diversidad de la flora que alberga, la gran mayoría de los estudios realizados en México sobre este tipo de vegetación se ha centrado en analizar aspectos de tipo florístico y fitogeográfico (Miranda y Sharp, 1950; Rzedowski y Mc Vaugh, 1966; Rzedowski y Palacios-Chávez, 1977; Vargas, 1982; Puig y Bracho, 1987; Ishiki, 1988; Luna-Vega *et al.*, 1988; Lorenzo *et al.*, 1983; Luna-Vega *et al.*, 1989; Puig, 1989; Vázquez-García *et al.*, 1990; Long y Heath, 1991; Jiménez-Ramírez *et al.*, 1993; Luna-Vega *et al.*, 1994; Campos-Villanueva y Villaseñor, 1995; Téllez, 1995; Alcántara y Luna-Vega, 1997; Castillo-Campos y Medina, 1997; Mayorga *et al.*, 1998; Ramírez-Marcial *et al.*, 1998; Alcántara y Luna-Vega, 2001; Cartujano *et al.*, 2002; Castillo-Campos *et al.*, 2003; Luna-Vega y Alcántara, 2004; entre muchos otros).

A pesar del gran número de estudios publicados, el conocimiento florístico de los BTHM de México es insuficiente y aún existen regiones muy poco exploradas. En la Sierra Norte de Oaxaca, desde principios del siglo pasado, botánicos de la talla de Liebmann, Hartweg y Galeotti describieron un importante número de nuevas especies (Schultes, 1941a). Posteriormente esta labor continuó hasta mediados de ese siglo (Schultes, 1941b; Reko, 1949), cuando se hicieron las primeras descripciones generales de la flora en esta región (Paray, 1951). Desde entonces y hasta la fecha, a pesar de que su exploración ha continuado y sus resultados están por darse a conocer (R. Torres-Colín, com. pers.), el trabajo de Rzedowski y Palacios-Chávez (1977) es el único estudio de este tipo que se ha publicado. En este sentido, recientemente se han dado a conocer nuevos registros para la ciencia, de especies colectadas en la zona (p.ej., Lorea-Hernández, 1999; Sousa y Grether, 2002; Salazar y Soto, 1996), y para algunas plantas que se distinguen por su rareza y peculiaridades biogeográficas (Meave *et al.*, 1996; Gallardo *et al.*, 1998).

En contraste, el estudio cuantitativo de la estructura de los BTHM ha recibido mucho menos atención. Sólo en fechas recientes se ha hecho notorio el incremento en el aporte de información ecológica relevante para este tipo de bosques, aunque resalta que muy pocos trabajos analizan su variación a lo largo de gradientes altitudinales. Quizá el primer análisis de la estructura de la vegetación de un BTHM en México haya sido el realizado por Gómez-Pompa (1966) en la Sierra de Chiconquiaco (centro de Veracruz). Una década más tarde se publicaron otros dos artículos pioneros en este campo: el de Zuill y Lathrop (1975), donde se describen dos comunidades contrastantes en la Sierra Norte de Chiapas, y el de Álvarez del Castillo (1977), en

el que se analiza la estructura de la vegetación en la parte alta del Volcán San Martín, en la región de Los Tuxtlas, Veracruz. Entre este grupo de contribuciones tempranas también destaca la obra de Henri Puig y sus colaboradores (Puig *et al.*, 1983) en la región de Gómez Farías, Tamaulipas.

A partir de la década de 1990 aumentó el número de estudios estructurales para este tipo de bosque, pero el conjunto sigue siendo muy limitado. Williams-Linera (1991) hizo una breve descripción estructural en la Reserva de la Biosfera del Triunfo (Chiapas) y Williams-Linera *et al.* (1996) describieron los cambios altitudinales de la vegetación en un bosque mesófilo de montaña del centro de Veracruz. También en Chiapas, Ramírez-Marcial *et al.* (1998) realizaron un trabajo similar en los alrededores de San Cristóbal de Las Casas. Del estado de Hidalgo sólo se conoce el trabajo de Escutia (2004), realizado en la localidad de Lolotla. Para la vertiente del Pacífico se han publicado varios estudios, dos en el estado de Guerrero (Meave *et al.*, 1992; Catalán-Heverástico *et al.*, 2003) y otros más en la Sierra de Manantlán, Jalisco (Santiago y Jardel, 1993; Vázquez-G. y Givnish, 1998; Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2003). Vázquez-G. y Givnish (1998) analizaron detalladamente los cambios altitudinales de la vegetación, incluyendo diferentes comunidades de bosque mesófilo de montaña, y los relacionaron con cambios ambientales, sobre todo de tipo édáfico.

Los extensos BTHM del estado de Oaxaca, tanto en la vertiente del Golfo de México como la del Pacífico, también han atraído la atención de varios investigadores. Boyle (1996) analizó la estructura de la vegetación en la cuenca del río Zoyolapan a lo largo de un gradiente altitudinal y la comparó con datos similares de Costa Rica y Ecuador. Ruiz-Jiménez *et al.* (2000) describieron los cambios en la estructura de la vegetación en una localidad de montaña y los relacionaron con la heterogeneidad topográfica del sitio. Finalmente, dos estudios recientes basaron la descripción de la estructura de la vegetación en datos obtenidos en parcelas de una hectárea: el de Arellanes (2000), realizado en la Sierra Norte, en un bosque dominado por *Ticodendron incognitum*, y el de Mejía-Domínguez *et al.* (2004), que se llevó a cabo en una región climáticamente marginal de bosque mesófilo de montaña en la Sierra Madre del Sur. Propiamente para la vegetación de montaña de la región de La Chinantla no existen estudios de este tipo, ya que Gómez Pompa *et al.* (1964) se restringieron al estudio de las comunidades bajas e intermedias de esta región.

Varios autores han enfatizado el hecho de que la distribución de los BTHM de México tenga una configuración completamente fragmentada, es decir, a manera de “islas” que

conforman varios archipiélagos que se distribuyen en ciertas porciones del territorio nacional (p.ej., Luna-Vega *et al.*, 1989; Vázquez-García, 1995). La revisión de investigaciones existentes sobre la estructura de estos bosques muestra que la información está igualmente fragmentada y muy incompleta. Esta situación poco contribuye a su comprensión, y mucho menos a brindar alternativas de desarrollo que permitan su conservación.

#### **1.4 Presentación del problema y objetivos**

La situación que guardan los bosques de La Chinantla (Sierra Norte de Oaxaca) con respecto a los del resto del país es de particular importancia por varias razones. En primer lugar, La Chinantla es una de las pocas regiones de México que todavía cuenta con grandes extensiones cubiertas de vegetación húmeda tropical primaria en buen estado de conservación, a lo largo de un amplio intervalo altitudinal; en segundo lugar, sus condiciones de muy alta humedad (Rzedowski y Palacios-Chávez, 1977; Boyle, 1996; Arellanes, 2000) podrían determinar diferencias importantes con respecto a los de otras regiones menos lluviosas. Estas características, aunadas al escaso conocimiento que se tiene de esta región, hacen necesario su estudio con cierta prioridad.

El objetivo principal de este estudio fue describir cuantitativamente los cambios en la estructura y la diversidad de los BTHM a lo largo de un gradiente altitudinal ininterrumpido en una región montañosa hiperhúmeda del sur de México, específicamente de la Sierra Norte de Oaxaca. Para tal fin se plantearon los siguientes objetivos particulares.

1. Cuantificar las variables estructurales del componente leñoso en diferentes comunidades de vegetación tropical húmeda de montaña ubicadas a lo largo de un gradiente altitudinal.
2. Describir los cambios relacionados con la altitud de estas comunidades en su composición florística y otras medidas de diversidad.
3. Analizar los patrones de cambio altitudinal de la estructura y la diversidad de estos bosques con el fin de verificar su correspondencia con los esquemas de su clasificación propuestos en la literatura.
4. Comparar los resultados obtenidos en el presente estudio con los reportados para comunidades similares localizadas en otras regiones de México y del mundo.

## Capítulo 2.

### ZONA DE ESTUDIO

---

El estudio se llevó a cabo en la parte alta de La Chinantla, región ubicada en la porción noreste del estado de Oaxaca. Su nombre hace referencia al grupo étnico predominante, el chinanteco (Martin, 1993) y, por lo tanto, representa una delimitación más cultural que geográfica o biogeográfica. Sus límites de distribución, a grandes rasgos corresponden con los paralelos 17°22' y 18°12' N, y con los meridianos 95°43' y 96°58' O (Fig. 2.1). La Chinantla constituye una zona de transición abrupta que abarca desde las planicies costeras del Golfo de México hasta las partes altas de la Sierra Norte de Oaxaca, cuyas cumbres (más de 120) llegan a superar los 3,000 m de altitud (2,500 m en promedio; Centeno-García, 2004). Aquí se desarrolla una gran diversidad de formaciones que van desde los bosques húmedos perennifolios lluviosos de tierras bajas, pasando por varios tipos de bosques húmedos de montaña (nubosos), a bosques de encino o de pino en las porciones más altas de la Sierra Norte de Oaxaca (Torres-Colín 2004).

De acuerdo con Ferrusquía-Villafranca (1993), la Sierra Norte de Oaxaca, donde se localiza la parte alta de La Chinantla pertenece a la Provincia Morfotectónica denominada Sierra Madre del Sur, y más específicamente a la Subprovincia de las Tierras Altas de Oaxaca y Puebla. Aparentemente el origen de las rocas más antiguas que conforman esta cordillera, la cual tiene alrededor de 14 millones de años de existencia, se ubica entre el Paleozoico Tardío y el Mesozoico Temprano. Se propone que esta abrupta cordillera surgió como consecuencia de la falla de Oaxaca, que corre a lo largo del margen oeste de la Sierra (Centeno-García, 2004).

Desde varios puntos de vista esta región es considerada como una de las más complejas de Oaxaca, e incluso del país (Martin y Madrid, 1992; Rodrigo-Álvarez, 1994). El abrupto gradiente altitudinal que la caracteriza se puede dimensionar con claridad al comparar la diferencia de altitud entre dos puntos separados por una distancia horizontal de menos de 30 km, de la población de Valle Nacional (*ca.* 65 m s.n.m.) a la cima del cerro Humo Chico (*ca.* 3,200 m s.n.m.; Fig. 2.1). La pendiente de las laderas también constituye un ejemplo claro del carácter abrupto del terreno, ya que sólo 17.3% de éstas tienen pendientes de entre 0 y 6°, 38.3% oscilan entre 6 y 18°, 43.3% van de 18 a 45°, y 1% tiene inclinaciones superiores a 45° (Ortíz-Pérez *et al.*, 2004).

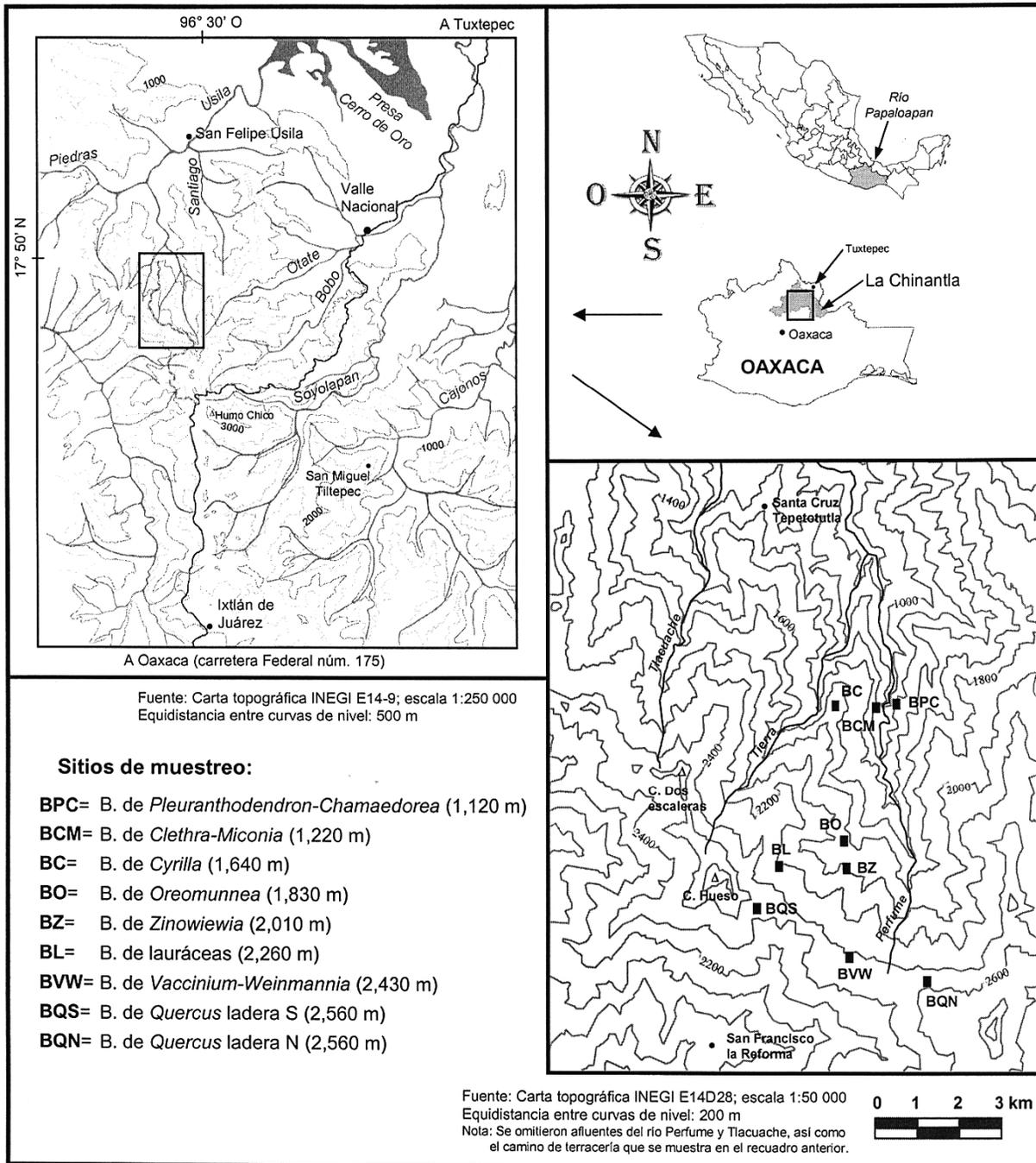


Fig. 2.1 Ubicación de los nueve sitios de muestreo de 0.1 ha. Cuenca del río Perfume, Santa Cruz Tepetotutla, Municipio de San Felipe Usila, Oaxaca.

Los suelos han sido pobremente estudiados a nivel regional. En general son someros y están fuertemente afectados por la erosión hídrica (Alfaro, 2004). En los ambientes templados de los terrenos de Santa Cruz Tepetotutla (> 1,600 m s.n.m.) predominan los podzoles. Más abajo, y

hasta 1,400 m s.n.m. se presenta una transición de suelos podzólicos con oxisoles, con un horizonte A de espesor variable, en un área de limolitas y areniscas (van der Wal, 1996b). En algunos sitios los suelos son ricos en materia orgánica y tienen altas concentraciones de N y P (van der Wal, 1988), aunque también se presentan suelos infértiles, de tipo Oxisol, sobre todo en sitios de menor altitud (van der Wal, 1996a).

Indudablemente, el clima constituye otro rasgo del ambiente físico que hace de ésta una región extraordinaria en el país, aunque en realidad sus condiciones climáticas han sido descritas a partir de pocos datos, debido a la escasez de estaciones meteorológicas en la región. Durante los meses de mayo a octubre, en el sureste del país una gran cantidad de agua proveniente del Golfo de México es empujada tierra adentro por los vientos alisios (Trejo, 2004). A pesar de que una gran cantidad de precipitación provocada por dichas masas de aire se queda en la planicie costera, al acercarse y chocar con la cadena montañosa éstas todavía mantienen una cantidad muy alta de humedad. Al elevarse las masas de aire sobre las pendientes de la sierra sufren un enfriamiento adiabático que causa la condensación y, por lo tanto, la precipitación en forma de lluvia en la vertiente de barlovento. A finales del verano se presenta un aporte adicional de lluvia debido a la influencia de ciclones tropicales (Trejo, 2004). Todos estos fenómenos tienen como consecuencia una precipitación muy alta, sobre todo en los pisos altitudinales intermedios de la Sierra, lo que hace de esta porción de la Chinantla una de las regiones más lluviosas de México, justificando su catalogación como una región hiperúmeda.

Algunos datos climáticos obtenidos de estaciones meteorológicas cercanas a la zona de estudio ilustran este fenómeno: en Tuxtepec (10 m de altitud) y en Valle Nacional (a 65 m), se tienen registros de una precipitación total anual promedio y de una temperatura media anual de 2,304 mm y 24.9°C, y de 3,590 mm y 24.8°C, respectivamente. Estos valores se modifican fuertemente en las localidades de Vista Hermosa (1,450 m) y Yaxila (1,730 m), con elevaciones intermedias, donde los valores registrados de precipitación total anual superan 5,000 mm (5,800 y 5,499 mm, respectivamente) y donde la temperatura media anual es de 16.5°C y 16.3°C, respectivamente. Por último, en las partes más elevadas de la sierra, en localidades como Humo Chico (3,240 m), tanto la precipitación anual (3,616 mm) como la temperatura media anual (8.7°C) presentan valores muy inferiores en comparación con los de las dos estaciones previas.

En la mayor parte del territorio mexicano, se presenta durante los meses de invierno un período de secas. En la Chinantla, aunque el aporte de humedad proveniente de los vientos alisios

también disminuye durante ese período, el fenómeno meteorológico conocido como “nortes” aporta una cantidad considerable de lluvia a través de los vientos fríos y húmedos que provienen del noreste. Adicionalmente, la condensación de la niebla en las hojas y ramas de las plantas hace un aporte sustancial de agua al sistema, sobre todo en la época seca (Vogelmann, 1973). Por lo general, el aporte hidrológico de la lluvia supera por mucho a la evapotranspiración (Trejo, 2004), lo cual se manifiesta como un exceso de agua; ésta drena a través de numerosos arroyos y ríos, los cuales confluyen hacia el río Papaloapan, el cual desemboca en el Golfo de México.

Como consecuencia del incremento en la elevación, la temperatura del aire disminuye a lo largo del gradiente altitudinal. En la Chinantla se observa una transición de los climas calientes (con una temperatura media anual  $> 22^{\circ}\text{C}$ ), a los semi-cálidos ( $18-22^{\circ}\text{C}$ ), templados ( $12-18^{\circ}\text{C}$ ) y fríos ( $5-12^{\circ}\text{C}$ ), a elevaciones por arriba de 3,000 m. En todo este gradiente climático existe un conjunto complejo de comunidades vegetales, más o menos organizadas en bandas altitudinales. Desafortunadamente este mosaico de vegetación ha sido poco estudiado. Entre los estudios más importantes está el de Rzedowski y Palacios-Chávez (1977), quienes hicieron una detallada descripción, sobre todo de tipo florístico, de una comunidad muy extendida en la región dominada por la especie arbórea *Oreomunnea* (= *Engelhardtia*) *mexicana*. Ellos señalan que en las laderas orientadas al norte del Cerro Pelón, este tipo de asociación predomina notoriamente en el paisaje, a altitudes de entre 1,600 y 1,800 m s.n.m., aunque existen manchones aislados a altitudes inferiores (ca. 1,400 m). Por otra parte, Boyle (1996) proporcionó descripciones florístico-estructurales de algunas comunidades similares a las estudiadas en este trabajo, a partir de muestreos realizados en parcelas distribuidas en la vertiente húmeda del cerro Humo Chico, en la cuenca del río Soyalapan, al SE de Santa Cruz Tepetotutla (Fig. 2.1).

En este estudio, los bosques muestreados forman parte de un extenso y continuo gradiente de vegetación que cubre una porción importante de la cuenca del río Perfume, uno de los tributarios más altos del Papaloapan. La acción directa y constante de los fuertes vientos cargados de humedad promueve la presencia de una vegetación exuberante, cuyo estado de conservación se ha mantenido en excelentes condiciones, no sólo en esta cuenca sino en otras contiguas como la de Nopalera del Rosario, ubicada al oriente (Pérez *et al.*, 2006). Los límites inferior y superior del intervalo altitudinal analizado estuvieron entre las cotas de 1,100 y 2,600 m s.n.m; esto es, entre el sitio más bajo y el más alto hubo una diferencia de 1,500 m de altitud. Por debajo del límite inferior ( $< 1,100$  m s.n.m.) la vegetación primaria ha sido modificada parcialmente, como

resultado de prácticas agrícolas (principalmente para el cultivo de maíz y, en menor medida, de café), de las que resulta un variado mosaico de vegetación secundaria (acahuales) con distintos grados de desarrollo. A su vez, en esta matriz de usos antrópicos aún existen remanentes de vegetación nativa que son continuación de las selvas de tierras bajas (van der Wal, 1998; Romero-Romero *et al.*, 2000). Por otro lado, el límite superior coincide más o menos con el parteaguas de la sierra, donde la región de muy alta humedad limita con la vertiente de sotavento, sensiblemente más seca. Este parteaguas alcanza altitudes cercanas a 3,000 m y constituye un lindero natural con terrenos circundantes pertenecientes a otras poblaciones chinantecas.

## Capítulo 3.

### MATERIAL Y MÉTODOS

---

#### 3.1 Selección de los sitios de muestreo

Para la selección de los sitios de muestreo de vegetación se realizaron varios recorridos de prospección de la región, durante los cuales se recolectó material botánico (alrededor de 2,000 ejemplares distintos). La ausencia de veredas y otras vías de acceso, así como lo abrupto del terreno (en muchas partes las pendientes son  $> 45^\circ$ ) influyó en que la ubicación definitiva de los sitios haya estado determinada por su accesibilidad, lo que implica que en los resultados algunos pisos altitudinales no estén representados de forma equitativa. El muestreo final incluyó nueve sitios de muestreo (ver Fig 2.1), cuyas características se presentan en la Tabla 3.1.

#### 3.2 Nomenclatura de los bosques y zonificación altitudinal

Las comunidades presentes en los sitios de muestreo fueron denominadas siguiendo el sistema propuesto por Kappelle (1996; ver Fig. 1.1). Se distinguieron cuatro franjas altitudinales a lo largo de un gradiente de vegetación tropical húmeda primaria; hasta 1,500 m se consideraron como ‘bosques premontanos’, de allí y hasta 2,400 m, ‘bosques montanos bajos’, y de esta última altitud hasta 3,000 m, ‘bosques montanos altos’. Esta clasificación pareció ajustarse mejor a la variación observada inicialmente en la vegetación de la zona de estudio, que otra muy similar empleada por Grubb (1974) y Whitmore (1984) en el estudio de comunidades montanas del trópico asiático y de los Andes (ver Fig. 1.1).

En la Tabla 3.1 y en lo que resta del trabajo, las comunidades vegetales de cada sitio se nombraron, además, haciendo referencia a una o dos especies arbóreas sobresalientes. La justificación del uso de estos nombres se hace patente en la sección de Resultados. El trabajo de campo se llevó a cabo entre noviembre de 1993 y diciembre de 1997.

#### 3.3 Muestreo de la vegetación

En cada sitio se muestreó la vegetación utilizando el método propuesto por Gentry (1982) para el estudio de comunidades forestales, sobre todo en aquellas que sustentan una alta diversidad de especies en ambientes tropicales. Este método consiste básicamente en obtener información

**Tabla 3.1.** Localización y características topográficas de los nueve sitios de muestreo. Cuenca del río Perfume, Mpio. San Felipe Usila, Oaxaca.

Sitios de muestreo	Clave	Altitud (m)	Dis. <sup>1</sup> (km)	Azi. <sup>2</sup> (°)	Localización		Top. <sup>3</sup>	Exp. <sup>4</sup>	Pen. <sup>5</sup> (°)
					17° N	96° O			
Bosque premontano de <i>Pleuranthodendron-Chamaedorea</i> .	BPC	1,120	5.0	140	42' 15"	31' 49"	hond.	NO	20
Bosque premontano de <i>Clethra-Miconia</i> .	BCM	1,220	5.1	154	42' 06"	32' 10"	lomo	NE	40-45
Bosque montano bajo de <i>Cyrilla</i> .	BC	1,640	4.5	160	42' 03"	32' 36"	lomo	NE	10-30
Bosque montano bajo de <i>Oreomunnea</i> .	BO	1,830	7.0	166	40' 40"	32' 39"	ladera	N	40-45
Bosque montano bajo de <i>Zinowiewia</i> .	BZ	2,010	8.0	170	40' 08"	32' 43"	lomo	NE	10-30
Bosque montano bajo de lauráceas.	BL	2,260	7.6	180	40' 10"	33' 10"	ladera	N	35
Bosque montano alto de <i>Vaccinium-Weinmannia</i> .	BVW	2,430	9.1	173	39' 28"	32' 49"	ladera	N	25-32
Bosque montano alto de <i>Quercus</i> , exposición N.	BQN	2,560	10.5	162	38' 54"	31' 38"	ladera	N	23-39
Bosque montano alto de <i>Quercus</i> , exposición S.	BQS	2,560	8.0	181	39' 56"	33' 36"	ladera	SE	33

<sup>1</sup>Distancia en línea recta y <sup>2</sup>Acimut, referidos a Santa Cruz Tepetotutla (17° 44' 23" N; 96° 33' 31" O; altitud: 1,100 m s.n.m.); <sup>3</sup>Topografía: hond. = hondonada; <sup>4</sup>Exposición; <sup>5</sup>Pendiente.

estructural para un conjunto de 10 transectos de 2 × 50 m, es decir, abarcando una superficie de 0.1 ha (1,000 m<sup>2</sup>) por sitio, y utilizando un criterio especificado para la inclusión de plantas en la muestra. Este criterio consiste en incluir todas las plantas establecidas en el sustrato cuyo diámetro a la altura del pecho (DAP, es decir, a 1.3 m de altura) sea ≥ 2.5 cm. La ventaja principal de este método es la relativa rapidez con la que se obtiene información estructural y florística de la vegetación de un sitio. Además, esta información es directamente comparable con

numerosos estudios de vegetación realizados con la misma metodología (p.ej. Boyle, 1996; Vázquez-G. y Givnish, 1998; Phillips y Miller, 2002).

Antes de iniciar el muestreo, en cada sitio fue necesario identificar áreas de vegetación primaria relativamente homogéneas en fisonomía y con un tamaño suficiente como para distribuir los transectos. Éstos se trazaron de manera paralela a la pendiente y a una altitud constante, y separados entre sí por una distancia de entre 10 y 15 m, a diferencia del método original propuesto por Gentry, en el que su ubicación era meramente subjetiva. De esta forma se logra aumentar la confiabilidad de los datos obtenidos (Boyle, 1996; Phillips y Miller, 2002).

Los transectos se establecieron a partir del trazo de una línea central con ayuda de brújula y cintas métricas de 50 m. A ambos lados de cada línea central y hasta una distancia exacta de 1 m (lo que determina el ancho de 2 m del transecto) se registraron todas las plantas cuyo punto medio de enraizamiento quedara adentro. En el caso de árboles, arbustos, palmas, helechos arborescentes y plantas hemiepipítas primarias, el DAP se midió a una altura de 1.3 m sobre el piso, o por arriba de los contrafuertes, cuando éstos estaban presentes. Para el caso de las lianas, que en su mayoría no crecen en sentido estrictamente vertical, el perímetro se midió en el punto más grueso del tallo, siempre y cuando alcanzara la medida establecida. Cuando fue imposible determinar si los tallos de una misma especie de liana tenían un mismo origen, éstos fueron considerados como individuos diferentes. En cambio, a las plantas fanerofitas que ramificaban por debajo de la altura del pecho se midieron sus tallos (con  $DAP \geq 2.5$  cm) por separado, para posteriormente calcular el total de área basal y el número de tallos por individuo. Finalmente, cada transecto fue dividido en segmentos de 5 m. Esto permitió registrar la presencia de una especie en un determinado número de segmentos a manera de porcentaje (frecuencia).

La determinación de las plantas muestreadas implicó varias etapas. En campo se hicieron anotaciones sobre la altura y la fisonomía (p.ej. altura de la ramificación o la forma de la copa) de los individuos, así como características del tronco, la corteza externa e interna (textura, coloración, exudados, etc.) y las hojas. Sólo en muy pocos casos fue posible encontrar individuos dentro del área de muestreo con estructuras fértiles (flores y/o frutos); de la gran mayoría de las plantas registradas sólo se obtuvieron muestras estériles. Para ello, con frecuencia fue necesario emplear técnicas de colecta más sofisticadas, que requirieron de equipo especializado, sobre todo cuando se trataba de árboles de gran tamaño. Sin embargo, sobre todo en el caso de algunas lianas, no fue posible coleccionar material foliar y sólo se cuenta con muestras de tallo.

Las condiciones de alta humedad en la región de estudio promueven la rápida descomposición del material recolectado, razón por la cual éste fue fijado con una solución agua-alcohol etílico (1:1) y mantenido en bolsas negras de polietileno selladas, hasta que el material pudo ser prensado adecuadamente en laboratorio y secado con calor (Calzada y Perales-Rivera, 1990).

### **3.4. Análisis florístico y de diversidad**

#### **3.4.1. Composición florística**

La determinación de las muestras obtenidas durante el muestreo se hizo principalmente por comparación con ejemplares fértiles recolectados en la zona. En buena medida, la determinación taxonómica de estos últimos se realizó con ayuda de especialistas en diferentes taxones, tanto nacionales, como extranjeros. Asimismo, la identidad de la gran mayoría de las plantas muestreadas se respaldó con especímenes depositados en el Herbario Nacional (MEXU) del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México. Muchos de estos especímenes cuentan con duplicados que se distribuyeron en otros herbarios nacionales (CIIDIR, XAL, ENCB, IEB, CHAPA, SERO y FCME) y extranjeros (MO y K). A pesar de dicho esfuerzo de determinación, para algunas plantas de muestreo (estériles) no fue posible asignar tal referencia; por consecuencia su determinación taxonómica quedó a nivel de género e incluso algunas pocas a nivel de familia. De estos casos se enviaron ejemplares herborizados al herbario del Jardín Botánico de Missouri (MO) y a la colección de la Sociedad para el Estudio de los Recursos Bióticos de Oaxaca, A.C. (SERBO) en la ciudad de Oaxaca, con la intención de obtener determinaciones más precisas en el futuro. Para la distinción de las plantas muestreadas se utilizó el concepto de morfoespecie, bajo el supuesto de que se trata de taxones distinguibles con base en su morfología, y en los análisis numéricos fueron considerados como unidades equivalentes al nivel de especie (Hammond, 1994, citado en Magurran 2004).

#### **3.4.2 Riqueza y diversidad**

La diversidad del bosque estudiado se analizó, en primer lugar, mediante la cuantificación de los taxones de diferentes niveles (*i.e.* especies, géneros y familias) presentes. La riqueza para estos tres niveles taxonómicos se determinó por sitio (0.1 ha) y también para el conjunto de los nueve sitios muestreados (0.9 ha).

Para cada sitio se construyeron curvas suavizadas de acumulación de especies esperadas

(*sample-based rarefaction curves*, Gotelli y Colwell, 2001), con intervalos de confianza de 95%, utilizando el procedimiento analítico de Mao Tau en el programa EstimateS versión 8.0 ([purl.oclc.org/estimates](http://purl.oclc.org/estimates)). Asimismo, se construyeron curvas de acumulación a partir de los siguientes estimadores no paramétricos: Chao 1 (con datos de abundancia), Chao 2 (incidencia), Jackknife 1 (primer orden, basado en incidencia), Jackknife 2 (segundo orden, basado en incidencia), ACE (estimador de la cobertura con base en la abundancia), ICE (estimador de la cobertura con base en la incidencia) y Bootstrap (basado en incidencia) (Magurran, 2004). Al correr el programa fueron declaradas como especies “raras o infrecuentes” aquellas que en cada muestra (o una vez que todas las muestras fueron mezcladas) contaran con uno o dos individuos. Asimismo, para los cálculos de los estimadores Chao 1 y Chao 2, se eligió la fórmula clásica, en lugar de la modificada, dado que así lo sugirió el mismo programa en la mayoría de los casos, con base en las recomendaciones de la misma Anne Chao. Se decidió calcular varios estimadores porque sus resultados generalmente no coinciden y se deseaba al menos tener una idea del intervalo dentro del cual podría estar la riqueza estimada.

Por otra parte, considerando que el número de individuos fluctuó considerablemente entre sitios, y tomando en cuenta que este número afecta las estimaciones de riqueza (Gotelli y Colwell, 2001), el número de especies de cada sitio fue sometido al proceso de enrarecimiento (*rarefaction*) o estandarización a la densidad más baja obtenida (161 individuos en el sitio denominado bosque de *Quercus*, ladera N [BQN], ubicado a 2,560 m s.n.m.). El enrarecimiento se hizo con el procedimiento de Sanders (Hayek y Buzas, 1997), modificado por Hurlbert (Magurran, 2004), usando la siguiente fórmula:

$$E(S) = \sum \left\{ 1 - \left[ \frac{\binom{N - N_i}{n}}{\binom{N}{n}} \right] \right\}$$

donde:  $E(S)$  = número esperado de especies;  $n$  = tamaño de muestra estandarizada;  $N$  = total de individuos registrados;  $N_i$  = Número de individuos de la  $i_{ava}$  especie.

Posteriormente, se calcularon dos índices de diversidad comunes en la descripción de comunidades biológicas, el índice de Shannon ( $H'$ ) y el coeficiente  $\alpha$  de la serie log de Fisher. El índice de Shannon se calculó por medio de la siguiente fórmula (Magurran, 1988):

$$H' = - \sum p_i \log_2 p_i$$

donde:  $H'$  = contenido de información de la muestra (índice de diversidad de la muestra);  $p_i$  = proporción del total de la muestra que corresponde a la  $i_{\text{ava}}$  especie;  $\log_2$  = bit/individuo.

El valor  $\alpha$  de Fisher se calculó con el procedimiento iterativo descrito en Hayek y Buzas (1997). Posteriormente, los resultados de ambos índices ( $H'$  y  $\alpha$  de Fisher) se corroboraron con los obtenidos a través del programa EstimateS (ver. 8.0; Colwell, 2005).

También se calculó la diversidad máxima de cada sitio, es decir, suponiendo que todas las especies que lo componen tuvieran la misma abundancia:

$$H'_{\text{máx}} = \log_2 S$$

donde:  $H'_{\text{máx}}$  = Diversidad de especies cuando todas tienen el mismo número de individuos;  $S$  = número de especies en la comunidad.

Aunque  $H'$  es por sí misma es una medida de heterogeneidad de la comunidad, también se calculó adicionalmente la equitabilidad de cada sitio, de la siguiente manera:

$$E = \frac{H'}{H'_{\text{máx}}}$$

donde:  $E$  = equitabilidad (intervalo: 0 a 1);  $H'$  = diversidad observada;  $H'_{\text{máx}}$  = máxima diversidad calculada.

Finalmente, se calculó el inverso del índice de Simpson, que es una medida que da más peso a la abundancia de las especies más comunes. El índice de Simpson se calculó con la fórmula:

$$D = \sum \left( \frac{n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)} \right)$$

donde:  $n_i$  = Número de individuos de la  $i_{\text{ava}}$  especie.;  $N$  = número total de individuos.

### 3.5 Estructura cuantitativa

*Área basal (AB)*: Para cada individuo se calculó el diámetro (D) de su(s) tallo(s), a partir de los perímetros (P) medidos en el campo:

$$D = P/\pi$$

posteriormente se calculó el área de cada uno de los tallos con la fórmula:

$$A = \pi(D/2)^2$$

Cuando las plantas tenían más de un tallo, los valores de A para cada uno se sumaron para

obtener un valor total para cada individuo, para cada especie y para cada sitio de muestreo.

*Densidad (D)*: se calculó el número de individuos por especie en relación al total de área muestreada.

*Frecuencia (F)*: Esta variable es la probabilidad de encontrar un individuo de la especie  $x$ , en una unidad muestral determinada. Se calculó como un porcentaje, ya que se consideró el número de veces que apareció una especie en cada uno de los 100 segmentos (de  $2 \times 5$  m), en cada sitio de 0.1 ha.

*Valor de importancia relativa (VIR)*: Es la contribución de cada especie a la estructura de la comunidad, y se calculó sumando los valores relativos (denotados por el subíndice  $R$ ) de área basal, densidad y frecuencia de cada especie en cada sitio (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974):

$$VIR = AB_R + D_R + F_R$$

### **3.6 Histogramas de frecuencias diamétricas finas**

Se graficó la frecuencia de individuos por sitio en categorías diamétricas, considerando su DAP máximo (en caso de tener más de un tallo). También se cuantificó el número de especies a las que pertenecen las plantas registradas en dichas categorías diamétricas. Salvo la categoría menor (DAP de 2.5 a 5 cm) y la superior (DAP > de 50 cm), el resto de las categorías abarcaron cada una un intervalo de clase de 5 cm.

### **3.7 Análisis de tendencias altitudinales**

Se graficó la distribución de la abundancia de algunas especies presentes en más de un sitio de muestreo, bajo el criterio de ser importante su presencia en al menos uno de ellos. Además, se analizó la distribución altitudinal de la familia Lauraceae por tener la mayor diversidad de especies, por ser la más importante en cuanto a valores estructurales, por estar presente en todo el gradiente altitudinal y por ser una de las mejor conocidas a nivel taxonómico.

### **3.8 Clasificación de las comunidades**

Primeramente se construyeron matrices de similitud entre los sitios. Esto se hizo inicialmente con el índice de Sørensen, el cual enfatiza las especies compartidas entre dos sitios (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974). Este índice se calculó para la totalidad de especies registradas por sitio, así como para las plantas del sotobosque y del dosel por separado (Apéndice 4), usando la siguiente fórmula:

$$IS_s = \frac{C}{0.5(A+B)} \times 100$$

donde:  $C$  = número de especies comunes a ambos sitios;  $A$  = número total de especies en el sitio A;  $B$  = número total de especies en el sitio B. Los valores obtenidos varían entre 0 y 100%.

Posteriormente se calculó el índice de Morisita, el cual es un índice cuantitativo cuya principal ventaja radica en la escasa afectación que sufre por la riqueza de especies o el tamaño de la muestra, aunque es sensible a la abundancia de las especies más comunes. Por tal razón, Magurran (1988) recomienda emplear una versión modificada conocida como Morisita-Horn:

$$C_{MH} = \frac{2 \sum (a_i \times b_i)}{(da + db)aN \times bN}$$

donde:

$aN$  = número total de individuos en el sitio A;  $bN$  = número total de individuos en el sitio B;  $a_i$  = número de individuos en la  $i_{ava}$  especie A;  $b_i$  = número de individuos en la  $i_{ava}$  especie B. Además,

$$da = \frac{\sum a_i^2}{aN^2}$$

La clasificación de las comunidades se hizo por medio del método de Ward, que es un procedimiento aglomerativo y jerárquico también conocido como el método de varianza máxima. Se basa en minimizar la suma de cuadrados de dos conjuntos o grupos hipotéticos y tiende a formar grupos de tamaño pequeño (van Tongeren, 1995). Los algoritmos de similitud fueron los índices de Sørensen y de Morisita-Horn, de modo que se obtuvo una clasificación cualitativa basada en datos de presencia–ausencia y otra cuantitativa. El análisis se hizo con el programa Statistica v.5.1. Además de la clasificación cualitativa para el conjunto total de plantas, se hicieron dos más: una para los árboles con  $DAP < 10$  cm (“sotobosque”) y otra para plantas con  $DAP \geq 10$  cm (“dosel”).

## Capítulo 4.

### RESULTADOS

---

#### 4.1 Riqueza florística

En los nueve sitios de muestreo se encontraron en total 208 morfoespecies. A pesar de que la mayoría de estas plantas no tenían estructuras fértiles al momento del muestreo, la comparación con especímenes de referencia recolectados en la región permitió una determinación taxonómica bastante aceptable de casi todas las morfoespecies (ver Apéndice 1). La mayoría (83%) de las 208 morfoespecies fueron árboles, representadas por 3,027 individuos (88% del total; ver sección 4.2.1). De las especies restantes, 24 fueron lianas (129 ind.), cinco a hemiepífitas (38 ind.), cuatro fueron helechos arborescentes (7 ind.) y sólo dos palmas (222 ind.) (Apéndice 1).

En total se registraron 63 familias, cuyo número fluctuó entre 34 (BC) y 15 (BQN) por sitio. Aunque la riqueza de familias se reduce conforme aumenta la altitud, llama la atención que la mayor cantidad de taxones a este nivel no corresponde con el sitio de menor altitud (BPC, 1,120 m), sino con BC, localizado 500 m más arriba (1,640 m; Tabla 4.1).

Algunas familias sobresalen tanto por su importancia estructural (ver adelante), como por su riqueza de especies (Fig. 4.1). De hecho, 60% de las especies registradas se reparten entre 23 familias que tienen tres o más especies cada una, mientras que de las 40 familias restantes, 26 estuvieron representadas sólo por una especie en todo el muestreo. Con excepción de BPC, Lauraceae fue por mucho la familia con mayor riqueza de especies en todos los sitios de muestro: en total se encontraron 24 especies de esta familia, cifra que rebasa considerablemente a las dos que le siguen en riqueza (Rubiaceae y Melastomataceae, con nueve especies cada una). La prevalencia florística de Lauraceae fue particularmente conspicua en BCM, ya que en este sitio se encontraron nueve especies (16.4% de la riqueza total del sitio). En contraste, y al igual que en la totalidad del muestreo, la mayoría de las familias que aparecieron en cada sitio estuvieron representadas por una sola especie.

Además de Lauraceae, otras familias presentes a lo largo de todo el gradiente altitudinal, desde BPC y BCM hasta BQN y BQS, fueron Araliaceae, Asteraceae, Celastraceae, Clethraceae, Melastomataceae, Rosaceae, Rubiaceae y Symplocaceae. La mayoría de las familias estuvieron representadas en los sitios intermedios, aunque varias sólo aparecieron en los más bajos, como

Anacardiaceae, Annonaceae, Bignoniaceae, Burseraceae, Cecropiaceae, Combretaceae, Fabaceae, Hippocrateaceae, Meliaceae, Monimiaceae, Moraceae, Ochnaceae, Proteaceae, Sapindaceae y Tiliaceae. En contraste, Dicksoniaceae, Oleaceae y Taxaceae fueron exclusivas de los sitios más altos.

La riqueza de especies y de géneros por sitio también mostró una marcada variación altitudinal (Tabla 4.1). La de especies fluctuó de 22 en BQN a 55 en BCM, es decir, el sitio más pobre tuvo menos de la mitad de especies que el sitio más rico. La regresión lineal entre la riqueza específica y la altitud fue inversamente significativa ( $R^2 = 0.82$ ; Fig. 4.2a). De forma similar, la riqueza genérica varió de 44 en BC a 20 también en BQN. Cabe aclarar que las cifras de riqueza genérica son las más afectadas por la resolución taxonómica insuficiente en el

**Tabla 4.1.** Riqueza, diversidad y estructura de plantas con DAP  $\geq 2.5$  cm, en nueve muestreos de 0.1 ha. Cuenca del río Perfume, Chinantla alta, Oaxaca.

Altitud (m)	Sitios	No. de indiv.	Área basal (m <sup>2</sup> )	No. de familias	No. de géneros	S	S <sub>R</sub>	$\alpha$ de Fisher	H'	E	1/D
1120	BPC	421	4.51	26	40	51	33.2	15.20	3.70	0.65	5.5
1220	BCM	434	5.44	30	40	<b>55</b>	36.8	16.75	4.60	0.80	16.5
1640	BC	329	7.03	<b>34</b>	<b>44</b>	52	<b>41.8</b>	<b>17.35</b>	<b>4.97</b>	0.87	<b>24.0</b>
1830	BO	291	6.00	29	33	45	36.4	14.91	4.60	0.84	17.3
2010	BZ	430	4.43	26	34	40	29.4	10.78	4.03	0.76	10.0
2260	BL	221	6.27	18	23	27	24.5	8.08	3.96	0.83	12.3
2430	BVW	<b>832</b>	4.93	23	28	36	24.4	7.62	3.84	0.74	9.3
2560	BQN	161	<b>7.24</b>	15	20	22	22.0	6.90	3.95	<b>0.89</b>	13.9
2560	BQS	307	7.07	19	24	29	25.5	7.84	4.86	0.85	13.8
<b>Todos:</b>				<b>63</b>	<b>103</b>	<b>208*</b>					

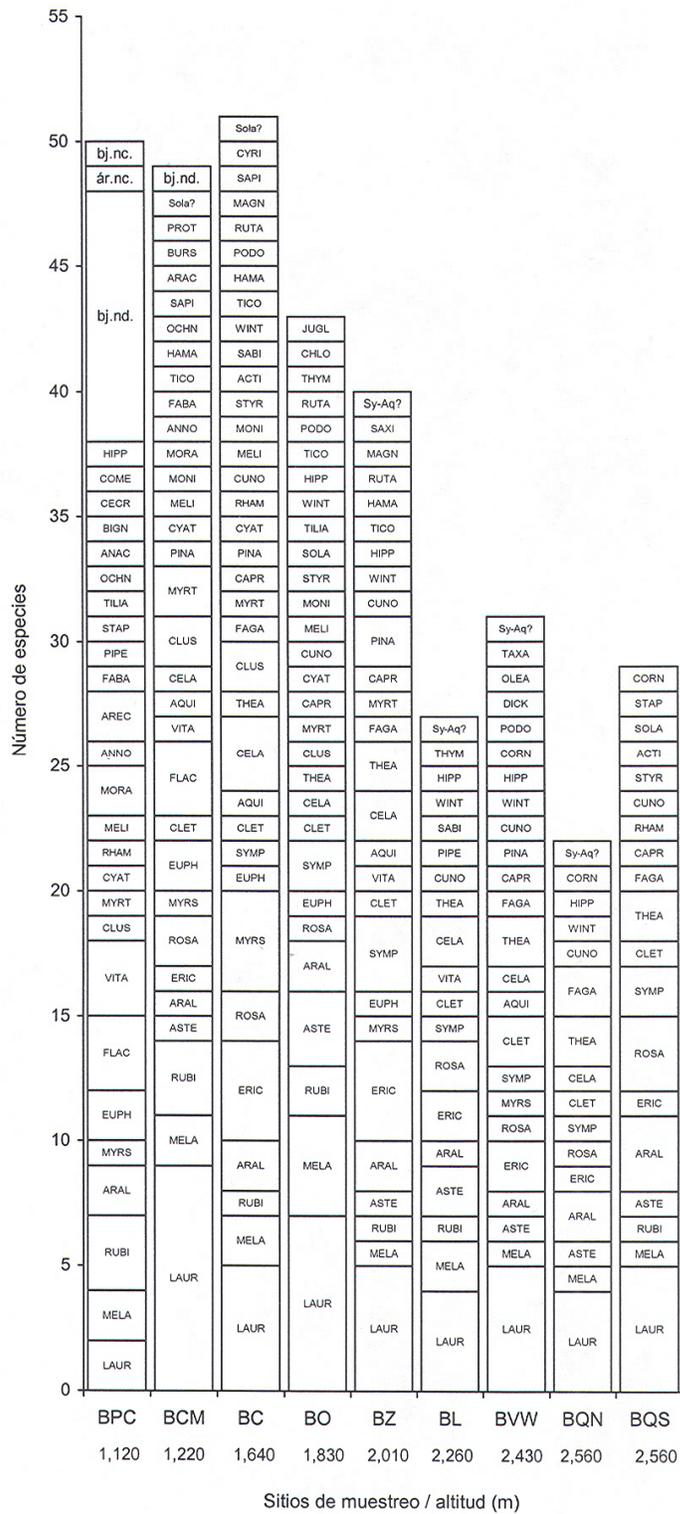
Se resaltan los valores más altos

S= Número de especies. \* Se incluyen morfoespecies no colectadas.

S<sub>R</sub>= Número esperado de especies al enrarecer la riqueza de cada sitio a 161 individuos.

H'= Índice de Shannon (log<sub>2</sub>). E= Equitabilidad.

1/D= Inverso del índice de Simpson.



**Fig. 4.1** Número de especies por familia de plantas leñosas con DAP  $\geq 2.5$  cm en nueve sitios de muestreo de 0.1 ha. Cuenca del río Perfume, Santa Cruz Tepetotutla, Oaxaca.

conjunto de morfoespecies; sin embargo, su tendencia con respecto a la altitud fue similar a la que se presenta a nivel de especie y de familia. Tomando en cuenta los tres niveles taxonómicos, BC resultó ser el sitio con mayor riqueza florística, pues ocupó el primer lugar en número de familias y de géneros, y el segundo lugar en número de especies.

#### **4.1.1. Distribución de la riqueza por clases diamétricas (estratos)**

El desglose de la información florística por categorías diamétricas gruesas en cada sitio (i.e.  $< 10$  cm y  $\geq 10$  cm de diámetro; Fig. 4.2b), mostró que en casi todos los sitios la proporción de especies exclusivas de la categoría superior (nombrada “dosel” de aquí en adelante) fue pequeña (intervalo 3.7% – 18.2%). Por el contrario, en cinco sitios la proporción de especies exclusivas del estrato bajo (de aquí en adelante, “sotobosque”) fue  $> 50\%$  (en BPC  $> 60\%$ ), mientras que en tres sitios (BZ, BVW y BQN) la proporción de especies presentes en ambas categorías diamétricas fluctuó en alrededor de 50%, lo que indica una diferenciación florística débil en la estructura vertical (vista indirectamente a través de la estructura diamétrica) de la vegetación en esos sitios. Los sitios con mayores números de especies exclusivas del dosel (al menos siete especies cada uno) fueron BPC, BCM y BC, todos ellos localizados en altitudes más bajas. En el extremo opuesto estuvo BL, con sólo una especie exclusiva de este estrato.

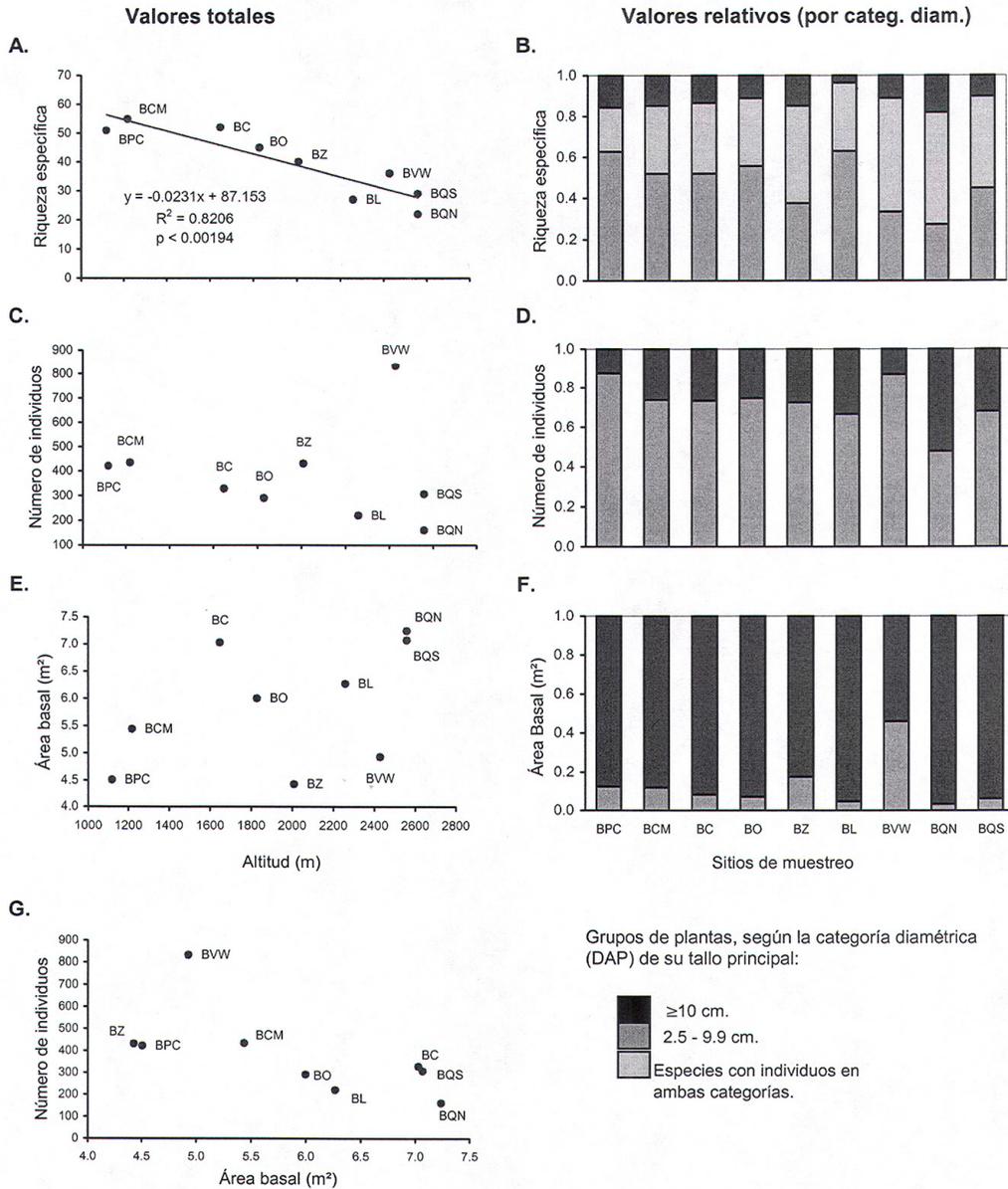
En total se encontraron 187 especies con individuos en el sotobosque, 110 tuvieron individuos en el dosel (110) y sólo 89 especies en los dos estratos; 98 especies aparecieron exclusivamente en el sotobosque y 21 en el dosel. Estas diferencias se hicieron más evidentes al usar categorías diamétricas más pequeñas, como las que se muestran en la Fig. 4.3: en todos los sitios en la clase de 2.5 a 4.99 cm se concentraron más de 65% de las especies (85% en BL y BQS). En BCM se registró el mayor número de especies arbóreas (11) con DAP  $\geq 30$  cm.

Doce especies de árboles grandes exclusivos del dosel aparecieron sólo en una comunidad: *Bucida* sp., *Ficus* sp., *Inga acrocephala*, *Tapiriria* sp. y *Turpinia occidentalis* en BPC; *Cyrilla racemiflora*, *Clethra kenoyeri*, *Xolisma squamulosa* y una Myrsinaceae en BC; una Tiliaceae en BO; *Pinus teocote* en BZ y *Quercus macdougallii* en BQN. Las otras 19 especies de árboles exclusivos del dosel en un solo sitio, también fueron registradas en otras comunidades, pero con DAP  $< 10$  cm. *Cinnamomum zapatae* constituye un buen ejemplo, ya que si bien es un componente importante de BL, BQN y BQS, en este último tuvo varios individuos pequeños.

## 4.2 Patrones altitudinales de estructura

### 4.2.1 Densidad

En los nueve sitios se registraron en total 3,426 individuos de plantas con  $DAP \geq 2.5$  cm, cifra equivalente a una densidad promedio ( $\pm 1$  D.E.) de  $380.7 \pm 193.8$  ind.  $1,000 \text{ m}^{-2}$  (todas las densidades reportadas de aquí en adelante corresponden a esta área). Si bien este promedio oculta



**Fig. 4.2** Riqueza específica y variación estructural de plantas leñosas con  $DAP \geq 2.5$  cm en nueve sitios de muestreo de 0.1 ha. Cuenca del río Perfume, Santa Cruz Tepetotutla, Oaxaca.

la gran variabilidad de esta variable estructural entre sitios, en la mayoría de ellos fluctuó en un intervalo acotado entre 161 ind. (BQN) y 434 ind. (BCM). La densidad mostró una tendencia decreciente con la altitud, ya que los sitios con los mayores valores dentro del intervalo arriba mencionado se localizan por debajo de 2,200 m s.n.m., mientras que los sitios ubicados arriba de esta cota altitudinal tuvieron densidades de aprox. 300 ind. o menores (Fig. 4.2c). Sin embargo, el sitio BVW se salió completamente de esta tendencia, pues en él se registró una densidad de 832 ind., es decir, casi el doble que la correspondiente a BZ, BCM y BPC (Tabla 4.1).

Las densidades por especie en cada sitio fueron en general bajas. La mitad de los individuos registrados en todo el muestreo se concentró en 17 especies, mientras que 115 especies estuvieron representadas por menos de cinco individuos, y 57 especies por sólo una planta. Únicamente seis especies tuvieron más de 100 individuos en todo el gradiente altitudinal (*Vaccinium consanguineum*, 228 ind.; *Weinmannia tuerckheimii*, 179; *Chamaedorea tepejilote*, 163; *Zinowiewia* sp., 144; *Cleyera integrifolia*, 117; *Symplocos vernicosa*, 112). En general, las densidades más altas de estas especies no coincidieron en los mismos sitios. Por ejemplo, *Vaccinium consanguineum* y *Weinmannia tuerckheimii* tuvieron sus mayores densidades en BVW, la de *Zinowiewia* sp. en la BZ, mientras que *Chamaedorea tepejilote* sólo se presentó en BPC (Apéndice 2).

La familia con mayor densidad en todo el gradiente altitudinal fue Lauraceae, con poco más de 400 árboles (Fig. 4.4a). Ericaceae, la familia que le sigue en densidad, tuvo casi 100 individuos menos. Otras familias importantes por su densidad fueron Arecaceae (dos especies del género *Chamaedorea*), Cunoniaceae (dos especies del género *Weinmannia*), Theaceae, Celastraceae y Clethraceae, todas ellas con abundancias absolutas totales de alrededor de 200 individuos. En conjunto, estas seis familias concentraron un poco más de la mitad (50.5%) del número total de individuos registrados en los nueve muestreos.

#### **4.2.1.1. Distribución de la densidad en clases diamétricas**

El desglose de los datos de densidad entre las dos categorías diamétricas gruesas utilizadas en el análisis mencionado arriba ( $< 10$  cm DAP o sotobosque, y  $\geq 10$  cm DAP o dosel; Fig. 4.2d) mostró que en la mayoría de los sitios (6) la proporción de individuos del sotobosque fue  $> 70\%$ , y de hecho en dos sitios (BPC y BVW) esta proporción alcanzó valores cercanos a  $90\%$ . Por el contrario, sólo en BQN dicha proporción tuvo un valor mucho más bajo, teniendo los individuos

de ambos conjuntos diamétricos una representación cercana a 50%.

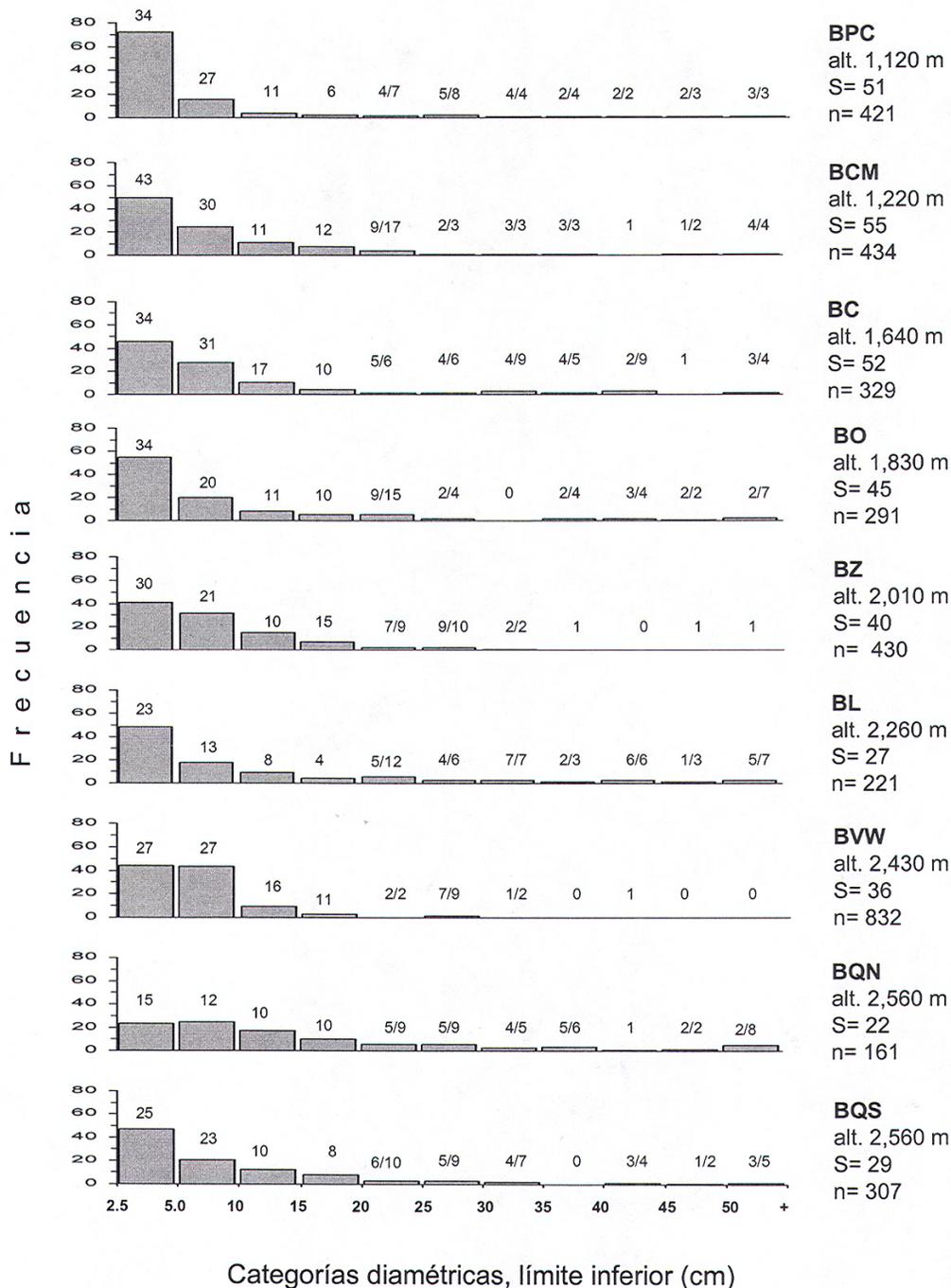
Al usar categorías diamétricas más pequeñas, la estructura en casi todos los sitios (salvo en BQN) mostró una clara forma de J invertida, con frecuencias mayores en las categorías < 10 cm y frecuencias muy bajas en las categorías > 30 cm de DAP (Fig. 4.3). Los individuos de las dos primeras categorías diamétricas (< 10 cm) tuvieron una representación relativamente homogénea en todos los sitios, lo cual contrastó con la de los de DAP > 30 cm, que constituyeron desde 5% de los individuos en BVW hasta 30% en BL. Los sitios con más individuos con estos diámetros grandes fueron BC y BL (28 y 26, respectivamente), mientras que en BVW y BZ, comunidades con árboles menos desarrollados, sólo hubo tres y cinco árboles que rebasaron dicho diámetro, y que aparecen como emergentes.

#### 4.2.2 Área basal

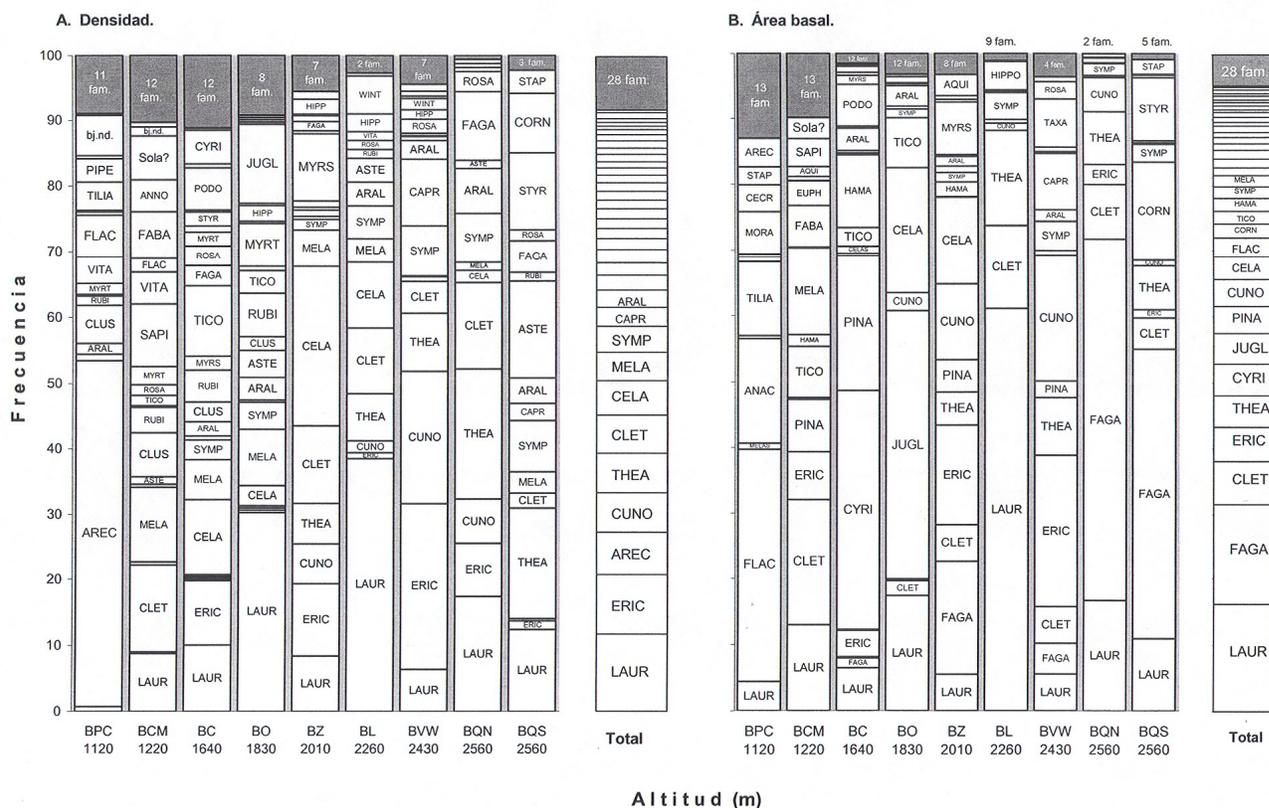
El área basal total acumulada en los nueve sitios fue 52.92 m<sup>2</sup>, y el promedio ( $\pm$  1 D.E.) por sitio fue  $58.8 \pm 11.1$  m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>. El intervalo del área basal abarcó de 44.3 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> en BZ, a 72.4 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> en BQN (Tabla 4.1). La variación del área basal no mostró ninguna tendencia con la altitud (Fig 4.2e); por ejemplo, los tres sitios con poca área basal (BPC, BZ y BVW) se localizan en diferentes pisos altitudinales, y lo mismo ocurre con los tres sitios con valores altos (BC, BQS y BQN).

En los cinco sitios con valores de área basal > 60 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>, pero sobre todo donde rebasa el valor de 70 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>, una sola especie hizo el mayor aporte. Por ejemplo, en los dos encinares (BQN y BQS), *Quercus ocoteifolia* presentó valores de ca. 44% del área basal total de cada uno, mientras que *Cyrilla racemiflora* (BC), *Beilschmiedia ovalioides* (BL) y *Oreomunnea mexicana* (BO), contribuyeron cada una con ca. 40%. Sólo dos especies más aportan más de 20% del área basal de sus respectivas comunidades (*Pleuranthodendron lindenii*, 34.7% en BPC, y *Pinus chiapensis*, 20.4% en BC). En conjunto, estas seis especies concentraron ca. 36% del área basal total registrada en el muestreo (Apéndice 2).

Los cinco sitios con menor densidad (BQN, BQS, BL, BO y BC) fueron las comunidades con mayores valores de área basal. En este sentido, sobresale BQN por tener la menor densidad (161 ind. 0.1 ha<sup>-1</sup>) y la mayor área basal (7.24 m<sup>2</sup> 0.1 ha<sup>-1</sup>). Se encontró una relación significativa entre el área basal y la densidad ( $R^2 = -0.776$ ;  $P < 0.05$ ) cuando BVW fue excluido del análisis (Fig. 4.2g).



**Fig. 4.3** Distribución de frecuencias diamétricas de plantas leñosas, con DAP  $\geq 2.5$  cm en nueve sitios de muestreo de 0.1 ha. Cuenca del río Perfume, Santa Cruz Tepetotutla, Oaxaca. Se indica el número de especies para todas las categorías diamétricas y en las de DAP  $> 20$  cm / número de individuos.



**Fig. 4.4** Valores estructurales relativos de las principales familias (34) de plantas leñosas con DAP  $\geq 2.5$  cm en nueve sitios de muestreo de 0.1 ha. Cuenca del río Perfume, Santa Cruz Tepetotutla, Oaxaca.

La mayor contribución de área basal por familia en la totalidad del muestreo correspondió a Lauraceae ( $8.7 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ ; 16.4%). Ésta fue seguida por Fagaceae (15.4%). Cada una de estas familias sobrepasa en poco más del doble a la contribución de Clethraceae, la cual obtuvo el tercer lugar. Varias familias fueron importantes por su contribución al área basal de sitios específicos, aunque estuvieron ausentes en otros sitios (Fig. 4.4b). En el sitio más bajo (BPC) hubo varios ejemplos de esta situación (Flacourtiaceae, Anacardiaceae, Tiliaceae y Moraceae); otros ejemplos fueron Cyrillaceae en BC, Juglandaceae en BO, Cornaceae en BQS, Myrsinaceae en BZ y Taxaceae en BVW.

A diferencia de lo que ocurre con la densidad, en la gran mayoría de los casos fueron los individuos del dosel ( $\geq 10$  cm DAP) los que contribuyeron más al área basal del sitio (en general  $> 80\%$ ; Fig. 4.2f). Sin embargo, el sitio BVW destacó por presentar una distribución del área basal más equitativa entre ambas categorías diamétricas gruesas.

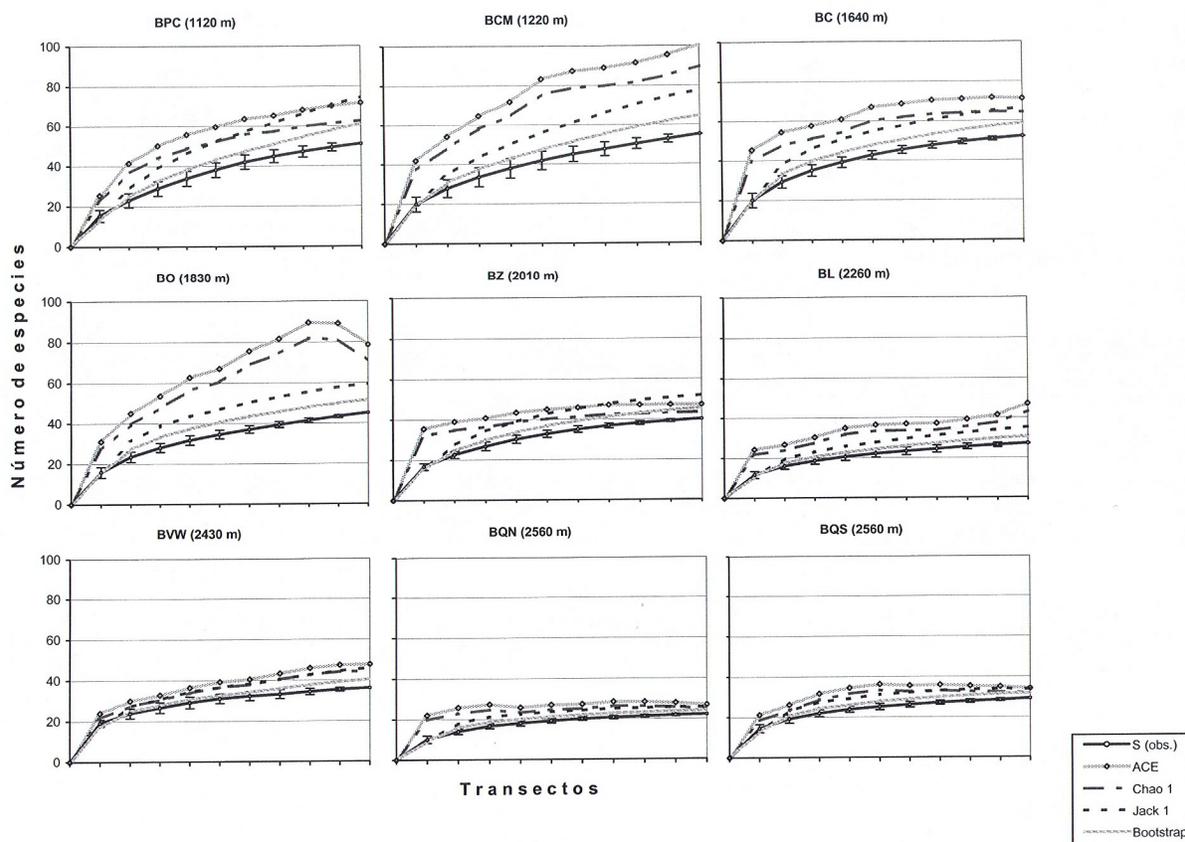
### 4.3 Patrones altitudinales de la diversidad

En la sección 4.1 se describieron algunos resultados de la riqueza de especies por sitio a lo largo del gradiente altitudinal. Aquí se presenta un análisis más detallado de la riqueza, basado en las curvas suavizadas de acumulación de especies usando diferentes estimadores de la riqueza de especies en cada sitio e índices de diversidad calculados a partir de datos de abundancias relativas de las especies.

Las curvas suavizadas de acumulación de especies se muestran en la Fig. 4.5. En ningún sitio se alcanzó una asíntota, es decir, el muestreo nunca registró la totalidad de las especies en la comunidad. El sitio BQN fue el único en el que su curva se incrementó muy poco al final de la gráfica. En el otro extremo, las curvas correspondientes a los tres sitios más bajos (BPC, BCM y BC) tuvieron las mayores pendientes. Las desviaciones estándar asociadas a los puntos de estas curvas son relativamente pequeñas, lo que indica que la riqueza de los transectos del muestreo de cada sitio fue bastante homogénea.

A diferencia de las curvas suavizadas de acumulación de especies, las curvas correspondientes a los diferentes estimadores de riqueza sí mostraron tendencias de estabilización en varios casos (p.ej., BQN y BQS). En todos los casos, los estimadores utilizados predijeron valores de riqueza más altos que los observados en cada sitio. En BCM dos estimadores (ICE y ACE) predijeron valores de riqueza cercanos al doble de la observada (112.1 y 100.6, especies, respectivamente). A veces la estimación fue poco precisa; por ejemplo, Chao 1 tuvo un intervalo de confianza del 95% de 66.8 a 156.6 especies (Apéndice 3). Otros sitios con valores estimados muy superiores al valor observado fueron BL (ACE = 47.0 especies; Chao 1 = 43.0 especies vs.  $S_{obs} = 27$  especies) y BO (ICE = 78.6, ACE = 69.0, Chao 1 = 70.6 vs.  $S_{obs} = 45$  especies). En BPC y BC las estimaciones no fueron tan altas (Fig. 4.5). Finalmente, en BZ y los tres sitios de mayor altitud, los valores de riqueza predichos fueron similares a los observados. Las predicciones obtenidas por los dos métodos que sólo toman en cuenta la presencia de las especies (Jackknife 1 y Bootstrap) casi no difirieron de los valores observados a lo largo de todo el eje de área acumulada.

La Tabla 4.1 muestra los valores enrarecidos (i.e. estandarizados) a la densidad más baja registrada en todo el muestreo (161 ind. en BQN). El enrarecimiento provocó descensos notables en la riqueza de algunos sitios; por ejemplo, de las 51 especies observadas en BPC sólo



**Fig. 4.5** Curvas acumulativas suavizadas de especies-área y estimadores de riqueza de plantas leñosas con DAP  $\geq 2.5$  cm en nueve sitios de muestreo de 0.1 ha. Cuenca del río Perfume, Santa Cruz Tepetotutla, Oaxaca.

permanecieron 33 en la muestra enrarecida. En cambio, los valores estandarizados de los sitios de mayor altitud fueron similares a sus valores observados, a pesar de haber grandes diferencias estructurales entre ellos (p.ej., BVW, 832 ind.; BL, 221 ind.). El sitio que tuvo la riqueza estandarizada más alta fue BC, con casi 42 especies en 161 individuos, mientras que BCM, donde se registró la mayor riqueza observada, pasó a segundo lugar, seguido de cerca por BO y BPC.

Los índices  $\alpha$  de Fisher y de Shannon ( $H'$ ) mostraron una relación negativa con la altitud. Sin embargo, ninguno de ellos tuvo su valor máximo en el sitio más bajo, sino en BC ( $\alpha$  de Fisher = 17.35;  $H' = 4.97$ ). El valor de  $\alpha$  más bajo se registró en BQN. El menor valor de  $H'$  (3.70) fue obtenido para BPC, el sitio ubicado en la menor altitud de todo el muestreo, quedando por debajo de otros sitios ubicados a altitudes mayores como BVW, BQN y BL. Al excluir los valores de  $H'$  en BPC y en BQS (el más bajo y más alto, respectivamente), se aprecia una considerable separación, a una altitud de *ca.* 2,100 m, entre BZ y BL. Por debajo de ella todos los

valores de  $\alpha$  son  $> 10$  y casi todos los de  $H'$  son  $> 4.0$ , mientras que arriba de dicha cota altitudinal todos los valores de  $\alpha$  son  $< 10$  y casi todos los de  $H'$  son  $< 4.0$ . De hecho, es notable que el elevado valor de  $H'$  en BQS haya sido el segundo más alto entre todos los sitios. Asimismo, la variación en la equitabilidad (E) no parece estar correlacionada con la altitud ni con los valores de  $H'$ ; mientras que el valor más alto de E (0.89) se registró en BQN, con un valor intermedio de  $H'$ , la equitabilidad más baja (0.65) sí correspondió con el valor más pequeño de  $H'$  (3.70) en BPC. En general, con esta última excepción, los valores de E fueron altos (muy cercanos a 1).

Finalmente, el inverso del índice de Simpson presentó un comportamiento más irregular respecto a la altitud. El valor más alto se obtuvo para BC (24.0), mientras que los valores más bajos correspondieron a BPC (5.5) y BL (9.3), ubicados a altitudes muy diferentes.

#### **4.4 Importancia estructural de las especies por sitio**

En el Apéndice 2 se presentan las tablas con la síntesis estructural de cada sitio, con los valores absolutos y relativos de área basal, densidad y frecuencia, así como los valores de importancia relativa (VIR) desglosados por especie. A continuación se destacan los resultados más notables para cada comunidad.

##### **Bosque premontano de *Pleuranthodendron-Chamaedorea* (BPC; 1,120 m s.n.m.)**

Este sitio ocupó el tercer lugar en riqueza de especies. Entre las tres especies con mayor VIR estuvieron dos palmas, *Chamaedorea tepejilote* y *C. woodsoniana*, ambas con densidades altas ( $> 53\%$  del total), y *Pleuranthodendron lindenii*, árbol mediano del dosel, lo cual sirvió para nombrar a esta comunidad. En cuanto a área basal destacaron *Pleuranthodendron lindenii* (35% del total), *Tapirira* sp. (16%) y *Heliocarpus donnell-smithii* (11%). Otra especie relativamente importante en el sotobosque de este sitio fue *Rheedia edulis* (24 ind.). Las seis especies mencionadas hasta aquí concentraron *ca.* 70% de la densidad total y el área basal total del sitio. Otras especies del dosel que alcanzaron tallas grandes y que destacaron por sus valores altos de área basal, a pesar de haber tenido densidades bajas, fueron *Ficus* sp., *Bucida* sp., *Ocotea bernouillina* y *Turpinia occidentalis*. Destacó un individuo de *Tapirira* sp. con un DAP de *ca.* 100 cm, ya que el siguiente árbol más grueso, un individuo de *Pleuranthodendron lindenii*, apenas llegó a 60 cm. Un componente estructural notable de este sitio fueron las lianas, de las

que se registraron 47 individuos pertenecientes a 17 especies (*Vitis popenoi* tuvo un tallo con un DAP > 10 cm).

#### **Bosque premontano de *Clethra-Miconia* (BCM; 1,220 m s.n.m.)**

En este sitio, se registró la mayor riqueza específica en el estudio (55), las tres especies con mayor VIR fueron *Clethra integerrima*, *Miconia trinervia* y *Matayba oppositifolia*; las dos primeras son árboles del dosel, mientras que la última es una planta más pequeña del sotobosque. *Rheedia edulis* fue la única especie con importancia estructural alta compartida con el sitio anterior (BPC). *Pinus chiapensis*, *Ocotea chiapensis* y *Befaria laevis*, representadas por un individuo, destacaron por ser las especies de mayor diámetro en el sitio (> 70 cm). Además, aquí fue notable la riqueza de especies de Lauraceae, algunas de gran tamaño (e.g. *Beilschmiedia* sp.) y otras muy abundantes (e.g. *Licaria cervantesii*). *Swartzia mexicana*, especie con un alto VIR, fue la especie de leguminosa encontrada a mayor altitud en todo el muestro. En este sitio no se encontraron palmas y hubo pocas especies de lianas (ocho), aunque su densidad no disminuyó notablemente. Otras especies importantes del dosel fueron *Ticodendron incognitum* y *Alchornea* sp. nov., con diámetros máximos de 46 y 35 cm, respectivamente.

#### **Bosque montano bajo de *Cyrilla racemiflora* (BC; 1,630 m s.n.m.)**

Este fue un sitio con una riqueza específica muy alta (52 especies), a pesar de tener una dominancia muy marcada de *Cyrilla racemiflora*, especie utilizada para nombrar a esta comunidad. Junto con este taxón, *Ticodendron incognitum* y *Pinus chiapensis* formaron el grupo de especies dominantes. Es notable que la densidad de la segunda especie en VIR (*T. incognitum*) fue del doble que la de *C. racemiflora*. En este sitio comenzó a ser notable la contribución estructural de *Zinowiewia* sp., especie que estuvo representada por numerosos individuos pequeños. Además de las especies mencionadas, en el dosel destacó la presencia de *Dendropanax populifolius*, *Persea liebmanii*, *P. pallescens*, *Podocarpus matudae* var. *macrocarpus* y *Quercus eugeniifolia*. En este sitio las lianas fueron muy escasas. Aunque los árboles más grandes fueron los de *Pinus chiapensis* (dos con ca. 90 cm DAP), *C. racemiflora* fue la especie más sobresaliente, pues 16 de sus 17 individuos tuvieron diámetros > 30 cm (el mayor de 86 cm).

### **Bosque montano bajo de *Oreomunnea mexicana* (BO; 1,840 m s.n.m.)**

En este sitio la riqueza de especies fue baja, sólo se registraron 45 especies. Al igual que en el sitio anterior (BC), una especie (*Oreomunnea mexicana*) dominó fuertemente la estructura, y por ello se utilizó para nombrar esta comunidad. Sin embargo, a diferencia de aquél, la especie dominante tuvo una densidad mucho más alta. El conjunto de especies subdominantes incluyó dos lauráceas (*Ocotea effusa* y *Persea rufescens*), así como *Ticondendron incognitum* y *Zinowiewia* sp., especie que alcanzó aquí sus mayores tallas. Algunas especies características del sotobosque sobresalientes por sus densidades altas fueron *Calyptranthes schiedeana*, *Rondeletia acuminata*, *Mollinedia viridiflora* y *Miconia lonchopylla*. En este sitio se registró el mayor número de individuos de especies del género *Miconia*. No se encontraron individuos del género *Quercus*, a pesar de que el sitio estuvo ubicado en un piso altitudinal donde son comunes las especies de este género. Los árboles más sobresalientes fueron un individuo de *O. mexicana* y uno de *Zinowiewia* sp., con 100 y 85 cm de DAP, respectivamente.

### **Bosque montano bajo de *Zinowiewia* sp. (BZ; 2,010 m s.n.m.)**

La riqueza de especies fue baja, se registraron 40 especies. El mayor VIR correspondió a la Celastraceae *Zinowiewia* sp., por lo que el bosque fue nombrado según esta especie; se trata de un taxón muy abundante (102 ind.), si bien en este sitio sus individuos no tenían grandes tallas (sólo dos con DAP > 20 cm). Siguiendo a esta especie hubo un grupo homogéneo formado por cinco especies que compartieron la subdominancia del bosque: *Clethra konzattiana*, *Myrsine juergensenii*, *Vaccinium consanguineum*, *Weinmannia pinnata* y *Quercus* aff. *eugeniifolia*. A partir de este sitio comenzaron a ser conspicuas algunas especies estructuralmente importantes en las porciones más altas del gradiente estudiado (*V. consanguineum*, *Beilschmiedia ovalioides* y *Cleyera integrifolia*). Aunque no tuvo un VIR alto, destacó *Pinus* aff. *herrerae* como un elemento sobresaliente del dosel. Los individuos más grandes registrados en este sitio fueron dos encinos (*Quercus* aff. *eugeniifolia*), uno con casi 74 cm de DAP.

### **Bosque montano bajo de lauráceas (BL; 2,260 m.s.n.m.)**

Este bosque sólo tuvo 27 especies. El rasgo estructural más distintivo consistió en la fuerte dominancia por parte de cuatro especies de lauráceas sobre el resto de las plantas leñosas. Dos de ellas, *Beilschmiedia ovalioides* y *Ocotea sarcodes*, ocuparon los dos primeros lugares y en

conjunto reunieron la tercera parte del valor total de VIR. *B. ovalioides*, cuyo individuo más grande tuvo un DAP de 75 cm, alcanzó el VIR más alto obtenido para todas las especies en todos los sitios (73.5). Por esta razón, para nombrar a esta comunidad no se utilizó el nombre de una especie sino de la familia completa. A pesar de ello, la importancia estructural estuvo compartida por dos especies que no son lauráceas (*Clethra konzattiana* y *Cleyera integrifolia*, las cuales son elementos importantes de bosques localizados a mayor altitud), y por la liana *Celastrus vulcanicolus*, que fue la única especie con esta forma de crecimiento importante en un sitio de alta elevación. Asimismo, aquí se registró una de las densidades totales más bajas (221 individuos). Otras especies arbóreas de talla grande en este sitio fueron *Cinnamomum zapatae* y *Billia hippocastanum*.

#### **Bosque montano alto de *Vaccinium*–*Weinmannia* (BVW; 2,430 m s.n.m.)**

A pesar de estar localizado a una altitud mayor, la riqueza en este sitio (36 especies) no sólo no decreció, sino que aumentó respecto al anterior. Los VIR más altos, correspondieron a *Vaccinium consaguineum* y *Weinmannia tuerckheimii*, razón por lo cual esta comunidad fue nombrada a partir de los epítetos genéricos de estos taxones. Las especies que les siguen en VIR fueron todas elementos propios de bosques de alta elevación: *Viburnum acutifolium*, *Symplocos vernicosa* y *Ternstroemia oocarpa*. Un rasgo estructural característico de este sitio es que cuatro familias (Ericaceae, Cunoniaceae, Caprifoliaceae y Theaceae) concentraron ca. 60% de la densidad y del área basal. Esto es particularmente importante en lo que a densidad se refiere, ya que se trata del sitio con mayor densidad en la zona de estudio (832 individuos). Debido a esta característica, las especies con los árboles con mayor DAP (*Quercus ocoteifolia* y *Pinus* aff. *herrerae*) no alcanzaron VIR altos.

#### **Bosque montano alto de *Quercus*, ladera norte (BQN; 2,560 m s.n.m.)**

En este sitio se registró la riqueza más baja (22 especies). La dominancia correspondió al encino *Quercus ocoteifolia* (de allí el nombre de la comunidad), aunque *Clethra galeottiana* y *Persea chamissonis* también fueron dominantes, y dos especies más de Theaceae (*Ternstroemia oocarpa* y *Cleyera integrifolia*) tuvieron contribuciones importantes a la estructura del bosque. Los rasgos estructurales más notables de esta comunidad fueron su área basal grande (la mayor de todos los sitios) y su baja densidad (la menor de todas). Asimismo, éste fue el sitio donde la estructura

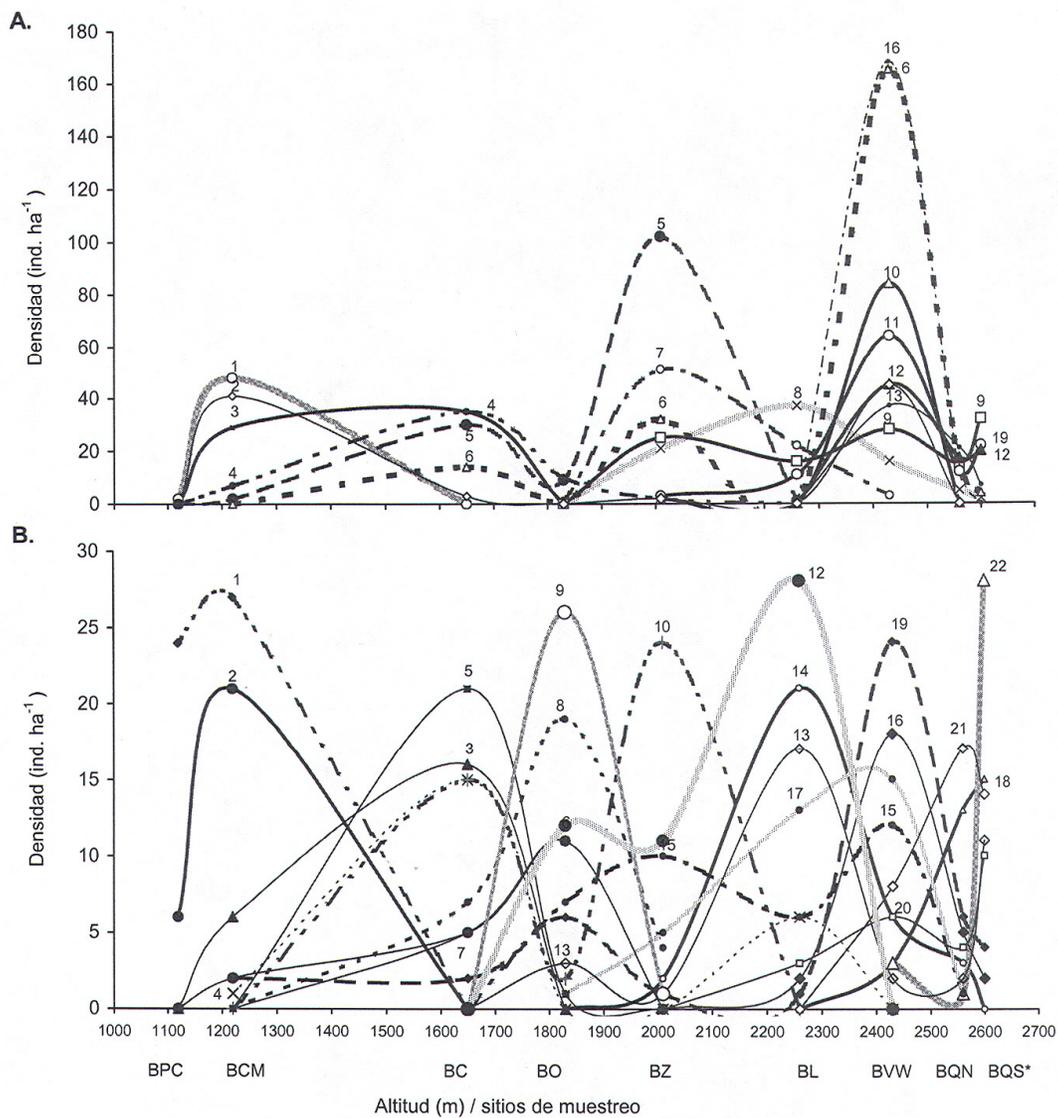
diamétrica incluyó la mayor proporción de troncos con DAP > 50 cm, casi todos ellos de *Q. ocoteifolia*. En este sitio y en el siguiente se registraron los valores más altos de área basal obtenidos para una sola especie en un sitio (3.1 m<sup>2</sup>, equivalente a 31 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>). Una segunda especie de encino (*Q. macdougalii*) también tuvo diámetros grandes, aunque su densidad fue muy baja.

#### **Bosque montano alto de *Quercus*, ladera sur (BQS; 2,560 m s.n.m.)**

A pesar de que las dos últimas comunidades se localizan prácticamente a la misma altitud, en este sitio la riqueza de especies (29) fue sensiblemente mayor que en el anterior. La dominancia correspondió de nuevo a *Quercus ocoteifolia*, con un VIR muy similar, pero las especies que le siguieron inmediatamente en VIR (*Cornus disciflora* y *Styrax glabrescens*) difirieron mucho de las del bosque anterior. Un rasgo particular de la estructura de este sitio fue la contribución de la Asteraceae *Telanthophora uspantanesis*, la cual tuvo el quinto VIR más alto. Las dos Theaceae con valores de importancia altos en el sitio anterior (*Ternstroemia oocarpa* y *Cleyera integrifolia*) también fueron importantes, aunque a éstas se unió *Symplocos vernicosa* (Symplocaceae). Como ya se mencionó antes, estas tres últimas especies son elementos que se comparten en las tres comunidades más altas (BVW, BQN y BQS).

#### **4.5 Patrones altitudinales en la variación florística**

La gran mayoría de las especies registradas en los nueve sitios fueron escasas o abundantes en un solo sitio. Por el contrario, un número muy reducido de especies (ca. 40) fueron relativamente abundantes en más de un sitio. La Fig. 4.6 muestra la variación altitudinal de la abundancia para 37 de estas especies. Cuatro especies se presentaron a lo largo de todo gradiente altitudinal analizado, de ellas, *Zinowiewia* sp. y *Vaccinium consanguineum* fueron muy abundantes en al menos un sitio. *Zinowiewia* sp. estuvo presente desde 1,220 m en BCM hasta 2,260 m en BL, con un claro pico de abundancia (102 ind.) en BZ (2,010 m). *Vaccinium consanguineum* y *Weinmannia pinnata* abarcaron intervalos altitudinales igualmente amplios (1,100 m), pero desplazados hacia mayores altitudes (de 1,650 m en BC a 2,560 m en BQS); *V. consanguineum* sobresale por no presentar una distribución unimodal de su densidad en su intervalo altitudinal y por su alta densidad en BVW (165 ind.), sólo superada por *Weinmannia tuerckheimii*, que en ese mismo sitio tuvo un valor muy similar (168 ind.). Sin embargo, la especie que mostró la



**Fig. 4.6** Distribución altitudinal de 37 especies leñosas abundantes (DAP  $\geq$  2.5 cm) que aparecieron en más de un sitio de muestro. Cuenca del río Perfume, Santa Cruz Tepetotutla, Oaxaca. Para mayor claridad en la gráfica se aumentó ligeramente la altitud de BQS\*.

A. Clave de las especies con más de 30 individuos en un sitio: 1 = *Miconia trinervia*; 2 = *Matayba oppositifolia*; 3 = Solanaceae?; 4 = *Ticodendron incognitum*; 5 = *Zinowiewia* sp., 6 = *Vaccinium consanguineum*; 7 = *Clethra konzattiana*; 8 = *Beilschmiedia ovalioides*; 9 = *Cleyera integrifolia*; 10 = *Viburnum acutifolium*; 11 = *Symplocos vernicosa*; 12 = *Ternstroemia oocarpa*; 13 = *Clethra galeottiana*; 14 = *Gaultheria odorata*; 15 = *Weinmannia tuerckheimii*.

B. Clave de las especie con menos de 30 individuos en un sitio: 1 = *Rheedia edulis*; 2 = *Cissus martiniana*; 3 = *Faramea schultesii*; 4 = *Befaria laevis*; 5 = *Podocarpus matudae*; 6 = *Miconia lonchophylla*; 7 = *Mollinedia viridiflora*; 8 = *Calyptanthus schiedeana*; 9 = *Persea rufescens*; 10 = *Miconia glaberrima*; 11 = *Wienmannia pinnata*; 12 = *Ocotea sarcodes*; 13 = *Ocotea betazensis*; 14 = *Celastrus vulcanicolus*; 15 = *Billia hippocastanum*; 16 = *Prunus brachybotria*; 17 = *Drymis granadensis*; 18 = *Quercus ocoteifolia*; 19 = *Dendropanax arboreus*; 20 = *Cinnamomum zapatae*; 21 = *Persea chamissonis*; 22 = *Cornus disciflora*.

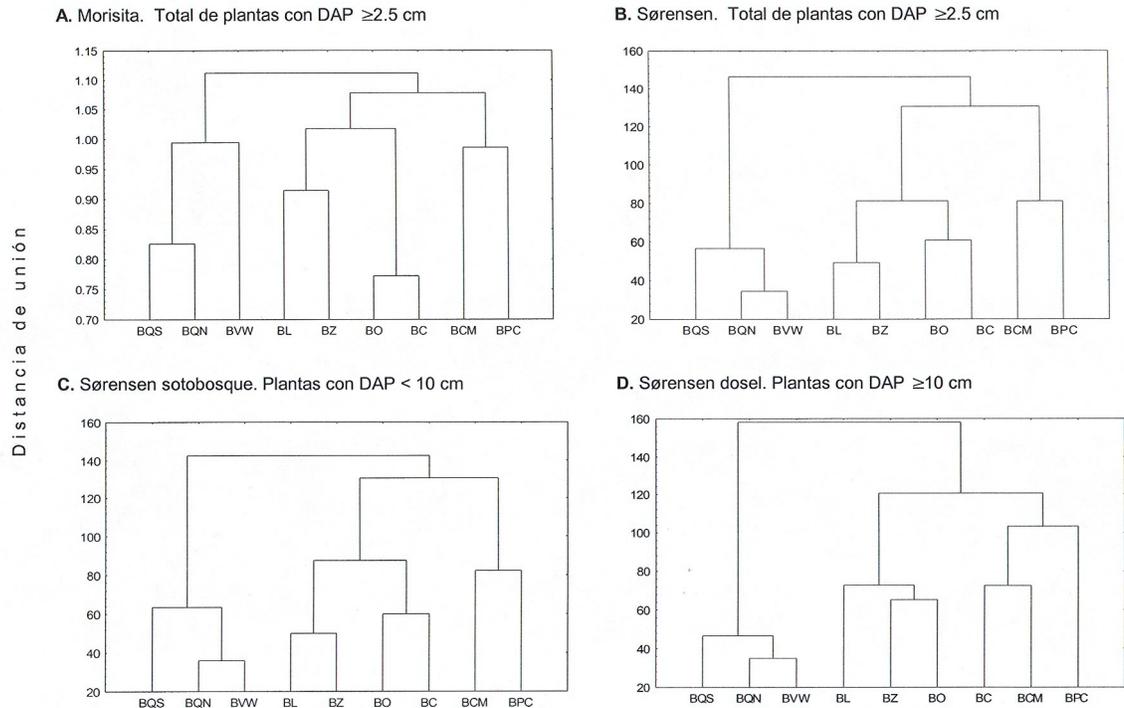
distribución altitudinal más amplia (1,500 m) fue *Dendropanax arboreus*, presente desde 1,220 m en BCM hasta 2,560 m en BQS, aunque su densidad y su contribución estructural a las comunidades donde se registró fue relativamente menor, excepto en BVW. Otras mostraron distribuciones altitudinales más acotadas. (Fig. 4.6).

Por otra parte, a pesar de las fuertes variaciones altitudinales en las densidades de cada especie, la gráfica permite distinguir zonas altitudinales diferentes. En primer lugar están los sitios más bajos, desde BPC hasta BO, en los que no hay coincidencias claras en los picos de densidad de las especies consideradas; de hecho, ninguna alcanzó valores muy altos de densidad. En contraste, los tres sitios que siguen en altitud (BZ, BL y BVW) destacan por conformar un intervalo altitudinal con cierta homogeneidad florística debido a la presencia compartida de varias especies que ahí tuvieron sus picos de abundancia: *Beilschmiedia ovalis*, *Billia hippocastanum*, *Celastrus vulcanicolus*, *Drymis granadensis* y *Ocotea sarcodes*. Finalmente, en la parte más alta del gradiente, la composición florística de ambos encinares se distingue de manera notable por la ausencia de muchas especies registradas a menores elevaciones, aunque sigue habiendo elementos compartidos con otros sitios, en particular con BVW, como es el caso de *Cleyera integrifolia* y de *Ternstroemia oocarpa*.

Un ejemplo particularmente dramático de la variación florística a lo largo del gradiente altitudinal ocurre en la familia Lauraceae (Fig. 4.7). Para analizar con mayor detalle su distribución se adicionaron otros datos de colecta (de ejemplares fértiles), incluso a altitudes donde no se realizaron muestreos de vegetación; el intervalo altitudinal abarcado va de 800 a 3,000 m s.n.m. El número de especies de Lauraceae en 23 segmentos altitudinales (de 100 m) varió de 0 a 11, pero más de la mitad de ellos (14) sólo tuvieron cinco especies o menos. Además, ninguna especie estuvo presente en todo el intervalo altitudinal. *Ocotea sarcodes* y *Ocotea* aff. *acuminatissima* fueron las únicas con amplitudes altitudinales de 1,000 m o más. Por otro lado, 10 especies (casi la tercera parte) parecen estar presentes únicamente en un segmento de 100 de altitud. Con la notable excepción de *Ocotea* aff. *acuminatissima*, las especies ubicadas por debajo de la cota de 1,200 m parecen tener intervalos altitudinales más estrechos que las que se distribuyen en los pisos altitudinales ubicados arriba de 1,600 m (Fig. 4.7).



es muy evidente la fuerte diferenciación florística y también estructural, aunque en menor medida, que la existente entre los dos bosques montanos altos (BQN, BQS y BVW) y las otras comunidades, de acuerdo con los dendrogramas.



**Fig. 4.8** Análisis de clasificación para nueve sitios de muestro de 0.1 ha en la cuenca del río Perfume, Santa Cruz Tepetotutla, Oaxaca. Dendrogramas obtenidos con el método de Ward y basados en el índice de Morisita (similitud cuantitativa; A) y en el de Sørensen (similitud cualitativa; B, C, D).

Hubo algunas diferencias entre el análisis cuantitativo (*i.e.* que toma en cuenta la estructura de la vegetación) y el cualitativo (*i.e.* basado sólo en la composición). Estructuralmente (a una distancia de corte de 1.05) resultaron más parecidos entre sí BQS y BQN, mientras que en composición, BQN fue más parecido a BVW. Además, los grupos que se distinguen en el análisis cuantitativo fueron más heterogéneos. A continuación se describen brevemente los tres grupos que se distinguen en los dendrogramas.

Grupo I. Este grupo reúne los dos sitios denominados bosques premontanos (BPC y BCM). Éstos tuvieron una similitud florística baja entre sí (índice de Sørensen = 18.9%; índice de Morisita =

0.014), sobre todo considerando que se trata de sitios cercanos en altitud (100 m) y en distancia horizontal (500 m). En conjunto, en ambos sitios se registraron 106 especies, de las cuales diez fueron comunes a ambos sitios y además no aparecieron en ningún sitio de los otros dos grupos: *Calyptranthes chytraculia*, *Casearia sylvestris*, *Cissus* aff. *microcarpa*, Flacourtiaceae sp., *Guarea glabra*, *Miconia trinervia*, *Ocotea bernoulliana*, *Ouratea* sp., *Pseudolmedia spuria* y *Rheedia edulis*. Los valores promedio de densidad, área basal y riqueza de especies por sitio, para este grupo fueron 4.975 m<sup>2</sup>, 427.5 ind. y 53 especies, respectivamente.

Grupo II. En general, aquí quedaron incluidos las cuatro comunidades reconocidas como bosques montanos bajos (BC, BO, BZ y BL). La similitud entre estos sitios aumentó considerablemente respecto a los del grupo anterior, ya que el promedio del índice de Sørensen fue 36.25% y del índice de Morisita fue 0.099. Solamente dos especies fueron comunes a estos sitios (*Zinowiewia* sp. y *Weinmannia pinnata*; sin embargo, éstas no fueron completamente exclusivas del grupo, ya que la primera también se registró en BCM (1,220 m) y la segunda en BQS (2,260 m). Para este grupo el área basal promedio por sitio fue 5.933 m<sup>2</sup>, la densidad promedio 317.75 ind. y la riqueza promedio 41 especies.

Grupo III. Este grupo incluyó a los sitios de mayor altitud, considerados como bosques montanos altos (BVW, BQN y BQS). En él se observó un ligero incremento en la similitud florística entre los sitios incluidos respecto al grupo anterior (promedio del índice de Sørensen = 39.23%), pero no en la similitud estructural (promedio del índice de Morisita = 0.090). Para este grupo se reconocieron siete especies comunes a los sitios que lo conforman (*Cinnamomum zapatae*, *Clethra galeottiana*, *Cornus disciflora*, *Miconia* aff. *hemenostigma*, *Persea chamissonis*, *Quercus ocoteifolia* y *Ternstroemia oocarpa*). La mayoría de ellas fueron exclusivas del conjunto, siendo *C. zapatae* la excepción, ya que también fue registrada en BL, a 2,260 m. A este grupo correspondió el promedio más alto de área basal por sitio (6.41 m<sup>2</sup>) y el promedio más bajo de riqueza por sitio (29 especies), pero su valor promedio de densidad por sitio fue muy semejante al del grupo I (433.33 ind.).

## Capítulo 5.

### DISCUSIÓN

---

Los resultados de este estudio muestran que los bosques de la parte alta de la cuenca del río Perfume son extremadamente heterogéneos no sólo en términos de su fisonomía, sino también de su estructura y composición. Esta variación es considerable, sobre todo si se toma en cuenta que la distancia horizontal entre los sitios de muestreo de la vegetación fue muy pequeña (alrededor de 6 km). Esto significa que prácticamente todos los cambios vegetacionales están asociados a un gradiente altitudinal muy fuerte que comprende en total unos 1,500 m de diferencia, es decir, la variación en altitud es de más de 250 m por cada kilómetro recorrido horizontalmente. A este gradiente tan fuerte se asocia además la condición particular de un clima de muy alta pluviosidad. Por ello, era difícil prever si la alta humedad resultante podría amortiguar los cambios en el ambiente físico, y por lo tanto en la vegetación, o si éstos serían tan marcados como los reportados para otras regiones tropicales montañosas.

Esta discusión se centra en el análisis de este punto, sobre todo por medio del análisis de las tendencias estructurales y de diversidad asociadas con el gradiente altitudinal, y de la comparación con otros estudios cuantitativos de la estructura de bosques húmedos de montaña realizados en México y otras partes del mundo. La cobertura geográfica de dichos estudios es muy amplia, pues abarca todos los continentes con vegetación tropical. Entre los más importantes cabe citar para África los de Beals (1969), Hamilton (1975), Hamilton y Perrot (1981) y Woldu *et al.* (1989); para Asia los de van Steenis (1984), Whitmore (1984), Ohsawa *et al.* (1985), Kitayama (1992), Tang y Ohsawa (1997) y Chang-Fu *et al.* (1998); para América tropical los de Veillon (1965), Cleef *et al.* (1984), Heaney y Proctor (1990), Kappelle *et al.* (1995), Lieberman *et al.* (1996), Boyle (1996), Vázquez-G. y Givnish (1998) y Cuello (2002); y para Hawaii, archipiélago aislado en el centro del océano Pacífico que no pertenece a ningún continente, el de Kitayama y Mueller-Dombois (1994).

Para comenzar, vale la pena resaltar que en México casi no hay regiones con gradientes altitudinales continuos en ambientes tropicales de montaña y con buen estado de conservación. Además de La Chinantla, la Sierra de Manantlán constituye una excepción importante, donde Vázquez-G. y Givnish (1998) analizaron la variación de la estructura de la vegetación y la

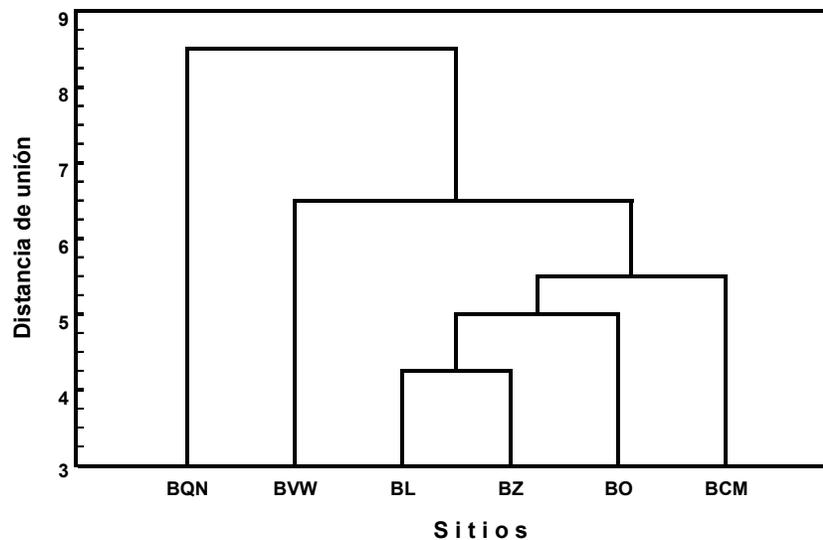
distribución altitudinal de las especies. Sin embargo, no era su intención reconocer comunidades discretas a lo largo del gradiente de altitud, además de que se trata de una región bastante menos húmeda que la que caracteriza a esta parte de la Sierra Norte de Oaxaca. En este sentido, la vegetación de esta región parece ser única y los únicos estudios existentes sobre su variación altitudinal son el de Boyle (1996) y el aquí se presenta. De hecho, si se quisiera limitar la comparación de los datos obtenidos en este estudio con los de sitios con niveles similares de precipitación (*i.e.*, al menos 4,000 mm anuales), el conjunto se reduciría considerablemente, p.ej. los trabajos del transecto Buritaca y la Sierra Nevada de Santa Marta, en Colombia (Cleef *et al.* 1984); en Puerto Rico los realizados en las montañas de Luquillo (Weaver *et al.*, 1986; Weaver y Murphy, 1990; Weaver, 2000); los de Costa Rica, en Chirripó, Cordillera de Talamanca (Kappelle *et al.*, 1995) y para el volcán Barva (Heaney y Proctor, 1990; Lieberman *et al.*, 1996; Boyle, 1996); y en varias regiones montañosas del SE asiático como el monte Kinabalu, en Borneo (Kitayama, 1992) y el monte Bukit Belalong en Brunei (Pendry y Proctor, 1996, 1997).

Un objetivo de este estudio fue analizar si se podían detectar discontinuidades naturales en la vegetación a lo largo del gradiente altitudinal, o si se trataba más bien de un *continuum* semejante a los descritos por Vázquez-G. y Givnish (1998) para la Sierra de Manantlán (Jalisco), y Lieberman *et al.* (1996) para el volcán Barva (Costa Rica), entre otros. Aunque este problema puede abordarse desde dos perspectivas (estructural y florística), ambos trabajos dan mayor importancia al análisis de la composición y de cómo van cambiando paulatinamente los conjuntos de especies con la altitud, y si bien para ello también aportan datos de abundancia, otros aspectos estructurales (p.ej., la dominancia) son abordados de manera marginal. Para contrarrestar esta limitación, y con el fin de considerar aspectos de tipo fisonómico de las comunidades estudiadas, el enfoque utilizado en este estudio se apoyó en análisis de clasificación, que permitieron integrar varios componentes en la descripción de las comunidades: la cuantificación, tanto de la diversidad florística, como de la importancia estructural de las especies que las integran.

La gran coincidencia entre los dos dendrogramas obtenidos para todas las plantas con  $DAP \geq 2.5$  cm (ver Fig. 4.8) señala discontinuidades importantes que pueden considerarse como naturales, una alrededor de 1,500 m y otra en torno de 2,300 m s.n.m. Estas discontinuidades guardan una correspondencia muy estrecha con las representadas en el esquema de clasificación propuesto por Kappelle (1996) para los bosques montanos húmedos de Costa Rica. Cabe recordar

que aquí se utilizó este esquema como hipótesis para nombrar las comunidades de los sitios de muestreo, partiendo de la información fisonómica inicial, sin considerar la florística y estructural, que se generó posteriormente.

La separación de los sitios en tres grandes grupos coincide con los resultados de un análisis de clasificación similar para seis de los nueve sitios incluidos en este estudio, en el que en lugar de atributos vegetacionales se usaron características foliares (morfológicas, morfométricas y anatómicas) de las 10 especies más importantes en cada comunidad (Velázquez-Rosas *et al.*, 2002). Este análisis generó resultados muy parecidos en términos de la ubicación de los sitios en cada uno de los tres grupos que se formaron (Fig. 5.1).



**Fig. 5.1** Clasificación de seis comunidades vegetales (1,220–2,560 m), basada en una matriz de características foliares morfológicas, morfométricas y anatómicas, realizada por el método UPGMA con distancias euclidianas. Cuenca del río Perfume, Santa Cruz Tepetotutla, Oaxaca. Tomado de Velázquez-Rosas *et al.* (2002); se modificó la nomenclatura de las comunidades para hacerla equivalente a la de este trabajo.

El reconocimiento de tres grandes formaciones de montaña a lo largo del gradiente altitudinal no implica que las especies estén limitadas en su distribución individual a una formación determinada. Esto es particularmente evidente para algunas especies muy frecuentes (ver. Fig. 4.6) y para las de grupos importantes en la zona, como las lauráceas (ver Fig. 4.7) y los encinos (Meave *et al.*, 2006). Por lo tanto, la consistencia en las discontinuidades principales adquiere gran relevancia y de hecho, los resultados obtenidos en Santa Cruz Tepetotutla parecen conciliar las visiones clementsiana y gleasoniana en comunidades vegetales (Lortie *et al.*, 2004).

Para reforzar la conclusión sobre la clasificación de los bosques hiperhúmedos de la cuenca del río Perfume, en las siguientes secciones se hacen comparaciones más detalladas de las comunidades estudiadas aquí con las reportadas en la literatura. Estas comparaciones se hacen independientemente de si los datos utilizados provienen de estudios de gradientes altitudinales o de comunidades individuales, propias de este tipo de hábitats; para la comparaciones también se utilizaron algunas descripciones cualitativas reportadas en la literatura.

### **5.1 Comparaciones de los bosques premontanos (BPC y BMC)**

En términos generales, los valores estructurales y la composición florística de ambos bosques premontanos permitieron agruparlos y distinguirlos del resto de los bosques ubicados a mayor altitud en Santa Cruz Tepetotutla. Al comparar estas variables con las reportadas para otros bosques premontanos, se apreciaron más claramente sus peculiaridades. Los sitios estudiados más cercanos geográficamente a la zona de estudio son los realizados en la porción baja de La Chinantla (Meave *et al.*, 1994) y en la cuenca del río Soyolapan (ver Fig. 2.1), también en la Sierra Norte de Oaxaca (Boyle, 1996). Sin embargo, otro conjunto importante de datos para bosques premontanos húmedos proviene de Costa Rica, Colombia, Ecuador y algunas montañas de Asia (Tabla 5.1).

En Santa Cruz Tepetotutla, los valores de densidad y área basal para todas las plantas con  $DAP \geq 2.5$  cm en BPC y BCM fueron intermedios con relación a los reportados para otros bosques premontanos. En cuanto a la riqueza de especies, sólo en los gradientes premontanos oaxaqueños (Soyolapan y La Chinantla) se aprecia una tendencia de disminución en el número de especies con la altitud, aunque esta disminución es más evidente entre los sitios de La Chinantla, sobre todo si se compara el número de especies de BPC y BCM con las 93 registradas en un sitio de la porción baja, a 590 m (Meave *et al.*, 1994). Asimismo, los bosques premontanos de La Chinantla en conjunto (partes alta y baja) fueron más diversos que los de Soyolapan, pero mucho más pobres que los de latitudes cercanas al ecuador (Tabla 5.1).

Al comparar individuos con  $DAP \geq 10$  cm, la diferencia entre las densidades de los dos bosques premontanos de Santa Cruz Tepetotutla es más evidente (BPC, 540 ind. ha<sup>-1</sup>; BMC, 1,140 ind. ha<sup>-1</sup>). Esta discrepancia en parte se debe a que casi 40% de la densidad total de BPC se repartió entre dos especies de palmas *Chamaedorea* que sólo alcanzan diámetros pequeños (< 5 cm). Llama la atención que la alta densidad de árboles del dosel ( $DAP \geq 10$  cm) registrada en BCM supera a la reportada para el resto de los bosques premontanos y para numerosos bosques neotropi-

**Tabla 5.1** Síntesis de datos estructurales para bosques premontanos. ALT= altitud o intervalo altitudinal; PP= precipitación anual; NS= número de sitios (parcelas); AP= área de cada parcela; DAP= diámetro mínimo a la altura del pecho (1.3 m); D= densidad; AB= área basal; S= riqueza; M.= Montaña. Cuando así se indica, los datos son promedio  $\pm$  1 D.E.

Localidad	Referencia	Coordenadas	ALT (m)	PP (mm)	NS	AP (ha)	DAP min. (cm)	D (ind.ha <sup>-1</sup> )	AB (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	S <sup>a</sup> 0.1 ha <sup>-1</sup> <sup>b</sup> 1 ha <sup>-1</sup>
La Chinantla, México	Meave <i>et al.</i> (1994)	17° 55' N 96° 27' O	590–1110	> 4,000	4	0.1	2.5	3,110 $\pm$ 509	47.8 $\pm$ 7.5	81 <sup>a</sup> $\pm$ 10
Soyolapan, México	Boyle (1996)	17° 37' N 96° 18' O	700–1,250	> 4,000	4	0.1	2.5 10.0	4,240 $\pm$ 616 705 $\pm$ 138	57.3 $\pm$ 2.9 51.0 $\pm$ 2.2	62 <sup>a</sup> $\pm$ 10.6 —
Volcán Barva, Costa Rica	Boyle (1996)	10° 17' N 84° 04' O	500–1000	> 4,000	5	0.1	2.5 10.0	3,000 $\pm$ 173 608 $\pm$ 91.7	42.7 $\pm$ 8.8 51.0 $\pm$ 2.2	129 <sup>a</sup> $\pm$ 7.3 —
Volcán Barva, Costa Rica	Heaney y Proctor (1990)	10° 24' N 84° 00' O	500-1000	4,627 5,096	2	1.0	10.0	391 546	24.3 31.2	135 <sup>b</sup> 109 <sup>b</sup>
Volcán Barva, Costa Rica	Lieberman <i>et al.</i> (1996)	10° 24' N 84° 00' O	500–1250	> 4,000	4	1.0	10.0	534 $\pm$ 78.8	26.1 $\pm$ 3.4	110 <sup>b</sup> $\pm$ 22.7
Murri, Colombia	Phillips y Miller (2002)	6° 35' N 76° 50' O	910	4,200	1	0.1	2.5	3,270	44.0	179 <sup>a</sup>
Andes, Ecuador	Boyle (1996)	0° 53' N 84° 04' O	750–1250	> 4,000	4	0.1	2.5 10.0	3,390 $\pm$ 801 713 $\pm$ 59	50.0 $\pm$ 17.7 44.3 $\pm$ 16.6	121 <sup>a</sup> $\pm$ 14.9 —
M. Kinabalu, Borneo	Kitayama (1992)	6° 5' N 160° 33' E	600–1200	> 4,000	4	1.0	10.0	380.3 $\pm$ 47.9	31.2 $\pm$ 3.1	106.8 <sup>b</sup> $\pm$ 32.2
Bukit Belalong, Brunei	Pendry y Proctor (1997)	4° 32' N 115° 10' E	ca. 500 ca. 850	> 4,000	3 3	0.25	10.0	663 798	51.1 37.5	88 103

cales en tierras más bajas, las cuales fluctúan alrededor de 500 ind. ha<sup>-1</sup> (Boom, 1986; Gentry y Dodson, 1987; Meave y Kellman, 1994). Esto significaría que la densidad de árboles del dosel en BPC es más parecida a la de bosques de tierras bajas. En cambio, BCM sale de dicho patrón, pues su alta densidad se asemeja más a la de los árboles grandes en bosques montanos ubicados a mayor altitud, tanto en Santa Cruz Tepetotutla (1,190 ind. ha<sup>-1</sup> en BZ y 1,120 ind. ha<sup>-1</sup> en BVW), como en un sitio de Soyolapan (2,250 m; 1,170 ind. ha<sup>-1</sup>; Boyle, 1996) y otro de Costa Rica (2,750 m; 1,050

ind. ha<sup>-1</sup>; Boyle, 1996). Por otro lado, las áreas basales para el conjunto de árboles con DAP ≥ 10 cm en BPC (39.3 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>) y BCM (47.8 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>) no sobresalen respecto a los reportados para otros bosques premontanos (Tabla 5.1), los cuales varían de 23.07 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> para un sitio en el Volcán Barva (1,250 m; Lieberman *et al.*, 1996), a 67.5 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> en otro sitio a la misma altitud en Ecuador (Boyle, 1996).

Algunas características del bosque premontano de *Pleuranthodendron-Chamaedorea* (BPC) también permiten relacionarlo con los bosques tropicales húmedos de tierras más bajas. Una de ellas se refiere a la distribución de otras formas de crecimiento, tales como palmas y lianas. Este sitio fue el único de Santa Cruz Tepetotutla donde hubo palmas “grandes” (DAP ≥ 2.5 cm) del género *Chamaedorea*; su proporción fue mayor, incluso que la presente en todos los bosques de la parte baja de La Chinantla (Tabla 5.2), aunque en CM (1,100 m) *C. woodsoniana* (46 ind. 0.1 ha<sup>-1</sup>) fue la segunda especie en importancia. En Soyolapan, sólo en un sitio, a 750 m s.n.m., Boyle (1996) registró la presencia de una sola especie de *Chamaedorea*, donde su densidad también fue importante, aunque en menor proporción (28% del total). Lieberman *et al.* (1996) encontraron patrones altitudinales similares para las palmas DAP ≥ 10 cm en el Volcán Barva; de hecho, a partir del sitios de 1,250 m este grupo casi desapareció.

Con respecto a las lianas, su riqueza disminuyó hacia altitudes mayores (Tabla 5.2). La diversidad más alta se registró a 650 m s.n.m. (20 especies) y entre BPC y BCM ocurrió una disminución drástica (de 50%). Por su parte, la abundancia de lianas no mostró una tendencia clara de variación altitudinal, al menos hasta BCM (1,220 m). Estas diferencias entre BPC y BCM, a pesar de su cercanía altitudinal, hacen suponer que otros factores ambientales, tales como la topografía (p.ej., exposición) o el tipo de suelo, juegan papeles importantes.

Estas comparaciones resaltan las diferencias entre los dos bosques premontanos muestreados (BPC y BCM). Sin embargo, existen otros elementos que refuerzan esta diferenciación. Por ejemplo, a un nivel más fino (familias taxonómicas) y con datos cuantitativos de estructura y composición, fue posible ubicar a estos bosques junto con diferentes comunidades que muestreó Alwyn Gentry y que fueron publicados por Phillips y Miller (2002). Extrañamente, cada uno de estos dos bosques guarda mayor similitud con bosques tropicales húmedos ubicados en otras regiones montañosas muy distantes, que entre sí.

**Tabla 5.2.** Distribución altitudinal de la riqueza de especies (arriba de la diagonal) y de la abundancia (debajo de la diagonal) en parcelas de muestreo de 0.1 ha<sup>-1</sup>, para las siguientes formas de crecimiento (FC): PT= palmas terrestres, L= lianas, HE= hemiepífitas y HA= helechos arborescentes, todas con DAP ≥ 2.5 cm. Se incluyen datos de Meave *et al.* (1994) de cinco sitios en la parte baja de La Chinantla (380–1,100 m). En negritas se resaltan los valores máximos. Debajo de las abreviaturas de los sitios se indica su altitud (m s.n.m.).

FC	Parte baja de La Chinantla					Parte alta de La Chinantla (este estudio)								
	NSFb (380)	NSFa (590)	CVb (650)	CVa (950)	CM (1100)	BPC (1120)	BCM (1220)	BC (1640)	BO (1830)	BZ (2010)	BL (2260)	BVW (2430)	BQN (2560)	BQS (2560)
PT	2/73	2/4	<b>4/4</b>	2/11	2/47	<b>2/222</b>	—	—	—	—	—	—	—	—
L	16/40	17/40	<b>20/45</b>	13/23	13/27	<b>16/47</b>	8/39	2/2	2/2	2/3	3/25	1/6	2/5	—
HE	2/4	—	—	1/1	<b>4/31</b>	—	1/2	2/4	1/6	2/9	3/10	—	1/5	1/2
HA	—	—	—	—	—	1/2	1/1	1/1	1/2	—	—	1/1	—	—
<b>Total:</b>	86/342	<b>94/269</b>	73/292	83/298	73/385	51/421	55/434	52/329	45/291	40/430	27/221	36/ <b>832</b>	22/161	29/307

NSF= Nueva Santa Flora (bajo y alto); CV= Cerro Verde (bajo y alto); CM= Cerro Mirador.

Nota: A diferencia de los sitios de la parte alta de La Chinantla, en varios sitios de los de la parte baja no hay especies claramente dominantes.

## 5.2 Comparaciones de los bosques montanos bajos (MB)

### 5.2.1 Bosque MB de *Cyrilla racemiflora* (BC)

Este bosque fue uno de los hallazgos más interesantes del presente estudio. Aparentemente no hay ningún reporte previo similar para este tipo de comunidad en México. No obstante, existen varios trabajos que describen bosques similares, dominados por *C. racemiflora*, para localidades en las Antillas (Grubb y Tanner, 1976; Tanner, 1977, 1980b, Weaver y Murphy, 1990; Weaver, 1986, 2000). Estos bosques, sin embargo, no se presentan necesariamente en el mismo piso altitudinal, lo cual parece reflejar el efecto ‘*Massenerhebung*’. Por ejemplo, en las monañas de Luquillo, Puerto Rico, donde se le conoce como ‘*colorado forest*’, el bosque de *Cyrilla* se distribuye entre 620 y 970 m s.n.m. (Weaver, 2000), que corresponde a la zona de vida denominada ‘*subtropical lower montane wet and rain forest*’ (*sensu* Holdridge, 1967). Para ese sitio se ha reportado que esta especie puede alcanzar diámetros de hasta 250 cm (Weaver, 1986), aunque al igual que en La Chinantla, su altura allí no supera 20 m (Weaver, 2000). Hay bosques donde los individuos de esta especie son mucho más bajos que en La Chinantla –hasta 13 m en Jamaica (Grubb y Tanner,

1976), o incluso de 4 ó 5 m en el Pico Tarquino, Cuba, en una comunidad denominada ‘*alpine thicket*’ a ca. 2,000 m (Seifríz, 1943, citado en Howard, 1968)–.

El área basal registrada en BC ( $64.7 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$  para árboles con  $\text{DAP} \geq 10 \text{ cm}$ ) fue casi idéntica a la reportada en Jamaica por Tanner (1977), bajo condiciones ecológicas similares (‘*Mull forest*’, Tabla 5.3), pero fue superior al reportado para las montañas de Luquillo, en Puerto Rico ( $40 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ ; Weaver y Murphy, 1990). En ambos casos *Cyrilla racemiflora* también fue la especie más importante. Weaver (1986; 2000) realizó un estudio exhaustivo (75 sitios de 0.05 ha) en los diferentes ambientes montañosos con “bosque de Colorado” (topográficos, altitudinales y de exposición). Este autor obtuvo un promedio de  $2,174 \text{ ind. ha}^{-1}$  para plantas con  $\text{DAP} > 4.0 \text{ cm}$  (Tabla 5.3), muy similar al de BC ( $2,160 \text{ ind. ha}^{-1}$ ), considerando este mismo intervalo diamétrico. Sin embargo, a pesar de que en el estudio de Weaver (1986) la mayor densidad de árboles de *C. racemiflora* ( $106.4 \text{ ind. ha}^{-1}$ ) se registró para las comunidades establecidas en filos de montaña (promedio de 25 sitios de 0.05 ha), en BC esta variable resultó ser muy superior ( $170 \text{ ind. ha}^{-1}$ ). Tanner (1977) reportó una mayor densidad ( $270 \text{ ind. ha}^{-1}$ ) que la de BC, aunque con un área basal relativa muy inferior (ca. 22%). También en Luquillo, Weaver (1986) reportó datos poblacionales para un conjunto importante de árboles de esta especie en el que las clases diamétricas más abundantes oscilaron entre 20 y 40 cm, con muy pocos individuos hacia los ambos extremos. Estos datos son similares a los de BC, donde 88% tuvo entre 30 y 45 cm de diámetro, y al igual que en Jamaica (Tanner, 1977), ningún árbol de *C. racemiflora* tuvo diámetros  $< 10 \text{ cm}$ . Esto indica que el reclutamiento de nuevos individuos en estas poblaciones no es un fenómeno muy frecuente. Asimismo, si bien Weaver (1986) reportó individuos de *C. racemiflora* con DAP hasta de 130 cm en Luquillo, en BC el DAP más grande fue de 86 cm.

Aunque es difícil comparar los datos de riqueza con otros sitios, el bosque de La Chinantla parece ser más o menos equivalente al reportado en los otros trabajos aquí mencionados. Weaver y Murphy (1990), basados en su propio trabajo y en el de otros autores reportaron 40 especies arbóreas  $\text{ha}^{-1}$ , mientras que Tanner (1977) encontró 34 especies con  $\text{DAP} \geq 10 \text{ cm}$  (en comparación con 25 especies  $0.1 \text{ ha}^{-1}$ , para árboles de este tamaño en BC).

También en la Sierra Norte de Oaxaca, en San Miguel Tiltepec, comunidad relativamente cercana a la cuenca del río Perfume (ver Fig. 2.1), Arellanes (2000) describió una comunidad dominada por *Ticodendron incognitum* que se presenta a la misma altitud que BC (1,640 m). Dicha comunidad parece tener cierta afinidad con BC, aunque Arellanes no registró *C.*

*racemiflora* en su parcela de estudio (la recolectó en los alrededores de ésta). En BC *T. incognitum* fue la segunda especie en importancia (con un VIR equivalente a la mitad del de *Cyrilla racemiflora*). Además, la riqueza florística de la parcela de Arellanes fue muy similar a la de BC, tanto a nivel general (DAP mínimo), como a nivel de árboles de dosel (DAP  $\geq$  10 cm, 25 especies en BC), tomando en cuenta las diferencias en el área muestreada (Tabla 5.3 y ver Tabla 4.1). A pesar de estas similitudes, no se puede pasar por alto que existen notables diferencias estructurales entre ambos sitios que seguramente se reflejan en su fisonomía. Por ejemplo, al comparar el área basal por sitio, para árboles con DAP  $\geq$  10 cm con la de BC en La Chinantla, la de la parcela de Arellanes fue mucho menor (BC= 64.7 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>). Dicho valor es más parecido al reportado por Tanner (1977) para una comunidad de ladera (húmeda) en la que incluso aparece *C. racemiflora*, aunque no como dominante (Tabla 5.3).

Los resultados estructurales de Arellanes (2000) también tienen mucha similitud con los registrados por Boyle (1996) en una de sus parcelas de Soyolapan (P7), sobre todo en la categoría de árboles del dosel (Tabla 5.3). Ahí, a pesar de que *T. incognitum* no fue la especie arbórea más abundante, su densidad (390 ind. ha<sup>-1</sup>) no es muy distinta de la reportada por Arellanes (418 ind. ha<sup>-1</sup>, con un DAP  $\geq$  3.3 cm; en BC 310 ind. ha<sup>-1</sup>). Estos datos son importantes, pues a pesar de que en otros bosques del volcán Barva (Costa Rica) esta especie también resultó ser una de las más abundantes (140 ind. ha<sup>-1</sup>, Boyle, 1996; 270 ind. ha<sup>-1</sup>, Lieberman *et al.*, 1996, ambos a 2,000 m), su contribución estructural es menor a la reportada para los bosques de esta región de México.

### 5.2.2 Bosque MB de *Oreomunnea* (BO)

A diferencia del bosque de *Cyrilla*, desde mediados del siglo pasado existen reportes sobre la presencia de esta comunidad en México (Miranda y Sharp, 1950; Miranda, 1975; Sousa, 1968 en Challegger, 1998; Rzedowski y Palacios Chávez, 1977; Rzedowski, 1991), incluso Miranda y Hernández-X. (1963), en su discusión sobre los tipos de vegetación de México se refirieron a esta comunidad como una selva mediana perennifolia. Con todos estos estudios queda claro que este tipo de bosque no es exclusivo de la Sierra Norte de Oaxaca, pues los reportes incluyen áreas cercanas como el cerro San Cristóbal, Veracruz, o más alejadas, como Finca Prusia, Chiapas. Sin embargo, la única información preliminar más o menos detallada sobre el hábitat donde se desarrollan estos bosques en México fue presentada por Rzedowski y Palacios-Chávez (1977),

**Tabla 5.3** Síntesis de datos estructurales para bosques montanos bajos. ALT= altitud o intervalo altitudinal; PP= precipitación anual; NS= número de sitios (parcelas); AP= área de cada parcela; DAP= diámetro mínimo a la altura del pecho (1.3 m); D= densidad; AB= área basal; S= riqueza; árb.= árboles; M.= Montaña; P= parcela. Cuando así se indica, los datos son promedio  $\pm 1$  D.E.

Localidad	Referencia	Coordenadas	ALT (m)	PP (mm)	NS	AP (ha)	DAP min. (cm)	D (ind.ha <sup>-1</sup> )	AB (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	S <sup>a</sup> 0.1 ha <sup>-1</sup> <sup>b</sup> 1 ha <sup>-1</sup>
Soyolapan, México (P4)	Boyle (1996)	17 ° 35' N 96 ° 28' O	2,250	> 4,000	1	0.1 10.0	2.5 10.0	3,900 1,170	74.6 68.6	42 <sup>a</sup> —
Soyolapan, México (P5)	Boyle (1996)	17 ° 37' N 96 ° 22' O	1,750	> 4,000	1	0.1 10.0	2.5 10.0	3,470 920	63.7 58.1	55 <sup>a</sup> —
Soyolapan, México (P7)	Boyle (1996)	17 ° 34' N 96 ° 21' O	1,750	> 4,000	1	0.1 10.0	2.5 10.0	4,100 710	42.2 35.0	54 <sup>a</sup> —
San Miguel Tiltpec	Arellanes (2000)	17 ° 31' N 96 ° 18' O	1,640	> 4,000?	1	1.0	3.3 10.0	1,738 764	42.72 39.73	52 <sup>b</sup> 36 <sup>b</sup>
Luquillo, Puerto Rico	Weaver (2000)	18 ° N 65 ° O	600–1,000	> 4,000	75	0.5	4.1	2,174	—	40 <sup>b</sup> (árb.)
Blue mountains, Jamaica ('Mull')	Tanner (1977)	18 ° N 77 ° O	1,550	2,500 a 3,000	10	0.01	10.0	5,200 ± 400	65.43 ± 4.14	35 <sup>a</sup>
(ladera húmeda)					8	0.01	10.0	4,900 ± 200	64.70 ± 3.04	16
					10	0.01	10.0	3,600 ± 600	46.35 ± 3.53	35 <sup>a</sup>
Monteverde, Costa Rica	Nadkarni <i>et al.</i> (1995)	10° 18' N 84° 48' O	1,480	2,000 a 2,500	1	4.0	2.0	2,062	73.8	114
Valle Escondido, Costa Rica	Holdrige <i>et al.</i> (1971)	—	1,100	5,500	1	0.4	10.0	702.5	32.8	66
Guaramacal, Venezuela	Cuello (2002)	9° N 70° O	1,960– 2,350	3,850	6	0.1	2.5	3,975 ± 594.6	52.3 ± 21.7	45.2a ± 8.7
M. Kerinci, Sumatra	Ohsawa <i>et al.</i> (1985)	1° 43' S 101° 15' E	1,900– 2,400	2,165	4	0.04	1.3 m altura	6,105 ± 3,605	88.5 ± 8.6	ca. 80
M. Emei, China	Tang y Ohsawa (1998)	29° 34' N 103° 21' E	600–1,160	ca.2,000	3	0.03	1.3 m altura	4,152.8 ± 739.9	15.6 ± 8.6	47
M. Lopei, Taiwan	Chang-Fu <i>et al.</i> (1998)	21° 28' N 24° 49' E	1280–1320	3,000 a 3,500	4	0.02	1.0	5,325 ± 1,127	36.9 ± 3.6	26.5 ± 4.6
			1050–1210	3,000 a 3,500	8	0.04	1.0	8,562 ± 2,347	40.9 ± 4.3	37.8 ± 6.1

quienes reportaron la predominancia del bosque de *Oreomunnea mexicana* en otra localidad de La Chinantla (laderas norte del Cerro Pelón), entre 1,600 y 1,800 m, cuyas copas alcanzan coberturas de hasta 100%. Estos autores también señalan que los suelos de estos bosques son profundos (con un horizonte orgánico de hasta poco más de 1 m), de color café oscuro y pH ácido.

Boyle (1996), en una de sus parcelas de la cuenca del río Soyolapan (P5) registró una gran abundancia de *O. mexicana* (41 ind. 0.1 ha<sup>-1</sup>) a una altitud de 1,750 m, incluso superior a la de BO en Santa Cruz Tepetotutla (ver Apéndice 2). Ahí, el área basal, de todas las plantas muestreadas (DAP ≥ 2.5 cm) fue muy similar (Tabla 5.3 y ver Tabla 4.1). En ambos sitios el DAP máximo registrado para todas las plantas censadas fue de 100 cm. En BO sólo *O. mexicana* alcanza tales tallas (sólo un árbol de *Zinowiewia* sp. tuvo un DAP de 85 cm, mientras que el resto de las especies no sobrepasó los 50 cm de diámetro), por lo que es muy probable que en la comunidad muestreada por Boyle la dominancia de *O. mexicana* haya sido muy similar a la de BO, o incluso mayor (en P5 no reporta la presencia de *Zinowiewia* sp.).

Para algunas regiones montañosas (1,100–1,750 m) de Costa Rica (Cartago) y Panamá (Chiriquí) se tienen registros de *O. mexicana* var. *costaricensis* (base de datos del herbario del Jardín Botánico de Missouri, E.U.A.); sin embargo, aparentemente el único trabajo que reporta datos estructurales para esta especie es el Holdrige *et al.* (1971:457, en Hartshorn, 1988) para una localidad en Costa Rica también considerada como hiperhúmeda (5,500 mm al año; Gentry, 1982) y cuyo dosel alcanza una altura de 34 m (Tabla 5.3). Esta especie tuvo ahí el segundo valor de importancia, debido principalmente a su área basal (18% del total).

Fuera de los límites de la región mesoamericana, en Sumatra, otra especie (*Engelhardtia spicata*), miembro de un género hermano de *Oreomunnea*, está reportada como un elemento conspicuo de un bosque (‘*subtropical montane*’) ubicado a una altitud muy similar a la de BO en La Chinantla (Ohsawa *et al.* 1985; Tabla 5.3). En esos bosques las familias más importantes son Lauraceae, Myrtaceae, Theaceae, Fagaceae y Rubiaceae, y *Engelhardtia* alcanza diámetros de entre 100 y 150 cm. También hay reportes de *E. spicata* como un elemento importante del ‘*subtropical broad-leaved forest*’, en la parte húmeda de los Himalayas (500–1,000 m), aunque su distribución se extiende a otras regiones del SE de Asia (Wikramanayake *et al.*, 2001). Esta coincidencia podría constituir un indicio de una marcada especificidad térmica entre los miembros de este linaje, o alternativamente, una dependencia de una cierta condición de humedad atmosférica propia de este piso altitudinal.

### 5.2.3 Bosque MB de *Zinowiewia* sp. (BZ)

Esta comunidad presenta características que la hacen particularmente diferente de las otras estudiadas. En Santa Cruz Tepetotutla, entre 1,500 m y hasta un poco más de 2,000 m de altitud, bosques con una fisonomía similar son comunes en crestas de laderas; su estrato arbóreo no sobrepasa 10 m de altura, aunque de manera aislada algunas especies de pinos que emergen notoriamente llegan a medir más de 30 m. Además de la baja estatura de los árboles y su arquitectura peculiar, ya que las copas tienen aspecto de sombrillas, hay una gran abundancia y diversidad de plantas epífitas, sobre todo orquídeas y bromeliáceas. De hecho, el hábitat de BZ constituye el más propicio para muchas orquídeas (p.ej., del género *Lepanthes*). En Jamaica existen reportes para comunidades similares en las que como parte de su fisonomía sobresale la gran abundancia de estas plantas epífitas; sobre todo de bromeliáceas, que incluso llegan a abarcar ca. 35% del total de la biomasa vegetal (Tanner, 1977, 1980b; Tabla 5.3).

Los reportes de este tipo de vegetación para el país tampoco son nuevos. A pesar de ser conocido, es sorprendente la escasez de datos estructurales cuantitativos disponibles para él, lo cual en parte puede deberse a que su distribución se restringe a áreas pequeñas (filos de montaña), de difícil acceso. Quizá el primer reporte para México sea el de Miranda (1975), quien hace referencia a selvas medianas-bajas (15–30 m de altura), siempre verdes, localizadas en las montañas de Chiapas a altitudes entre 1,200 y 2,300 m; dicho autor destaca que estas comunidades suelen estar cubiertas de manera constante por neblina. En la clasificación de Miranda y Hernández-X. (1963), este bosque fue ubicado en la categoría “selva baja perennifolia” y a pesar de ser propio de regiones montañosas de clima muy húmedo, varios autores han señalado que su presencia está asociada con suelos de baja capacidad de retención de agua (Miranda y Hernández X., 1963; Pennington y Sarukhán, 1998), ácidos y de tipo podzólico (Grubb y Tanner, 1976; Tanner, 1977).

En una parcela de Soyalapan (P4; 2,250 m), Boyle (1996) registró un valor de densidad muy similar a la de BZ (Tabla 5.3 y ver Apéndice 2), sobre todo a nivel de árboles del dosel (DAP  $\geq$  10 cm, BZ = 119 ind. 0.1 ha<sup>-1</sup>). Él también registró una especie de *Zinowiewia* como la más abundante (56 ind. 0.1 ha<sup>-1</sup>), aunque en BZ el número de árboles de este mismo género es de casi el doble. Sin embargo, considerando que en la parcela de Boyle el total de área basal reportada (Tabla 5.3) fue mucho mayor (ver Tabla 4.1), y que en BZ 80% de los árboles de *Zinowiewia* tuvieron DAP < 10 cm (el resto < 25 cm; en BO hasta 85 cm, ver sección 5.2.2) es muy probable que en la parcela de Soyalapan la dominancia de *Zinowiewia* haya sido todavía más marcada que en

BZ. Esto, sumado a una riqueza de especies muy similar permite suponer que se trata de dos comunidades con gran similitud, tanto florística, como estructural.

Al revisar trabajos que incluyen formaciones de este tipo, por ejemplo en Cuba (Seifriz, 1943, en Howard, 1968) y en Jamaica (Tanner, 1977), es evidente que hay comunidades de este tipo donde *Cyrtilla racemiflora* está presente. Sin embargo, en el análisis de clasificación de los sitios de Santa Cruz Tepetotutla el bosque de *Zinowiewia* resultó ser más parecido al de lauráceas, excepto en la clasificación basada en datos de presencia-ausencia de especies del dosel ( $\geq 10$  cm), en la que se asemejó más al bosque de *Oreommunea* (ver Fig. 4.8).

No hay duda de que este tipo de bosque está presente en varias regiones montañosas neotropicales, aunque también aparentemente sólo en áreas reducidas. Desde la primera mitad del siglo pasado, Beard (1944) ya había descrito una formación de *Clusia* spp. a altitudes de ca. 1,000 m s.n.m. en Puerto Rico y Jamaica, y más adelante Grubb y Tanner (1976) reportaron para Jamaica una comunidad relativamente pobre en especies, característica de filos de montaña, cuyo dosel fluctúa entre 5 y 7 m de altura. Asimismo, Lawton y Dryer (1980) describieron unas comunidades a las que denominaron ‘*windward cloud forest*’ en la Cordillera de Tilarán, Costa Rica, que en su opinión son semejantes a las de las Blue Mountains en Jamaica. La presencia de bosque similares en Sudamérica fue reportada por Sugden (1982b) para la Serranía de Macuira, Colombia. Sin embargo, los bosques estudiados por él crecen a altitudes más bajas (600-1,000 m) que las del presente estudio, lo cual de nuevo parece ser evidencia del efecto ‘*Massenerhebung*’. Tal como sucede en Santa Cruz Tepetotutla, este autor enfatiza la presencia de árboles retorcidos con hojas coriáceas y la abundancia de epífitas vasculares, en la Serranía de Macuira.

Los trabajos que mejor ilustran la semejanza fisonómica con BZ son los realizados en las ‘*Blue Mountans*’ de Jamaica, en particular los referentes al ‘*Mor forest*’ (Grubb y Tanner, 1976; Tanner, 1977, 1980a). Sin embargo, quizá la única semejanza estructural sea en la densidad, ya que se trata de una comunidad con un área basal muy superior y una riqueza de especies muy inferior a la de BZ (Tabla 5.3 y ver Tabla 4.1). Esto podría deberse al criterio de inclusión utilizado en dichos trabajos ( $DAP \geq 10$  cm). En relación con la composición, también sobresale para este sitio la presencia de las Ericaceae como elemento arbóreo importante, así como los géneros *Clethra*, *Clusia*, *Podocarpus* y *Vaccinium* (Tanner, 1977).

#### 5.2.4 Bosque MB de lauráceas (BL)

Hace 34 años, Gómez-Pompa (1973) reportó la presencia de comunidades dominadas por especies de la familia Lauraceae, con alturas de hasta 40 m, a las que nombró “selva de lauráceas” para la región de Misantla, en la vertiente de barlovento de la Sierra Madre Oriental en Veracruz. Además de dicho trabajo, no parece haber estudios cuantitativos de su estructura y su presencia está pobremente documentada en México. Sin embargo, hay evidencia de que algunos bosques similares existen en otras localidades de la región neotropical.

Uno de los bosques con mayor parecido a BL es el estudiado por Nadkarni *et al.* (1995) en la Reserva de Monteverde, Costa Rica (Tabla 5.1). Ellos describen una comunidad con un dosel de entre 15 y 30 m de altura que clasifican como “*cloud forest*” o “*lower montane wet forest*” *sensu* Holdridge (1967). Lawton y Dryer (1980) ya habían señalado la dominancia de Lauraceae en esta comunidad la cual, según ellos, se establece en hábitats caracterizados por una alta humedad y en sitios más o menos protegidos del viento. Sin duda, el rasgo más importante compartido entre esa comunidad y BL es la prevalencia de la familia Lauraceae, tanto por la dominancia de sus especies (31% del área basal total), como por su riqueza (12 especies). Aunque en principio este número de especies parecería ser mucho más grande que el registrado en BL (cuatro especies), cabe recordar que ese número fue registrado en una superficie de 4 ha; si al valor de BL se añaden las especies de Lauraceae recolectadas entre 2,000 y 2,300, es decir, en el piso altitudinal de ese bosque, el número aumenta a 10 especies. Por otra parte, de un total de 176 árboles  $\text{ha}^{-1}$  de esta familia registrados en Monteverde, sólo 37 tienen  $\text{DAP} > 30$  cm, mientras que en BL 150 árboles  $\text{ha}^{-1}$  alcanzan dichos diámetros. A pesar de esta gran similitud en la densidad de árboles grandes, parece que en BL las tallas alcanzadas son mucho mayores, ya que el área basal para esta familia registrada en BL fue  $54.6 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ , es decir, más del doble de la correspondiente a Monteverde ( $22.9 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ ). Esta diferencia se mantiene al enfocarse en las respectivas especies dominantes (*Ocotea tonduzii*  $\text{ca.} 17 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$  en Monteverde *vs.* *Beilschmiedia ovalioides*  $25 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$  en BL).

También existen reportes de comunidades semejantes en América del Sur. Por ejemplo, Grubb *et al.* (1963) estudiaron un bosque de montaña ubicado a una altitud de 1,710 m en los Andes ecuatorianos, cuyo dosel alcanza 35 m de altura y en el que dominan varias lauráceas, sobre todo del género *Ocotea*. En su parcela de estudio se registró una densidad de árboles con  $\text{DAP} \geq 10$  cm ( $495 \text{ ind. ha}^{-1}$ ) inferior a la de BL ( $740 \text{ ind. ha}^{-1}$ ) para la misma categoría

diamétrica. Asimismo, en los Andes venezolanos también hay bosques húmedos de montaña en donde las lauráceas son importantes. En la región de Guaramacal, Cuello (2002) utilizó parcelas tipo Gentry para estudiar la vegetación en un gradiente altitudinal de 1,830 a 3,000 m s.n.m. y encontró que las lauráceas son muy diversas entre 1,830 y 2,580 m, aunque la mayor riqueza (10 especies) y la mayor abundancia de árboles (54) para esta familia fueron registradas en la parcela ubicada a 2,350 m; esta autora clasificó esta parcela como ‘*upper montane forest*’ (Tabla 5.3), en discordancia con la clasificación de BL como bosque montano bajo. Por otra parte, Veillon (1965) reporta que en la región de Mérida (Venezuela), Lauraceae es una de las familias con mayor área basal en los bosques distribuidos entre 1,600 y 3,000 m de latitud; si bien él menciona que esta familia es una de las dominantes en varias altitudes desde 230 hasta 2,550 m, en realidad esta familia domina fuertemente sólo en tres de los sitios más altos (2,350–2,550 m) junto con Rosaceae, Theaceae, Cunoniaceae y Podocarpaceae. Para esos sitios él encontró alrededor de 40 especies  $\text{ha}^{-1}$  para árboles con  $\text{DAP} \geq 20$  cm (en BL ocho especies rebasaron ese DAP en 0.1 ha); para esta misma categoría diamétrica él reportó una densidad promedio de *ca.* 300 ind.  $\text{ha}^{-1}$ , valor inferior al de BL (440 ind.  $\text{ha}^{-1}$ ), y también sus valores de área basal, que no pasaron de 41  $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$ , fueron inferiores al registrado en BL.

A partir de estas comparaciones con los bosques dominados por lauráceas de Centro y Sudamérica se puede concluir que en BL la dominancia de esta familia es mucho más notable, y que en los Andes este tipo de comunidad se presenta en altitudes mucho mayores que en La Chinantla.

Otra región del mundo donde también están presentes los bosques de Lauraceae es el este y sureste de Asia, donde estos bosques, generalmente denominados “*evergreen broad-leaved forest*” o más específicamente “*laurel forest*”, constituyen una extensa región donde en ciertos pisos altitudinales esta familia es la dominante. Estos bosques son notables porque presentan algunas similitudes muy altas con los de La Chinantla. Por ejemplo, en el monte Lopei, Taiwán, Chang-Fu *et al.* (1998) describieron un tipo de comunidad presente a una altitud de *ca.* 1,300 m en la que varias lauráceas son las dominantes de un total de 38 especies de árboles (Tabla 5.3). Aunque en esa localidad el área basal es menor que la de BL, los autores citan otro trabajo para comunidades similares, en donde los valores reportados van de 53 a 80  $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$ , lo que en parte se lo atribuyen a que están mucho menos expuestas al viento que la que ellos estudiaron. Asimismo, en el monte Emei (Sichuan), China, la dominancia porcentual de la familia Lauraceae es muy parecida a la registrada en La Chinantla ( $> 60\%$ ; Tang y Ohsawa, 1999). Además de estas similitudes

estructurales, llama la atención que la composición florística de estos bosque asiáticos incluye muchas familias estructuralmente importantes que se comparten con el BL en La Chinantla, pero no con los bosque de lauráceas de Costa Rica y Sudamérica. Entre éstas cabe destacar a Theaceae, Magnoliaceae, Fagaceae, Rosaceae y Symplocaceae. De hecho, la similitud alcanza el nivel de género, pues taxones como *Symplocos*, *Prunus*, *Cornus*, *Vaccinium*, entre muchos otros, se comparten entre Asia y La Chinantla. Si bien Miranda y Sharp (1950) ya habían notado las afinidades florísticas entre los bosques húmedos de montaña de México y sus contrapartes con en el Este de Asia, la similitud en la contribución estructural de estos taxones no había sido enfatizada. De hecho, esto es importante porque parece constituir la diferencia más importante entre los bosques de lauráceas en La Chinantla y los de Centro y Sudamérica.

### **5.3 Comparación de los bosques montanos altos (MA)**

#### **5.3.1 Bosque MA de *Vaccinium-Weinmannia* (BVW)**

A diferencia de muchas de las comunidades discutidas hasta ahora, el bosque montano alto de *Vaccinium-Weinmannia* parece tener mayor representación en otras montañas tropicales de la región neotropical. En realidad, se trata de una comunidad con una fisonomía muy particular y propia de sitios con características ambientales muy específicas, y quizá por esta razón ha llamado mucho la atención de botánicos y ecólogos. Stadtmüller (1987) señala que ya desde 1978 Ashton y sus colaboradores habían utilizado el término “*wind forest*” para diferenciarlos de otros bosques nublados. Inclusive, en La Chinantla este tipo de comunidad no se restringe a la altitud en la que se muestreó, ya que puede encontrarse a mayor altura, a lo largo de los filos de montaña más expuestos al choque directo de los fuertes vientos cargados de humedad. A medida que se incrementa la acción del viento por su exposición, la altura del dosel va disminuyendo hasta conformar intrincados matorrales. Por su forma y estructura también, estas comunidades han recibido varios nombres, algunos de ellos pintorescos, como el de “*dwarf forest*”, “*elfin woodland*”, “*mountain thicket*” o “*mossy forest*” (Stadtmüller, 1987).

En México, la existencia de estos bosques sólo se ha reportado de forma esporádica para Chiapas y Oaxaca. En la Sierra Norte de Chiapas, Zuill y Lathrop (1975) estudiaron una comunidad de filo de montaña (*‘montane rain forest’*), aunque por la descripción que ellos hicieron no parece ser una comunidad semejante a BVW, quizá por ubicarse a una menor altitud (< 2,000 m). En Puerto Soledad, Oaxaca, Ruiz *et al.* (2000) mencionan la existencia de pequeñas

frangas de vegetación con características fisonómicas similares a las de BVW en La Chinantla. De ser así, éstas podrían constituir el límite más norteño de este tipo de comunidades. Sin embargo, los más parecidos a BVW de Santa Cruz Tepetotutla parecen ser los que se localizan en la Reserva de El Triunfo (Chiapas). Ahí, tanto Long y Heath (1991) como Williams-Linera (1991) coinciden en señalar la existencia de comunidades similares a BVW en las partes más altas y expuestas de la sierra, a altitudes entre 2,200 y 2,400 m, y donde varios géneros arbóreos (*Drymis Gaultheria*, *Persea*, *Ternstroemia*, *Vaccinium*, *Viburnum* y *Weinmannia*) también son reportados como importantes. Asimismo, al igual que como ocurre en BVW, dichos autores mencionan que en estas comunidades la mayoría de los troncos son delgados y retorcidos, y están cubiertos casi en su totalidad por líquenes y briofitas epífitas, características que le confieren a este bosque un aspecto tenebroso, por lo que el nombre de “bosque tétrico” también parecería adecuado. Breedlove (1973) menciona que este tipo de comunidades, a las que se refiere como ‘*evergreen cloud forest*’ también están presentes en otras regiones montañosas, como las de la parte central de Chiapas, a altitudes de hasta 3,200 m. Finalmente, Álvarez del Castillo (1977) en su estudio del volcán de San Martín, Veracruz, aporta datos para una comunidad que refiere como ‘selva baja perennifolia’ en alusión a otros trabajos realizados ahí anteriormente (p.ej., Sousa, 1968) y las compara, entre otros, con los ‘*elfin woodland*’ o ‘*mossy forest*’ descritos con anterioridad para otras partes del mundo.

En el resto de la región neotropical, la existencia de estos bosques ha sido conocida durante mucho tiempo. Beard (1944) hizo referencia a comunidades propias de los límites altitudinales de montañas antillanas para las que emplea el término ‘*elfin woodland*’ o ‘*mossy woodland*’. Entre otras características, menciona que ahí los troncos cubiertos de musgos llegan a conformar densas e impenetrables marañas, por lo que incluso este autor también propone el nombre de ‘*elfin thicket*’ (Beard, 1955). En la región del Caribe, este tipo de comunidad ha sido ampliamente estudiada en Puerto Rico. Howard (1968, 1969) describe de forma exhaustiva este tipo de comunidades para el Pico del Oeste, en las montañas Luquillo. Este autor señala que la gran abundancia de musgos que caracteriza a estos bosques (que el nombra ‘*elfin forest*’) en buena medida se explica por estar en ambientes fríos y de mucha humedad. Howard cita trabajos mucho más antiguos, como el de H.A. Gleason y M.T. Cook (1927, en Howard, 1968), quienes también describieron este tipo de bosques en localidades cercanas, y otros que los reportan para sitios tan lejanos como la isla Madeira y Nueva Zelanda. En Jamaica (Blue Mountains) Grubb y

Tanner, (1976) describen una comunidad similar por arriba de 2,000 m a la denominan “*high altitude forest*”, para la que también enfatizan la ausencia de epífitas vasculares y hemiparásitas. Incluso para otra localidad (Cerro Horeb) que llaman “*very wet ridge forest*”, ellos mencionan que la gran abundancia de briofitas epífitas llega a cubrir más de 50% de la superficie de todos los troncos.

En Centroamérica este tipo de bosque es conocido de las partes altas de las serranías costarricenses. Lawton y Dryer (1980) reportan su presencia en la Reserva de Monteverde en una comunidad a la que ellos nombran ‘*leeward cloud forest*’ y en la que resaltan una cobertura muy alta de epífitas no vasculares (de hasta 70%) en los troncos de los árboles. Boyle (1996) hace referencia a la presencia de un ‘*upper montane pluvial forest*’ (*sensu* Holdridge, 1967), en la ladera atlántica del Volcán Barva a 2,400 m de altitud. Kappelle (2005) llama ‘bosques enanos subalpinos’ a comunidades similares que no superan los 10 m de altura, propios de algunas montañas de Costa Rica, en los que dominan géneros arbóreos (*Clethra*, *Miconia*, *Myrsine*, *Vaccinium*, *Viburnum* y *Weinmannia*) también registrados en BVW. También Kappelle (1992) describe a detalle una ‘subcomunidad’ similar, de 5 a 15 m, con *Weinmannia* y *Drymis* presente sólo en una ladera (Pacífico) de la cordillera de Talamanca a 3,100 m y que en un análisis de clasificación forma parte de un grupo representado por los géneros *Vaccinium* y *Quercus* (Kappelle, 1995). Lawton y Dryer (1980) describieron un tipo particular de comunidad en Monteverde, “*oak ridge forest*” que quizá sea intermedia entre BVW y los encinares húmedos, por estar en las crestas de las montaña y porque ahí los encinos son dominantes. Otra peculiaridad de esta comunidad es que en ella también están presentes otras especies y géneros que, al igual que *Quercus* en La Chinantla, están presentes (*Billia hippocastanum*, *Dendropanax arboreus*, *Miconia* spp., *Oreopanax xalapensis*, *Persea americana*, *Ocotea* spp. y *Weinmannia* spp.).

En América del Sur este tipo de bosque también es conocido de algunas localidades de gran altura para la cordillera de los Andes. En el transecto Buritaca de los Andes colombianos, Cleef *et al.* (1984) describieron e ilustraron con fotografías y diagramas varias comunidades en condiciones ambientales similares cuya fisonomía resulta casi idéntica. Incluso para varias de éstas también se reportan como dominantes los géneros *Vaccinium* y *Weinmannia*. Para la Cordillera Central de los Andes colombianos, van Leerdam *et al.* (1990) describen un “*upper-andean forest*” a una altitud de 3,370 m y señalan como su característica más notable el que los troncos estuvieran cubiertos por una capa de briofitas de hasta de 15 cm de grosor. En Ecuador, Madsen y Øllgaard (1994) estudiaron la estructura de un bosque montano alto que tipifican como

*'ridge forest'*.

Whitmore (1984) describió ampliamente las características que distinguen a los bosques montanos altos (*'upper montane forest'*) de varias regiones montañosas en el continente asiático. Entre las más evidentes sobresale el que su altura es por lo general de 10 m, aunque apunta que puede oscilar desde 1.5 m en sus facies más pequeñas (*'elfin woodland'*) hasta 18 m de alto. Él señala que una de las regiones en las que estos bosques están mejor representados, y a los que localmente también se conocen como *'mossy forest'*, se localizan en las montañas del este de Java. En las grandes montañas de Nueva Guinea también existen numerosos ejemplos citados, tanto por este mismo autor como por Edwards y Grubb (1977) y Richards (1996), para este tipo de formaciones, las cuales ahí se localizan alrededor de 3,000 m y en las predominan familias como Cunoniaceae, Theaceae, Lauraceae y Myrtaceae, así como los géneros *Clethra*, *Drymis*, *Myrsine*, *Podocarpus* y *Vaccinium*, entre otros. En ambas obras (Whitmore, 1984; Richards, 1996) se enfatiza que los suelos de estos ambientes son muy ácidos, frecuentemente saturados de agua y de tipo podzólico. Oshawa *et al.* (1985) describieron varias comunidades características de pisos altitudinales que oscilan alrededor de 3,000 m en el monte Kerinci, Sumatra, cuyo dosel mide alrededor de 10 m, y al igual que en BVW, entre sus géneros dominantes sobresalen *Symplocos*, *Vaccinium* y *Viburnum*.

A diferencia de lo que sucede con las referencias descriptivas de estos bosques, en la literatura hay menos datos estructurales disponibles que contribuyan a tener una visión más completa de ellos. Para el Volcán Barva, Heaney y Proctor (1990) describieron una comunidad a 2,600 m cuyo dosel no rebasó 6 m de altura; en comparación con BVW, para su parcela reportan una densidad de árboles con DAP  $\geq 10$  cm de casi la mitad y un área basal de casi el doble (BVW: 1,120 ind. ha<sup>-1</sup>, 26.7 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>; Tabla 5.4). Por el contrario, en un *'ridge forest'* localizado a 2,900 m en Ecuador, Madsen y Øllgaard (1994) registraron una densidad y un área basal muy similares a los de BVW (Tabla 5.4). Sin embargo, en esta parcela la especie más importante (una Myrsinaceae), con el valor de abundancia más alto (358 ind.ha<sup>-1</sup>, DAP  $\geq 5$  cm) fue mucho menor al que tienen en BVW las dos especies más importantes (*Vaccinium consanguineum*, 1,060 ind. ha<sup>-1</sup> y *Weinmannia tuerckheimii*, 950 ind. ha<sup>-1</sup>, DAP  $\geq 5$  cm). Asimismo, aunque en este *'ridge forest'* se registraron tres especies de *Weinmannia*, su familia ocupó un valor de importancia relativamente bajo (9.8), en comparación con la que tuvo en otra parcela contigua (31.2; datos no mostrados). Además de Myrsinaceae, las otras familias más importantes del *'ridge forest'* fueron

Melastomataceae, Clusiaceae, Myrtaceae, Podocarpaceae y Acuifoliaceae. El total de especies registradas ahí con un DAP  $\geq 5$  cm fue de 75, idéntico al que obtuvo Boyle (1996) para una parcela de 0.1 ha y con DAP  $\geq 2.5$  cm, a una altitud similar y también en Ecuador.

En las montañas de Luquillo, Puerto Rico, Weaver y Murphy (1990) reseñan datos estructurales, publicados previamente por Weaver para una variante enana (*'dwarf'*) de un bosque montano bajo. Entre esos datos sobresale un reporte de densidad mucho más elevado que el encontrado en BVW (21,900 ind. ha<sup>-1</sup> vs. 5,950 ind. ha<sup>-1</sup> en BVW, ambos con DAP  $\geq 4$  cm). Ese valor de densidad es excepcionalmente alto ya que, por ejemplo, en ninguno de los 203 sitios muestreados por A. Gentry (Phillips y Miller, 2002) se registraron densidades ni siquiera cercanas; a lo mucho éstas se parecen más a la reportada en este estudio para BVW (8,320 ind. ha<sup>-1</sup>, DAP  $\geq 2.5$ ). Sin embargo, Weaver *et al.* (1986) en otras tres parcelas de Luquillo, para el mismo tipo de comunidad (*'dwarf forest'*) también reportan valores que casi cuadruplican los de BVW (Tabla 5.4). Entre los sitios con valores de densidad excepcionalmente altos reportados por Phillips y Miller (2002) destacan algunos bosques montanos de las islas Mauricio (10,010 ind. ha<sup>-1</sup> a 550 m), de Madagascar (8,010 ind. ha<sup>-1</sup> a 275 m; 7,260 ind. ha<sup>-1</sup> a 980 m) y de Nueva Caledonia (6,450 ind. ha<sup>-1</sup> a 400 m).

Otro dato ilustrativo de densidades altas (14,000 ind. ha<sup>-1</sup>, para árboles con más de 1.3 m de altura) fue reportado para el monte Norikura, Japón (2,500 m), por Miyajima y Takahashi (2007). Ahí la altura del dosel apenas alcanzó 6 m de altura, mientras que en otra parcela de la misma localidad, a una altitud algo menor (2,000 m), la densidad disminuyó notablemente (*ca.* 1,000 ind. ha<sup>-1</sup>) y la altura aumentó de forma casi inversamente proporcional (*ca.* 25 m). En cambio, en ambos casos el área basal se mantuvo más o menos constante (*ca.* 50 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>). Asimismo, para el monte Kinabalu, Kitayama (1992) también reportó un incremento considerable en la densidad, al comparar la obtenida en sus parcelas por debajo de 2,700 m con las de mayor altitud, y una disminución en la altura del dosel de 20 m (a 2,600 m) hasta 6 m (a 3,400 m). La mayor densidad ahí registrada (1,950 ind. ha<sup>-1</sup>, para árboles con DAP  $\geq 10$  cm) tampoco es muy superior a la de BVW (Tabla 5.4). Ahí mismo, en otras dos parcelas (de 1 ha cada una), ubicadas a 2,350 y 2,600 m, la riqueza florística (20 especies) fue idéntica a la de BVW en La Chinantla, a pesar de las diferencias de área considerada en cada trabajo. Este autor señaló que el límite entre el *'upper montane forest'* y el *'subalpine forest'* se encuentra a 3,000 m.

En una pequeña montaña (884 m) de Malasia (Gunung Silam) en Sabah, Proctor *et al.*

(1988) muestrearon varios sitios a diferentes altitudes desde 280 m hasta casi la cima. En esta localidad detectaron la presencia de bosques similares a los de BVW ('*stunted*') a partir de 610 m de altitud. Los valores de densidad registrados para árboles con  $DAP \geq 10$  cm (Tabla 5.4) son muy semejantes al de BVW. Incluso en la parcela más alta (870 m), ellos registraron una distribución de clases diamétricas casi idéntica a la de BVW en La Chinantla (ver Fig. 4.3), donde 90.7% de los tallos con  $DAP \geq 10$  cm se encontraron en la categoría diamétrica de 10 a 20 cm (en BVW 87.5%). Sin embargo, cuando evalúan la densidad de individuos en una menor categoría diamétrica (de 5 a 10 cm) ésta es menor que la de BVW (2,185 ind.  $ha^{-1}$  vs. 3,570 ind.  $ha^{-1}$ ). En estos sitios más altos, la altura promedio del dosel disminuye hasta 12 m. A altitudes menores las comunidades son notoriamente menos densas (814 ind.  $ha^{-1}$  a 540m) y la altura promedio de los árboles llega a ser de 35 m de altura. A pesar de estar presentes a una altitud muy baja, los autores señalan que se trata de bosques montanos altos (*upper montane forests*'), lo que constituye un claro ejemplo del efecto '*Massenerhebung*'; Bruijnzeel *et al.*, 1993). Este fenómeno no es raro en la región, ya que Whitmore (1975), citando a otros autores (Brass, 1938; van Steenis, 1972), menciona que algo similar ocurre en varias montañas de Malasia, de las islas Salomón y en pequeños picos del sur de Nueva Guinea. En el piso de mayor altitud de Gunung Silam (790–870 m) algunas de las familias más dominantes (por su área basal porcentual) fueron Myrtaceae (60.7%), Podocarpaceae (19.6%) y Theaceae (5.7%). En la parcela de 870 m el porcentaje de árboles con  $DAP \geq 10$  cm que tienen una cobertura de briofitas  $> 50\%$  fue de *ca.* 60%. Ahí también, contrario a lo registrado para las especies más importantes de BVW (Velázquez-Rosas *et al.*, 2002), la mayoría de los árboles con  $DAP \geq 10$  tuvieron más hojas del tipo notófilas que micrófilas.

Otro caso del efecto '*Massenerhebung*' es el del monte Lopei (1, 550 m) en Taiwán, aunque la exposición a fuertes vientos alisios también aquí resulta determinante. En esta localidad, Chang-Fu *et al.* (1998) registraron una comunidad de filo de montaña a casi 900 m de altitud, con un dosel que no supera una altura de 12 m y en el que domina una especie del género *Myrsine*, de un total de 70 especies de árboles (Tabla 5.4). Los autores enfatizan que la densidad de esta comunidad es muy alta; sin embargo, es difícil compararla con la de BVW, ya que 8,425 ind.  $ha^{-1}$  son árboles o arbustos del sotobosque con un  $DAP$  de 1 a 5 cm (en BVW 3,630 ind.  $ha^{-1}$ , con  $DAP$  de 2.5–5 cm). Un dato interesante es que en este tipo de comunidad, una especie del género *Engelhardtia* (*E. roxburghiana*) es la que presenta el tercer valor más alto de área basal (6.6  $m^2 ha^{-1}$ ).

### 5.3.1 Bosque MA de *Quercus* (BQN y BQS)

Este tipo de bosque es relativamente común en las partes altas de las regiones montañosas del oriente, centro y sur de México (Gómez-Pompa, 1973; Rzedowski, 1978; Luna-Vega *et al.* 2006; Meave *et al.* 2006). Aunque estas comunidades podrían ser también comunes en las tierras altas de Guatemala, no parece haber estudios cuantitativos sobre ellas. De hecho, los mejores estudios sobre bosques húmedos de montaña dominados por encinos han sido realizados para la cordillera de Talamanca en Costa Rica, tanto por Marteen Kappelle y sus colaboradores (Kappelle, 1991, 1992; 1996, 2006; Kappelle *et al.* 1995; Kappelle y Zamora, 1995; Kappelle y van Uffelen, 2006), así como por otros investigadores (p.ej., Orozco, 1991; Blaser y Camacho, 1991; Tabla 5.4). Además de estos y otros encinares presentes en Costa Rica (ver también Lawton y Dryer, 1980), hay comunidades semejantes en la Cordillera de los Andes, en Colombia (Pulido *et al.* 2006).

En Asia, Oshawa *et al.* (1985) señalan una especie de *Quercus* (*Q. semecarpifolia*) como indicadora del límite superior al que puede llegar este tipo de bosque (*'lauro-fagaceous broad-leaved'*). Este autor afirma que en los Himalayas, en la porción oriental de Nepal, pueden alcanzar alturas superiores a 3,040 m. Whitmore (1984) también cita un trabajo que reporta la presencia de *'oak forests'* (dominados por una especie del género *Castanopsis*) en las regiones montañosas de Wabag–Tari a altitudes de entre 900 y 2,250 m. Chang-Fu *et al.* (1998) cita otros trabajos (Hsieh 1989; Song, 1996) que reportan la presencia de bosques dominados por *Quercus* en las montañas de Taiwán.

En cuanto a estudios que analizan la estructura de estos bosques, también sobresalen en primer lugar los realizados en Costa Rica. Kappelle y van Uffelen (2006) estudiaron en detalle los encinares húmedos (*"oak forests"*) en Chirripó, Talamanca, a altitudes entre 1,800–3,400 m. Estos autores usan indistintamente las denominaciones *'lower montane oak forest'* (LMOF) o *'Lauro-fagaceous forest'* para las comunidades más bajas ([1,800] 2,000 a 2,600 m), y *'upper montane oak forest'* (UMOF) o *'Myrsinaceous-fagaceous forest'* para las de altitudes mayores (2,600–3,200 m). Ellos señalan algunas diferencias entre ellos, como el decremento de la altura del dosel y del subdosel hacia los sitios más altos. Una característica de estos bosques costarricenses es la que se hace mucho énfasis es la dominancia (debida a su alta densidad) de bambúes del género *Chusquea*, que llegan a tener valores altos de cobertura y alturas de hasta 6 m. Por esta razón, Kappelle (2006) los denominan comunidades de *Chusquea-Quercus*, las cuales no se conocen de La Chinantla, aunque los reportes de especies como *Weinmannia pinnata* permiten suponer que hay más

similitudes que diferencias con dichos bosques costaricenses.

Un punto interesante respecto a la estructura de los dos bosques montanos altos de encino de Santa Cruz Tepetotutla es que aunque entre ellos existen grandes similitudes, también tienen algunas diferencias notables. Además de compartir la dominancia de *Quercus ocoteifolia*, las áreas basales de estas dos comunidades fueron prácticamente idénticas; sin embargo, la densidad en BQN (1, 610 ind. ha<sup>-1</sup>) fue casi de la mitad de la registrada en BQS (3,070 ind. ha<sup>-1</sup>) para las plantas con DAP  $\geq$  2.5 cm, si bien esta diferencia en densidad fue mucho menor para las plantas con DAP  $\geq$  10 cm (840 vs. 990 ind. ha<sup>-1</sup>). Estos resultados podrían indicar que en BQS las condiciones son más propicias para el desarrollo de un sotobosque denso, lo cual puede estar relacionado con el hecho de que es un sitio con mayor protección contra el viento. Es interesante que en Teipan, localidad ubicada a 2,400 m en una región mucho menos húmeda en la Sierra Madre del Sur, las dos especies dominantes, *Cornus disciflora* y *Quercus ocoteifolia*, son las mismas que dominan en BQS (pero en orden invertido), aunque su densidad es más parecida a la de BQN (Tabla 5.4).

Como se observa en la Tabla 5.4, los valores de AB reportados por otros trabajos para Costa Rica (Talamanca) y México (Soyolapan, Puerto Soledad, Teipan y Manantlán) en general oscilan entre 40 y 70 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>. En este intervalo, los de Santa Cruz Tepetotutla están entre los más altos; sin embargo, Boyle (1996) en una de las parcelas estudiadas por a 2,750 m registró un área basal de 97.7 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>. Este dato es sobresaliente, ya que de todos los 203 sitios estudiados por Gentry (Phillips y Miller, 2002), sólo siete superan este valor: aunque el más alto corresponde a una parcela de las tierras bajas en Camerún (128 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>), con una precipitación muy alta (5,460 mm), también hay un reporte bastante alto (105 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>) para una localidad de montaña (1,930 m) en Colombia (sitio 106, 'farall') cuya precipitación es muy inferior (1,500 mm), pero con mayor diversidad que la de las parcelas de Camerún (133 especies). Entre los siete sitios donde trabajó Gentry en los que encontró valores de área basal parecidos a los reportados por Boyle también se encuentra una parcela de Manantlán ("Quince ocotes"), mientras que en otra publicación (Adhikari *et al.*, 1991) se reporta un valor de área basal muy similar (98.1 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>) de la región del Himalaya, correspondiente a un bosque referido como 'evergreen broad leaf', con fuerte influencia monsonica (Tabla 5.4). Además de *Quercus*, en este último trabajo también se reportan la presencia de *Cornus*, *Ilex*, *Symplocos* y *Viburnum*, entre otros, con importancia estructural alta.

#### **5.4 Relaciones de los bosques montanos húmedos de La Chinantla con los bosques mesófilos de México de otras regiones**

Hacer una comparación exhaustiva de los bosques tropicales húmedos de montaña de Santa Cruz Tepetotutla con todos los bosques análogos de México (generalmente agrupados en el término ‘bosque mesófilo de montaña’) rebasa los objetivos de esta tesis, ya que requeriría de un análisis muy minucioso de la información disponible para el país. Sin embargo, las comparaciones descritas en las tres secciones precedentes muestran claramente que hay varias localidades mexicanas cuyos bosques tienen fuertes similitudes con los de La Chinantla. Por el contrario, existen muchos sitios de bosque mesófilo de montaña en México que quedaron fuera de estas comparaciones, por ejemplo Omiltemi, Guerrero (Meave *et al.*, 1992) y algunas localidades en la Sierra de Manantlán, Jalisco (Santiago y Jardel, 1993; Vázquez-G. y Givnish, 1996; Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2003), entre otras. Sin embargo, en la gran mayoría de estos sitios la precipitación anual es considerablemente menor y ya otros autores también habían resaltado la baja similitud que existe con los estudiados en este trabajo (y otros como los de El Triunfo, Chiapas), desde el punto de vista biogeográfico (Vázquez-García, 1995; Luna-Vega *et al.*, 1999, 2001b; Ramírez-Marcial, 2001; Acosta, 2004).

Las similitudes que existen entre los bosques de Santa Cruz Tepetotutla y los estudiados por Boyle (1996) en Soyolapan y por Arellanes (2000) en Tiltepec muestran claramente que se trata de una región con bastante homogeneidad en los atributos estructurales de su vegetación, a pesar de la complejidad del mosaico de comunidades vegetales de esta región. Fuera de la Sierra Norte de Oaxaca, los bosques de Santa Cruz Tepetotutla sólo parecen tener buenos análogos en la Sierra Madre de Chiapas (Williams-Linera, 1991) y en la parte alta de la Sierra de Los Tuxtlas, Veracruz (Álvarez del Castillo, 1977). Esta apreciación muestra claramente la necesidad de hacer una nueva clasificación para los bosques mesófilos de montaña de México. Esta nueva clasificación tendría que distinguir de forma clara y bien fundamentada el conjunto de comunidades menos húmedas y las que están expuestas a muy altos niveles de precipitación. De acuerdo con los datos de precipitación en La Chinantla, se puede sugerir que el umbral de división debería estar por lo menos alrededor de 3,000–3,500 mm anuales. De manera interesante, Vargas-Rodríguez (2005) hizo una clasificación de 110 sitios donde la vegetación fue muestreada con el método de Gentry y basada en datos de presencia/ausencia de 354 géneros; ella encontró que todos los sitios de la Sierra Norte de Oaxaca estudiados por Boyle (1996) se agrupa-

**Tabla 5.4** Síntesis de datos estructurales para bosques montanos altos. ALT= altitud o intervalo altitudinal; PP= precipitación anual; NS= número de sitios (parcelas); AP= área de cada parcela; DAP= diámetro mínimo a la altura del pecho (1.3 m); D= densidad; AB= área basal; S= riqueza; árb.= árboles.; s/a= sin área; n/c= no comparable. M.= Montaña. Cuando así se indica, los datos son promedio  $\pm 1$  D.E.

Localidad	Referencia	Coordenadas	ALT (m)	PP (mm)	N S	AP (ha)	DAP min. (cm)	D (ind.ha <sup>-1</sup> )	AB (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	S <sup>a</sup> 0.1 ha <sup>-1</sup> <sup>b</sup> 1 ha <sup>-1</sup>
Volcán San Martín, México	Álvarez del Castillo (1977)	18° 35' N 95° 10' O	ca.1,700	4,500	3	s/a	4.1	2,398– 2,910	30.0– 62.3	n/c
Puerto Soledad, México	Ruiz-Jiménez <i>et al.</i> (2000)	18° 9' N 96° 59' O	2,250 a 2,550	> 2,100	2	s/a	3.18	2,716– 2,730	41.8– 97.8	n/c
Soyolapan, México	Boyle (1996)	17 ° N 96 ° O	2,750	> 4,000	3	0.1	2.5 10.0	2,263.3 ±183.4 783.3 ±15.3	64.3 ±28.9 59.0 ±29.5	21.3 ±5.7 —
Teipan, México	Mejía-Domínguez. <i>et al.</i> (2004)	16° 15' N 95° 58' O	2,400	> 1,400	1	1.0	2.5	1,035	46.41	39
Manantlán, México	Vázquez-G. y Givnish (1998)	19 ° 30' N 103 ° 59' O	2,200	1,500	1	0.1	2.5	3,200	43	18
Luquillo, Puerto Rico	Weaver <i>et al.</i> (1986)	18 ° N 65 ° O	950	> 4,000	3	0.07	10.0	3,671 ± 516	49.1 ± 8.2	—
Volcán Barva, Costa Rica	Heaney y Proctor (1990)	10° 24' N 84° 00' O	2,600	4,000	1	1.0	10.0	617	51.2	35 <sup>b</sup>
Talamanca, Costa Rica	Kappelle (1996)	9° 30' N 83° 30' O	2,900 a 3,000	ca. 3,000	3	0.1	3.0	633.3 ± 106.9	60.3 ± 3.8	19.6 <sup>a</sup> ± 1.5
Talamanca, Costa Rica	Blaser y Camacho (1991)	9° 30' N 84° 00' O	2,700	> 2,500	2	4.0	10.0	455– 512	48.3– 52.0	28–32 <sup>b</sup>
Talamanca, Costa Rica	Orozco (1991)	10° N 84° O	2,550– 2,850	2,500 a 3,500	5	2.0	10.0	493.2 ± 109.7	45.2 ± 5.8	27.2 ± 3.3
Cajunama, Ecuador 'ridge'	Madsen y Øllgaard (1994)	4° 5' S 79° 10' O	2,900	3,000	1	1	10.0	1,273	39.5	67
M. Lopei, Taiwán	Chang-Fu <i>et al.</i> (1998)	21° 28' N 24° 49' E	870–885	3,000 a 3,500	4	0.04	1.0	11,387 ± 7,827	34.2 ± 6.7	41.7 ± 8.1
Sabah, Malasia	Proctor <i>et al.</i> (1988)	5° N 119° E	610– 870	2,700	5	≈0.1	10.0	1,191 ± 252.4	33.3 ± 8.8	n/c
M. Kumaun, Himalaya	Adhikari <i>et al.</i> (1991)	29° N 79° E	2,150– 2,500	1,500 3,200	10	0.1	3.1	320– 1,600	44.4– 98.1	—
Mt. Kinabalu, Borneo	Kitayama (1992)	6° 5' N 160° 33' E	2,800– 3,400	> 4,000	4	1.0	10.0	1,510 ± 453.6	46.05 ± 14.2	14.5 <sup>b</sup> ± 2.6

ron con los bosques tropicales húmedos de montaña de Costa Rica, pero no con los de localidades mexicanas de los estados de Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Tamaulipas y Veracruz.

Por supuesto, una clasificación con estas características enfrentaría algunas dificultades. Por ejemplo, las semejanzas del bosque mesófilo de Teipán, Oaxaca (Mejía-Domínguez *et al.*, 2004) con BQN y BQS podrían sugerir que debe incorporarse a un mismo grupo, pero esto no podría hacerse de acuerdo con los datos de precipitación. Sin duda, la mejor forma de resolver esta cuestión será a partir de un mayor cúmulo de estudios detallados de la estructura y la composición de los bosques tropicales de montaña en nuestro país.

## 6. LITERATURA CITADA

---

- Acosta, S. 2004. Afinidades de la flora genética de algunos bosques mesófilos de montaña del nordeste, centro y sur de México: un enfoque fenético. *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica*, **75**: 61-72.
- Adhikari, B.S., H.C. Rikhari, Y.S. Rawat y S.P. Singh. 1991. High altitude forest: composition, diversity and profile structure in part of Kumaon Himalaya. *Tropical Ecology*, **32**: 86-97.
- Alcántara-A., O. e I. Luna-Vega. 1997. Florística y análisis biogeográfico del bosque mesófilo de montaña de Tenango de Doria, Hidalgo, México. *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica*, **68**: 57-106.
- Alcántara-A., O. e I. Luna-Vega. 2001. Análisis florístico de dos áreas con bosque mesófilo de montaña en el estado de Hidalgo, México: Eloxochitlán y Tlahuelompa. *Acta Botanica Mexicana*, **54**: 51-87.
- Alfaro S., G. 2004. Suelos. En: *Biodiversidad de Oaxaca* (eds. A.J. García-Mendoza, M.J. Ordóñez y M. Briones-Salas), pp. 55-65. Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza y World Wildlife Fund, México, D.F.
- Álvarez-del Castillo, C. 1977. Estudio ecológico y florístico del cráter del volcán San Martín Tuxtla, Veracruz, México. *Biotica*, **2**: 3-54.
- Arellanes, Y. 2000. Análisis estructural de un bosque mesófilo de montaña de *Ticodendron incognitum* en la Sierra Norte de Oaxaca, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Beals, E.W. 1969. Vegetational change along altitudinal gradients. *Science*, **165**: 981-985.
- Beard, J.S. 1944. Climax vegetation in tropical America. *Ecology*, **25**: 127-158.
- Beard, J.S. 1955. The classification of tropical American vegetation types. *Ecology*, **36**: 89-100.
- Blaser, J. y M. Camacho. 1991. *Estructura, Composición y Aspectos Silviculturales de un Bosque de Robles (Quercus spp.) del Piso Montano en Costa Rica*. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Turrialba, Costa Rica.
- Boom, B.M. 1986. A forest inventory in Amazonian Bolivia. *Biotropica*, **18**: 287-294.
- Boyle, B.L. 1996. Changes on altitudinal gradients in neotropical montane forests. Tesis de Doctorado. Washington University. St. Louis, Missouri.
- Breedlove, D.E. 1973. The phytogeography and vegetation of Chiapas (México). En: *Vegetation and Vegetational History of Northern Latin America*. (ed. A. Graham), pp. 73-148. Elsevier, Amsterdam.
- Bruijnzeel, L.A. y J. Proctor. 1995. Hydrology and biogeochemistry of tropical montane cloud forests: What do we really know? En: *Tropical Montane Cloud Forests* (eds. L.S. Hamilton, J.O. Juvik y F.N. Scatena), pp. 38-78. Springer-Verlag. Nueva York.

- Bruijnzeel, L.A. y E.J. Veneklaas. 1998. Climatic conditions and tropical montane forest productivity: the fog has not lifted yet. *Ecology*, **79**: 3-9.
- Bruijnzeel, L.A., M.J. Waterloo, J. Proctor, A.T. Kuiters y B. Kotterink. 1993. Hydrological observations in montane rain forests on Gunung Silam, Sabah, Malaysia, with special reference to the "Massenerhebung" effect. *Journal of Ecology*, **81**: 145-167.
- Burger, W. 1995. Montane species-limits in Costa Rica and evidence for local speciation on altitudinal gradients. En: *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests* (eds. Churchill, S.P., H. Balslev, E. Forero y J.L. Luteyn), pp. 127-133. The New York Botanical Garden Press, Nueva York.
- Calzada, J.I. y H. Perales-Rivera. 1990. La preservación con alcohol de ejemplares colectados para herbario. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **50**: 151-155.
- Campos-Villanueva, A. y J.L. Villaseñor. 1995 Estudio florístico de la porción central del municipio de San Jerónimo Coatlán, distrito de Miahuatlán (Oaxaca). *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **56**: 95-120.
- Cartujano, S., S. Zamudio, O. Alcántara, I. Luna. 2002. El bosque mesófilo de montaña en el municipio de Landa de Matamoros, Querétaro, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **70**: 13-43.
- Castillo-Campos, G. y M.E. Medina-Abreo. 1997. La vegetación de la Sierra de Tantima-Otontepec, Veracruz, México. *La Ciencia y el Hombre*, **24**: 45-67.
- Castillo-Campos, G., R. Robles G. y M.E. Medina-Abreo. 2003. Flora y vegetación de la Sierra Cruz Tetela, Veracruz, México. *Polibotánica*, **15**: 39-80
- Catalán-Heverástico, C., L. López-Mata y T. Terrazas. 2003. Estructura, composición florística y diversidad de especies leñosas de un bosque mesófilo de montaña de Guerrero, México. *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica*. **74**: 209-230.
- Cavelier, J. y G. Goldstein. 1989. Mist and fog interception in elfin cloud forests in Colombia and Venezuela. *Journal of Tropical Ecology*, **5**: 309-322.
- Cavelier, J y C.A. Mejía. 1990. Climatic factors and tree stature in the elfin cloud forest of Serrania de Macuira, Colombia. *Agricultural and Forest Meteorology*, **53**: 105-123.
- Cavelier, J y M.C. Peñuela. 1990. Soil respiration in the cloud forest and dry deciduous forest of Serrania de Macuira, Colombia. *Biotropica*, **22**: 346-352.
- Centeno-García, E. 2004. Configuración geológica del Estado. En: *Biodiversidad de Oaxaca* (eds. A.J. García-Mendoza, M.J. Ordóñez y M. Briones-Salas). pp. 29-42. Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza y World Wildlife Fund, México, D.F.
- Challenger, A. 1998. *Utilización y Conservación de los Ecosistemas Terrestres de México: Pasado, Presente y Futuro*. Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad, Universidad Nacional Autónoma de México y Agrupación Sierra Madre, México, D.F.

- Chang-Fu, H., C. Sueng-Sang, H. Yueh-Mei, Y. Kuoh-Chieg y H. Tsung-Hsin. 1998. Altitudinal zonation of evergreen broad-leaved forest on Mount Lopei, Taiwan. *Journal of Vegetation Science*, **9**: 201-212.
- Churchill, S.P., H. Balslev, E. Forero y J.L. Luteyn (eds.). 1995. *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forest*. The New York Botanical Garden. Nueva York.
- Cleef, A.M, O. Rangel, T. van der Hammen y R. Jaramillo. 1984. La vegetación de las selvas del transecto Buritaca. *Ecoandes*, **2**: 267-406.
- Colwell, R.K. 2005. *EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8.0*. Guía para usuarios y aplicaciones. <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Cuatrecasas, J. 1934. Observaciones geobotánicas en Colombia. *Trabajos del Museo Nacional de Ciencias Naturales, Serie Botánica*, **27**: 1-144. Madrid.
- Cuello, N.L. 2002. Altitudinal changes of forest diversity and composition in the ramal de Guaramacal in the Venezuelan Andes. *Ecotropicos*, **15**: 160-176.
- Dirzo, R. y A. Miranda. 1991. El límite boreal de la selva en el continente americano: contracción de la selva y solución de una controversia. *Interciencia*, **16**: 240-247.
- Edwards, P.J. y P.J. Grubb. 1977. Studies of mineral cycling in a montane rainforest in New Guinea. I. The distribution of organic matter in the vegetation and soil. *Journal of Ecology*, **65**: 943-969.
- Escutia Sánchez, J.A. 2004. Análisis estructural del bosque mesófilo de montaña de Monte Grande de Lolotla, Hidalgo, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Ferrusquía-Villafranca, I. 1993. Geology of Mexico: a synopsis. En: *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distributions* (eds. T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot, J. Fa). pp. 3-107. Oxford University Press, Nueva York.
- Fjeldså, J. 1995. Geographical patterns of neoendemic and older relict species of Andean forest birds: The significance of ecologically stable areas. En: *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests* (eds. Churchill, S.P., H. Balslev, E. Forero y J.L. Luteyn), pp. 89-102. The New York Botanical Garden Press, Nueva York.
- Flenley, J.R. 1995. Cloud forest, the *Massenerhebung* effect, and ultraviolet insolation. En: *Tropical Montane Cloud Forests* (eds. L.S. Hamilton, J.O. Juvik y F.N. Scatena), pp. 150-155. Springer-Verlag. Nueva York.
- Gallardo, C., J. Meave y A. Rincón. 1998. Plantas leñosas raras del bosque mesófilo de montaña IV. *Cyrilla racemiflora* L. (Cyrillaceae). *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **62**: 183-186.
- Gentry, A.H. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. En: *Evolutionary Biology, Vol. 15* (eds. M.K. Hecht, B. Wallace y G.T. Prance), pp. 1-84. Plenum Press, Nueva York.
- Gentry, A.H. 1991. Vegetación del bosque de niebla. En: *Bosques de Niebla de Colombia* (ed. C. Uribe), pp. 22-51. Banco de Occidente, Santa Fé de Bogotá, Colombia.

- Gentry, A.H. y C. Dodson. 1987. Contribution of non-trees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica*, **19**: 149-156.
- Gómez-Pompa, A. 1966. *Estudios Botánicos en la Región de Misantla, Veracruz*. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, A.C. México, D.F.
- Gómez-Pompa, A. 1973. Ecology of the vegetation of Veracruz. En: *Vegetation and Vegetational History of Northern Latin America*. (ed. A. Graham), pp. 73-148. Elsevier, Amsterdam.
- Gómez-Pompa, A., J. Vázquez-Soto, y J. Sarukhán. 1964. Estudios ecológicos en la zonas tropicales cálido-húmedas de México. *Publicaciones Especiales del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales de México*, **3**: 1-36.
- Gotelli, N.J. y R.K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, **4**: 379-391.
- Graham, A. 1976. Studies in neotropical paleobotany. II. The Miocene communities of Veracruz, Mexico. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **63**: 787-842.
- Graham, A. 1993. Historical factors and biological diversity in Mexico. En: *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distributions* (eds. T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot, J. Fa). pp. 109-127. Oxford University Press, Nueva York.
- Graham, A. 1995. Development of affinities between Mexican/Central American and Northern South American lowland and lower montane vegetation during the Tertiary. En: *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests* (eds. Churchill, S.P., H. Balslev, E. Forero y J.L. Luteyn), pp. 11-22. The New York Botanical Garden Press, Nueva York.
- Grubb, P.J. 1971. Interpretation of the “Massenerhebung” effect on tropical mountains. *Nature*, **229**: 44-45.
- Grubb, P.J. 1974. Factors controlling the distribution of forest types on tropical mountains: new facts and a new perspective. En: *Altitudinal Zonation in Malesia: Transactions of the Third Aberdeen-Hull Symposium on Malesian Ecology*, Hull 1973. (ed. J. Flenley), pp. 13-45. University of Hull, Hull, R.U.
- Grubb, P.J. 1977. Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: with special reference to mineral nutrition. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **8**: 83-107.
- Grubb, P.J., J.R. Lloyd, T.D. Pennington y T.C. Whitmore. 1963. A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador. I. The forest structure, physiognomy, and floristics. *Journal of Ecology*, **51**: 567-601.
- Grubb, P.J. y P.F. Stevens. 1985. *The forest of the Fatima Basin and Mt. Kerigomna, Papua New Guinea, with a Review of Montane and Subalpine Rain Forests in Papuasia*. Publ. BG/5, Australian National University, Canberra.
- Grubb, P.J. y E.V.J. Tanner. 1976. The montane forests and soils of Jamaica: a reassessment. *Journal of the Arnold Arboretum*, **57**: 313-368.
- Grubb, P.J. y T.C. Whitmore. 1966. A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador. II. The climate and its effects on the distribution and physiognomy of the forests. *Journal of Ecology*, **54**: 303-333.

- Hamilton, A.C. 1975. A quantitative analysis of altitudinal zonation in Uganda forests. *Vegetatio*, **30**: 99-106.
- Hamilton, L.S., J.O. Juvik y F.N. Scatena. 1995. The Puerto Rico tropical cloud forest symposium: Introduction and workshop synthesis. En: *Tropical Montane Cloud Forests* (eds. L.S Hamilton, J.O. Juvik y F.N. Scatena), pp. 1-23. Springer-Verlag. Nueva York.
- Hamilton, A.C. y R.A. Perrott. 1981. A study of altitudinal zonation in the montane forest belt of Mt. Elgon, Kenya/Uganda. *Vegetatio*, **45**: 107-125.
- Hartshorn, G. 1988. Tropical and subtropical vegetation of Meso-America. En: *North American Terrestrial Vegetation* (eds. M.G Barbour. y W.B. Dwight), pp. 365-390. Cambridge University Press, Nueva York.
- Hastenrath, S. 1968. Certain aspects of the three-dimensional distribution of climate and vegetation belts in the mountains of Central America and Southern Mexico. En: *Geoecología de las Regiones Montañosas de las Americas Tropicales*. (ed. C. Troll), pp. 122-130. Colloquium Geographicum. Band 9. Proceedings of the UNESCO Mexico Symposium, 1966. Ferd. Drümmlers Verlag, Bonn.
- Hayek, L.A.C. y M.S. Buzas 1997. *Surveying Natural Populations*. Columbia University Press, Nueva York.
- Heaney, A. y J. Proctor. 1990. Preliminary studies on the forest structure and floristics on Volcán Barva, Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, **6**: 307-320.
- Holdridge, L.R. 1967. *Life Zone Ecology*. Tropical Science Center, San José, Costa Rica.
- Holdridge, L.R., W.C. Grenke, W.H. Hatheway, T. Liang y J.A. Tosi Jr. 1971. *Forest Environments in Tropical Life Zones: a Pilot Study*. Pergamon Press, Elmsford.
- Howard, R.A. 1968. The ecology of an elfin forest in Puerto Rico, 1. Introduction and composition studies. *Journal of the Arnold Arboretum*, **49**: 381-418.
- Howard, R.A. 1969. The ecology of an elfin forest in Puerto Rico, 8. Studies of stem growth and form and of leaf structure. *Journal of the Arnold Arboretum*, **50**: 225-251.
- Ishiki Ishihara, M. 1988. Las selvas perennifolias del Cerro Salomón, región de Chimalapa, Oaxaca: flora, comunidades y relaciones fitogeográficas. Tesis de Maestría. Colegio de Posgraduados. Chapingo, Edo. de México.
- Jiménez-Ramírez, J., J.L. Contreras-Jiménez, R.E. González-Flores, R. Antonio-Ocampo, G. Lozano-Valdés y S. Torres-Reynoso. 1993. Plantas vasculares. En: *Historia Natural del Parque Ecológico Estatal Omiltemi* (eds. I. Luna-Vega y J. Llorente-Bousquets), pp. 127-250. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Juvik, J.O. y D. Nullet. 1995. Relationships between rainfall, cloud-water interception, and canopy throughfall in a Hawaiian montane forest. En: *Tropical Montane Cloud Forests* (eds. L.S Hamilton, J.O. Juvik y F.N. Scatena), pp. 38-78. Springer-Verlag. Nueva York.
- Kappelle, M. 1991. Distribución altitudinal de la vegetación del parque Nacional Chirripó, Costa Rica. *Brenesia*, **36**: 1-14.
- Kappelle, M. 1992. Structural and floristic differences between wet Atlantic and moist Pacific montane *Myrsine-Quercus* forests in Costa Rica. En: *Páramo: An Andean Ecosystem*

- Under Human Influence* (eds. H. Balslev y J.L. Luteyn), pp. 61-70. Academic Press. Londres.
- Kappelle, M. 1996. *Los Bosques de Roble (Quercus) de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica: Biodiversidad, Ecología, Conservación y Desarrollo*. Instituto Nacional de Biodiversidad, Costa Rica y Universidad de Amsterdam. Wageningen.
- Kappelle, M. 2005. Bosques enanos subalpinos de Costa Rica. En: *Páramos de Costa Rica* (ed. M. Kappelle y S.P. Horn), pp. 593-605. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica.
- Kappelle, M. 2006. Structure and composition of Costa Rican montane oak forests. The oak forests of the hyper-humid region of La Chinantla, Northern Oaxaca Range, Mexico. *Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests* (ed. M. Kappelle), pp. 127-139. Springer-Verlag, Series: Ecological Studies, Vol. 185, Berlín y Heidelberg.
- Kappelle, M. y J.-G. van Uffelen, 2006. Altitudinal zonation of montane oak forests along climate and soil gradients in Costa Rica. En: *Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forest* (ed. M. Kappelle), pp. 39-54. Springer-Verlag. Berlín y Heidelberg.
- Kappelle, M., J.-G. van Uffelen y A.M. Cleef. 1995. Altitudinal zonation of montane *Quercus* forests along two transects in Chirripó National Park, Costa Rica. *Vegetatio*, **119**: 119-153.
- Kappelle, M. y N. Zamora. 1995. Changes in woody species richness along an altitudinal gradient in Talamanca montane *Quercus* forests, Costa Rica. En: *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests* (eds. Churchill, S.P., H. Balslev, E. Forero y J.L. Luteyn), pp. 135-148. The New York Botanical Garden Press, Nueva York.
- Kitayama, K. 1992 An altitudinal transect study of the vegetation on Mount Kinabalu, Borneo. *Vegetatio*, **102**: 149-171.
- Kitayama, K. y D. Mueller-Dombois. 1994. Vegetation changes along gradients of long-term soil development in the Hawaiian montane rain forest zones. *Plant Ecology*, **120**: 1-20.
- Koepfen, W. 1948. *Climatología: con un estudio de los climas de la Tierra*. Fondo de Cultura Económica, México, D.F.
- Körner C., G.D. Farquhar, y S.C. Wong. 1991. Carbon discrimination by follows latitudinal and altitudinal trends. *Oecologia*, **88**: 30-40.
- Lauer, W. 1968. Problemas de la división fitogeográfica en América Central. En: *Geoecología de las Regiones Montañosas de las Américas Tropicales*. (ed. C. Troll), pp. 139-159. Colloquium Geographicum. Band 9. Proceedings of the UNESCO Mexico Symposium, 1966. Ferd. Drümmlers Verlag, Bonn.
- Lawton, R.O. 1982. Wind stress and elfin stature in a montane rain forest tree: an adaptative explanation. *American Journal of Botany*, **69**: 1224-1230.
- Lawton, R.O. 1984. Ecological constraints on wood density in a tropical montane rain forest. *American Journal of Botany*, **7**: 261-267.
- Lawton, R.O. y V. Dryer. 1980. The vegetation of the Monteverde Cloud Forest Reserve. *Brenesia*, **18**: 101-116.

- Lieberman, D., M. Lieberman, R. Peralta y G.S. Hartshorn. 1996. Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology*, **84**: 137-152.
- Long, A. y M. Heath. 1991. Flora of the El Triunfo Biosphere Reserve, Chiapas, México: a preliminary floristic inventory and the plant communities of Poligon I. *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica*, **62**: 133-172.
- Lorea-Hernández, F.G. 1999. Una nueva especie de *Licaria* (Lauraceae) del sur de México. *Polibotánica*, **10**: 105-110.
- Lorenzo S-A, L., A. Ramírez-Roa, M.A. Soto-Arenas, A. Breceda, M.C. Calderón, H. Cortéz, C. Puchet, M. Ramírez, R. Villalón y E. Zapata. 1983. Notas sobre la fitogeografía del bosque mesófilo de montaña en la Sierra Madre del Sur, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **44**: 97-102.
- Lortie, C.J., R.W. Brooker, P. Choler, Z. Kikvidze, R. Michalet, F.I. Pugnaire y R.M. Callaway. 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos*, **107**: 433-438.
- Luna-Vega, I., L. Almeida-Leñero y J. Llorente-Bousquets. 1989. Florística y aspectos fitogeográficos de las cañadas de Ocuilan, estados de Morelos y México. *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica*, **59**: 63-87.
- Luna, I., L. Almeida, L. Villers y L. Lorenzo. 1988. Reconocimiento florístico y consideraciones fitogeográficas del bosque mesófilo de montaña de Teocelo, Veracruz. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **48**: 35-63.
- Luna-Vega, I. y O. Alcántara. 2004. Florística del bosque mesófilo de montaña de Hidalgo. En: *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental*, (eds. I. Luna, J.J. Morrone y D. Espinosa), pp. 169-192. CONABIO-Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Luna-Vega, I. y O. Alcántara. 2002. Placing the Mexican cloud forests in a global context: a track analysis based on vascular plant genera. *Biogeographica*, **78**: 1-14.
- Luna-Vega, I., O. Alcántara Ayala, D. Espinosa Organista y J. Morrone. 1999. Historical relationships of the mexican cloud forests: a preliminary vicariance model applying parsimony analysis of endemism to vascular plant taxa. *Journal of Biogeography*, **26**: 1299-1305.
- Luna-Vega, I., J.J. Morrone, O. Alcántara-Ayala y D. Espinosa-Organista. 2001a. Biogeographical affinities among neotropical cloud forests. *Plant Systematics and Evolution*, **228**: 229-239.
- Luna-Vega, I., S. Ocegueda-Cruz y O. Alcántara-Ayala. 1994. Florística y notas biogeográficas del bosque mesófilo de montaña del municipio de Tlalchinol, Hidalgo, México. *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica*, **65**: 31-62.
- Luna, I., A. Velázquez y E. Velázquez. 2001b. México. En: *Bosques Nublados del Neotrópico*. (eds: Kappelle, M. y A.D. Brown), pp.183-230. Instituto Nacional de Biodiversidad, Santo Domingo de Heredia, Costa Rica.

- Luna-Vega, I., O. Alcántara-Ayala, C.A. Ruiz-Jiménez y R. Contreras-Medina. 2006. Composition and structure of humid montane oak forests at different sites in central and eastern Mexico. En: *Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forest* (ed. M. Kapelle), pp. 101-112. Springer-Verlag. Berlín y Heidelberg.
- Madsen, J.E. y B. Øllgaard. 1994. Floristic composition, structure, and dynamics of an upper montane rain forest in Southern Ecuador. *Nordic Journal of Botany*, **14**: 403-423.
- Magurran, A.E. 1988. *Ecological Diversity and its Measurement*. Princeton University Press, New Jersey.
- Magurran, A.E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell, Oxford.
- Martin, G.J. 1993. Ecological classification among the Chinantec and Mixe of Oaxaca, Mexico. *Etnoecológica*, **1**: 17-33.
- Martin, G.J. y S. Madrid. 1992. Ethnobotany, distribution, and conservation status of *Ticodendron incognitum* in northern Oaxaca, Mexico. *Journal of Ethnobiology*, **12**: 227-231.
- Martin, P.S. y B.E. Harrell. 1957. The Pleistocene history of temperate biotas in Mexico and eastern United States. *Ecology*, **38**: 468-480.
- Matteucci, S.D. y A. Colma. 1982. *Metodología para el Estudio de la Vegetación*. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Washington, D.C.
- Mayorga-Saucedo, R., I. Luna-Vega y O. Alcántara-Ayala. 1998. Florística del bosque mesófilo de montaña de Molocotlán, Molango-Xochicoatlán, Hidalgo, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **63**: 101-119.
- Meave, J., C. Gallardo y A. Rincón. 1996. Plantas leñosas raras del bosque mesófilo de montaña II. *Ticodendron incognitum* Gómez-Laurito & Gómez P. (Ticodendraceae). *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **59**: 149-152.
- Meave, J., C. Gallardo, A. Rincón, A. Otero y G. Ibarra-Manríquez. 1994. La vegetación de la Chinantla, Oaxaca, México. En: *Libro de resúmenes, VI Congreso Latinoamericano de Botánica*, p.749. Mar del Plata, Argentina.
- Meave, J. y M. Kellman. 1994. Maintenance of rain forest diversity in riparian forests of tropical savannas: implications for species conservation during Pleistocene drought. *Journal of Biogeography*, **21**: 121-135.
- Meave, J., M.A. Soto, L.M. Calvo, H. Paz-Hernández y S. Valencia-Ávalos. 1992. Análisis sinecológico del bosque mesófilo de montaña de Omiltemi, Guerrero. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **52**: 31-77.
- Meave, J.A., A. Rincón y M.A. Romero-Romero. 2006. The oak forests of the hyper-humid region of La Chinantla, Northern Oaxaca Range, Mexico. *Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests* (ed. M. Kapelle), pp. 113-125. Springer-Verlag, Series: Ecological Studies, Vol. 185, Berlín y Heidelberg.
- Mejía-Domínguez, N.R., J.A. Meave y C.A. Ruiz-Jiménez. 2004. Análisis estructural de un bosque mesófilo de montaña en el extremo oriental de la Sierra Madre del Sur (Oaxaca), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **74**: 13-29.

- Miranda, F. 1975. *La Vegetación de Chiapas. Vol. 1.* 2a ed. Ediciones del Gobierno del Estado. Tuxtla Gutiérrez.
- Miranda, F. 1960. Posible significación del porcentaje de géneros bicontinentales en América tropical (Afinidades de la flora arbórea de regiones húmedas del sureste de México). *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México*, **30**: 117-150.
- Miranda, F. y E. Hernández-X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **28**: 27-178.
- Miranda, F. y A.J. Sharp. 1950. Characteristics of the vegetation in certain temperate regions of eastern Mexico. *Ecology*, **31**: 313-333.
- Miyajima, Y. y K. Takahashi. 2007. Changes with altitude of the stand structure of temperate forests on Mount Norikura, central Japan. *Journal of Forestry Research*, **12**: 187-192.
- Mueller-Dombois, D. y H. Ellenberg. 1974. *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. John Wiley & Sons. Nueva York.
- Nadkarni, N.M., T.J. Matelson y W.A. Haber. 1995. Structural characteristics and floristic composition of a neotropical cloud forest, Monteverde, Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, **11**: 481-495
- Ohsawa, M., P.H.J. Nainggolan, N. Tanaka y C. Anwar. 1985. Altitudinal zonation of forest vegetation on Mount Kerinci, Sumatra: with comparisons to zonation in the temperate region of East Asia. *Journal of Tropical Ecology*, **1**: 193-216.
- Orozco, L. 1991. *Estudio Ecológico y de Estructura Horizontal de Seis Comunidades Boscosas de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica*. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Turrialba, Costa Rica.
- Ortiz-Pérez, M.A., J.R. Hernández-Santana y J.M. Figueroa-Mah-Eng. 2004. Reconocimiento fisiográfico y geomorfológico del estado de Oaxaca. En: *Biodiversidad de Oaxaca* (eds. A.J. García-Mendoza, M.J. Ordóñez y M. Briones-Salas), pp. 43-54. Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza y World Wildlife Fund, México, D.F.
- Palacios-Chávez, R. y J. Rzedowski. 1993. Estudio palinológico de floras fósiles del Mioceno Inferior y principios del Mioceno Medio de la región de Pichucalco. *Acta Botanica Mexicana*, **24**: 1-96.
- Paray, L. 1951. Exploraciones en la Sierra de Juárez. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **13**: 4-10.
- Pendry, C.A. y J. Proctor. 1996. The causes of altitudinal zonation of rain forests on Bukit Belalong, Brunei. *Journal of Ecology*, **84**: 407-418.
- Pendry, C.A. y J. Proctor. 1997. Altitudinal zonation of rain forest on Bukit Belalong, Brunei: soils, forest structure and floristics. *Journal of Tropical Ecology*, **13**: 221-241.
- Pennington, T.D. y J. Sarukhán. 1998. *Árboles Tropicales de México*. (2ª ed.) Universidad Nacional Autónoma de México y Fondo de Cultura Económica, México, D.F.

- Pérez, P., S. Anta y F. Mondragón. 2006. *Los ordenamientos territoriales en las comunidades de la Chinantla alta, Oaxaca. Estudio de caso*. Iniciativa Ambiental de Cuencas, Fondo Mexicano para la Conservación de la Naturaleza.  
[http://www.coinbio.com/docs/Articulos/OTC\\_CORENCHI.pdf](http://www.coinbio.com/docs/Articulos/OTC_CORENCHI.pdf)
- Phillips, O. y J.S. Miller. 2002. *Global Patterns of Plant Diversity: Alwyn H. Gentry's Forest Transect Data Set*. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, Missouri.
- Proctor, J., Y.F. Lee, A.M. Langley, W.R. Munro y T. Nelson. 1988. Ecological studies on Gunung Silam, a small ultrabasic mountain in Sabah, Malaysia, I. Environment, forest structure and floristics. *Journal of Ecology*, **76**: 320-340.
- Puig, H. 1989. Análisis fitogeográfico del bosque mesófilo de Gómez Farías. *Biotam*, **1**: 34-53.
- Puig, H. y R. Bracho. 1987. El bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas. Instituto de Ecología, A.C., México, D.F.
- Puig, H., R. Bracho, y V. Sosa. 1983. Composición florística y estructura del bosque mesófilo en Gómez Farías, Tamaulipas. México. *Biotica*, **8**: 339-359.
- Pulido, M.T., J. Cavelier y S.P. Cortés. 2006. Structure and composition of Colombian montane oak forests. En: *Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forest* (ed. M. Kapelle), pp. 141-154. Springer-Verlag. Berlín y Heidelberg.
- Ramírez-Marcial, N., S. Ochoa-Gaona, M. González-Espinosa. 1998. Análisis florístico y sucesional en la estación de Cerro Huitepec, Chiapas, México. *Acta Botanica Mexicana*, **44**: 59-85.
- Ramírez-Marcial, N. 2001. Diversidad florística del bosque mesófilo en el norte de Chiapas y su relación con México y Centroamérica. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **69**: 63-76.
- Reko, B.P. 1949. Nombres botánicos chinantecos. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **8**: 9-20.
- Richards, P.W. 1952. *The Tropical Rain Forest*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Richards, P.W. 1996. *The Tropical Rain Forest* (2ª ed.). Cambridge University Press. Cambridge.
- Rodrigo-Álvarez, L. 1994. *Geografía General del Estado de Oaxaca*, Carteles Editores, Oaxaca, Oax.
- Romero-Romero, M.A., S. Castillo, J. Meave y H. van der Wal. 2000. Análisis florístico de la vegetación secundaria derivada de la selva húmeda de montaña de Santa Cruz Tepetotutla (Oaxaca), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **67**: 89-106.
- Ruiz-Jiménez, C.A., J. Meave y J.L. Jiménez-Contreras. 2000. El bosque mesófilo de la región de Puerto Soledad (Oaxaca), México: análisis estructural. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **65**: 23-37.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México, D.F.
- Rzedowski, J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botanica Mexicana*, **35**: 25-44.

- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botanica Mexicana*, **14**: 3-21.
- Rzedowski, J. y R. Mc Vaugh. 1966. La vegetación de Nueva Galicia. *Contributions from the University of Michigan Herbarium*, **9**: 1-123.
- Rzedowski, J. y R. Palacios-Chávez. 1977. El bosque de *Engelhardtia (Oreomunnea) mexicana* en la región de la Chinantla (Oaxaca). Una reliquia del Cenozoico. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **36**: 93-123.
- Salazar, G. y M.A. Soto, 1996. El género *Lepanthes* Sw. en México. *Orquídea (México)*, **14**: 1-231.
- Sánchez-Rodríguez, E.V., L. López-Mata, E. García-Moya y R. Cuevas-Guzmán. 2003. Estructura, composición florística y diversidad de especies leñosas de un bosque mesófilo de montaña en la Sierra de Manantlán, Jalisco. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **73**: 17-34.
- Santiago-P., A.L. y E.J. Jardel P. 1993. Composición y estructura del bosque mesófilo de montaña en la sierra de Manantlán, Jalisco-Colima. *Biotam*, **5**: 13-26.
- Schultes, R.E. 1941a. The meaning and usage of Mexican place-name "Chinantla". *Botanical Museum Leaflets, Harvard University*, **9**: 101-116.
- Schultes, R.E. 1941b. Plantae mexicanae X. New or critical species from Oaxaca. *Botanical Museum Leaflets of Harvard University*, **9**: 165-198.
- Sharp, A.J. 1953. Notes on the flora of Mexico: world distribution of the woody dicotyledonous families and the origin of the modern vegetation. *Journal of Ecology*, **41**: 374-380.
- Sharp, A.J. 1966. Some aspects of Mexican phytogeography. *Ciencia*, **24**: 229-232.
- Sousa, M. 1968. Ecología de la Leguminosas de Los Tuxtlas, Veracruz. *Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica*, **39**: 121-161.
- Sousa-S., M. y R. Grether. 2002. *Swartzia mexicana* (Fabaceae, Swartzieae), a new species from Oaxaca, Mexico. *Novon*, **12**: 115-119.
- Stadtmüller, T. 1987. *Los Bosques Nublados del Trópico Húmedo*. Universidad de las Naciones Unidas, Tokio y Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Turrialba, Costa Rica.
- Sugden, A.M. 1982a. The ecological, geographic, and taxonomic relationships of the flora of an isolated Colombian cloud forest, with some implications for island biogeography. *Journal of the Arnold Arboretum*, **63**: 31-61.
- Sugden, A.M. 1982b. The vegetation of the Serranía de Macuira, Guajira, Colombia: a contrast of arid lowlands and an isolated cloud forest. *Journal of the Arnold Arboretum*, **63**: 1-30.
- Tang, C.Q. y M. Ohsawa. 1997. Zonal transation of evergreen, deciduous, and coniferous forests along the altitudinal gradient on a humid subtropical mountain, Mt. Emei, Sichuan, China. *Plant Ecology*, **133**: 63-78.
- Tang, C.Q. y M. Ohsawa. 1999. Altitudinal distribution of evergreen broad-leaved trees and their leaf-size pattern on a humid subtropical mountain, Mt. Emei, Sichuan, China. *Plant Ecology*, **145**: 221-233.

- Tanner, E.V.J. 1977. Four montane rain forests of Jamaica: a quantitative characterization of the floristics, the soils and the foliar mineral levels, and a discussion of the interrelations. *Journal of Ecology*, **65**: 883-918.
- Tanner, E.V.J. 1980a. Litterfall in montane rain forest of Jamaica and its relation to climate. *Journal of Ecology*, **68**: 833-848.
- Tanner, E.V.J. 1980b. Studies on the biomass and productivity in a series of montane rain forests in Jamaica. *Journal of Ecology*, **68**: 573-588.
- Tanner, E.V.J., P.M. Vitousek y E. Cuevas. 1998. Experimental investigation of nutrient limitation of forest growth on wet tropical mountains. *Ecology*, **79**: 10-22.
- Téllez V., O. 1995. Flora, vegetación y fitogeografía de Nayarit, México. Tesis (Maestría en Ciencias), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Torres-Colín, R. 2004. Tipos de vegetación. En: *Biodiversidad de Oaxaca* (eds. A.J. García-Mendoza, M.J. Ordóñez y M. Briones-Salas), pp. 105-117. Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza y World Wildlife Fund, México, D.F.
- Trejo, I. 2004. Clima. En: *Biodiversidad de Oaxaca* (eds. A.J. García-Mendoza, M.J. Ordóñez y M. Briones-Salas), pp. 67-85. Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza y World Wildlife Fund, México, D.F.
- Troll, C. 1968. The cordilleras of the tropical Americas. Aspects of climatic, phytogeographical and agrarian ecology. En: *Geoecología de las Regiones Montañosas de las Américas Tropicales*. (ed. C. Troll), pp. 15-56. Colloquium Geographicum. Band 9. Proceedings of the UNESCO Mexico Symposium, 1966. Ferd. Drümmlers Verlag, Bonn.
- Valencia, R. y P.M. Jørgensen. 1992. Composition and structure of a humid montane forest on the Pasochoa volcano, Ecuador. *Nordic Journal of Botany*, **12**: 239-247.
- van der Hammen, T. 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *Journal of Biogeography*, **1**: 3-26.
- van der Hammen, T. 1987. History of the montane forests of the northern Andes. *Plant Systematics and Evolution*, **162**: 109-114.
- van der Wal, H. 1996a. Modificación de la vegetación y el suelo por los chinantecos de Santiago Tlatepusco, Oaxaca, México. *Etnoecológica*, **3**: 37-57.
- van der Wal, H. 1996b *Plan de manejo de los recursos naturales en dos comunidades chinantecas de Oaxaca, Anexo 6*. Reporte final al World Wildlife Fund. Programa de Aprovechamiento Integral de Recursos Naturales y Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- van der Wal, H. 1998. *Chinantec Shifting Cultivation and Secondary Vegetation: a Case-Study on Secondary Vegetation Resulting From Indigenous Shifting Cultivation in the Chinantla, Mexico*. BOS Foundation, Wageningen.
- van Leerdam, A., R.J. Zagt y E. Veneklaas. 1990. The distribution of epiphyte ground-forms in the canopy of a Colombian cloud forest. *Vegetatio* **87**: 59-71.

- van Steenis, C.G.G.J. 1961. An attempt toward an explanation of mountain mass elevation. *Proceedings van de Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Series C*, **64**: 435-442.
- van Steenis, C.G.G.J. 1972. The effect of mountain mass elevations En: *The mountains of Java* (ed. C.G.G.J van Steenis), pp. 19-20. E. J. Brill., Leiden.
- van Steenis, C.G.G.J. 1984. Plant geography of east Malesia. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **79**: 97-178.
- van Tongeren, O.F.R. 1995. Cluster analysis. En: *Data Analysis in Community and Landscape Ecology* (Eds. R.H.G Jongman, C.J.F. Ter Braak y O.F.R. van Tongeren), pp. 174-203. Cambridge University Press. Cambridge.
- Vargas, Y. 1982. Análisis florístico y fitogeográfico de un bosque mesófilo de montaña en Huayacocotla, Veracruz. Tesis de Licenciatura (Biología), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Vargas-Rodríguez, Y.L. 2005. Ecology of disjunct cloud forest sugar maple populations (*Acer saccharum* subsp. *skutchii*) in north and central America. Tesis de Maestría. Louisiana State University, Baton Rouge, Louisiana.
- Vázquez-G., J.A. y T.J. Givnish. 1998. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure and diversity in the Sierra de Manantlán. *Journal of Ecology*, **86**: 999-1020.
- Vázquez-García, J.A., 1995. Cloud forest archipelagos: Preservation of fragmented montane ecosystems in tropical America. En: *Tropical Montane Cloud Forests* (eds. L.S Hamilton, J.O. Juvik y F.N. Scatena), pp. 315-332. Springer-Verlag, Nueva York.
- Vázquez-García, J.A., R. Cuevas-G., T.S. Cochrane y H.H. Iltis. 1990. *Flora de la reserva de la biósfera Sierra de Manantlán, Jalisco-Colima, México*. Universidad de Guadalajara, Guadalajara.
- Veillon, J.P. 1965. Variación altitudinal de la masa forestal de los bosques primarios en la vertiente noroccidental de la cordillera de los Andes, Venezuela. *Turrialba*, **15**: 216-224.
- Velázquez-Rosas, N., J. Meave y S. Vázquez-Santana. 2002. Elevational variation of leaf traits in montane rain forest tree species at La Chinantla, Southern México. *Biotropica*, **34**: 534-546.
- Vogelman, H.W. 1973. Fog precipitation in the cloud forest of the eastern México. *BioScience*, **23**: 96-100.
- Weaver, P.L. 1986. Growth and age of *Cyrilla racemiflora* L. in montane forest of Puerto Rico. *Interciencia*, **11**: 221-228.
- Weaver, P.L. 2000. Environmental gradients affect forest structure in Puerto Rico's Luquillo Mountains. *Interciencia*, **25**: 254-259.
- Weaver, P.L., E. Medina, D. Pool, K. Dugger, J. Gonzales-Liboy y E. Cuevas. 1986. Ecological observations in the dwarf cloud forest of the Luquillo mountains in Puerto Rico. *Biotropica*, **18**: 79-85.
- Weaver, P.L. y P.G. Murphy. 1990. Forest structure and productivity in Puerto Rico's Luquillo mountains. *Biotropica*, **22**: 69-82.

- Webster, G.L. 1995. The panorama of neotropical cloud forest. En: *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests* (eds. S.P Churchill, H. Balslev, E. Forero y J.L. Luteyn), pp. 53-77. New York Botanical Garden Press. Nueva York.
- Wendt, T. 1989. Las selvas del Uxpanapa, Veracruz-Oaxaca, México: Evidencia de refugios florísticos cenozoicos. *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica*, **58**: 29-54.
- Whitmore, T.C. 1984. *Tropical Rain Forest of the Far East*. 2a ed. Clarendon Press, Oxford.
- Wikramanayake, E., E. Dinerstein, C.J. Loucks, D. Olson, J. Morrison, J. Lamoreux, M. McKnight y P. Hedao. 2001. *Terrestrial Ecoregions of the Indo-Pacific: A Conservation Assessment*. Island Press, Washington, D.C.
- Williams-Linera, G. 1991. Nota sobre la estructura del estrato arbóreo del bosque mesófilo de montaña en los alrededores del campamento "El Triunfo", Chiapas. *Acta Botanica Mexicana*, **13**: 1-7.
- Williams-Linera, G., I. Pérez-García y J. Tolome. 1996. El bosque mesófilo de montaña y un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México. *La Ciencia y el Hombre*, **23**: 149-161.
- Woldu, Z., E. Feoli, y L. Nigatu, 1989. Partitioning an elevation gradient of vegetation from southeastern Ethiopia by probabilistic methods. *Vegetatio*, **81**: 189-198.
- Zuill, H.A. y E.W. Lathrop. 1975. The structure and climate of a tropical montane rain forest and an associated temperate pine-oak-liquidambar forest in the northern highlands of Chiapas, México. *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica*, **46**: 73-118.

**Apéndice 1.** Listado florístico de plantas leñosas (DAP ≥ 2.5 cm) registradas en nueve sitios de muestreo de 0.1 ha.  
Cuenca del río Perfume, Santa Cruz Tepetotutla, Oaxaca (190 especies).

Nota: se incluyen 18 morfoespecies no colectadas.  
Actualización taxonómica: oct. 2006.

Orden de importancia por sitio.  
(\* ) Sólo colectas fértiles.

He = hemiepífita (\* facultativa).

Alt.: de 1,120 a 2,560 m s.n.m.

L = liana.

	BPC	BCM	BC	BO	BZ	BL	BVW	BQN	BQS
<b>PTERIDOPHYTA</b>									
<b>CYATHEACEAE</b>									
<i>Cyathea divergens</i> Kunze var. <i>tuerckheimii</i> (Maxon) R.M. Tryon		44	44	*					
<i>C. fulva</i> (M. Martens et Galeotti) Fée				28					
<i>C. cf. schiedeana</i> (C. Presl) Domin.	29								
<b>DICKSONIACEAE</b>									
<i>Dicksonia gigantea</i> H. Karst.							30		
<b>CLASE GIMNOSPERMOPSIDA</b>									
<b>PINACEAE</b>									
<i>Pinus chiapensis</i> (Mart.) Andersen		11	3		*				
<i>P. aff. herrerae</i> Martínez					15		20		
<i>P. teocote</i> Schltdl. et Cham.					27				
<b>PODOCARPACEAE</b>									
<i>Podocarpus matudae</i> Lundell var. <i>macrocarpus</i> J. Buchholz et N.E. Gray			4	35			23	*	
<b>TAXACEAE</b>									
<i>Taxus globosa</i> Schltdl.							8	*	
<b>CLASE MAGNOLIOPSIDA</b>									
<b>ACTINIDIACEAE</b>									
<i>Saurauia aff. conzattii</i> Buscal.									29
<i>Saurauia</i> sp.			30						
<b>ANACARDIACEAE</b>									
<i>Tapirira</i> sp.	5								
<b>ANNONACEAE</b>									
<i>Guatteria galeottiana</i> Baill.	*	7							
<i>Rollinia</i> sp.	50	*							
<b>AQUIFOLIACEAE</b>									
<i>Ilex pringlei</i> Standl.							19	*	
<i>I. quercetorum</i> I.M. Johnst.					11				
<i>I. toluhana</i> Hemsl.		16							
<i>Ilex</i> sp.			47						
<b>ARALIACEAE</b>									
<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. et Planch.		34	36	13		*	11	11	18
<i>D. populifolius</i> (Marchal) A.C. Sm.	22		14	17	31				
<i>D. cf. stenodontus</i> (Standl.) A.C. Sm.	21								
He <i>Oreopanax flaccidus</i> Marchal					*				23
He <i>O. liebmanni</i> Marchal					20	11	*	13	
<i>O. xalapensis</i> (Kunth) Decne. et Planch.					*				15
<b>ASTERACEAE</b>									
<i>Ageratina ligustrina</i> (DC.) R.M. King et H. Rob.				23	36	12	22	*	
<i>Bartlettina luxii</i> (B.L. Rob.) R.M. King et H. Rob.					*	24	*	*	
L <i>Mikania pyramidata</i> Donn. Sm.							*	*	
L <i>Mikania</i> sp.		25							
L <i>Pentacalia parasitica</i> (Hemsl) H. Rob. et Cuatrec.							*	18	
<i>Telanthophora uspatanensis</i> (Coulst.) H. Rob. et Brettell						*			5
Asteraceae 1 ( <i>Bartlettina</i> ?)				14					
L Liana no col. s.7, pl.32				43					

	BPC	BCM	BC	BO	BZ	BL	BVW	BQN	BQS
<b>BIGNONIACEAE</b>									
<i>Amphitecna macrophylla</i> (Seem.) Miers ex Baill.	35								
<b>BURSERACEAE</b>									
<i>Protium pittieri</i> D. Porter		17							
<b>CAPRIFOLIACEAE</b>									
<i>Viburnum acutifolium</i> Benth.			*		29		3	*	
<i>V. acutifolium</i> Benth. subsp. <i>blandum</i> C.V. Morton							*		14
<i>V. hartwegii</i> Benth.			34	36	*				
<b>CECROPIACEAE</b>									
<i>Cecropia</i> sp.	8								
<b>CELASTRACEAE</b>									
L <i>Celastrus vulcanicolus</i> Donn. Sm.			50		32	5	24	15	
<i>Microtropis schiedeana</i> Loes.			19	*	*				
<i>Zinowiewia</i> sp.		36	5	4	1	21			
<b>CHLORANTHACEAE</b>									
<i>Hedyosmum mexicanum</i> Cordem.				18					
<b>CLETHRACEAE</b>									
<i>Clethra konzattiana</i> L.M. González				24	2	3	27	*	
<i>C. galeottiana</i> Briq.							7	2	11
<i>C. integerrima</i> (Turcz.) L.M. González		1							
<i>C. kenoyeri</i> Lundell			41		*				
<b>CLUSIACEAE</b>									
He* <i>Clusia lundellii</i> Standl.			20	19	*				
He* <i>C. salvinii</i> Donn. Sm.		29	29		*				
<i>Rheedia edulis</i> (Seem.) Triana et Planch.	6	6							
<b>COMBRETACEAE</b>									
<i>Bucida</i> sp.	14								
<b>CORNACEAE</b>									
<i>Cornus disciflora</i> Moc. et Sessé ex DC.							26	19	2
<b>CUNONIACEAE</b>									
<i>Weinmannia pinnata</i> L.			39	20	5	14			22
<i>W. tuerckheimii</i> Engl.							2	6	
<b>CYRILLACEAE</b>									
<i>Cyrilla racemiflora</i> L.		*	1	*					
<b>ERICACEAE</b>									
<i>Befaria laevis</i> Benth.		13	7		13			*	
He <i>Cavendishia bracteata</i> (Ruiz et Pav. ex J. St.-Hil.) Hoerold			46		14	26	*	*	
<i>Gaultheria odorata</i> Willd.					28		6	*	
<i>Vaccinium consanguineum</i> Klotzsch			10		4		1	7	17
He <i>V. cordatum</i> Hemsl.						23	*	*	
<i>Xolisma squamulosa</i> (M. Martens et Galeotti) Small			32		*				
<b>EUPHORBIACEAE</b>									
<i>Alchornea latifolia</i> Sw.				27	34	*			
<i>Alchornea</i> sp.nov.?		15	16						
<i>Cleidion</i> sp.	43								
<i>Cnidocolus multilobus</i> (Pax) I.M. Johnst.	34								
<i>Hieronyma oblonga</i> (Tul.) Müll. Arg		26							
<b>FABACEAE</b>									
<i>Ingaacrocephala</i> Steud.	24								
<i>Swartzia mexicana</i> M. Sousa et R. Grether		4							
<b>FAGACEAE</b>									
<i>Quercus</i> aff. <i>eugeniifolia</i> Liebm.			13		6				
<i>Q. macdougalii</i> M. Martinez								9	

	BPC	BCM	BC	BO	BZ	BL	BVW	BQN	BQS
<i>Q. ocoteifolia</i> Liebm.							13	1	1
<b>FLACOURTIACEAE</b>									
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	37	21							
<i>C. cf. sylvestris</i> Kunth		48							
<i>Pleuranthodendron lindenii</i> (Turcz.) Sleumer	2								
Flacourtiaceae 1	41	54							
<b>HAMAMELIDACEAE</b>									
<i>Liquidambar macrophylla</i> Oerst.		27	6		18				
<b>HIPPOCASTANACEAE</b>									
<i>Billia hippocastanum</i> Peyr.				11	12	10	16	20	
<b>HIPPOCRATEACEAE</b>									
L <i>Salacia</i> sp.	20	*							
<b>JUGLANDACEAE</b>									
<i>Oreomunnea mexicana</i> (Standl.) Leroy				1	*				
<b>LAURACEAE</b>									
<i>Beilschmiedia ovalioides</i> Sach. Nishida					9	1	15	12	16
<i>Beilschmiedia</i> sp.		24							
<i>Cinnamomum areolatum</i> (Lundell) Kosterm. vel aff.		28							
<i>C. zapatae</i> Lorea-Hern.						9	18	10	8
<i>Licaria cervantesii</i> (Lundell) Kosterm.	*	9							
<i>L. chinanteca</i> Lorea-Hern.			*	16	*				
<i>L. urceolata</i> vel aff. Lundell	39								
<i>Ocotea</i> aff. <i>acuminatissima</i> (Lundell) Rohwer		*	23	*	*				
<i>O. bernoulliana</i> vel aff. Mez	11	42							
<i>O. betazensis</i> ( <i>helicterifolia</i> sl.) (Mez) van der Werff				25	35	6	29	16	12
<i>O. chiapensis</i> (Lundell) Standl. et Steyerem.		12		44					
<i>O. effusa</i> (Meisn.) Hemsl.				2	*				
<i>O. helicterifolia</i> (Meisn.) Hemsl.		43							
<i>O. aff. leucoxyton</i> (Sw.) Mez		18							
<i>O. sarcodes</i> Lorea-Hern.			*	8	10	2	*		27
<i>Persea albida</i> Kosterm.			22	31					
<i>P. americana</i> Mill.					30	*	12	*	
<i>P. chamissonis</i> vel aff. Mez							17	3	10
<i>P. aff. liebmanii</i> Mez			12	*					
<i>P. obscura</i> Lorea-Hern.		51							
<i>P. pallescens</i> (Mez) Lorea-Hern.			27	*		*			
<i>P. rufescens</i> Lundell				3	40	*			
Lauraceae 1 (no identifiable)		46							
Lauraceae 2 (no identifiable)			11						
<b>MAGNOLIACEAE</b>									
<i>Magnolia schiedeana</i> Schltld.			43		37		*	*	
<b>MELASTOMATACEAE</b>									
<i>Miconia glaberrima</i> (Schltld.) Naudin		*	*	15	*				
<i>M. aff. glaberrima</i> (Schltld.) Naudin		*	9	30	8				
<i>M. glaberrima</i> vel aff. 1						13			
<i>M. glaberrima</i> vel aff. 2				26					
<i>M. aff. hemenostigma</i> Naudin						*	34	17	13
<i>M. lonchophylla</i> Naudin	*	38	24	10	*				
<i>M. sec. cremanium</i> ND	23								
<i>M. trinervia</i> (Sw.) D. Don ex Laud.	30	2							
<i>Miconia</i> sp. nov.?						25			
<b>MELIACEAE</b>									
<i>Guarea glabra</i> Vahl	19	31							
<i>Trichilia</i> sp.			51	38					
<b>MONIMIACEAE</b>									
<i>Mollinedia oaxacana</i> Lorence		20		*					

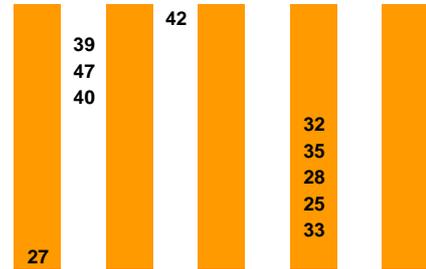
	BPC	BCM	BC	BO	BZ	BL	BVW	BQN	BQS
<i>M. viridiflora</i> Tul.			25	9	*				
<b>MORACEAE</b>									
<i>Pseudolmedia spuria</i> (Sw.) Griseb.	9	32		*					
<i>Ficus</i> sp.	13								
<b>MYRSINACEAE</b>									
<i>Ardisia verapazensis</i> Donn. Sm.	47			*					
<i>Gentlea venosissima</i> (Ruiz et Pav.) Lundell		55	37						
<i>Myrsine juergensenii</i> (Mez) Lundell			26		3		36		
<i>Parathesis tenuis</i> Standl.			49	*	*				
Myrsinaceae 1			40						
<b>MYRTACEAE</b>									
<i>Calyptranthes chytraculia</i> (L.) Sw. var. <i>americana</i> Mc. Vaugh	10	33							
<i>C. schiedeana</i> O. Berg			21	6	23				
<i>Psidium</i> sp.		19							
<b>OCHNACEAE</b>									
<i>Ouratea</i> sp.	46	45							
<b>OLEACEAE</b>									
<i>Osmanthus</i> cf. <i>mexicanus</i> Lundell							21	*	
<b>PIPERACEAE</b>									
<i>Piper hispidum</i> Sw.		*		*	*	27	*	*	
<i>P. obliquum</i> Ruiz et Pav.	7			*					
<b>PROTEACEAE</b>									
<i>Roupala montana</i> Aubl.		30		*					
<b>RHAMNACEAE</b>									
<i>Rhamnus capraeifolia</i> Schltld. var. 1.							*		21
<i>R. capraeifolia</i> Schltld. var. 3		*	38	*	*				
<i>R. cf. capraeifolia</i> Schltld.	42								
<b>ROSACEAE</b>									
<i>Photinia microcarpa</i> Standl. subsp. <i>hintonii</i> Phipps		41	28			*	*	*	
<i>Prunus brachybotrya</i> Zucc.		*	17	29		19	10	14	26
<i>P. rhamnoides</i> Koehne						20	*		28
<i>P. tetradenia</i> Koehne						*	*		24
L <i>Rubus</i> cf. <i>schiedeanus</i> Steud.		22							
<b>RUBIACEAE</b>									
<i>Deppea grandiflora</i> Schltld.						*			19
<i>Faramea schultesii</i> Standl.		23	8	*					
<i>Psychotria berteriana</i> DC.	51			*					
<i>P. elata</i> (Sw.) Hammel		50							
<i>P. galeottiana</i> (M. Martens) C.M. Taylor et Lorence				39	21	15	*	*	
<i>P. cf. sarapiquensis</i> Standl.		14		*					
<i>Rondeletia acuminata</i> (Oerst. ex Standl.) Lorence et Cast.-Campos				7	*				
<i>Rondeletia</i> cf. <i>secundiflora</i> B.L. Rob.	25								
<i>Sommera arborescens</i> Schltld.	28	*							
<b>RUTACEAE</b>									
<i>Zanthoxylum melanostictum</i> Schltld. et Cham.		*	33	22	22				
<b>SABIACEAE</b>									
<i>Meliosma dentata</i> (Liebm.) Urb.				*	*	17			
<i>M. aff. dentata</i> (Liebm.) Urb.			45		*				
<b>SAPINDACEAE</b>									
<i>Matayba oppositifolia</i> (A. Rich.) Britton		3	31		*				
<b>SAXIFRAGACEAE</b>									
<i>Phyllonoma laticuspis</i> (Turcz.) Engl.					17				
<b>SOLANACEAE</b>									

	BPC	BCM	BC	BO	BZ	BL	BVW	BQN	BQS
<i>Lycianthes cf. geminiflora</i> (M. Martens et Galeotti) Bitter Solanaceae 1		*		40					20
<b>STAPHYLEACEAE</b>									
<i>Turpinia occidentalis</i> (Sw.) G. Don <i>Turpinia</i> sp.	17								9
<b>STYRACACEAE</b>									
<i>Styrax glabrescens</i> Benth. <i>S. warszewiczii</i> Perkins			18	45					3
<b>SYMPLOCACEAE</b>									
<i>Symplocos cf. breedlovei</i> Lundell <i>S. jurgensenii</i> Hemsl. <i>S. speciosa</i> Hemsl. <i>S. vernicosa</i> L.O. Williams			15	12 21	38 * 19 24	7	4	*	25 6
<b>THEACEAE</b>									
<i>Cleyera integrifolia</i> (Benth.) Choisy <i>Ternstroemia oocarpa</i> (Rose) Melch. <i>T. tepezapote</i> Schtdl. et Cham.			42		7 26	4	9 5	5 4	4 7
<b>THYMELACEAE</b>									
<i>Daphnopsis</i> sp.				41		22			
<b>TICODENDRACEAE</b>									
<i>Ticodendron incognitum</i> Gómez-Laur. et L.D. Gómez		8	2	5	33				
<b>TILIACEAE</b>									
<i>Heliocarpus donnell-smithii</i> Rose Tiliaceae 1	4			32					
<b>VITACEAE</b>									
<i>Cissus martiniana</i> Woodson et Seibert <i>C. aff. microcarpa</i> Vahl <i>Vitis popenoi</i> J.H. Fenell <i>V. tilifolia</i> Humb. et Bonpl. et Roem. et Schult.	16 18 15	10			39	16	*	*	
<b>WINTERACEAE</b>									
<i>Drimys granadensis</i> L. f.		*	48	34	16	8	14	22	
<b>Árboles no determinados</b>									
¿Symplacaceae o Aquifoliaceae? ¿Solanaceae? (con agallas).		5	35		25	18	31	21	
<b>Lianas no determinadas</b>									
L "liana corchosa" L 14-195 ¿Asteraceae? L 14-049 ¿Bignoniaceae? L 14-161 ¿Celastraceae? L 14-285 ¿Asclepiadaceae o Fabaceae? L 14-044 L 14-123 L 14-216 L 14-299 L 14-375 L 14-398	38 49 26 36 44 12 32 45 33 31	37							
<b>CLASE LILIOPSIDA</b>									
<b>ARACEAE</b>									
L <i>Monstera cf. deliciosa</i> Liebm.		53							
<b>ARECACEAE</b>									
<i>Chamaedorea tepejilote</i> Liebm. ex Mart. <i>C. woodsoniana</i> L.H. Bailey	1 3			*					

**Morfoespecies desconocidas (sin ejemplar de referencia).**

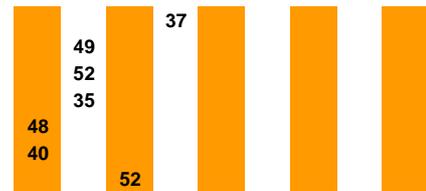
**árboles**

- 07-1
- 12-1
- 12-2
- 12-3
- 13-1
- 13-2
- 13-3
- 13-4
- 13-5
- 14-1



**Lianas**

- L 07-2
- L 12-1
- L 12-2
- L 12-3
- L 14-1
- L 14-079
- L 15-1



**Número total de morfoespecies por sitio: 51 55 52 45 40 27 36 22 29**

30 morfoespecies sólo se pudieron determinar a nivel de familia. De éstas, sólo existe material de referencia para dos de árboles y once de lianas; el resto (17 plantas) no fueron recolectadas, por lo que es posible que en algunos casos se trate de individuos pertenecientes morfoespecies ya determinadas en algún sitio. Esta situación se presenta sobre todo para algunos árboles de gran tamaño (uno en el sitio BPC, tres en BCM y otros tres en BVW), lo que implica que en la estimación de la riqueza puede haber una pequeña sobreestimación.

Una gran parte de las lianas encontradas en BPC que no pudieron ser asignados a ninguna familia (26 individuos agrupados en al menos 10 morfoespecies) fueron recolectados, aunque sólo se cuenta con muestras de tallo. Para BCM tampoco se tienen colectas de tres especies arbóreas ni de cuatro tipos de liana (5 ind.); en este sitio apareció una especie arbórea abundante (29 ind.) de familia desconocida (quizá Solanaceae). En BVW hubo dos especies arbóreas no recolectadas, cada una representada por varios individuos. Por último, otra morfoespecie, probablemente Symplocaceae o Aquifoliaceae sobresale por estar presente en cinco sitios, desde BZ hasta BQN; las muestras de esta especie tampoco pudieron ser determinadas por comparación con material fértil.

**Apéndice 2.** Listados por sitio de muestreo (0.1 ha), con valores estructurales absolutos y relativos (R) y de importancia relativa (VI R), para todas las especies leñosas (DAP  $\geq$  2.5 cm). Santa Cruz Tepetotutla, Oaxaca.

AB= área basal; D= densidad; F= frecuencia.

**Bosque premontano de *Pleuranthodendron-Chamaedorea* (BPC). Alt. 1,120 m.**

	<b>Determinación taxonómica</b>	<b>AB (cm<sup>2</sup>)</b>	<b>D</b>	<b>F</b>	<b>AB R</b>	<b>DR</b>	<b>FR</b>	<b>VI R</b>
1	<i>Chamaedorea tepejilote</i>	1339.65	163	74	2.97	38.72	25.17	66.86
2	<i>Pleuranthodendron lindenii</i>	15661.07	25	23	34.75	5.94	7.82	48.52
3	<i>Chamaedorea woodsoniana</i>	619.72	59	42	1.38	14.01	14.29	29.68
4	<i>Heliocarpus donnell-smithii</i>	5023.87	18	11	11.15	4.28	3.74	19.17
5	<i>Tapirira</i> sp.01	7161.97	1	1	15.89	0.24	0.34	16.47
6	<i>Rheedia edulis</i>	869.96	24	22	1.93	5.70	7.48	15.11
7	<i>Piper obliquum</i>	648.17	15	13	1.44	3.56	4.42	9.42
8	<i>Cecropia obtusifolia</i>	1841.19	7	5	4.09	1.66	1.70	7.45
9	<i>Pseudolmedia spuria</i>	1134.36	7	7	2.52	1.66	2.38	6.56
10	<i>Calyptanthes chytraculia</i> var. <i>americana</i>	789.00	7	7	1.75	1.66	2.38	5.79
11	<i>Ocotea bernoulliana</i> vel aff.	1893.93	2	2	4.20	0.48	0.68	5.36
12	"liana desc. 14-123"	136.11	8	7	0.30	1.90	2.38	4.58
13	<i>Ficus</i> sp.01	1754.86	1	1	3.89	0.24	0.34	4.47
14	<i>Bucida</i> sp.01	1450.30	1	1	3.22	0.24	0.34	3.80
15	<i>Vitis tiliifolia</i>	175.27	7	5	0.39	1.66	1.70	3.75
16	<i>Cissus</i> aff. <i>microcarpa</i>	48.95	6	6	0.11	1.43	2.04	3.57
17	<i>Turpinia occidentalis</i>	1225.01	2	1	2.72	0.48	0.34	3.53
18	<i>Vitis popenoi</i>	151.03	4	4	0.34	0.95	1.36	2.65
19	<i>Guarea glabra</i>	245.65	8	8	0.55	1.90	2.72	5.17
20	<i>Salacia mexicana</i>	44.79	4	4	0.10	0.95	1.36	2.41
21	<i>Dendropanax stenodontus</i>	32.88	4	4	0.07	0.95	1.36	2.38
22	<i>Dendropanax populifolius</i>	163.99	3	3	0.36	0.71	1.02	2.10
23	<i>Miconia</i> sec. <i>cremanium</i>	348.65	2	2	0.77	0.48	0.68	1.93
24	<i>Inga acrocephala</i>	342.12	2	2	0.76	0.48	0.68	1.91
25	<i>Rondeletia</i> sp.02	65.53	3	3	0.15	0.71	1.02	1.88
26	"liana Celastraceae? 14-161 "	44.24	3	3	0.10	0.71	1.02	1.83
27	"árbol no col. 14-1"	511.80	1	1	1.14	0.24	0.34	1.71
28	<i>Sommera arborescens</i>	236.23	2	2	0.52	0.48	0.68	1.68
29	<i>Cyathea</i> cf. <i>schiedeana</i>	96.97	2	2	0.22	0.48	0.68	1.37
30	<i>Miconia trinervia</i>	87.17	2	2	0.19	0.48	0.68	1.35
31	"liana desc. 14-398"	41.94	2	2	0.09	0.48	0.68	1.25
32	"liana desc. 14-216"	39.49	2	2	0.09	0.48	0.68	1.24
33	"liana desc. 14-375"	36.01	2	2	0.08	0.48	0.68	1.24
34	<i>Cnidioscolus</i> sp.01	182.79	2	1	0.41	0.48	0.34	1.22
35	<i>Amphitecna macrophylla</i>	28.65	2	2	0.06	0.48	0.68	1.22
36	"liana Asclep.-Legum.? 14-285"	13.63	2	2	0.03	0.48	0.68	1.19
37	<i>Casearia sylvestris</i>	209.42	1	1	0.46	0.24	0.34	1.04
38	"liana Asteraceae? 14-195"	101.55	2	1	0.23	0.48	0.34	1.04
39	<i>Licaria urceolata</i> vel aff.	87.94	1	1	0.20	0.24	0.34	0.77
40	"liana desc. 14-079"	30.26	1	1	0.07	0.24	0.34	0.64
41	Flacourtiaceae sp.01	29.34	1	1	0.07	0.24	0.34	0.64
42	<i>Rhamnus</i> cf. <i>capraefolia</i>	28.73	1	1	0.06	0.24	0.34	0.64
43	<i>Cleidion</i> sp.01	17.43	1	1	0.04	0.24	0.34	0.62
44	"liana desc. 14-044"	17.90	1	1	0.04	0.24	0.34	0.62
45	"liana desc. 14-299"	11.46	1	1	0.03	0.24	0.34	0.60
46	<i>Ouratea</i> sp.01	9.28	1	1	0.02	0.24	0.34	0.60
47	<i>Ardisia verapazensis</i>	8.28	1	1	0.02	0.24	0.34	0.60
48	"liana no col. 14-1"	7.03	1	1	0.02	0.24	0.34	0.59
49	"liana Bignoniaceae? 14-049"	6.45	1	1	0.01	0.24	0.34	0.59
50	<i>Rollinia</i> sp.01	5.09	1	1	0.01	0.24	0.34	0.59
51	<i>Psychotria berteriana</i>	5.09	1	1	0.01	0.24	0.34	0.59
		<b>45062</b>	<b>421</b>	<b>294</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>300</b>

Bosque premontano de *Clethra-Miconia* (BCM). Alt. 1,220 m.

	Determinación taxonómica	AB (cm <sup>2</sup> )	D	F	AB R	DR	FR	VI R
1	<i>Clethra integerrima</i>	10380.40	57	36	23.04	13.54	12.24	48.82
2	<i>Miconia trinervia</i>	7134.34	48	39	15.83	11.40	13.27	40.50
3	<i>Matayba oppositifolia</i>	2308.18	41	26	5.12	9.74	8.84	23.70
4	<i>Swartzia mexicana</i>	3406.99	31	22	7.56	7.36	7.48	22.41
5	Solanaceae? "agallas"	1747.57	29	20	3.88	6.89	6.80	17.57
6	<i>Rheedia edulis</i>	369.91	27	23	0.82	6.41	7.82	15.06
7	<i>Guatteria galeottiana</i>	820.74	21	19	1.82	4.99	6.46	13.27
8	<i>Ticodendron incognitum</i>	4208.36	7	7	9.34	1.66	2.38	13.38
9	<i>Licaria cervantesii</i>	937.83	20	13	2.08	4.75	4.42	11.25
10	<i>Cissus microcarpa</i>	319.33	21	12	0.71	4.99	4.08	9.78
11	<i>Pinus chiapensis</i>	4357.34	1	1	9.67	0.24	0.34	10.25
12	<i>Ocotea aff. leucoxylo</i>	4254.73	1	1	9.44	0.24	0.34	10.02
13	<i>Befaria laevis</i>	3957.31	1	1	8.78	0.24	0.34	9.36
14	<i>Psychotria sarapiquensis</i>	358.86	10	10	0.80	2.38	3.40	6.57
15	<i>Alchornea</i> sp. nov.	1447.42	6	6	3.21	1.43	2.04	6.68
16	<i>Ilex tolucana</i>	836.68	8	8	1.86	1.90	2.72	6.48
17	<i>Protium pittieri</i>	1025.93	7	6	2.28	1.66	2.04	5.98
18	<i>Ocotea aff. leucoxylo</i>	460.36	8	8	1.02	1.90	2.72	5.64
19	<i>Psidium</i> sp.01	181.72	9	8	0.40	2.14	2.72	5.26
20	<i>Mollinedia oaxacana</i>	212.55	8	8	0.47	1.90	2.72	5.09
21	<i>Casearia sylvestris</i>	115.81	7	7	0.26	1.66	2.38	4.30
22	<i>Rubus schiedeana</i>	158.40	6	6	0.35	1.43	2.04	3.82
23	<i>Faramea schultesii</i>	143.49	6	5	0.32	1.43	1.70	3.44
24	<i>Beilschmiedia-Persea?</i>	1194.16	1	1	2.65	0.24	0.34	3.23
25	<i>Mikania</i> sp.01	57.85	5	5	0.13	1.19	1.70	3.02
26	<i>Hieronyma oblonga</i>	581.74	3	3	1.29	0.71	1.02	3.02
27	<i>Liquidambar macrophylla</i>	980.47	1	1	2.18	0.24	0.34	2.75
28	<i>Cinnamomum areolatum</i> vel aff.	76.41	4	4	0.17	0.95	1.36	2.48
29	<i>Clusia salvinii</i>	584.50	2	2	1.30	0.48	0.68	2.45
30	<i>Roupala montana</i>	243.63	3	3	0.54	0.71	1.02	2.27
31	<i>Guarea glabra</i>	419.69	2	2	0.93	0.48	0.68	2.09
32	<i>Pseudolmedia spuria</i>	48.14	3	3	0.11	0.71	1.02	1.84
33	<i>Calyptanthes chytraculia</i> var. <i>americana</i>	33.82	3	3	0.08	0.71	1.02	1.81
34	<i>Dendropanax arboreus</i>	74.76	2	2	0.17	0.48	0.68	1.32
35	"liana no col. 12-3"	32.05	2	2	0.07	0.48	0.68	1.23
36	<i>Zinowiewia</i> sp.01	28.75	2	2	0.06	0.48	0.68	1.22
37	"liana corchosa"	19.89	2	2	0.04	0.48	0.68	1.20
38	<i>Miconia lonchophylla</i>	11.54	2	2	0.03	0.48	0.68	1.18
39	"árbol no col. 12-1"	269.87	1	1	0.60	0.24	0.34	1.18
40	"árbol no col. 12-3"	221.85	1	1	0.49	0.24	0.34	1.07
41	<i>Photinia microcarpa</i> subsp. <i>hintonii</i>	154.06	1	1	0.34	0.24	0.34	0.92
42	<i>Ocotea bernoulliana</i> vel aff.	66.92	1	1	0.15	0.24	0.34	0.73
43	<i>Ocotea helicterifolia</i>	45.84	1	1	0.10	0.24	0.34	0.68
44	<i>Cyathea divergens</i> var. <i>tuerckheimii</i>	24.37	1	1	0.05	0.24	0.34	0.63
45	<i>Ouratea</i> sp.01	19.12	1	1	0.04	0.24	0.34	0.62
46	Lauraceae sp.01 (no identificable)	12.89	1	1	0.03	0.24	0.34	0.61
47	"árbol no col. 12-3"	11.46	1	1	0.03	0.24	0.34	0.60
48	<i>Casearia</i> cf. <i>sylvestris</i>	8.77	1	1	0.02	0.24	0.34	0.60
49	"liana no col. 12-1"	7.96	1	1	0.02	0.24	0.34	0.60
50	<i>Psychotria elata</i>	6.45	1	1	0.01	0.24	0.34	0.59
51	<i>Persea obscura</i>	5.75	1	1	0.01	0.24	0.34	0.59
52	"liana no col. 12-2"	5.09	1	1	0.01	0.24	0.34	0.59
53	<i>Monstera</i> cf. <i>deliciosa</i>	5.09	1	1	0.01	0.24	0.34	0.59
54	Flacourtiaceae sp.01	5.09	1	1	0.01	0.24	0.34	0.59
55	<i>Gentlea venosissima</i>	5.09	1	1	0.01	0.24	0.34	0.59
		<b>54407</b>	<b>434</b>	<b>346</b>	<b>121</b>	<b>103</b>	<b>118</b>	<b>342</b>

Bosque montano bajo de *Cyrilla* (BC) Alt. 1,640 m.

	Determinación taxonómica	AB (cm²)	D	F	AB R	DR	FR	VI R
1	<i>Cyrilla racemiflora</i>	25631.65	17	16	36.44	5.17	5.46	47.07
2	<i>Ticodendron incognitum</i>	2004.49	35	32	2.85	10.64	10.92	24.41
3	<i>Pinus chiapensis</i>	14348.30	3	3	20.40	0.91	1.02	22.34
4	<i>Podocarpus matudae</i> var. <i>macrocarpus</i>	4537.29	21	20	6.45	6.38	6.83	19.66
5	<i>Zinowiewia</i> sp.01	524.44	30	24	0.75	9.12	8.19	18.06
6	<i>Liquidambar macrophylla</i>	7772.27	9	9	11.05	2.74	3.07	16.86
7	<i>Befaria laevis</i>	1669.54	15	11	2.37	4.56	3.75	10.69
8	<i>Faramea schultesii</i>	218.04	16	14	0.31	4.86	4.78	9.95
9	<i>Miconia</i> aff. <i>glaberrima</i>	209.81	15	14	0.30	4.56	4.78	9.64
10	<i>Vaccinium consanguineum</i>	848.54	14	11	1.21	4.26	3.75	9.22
11	Lauraceae sp.02 (no identificable)	566.49	14	10	0.81	4.26	3.41	8.47
12	<i>Persea</i> aff. <i>liebmanii</i>	2612.07	7	7	3.71	2.13	2.39	8.23
13	<i>Quercus</i> aff. <i>eugeniifolia</i>	1033.95	10	8	1.47	3.04	2.73	7.24
14	<i>Dendropanax populifolius</i>	2336.00	5	5	3.32	1.52	1.71	6.55
15	<i>Symplocos jurgensenii</i>	186.53	10	9	0.27	3.04	3.07	6.38
16	<i>Alchornea</i> sp. nov.	328.99	8	8	0.47	2.43	2.73	5.63
17	<i>Prunus brachybotrya</i>	386.71	7	6	0.55	2.13	2.05	4.73
18	<i>Styrax warscewiczii</i>	103.13	7	7	0.15	2.13	2.39	4.66
19	<i>Microtropis schiedeana</i>	200.95	7	6	0.29	2.13	2.05	4.46
20	<i>Clusia lundellii</i>	155.65	7	6	0.22	2.13	2.05	4.40
21	<i>Calyptanthus schiedeana</i>	62.89	7	6	0.09	2.13	2.05	4.26
22	<i>Persea albida</i>	304.70	5	5	0.43	1.52	1.71	3.66
23	<i>Ocotea</i> aff. <i>acuminatissima</i>	28.99	5	5	0.04	1.52	1.71	3.27
24	<i>Miconia lonchophylla</i>	62.47	5	4	0.09	1.52	1.37	2.97
25	<i>Mollinedia viridiflora</i>	61.47	5	4	0.09	1.52	1.37	2.97
26	<i>Myrsine juergensenii</i>	649.75	3	3	0.92	0.91	1.02	2.86
27	<i>Persea pallescens</i>	1047.96	2	2	1.49	0.61	0.68	2.78
28	<i>Photinia microcarpa</i> subsp. <i>hintonii</i>	282.74	3	3	0.40	0.91	1.02	2.34
29	<i>Clusia salvinii</i>	54.65	3	3	0.08	0.91	1.02	2.01
30	<i>Saurauia</i> sp.01	235.71	3	2	0.34	0.91	0.68	1.93
31	<i>Matayba oppositifolia</i>	223.61	3	2	0.32	0.91	0.68	1.91
32	<i>Xolisma squamulosa</i>	266.43	2	2	0.38	0.61	0.68	1.67
33	<i>Zanthoxylum melanostictum</i>	143.08	2	2	0.20	0.61	0.68	1.49
34	<i>Viburnum hartwegii</i>	101.56	2	2	0.14	0.61	0.68	1.43
35	Solanaceae? "agallas"	68.83	2	2	0.10	0.61	0.68	1.39
36	<i>Dendropanax arboreus</i>	61.20	2	2	0.09	0.61	0.68	1.38
37	<i>Gentlea venosissima</i>	23.00	2	2	0.03	0.61	0.68	1.32
38	<i>Rhamnus capraeifolia</i> var. 3	13.05	2	2	0.02	0.61	0.68	1.31
39	<i>Weinmannia pinnata</i>	277.01	1	1	0.39	0.30	0.34	1.04
40	Myrsinaceae sp.01	275.82	1	1	0.39	0.30	0.34	1.04
41	<i>Clethra kenoyeri</i>	114.91	1	1	0.16	0.30	0.34	0.81
42	<i>Cleyera integrifolia</i>	83.80	1	1	0.12	0.30	0.34	0.76
43	<i>Magnolia schiedeana</i>	40.29	1	1	0.06	0.30	0.34	0.70
44	<i>Cyathea divergens</i> var. <i>tuerckheimii</i>	35.09	1	1	0.05	0.30	0.34	0.70
45	<i>Meliosma</i> aff. <i>dentata</i>	31.83	1	1	0.05	0.30	0.34	0.69
46	<i>Cavendishia bracteata</i>	30.88	1	1	0.04	0.30	0.34	0.69
47	<i>Ilex</i> sp.01	20.69	1	1	0.03	0.30	0.34	0.67
48	<i>Drimys granadensis</i>	17.90	1	1	0.03	0.30	0.34	0.67
49	<i>Parathesis tenuis</i>	15.60	1	1	0.02	0.30	0.34	0.67
50	<i>Celastrus vulcanicolus</i>	11.46	1	1	0.02	0.30	0.34	0.66
51	<i>Trichilia</i> sp.01	6.45	1	1	0.01	0.30	0.34	0.65
52	"liana no col. 15-1"	5.09	1	1	0.01	0.30	0.34	0.65
		<b>70334</b>	<b>329</b>	<b>293</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>300</b>

Bosque montano bajo de *Oreomunnea* (BO). Alt. 1,830 m.

Determinación taxonómica		AB (cm²)	D	F	AB R	DR	FR	VIR
1	<i>Oreomunnea mexicana</i>	24502.16	35	29	40.84	12.03	11.65	64.52
2	<i>Ocotea effusa</i>	3331.12	39	33	5.55	13.40	13.25	32.21
3	<i>Persea rufescens</i>	6057.48	26	23	10.10	8.93	9.24	28.27
4	<i>Zinowiewia</i> sp.01	11402.19	9	9	19.01	3.09	3.61	25.71
5	<i>Ticodendron incognitum</i>	4556.99	10	9	7.60	3.44	3.61	14.65
6	<i>Calyptanthus schiedeana</i>	209.88	19	13	0.35	6.53	5.22	12.10
7	<i>Rondeletia acuminata</i>	167.11	18	11	0.28	6.19	4.42	10.88
8	<i>Ocotea sarcodes</i>	317.92	12	11	0.53	4.12	4.42	9.07
9	<i>Mollinedia viridiflora</i>	227.48	11	9	0.38	3.78	3.61	7.77
10	<i>Miconia lonchophylla</i>	76.77	11	9	0.13	3.78	3.61	7.52
11	<i>Billia hippocastanum</i>	554.71	7	7	0.92	2.41	2.81	6.14
12	<i>Symplocos jurgensenii</i>	584.18	8	6	0.97	2.75	2.41	6.13
13	<i>Dendropanax arboreus</i>	889.18	6	6	1.48	2.06	2.41	5.95
14	Asteraceae sp.01	96.51	7	7	0.16	2.41	2.81	5.38
15	<i>Miconia glaberrima</i>	117.17	9	5	0.20	3.09	2.01	5.30
16	<i>Licaria chinanteca</i>	652.23	5	5	1.09	1.72	2.01	4.81
17	<i>Dendropanax populifolius</i>	1036.85	4	4	1.73	1.37	1.61	4.71
18	<i>Hedyosmum mexicanum</i>	212.57	6	5	0.35	2.06	2.01	4.42
19	<i>Clusia lundellii</i>	50.11	6	5	0.08	2.06	2.01	4.15
20	<i>Weinmannia pinnata</i>	1638.68	1	1	2.73	0.34	0.40	3.48
21	<i>Symplocos speciosa</i>	235.51	4	4	0.39	1.37	1.61	3.37
22	<i>Zanthoxylum melanostictum</i>	558.93	3	3	0.93	1.03	1.20	3.17
23	<i>Bartlettina luxii</i>	32.25	4	4	0.05	1.37	1.61	3.03
24	<i>Clethra konzattiana</i>	1344.86	1	1	2.24	0.34	0.40	2.99
25	<i>Ocotea betazensis (helicterifolia s.l.)</i>	61.03	3	3	0.10	1.03	1.20	2.34
26	<i>Miconia glaberrima</i> 4 vel aff.	38.38	3	3	0.06	1.03	1.20	2.30
27	<i>Alchornea latifolia</i>	222.76	2	2	0.37	0.69	0.80	1.86
28	<i>Cyathea fulva</i>	216.15	2	2	0.36	0.69	0.80	1.85
29	<i>Prunus brachybotrya</i>	27.07	2	2	0.05	0.69	0.80	1.54
30	<i>Miconia</i> aff. <i>glaberrima</i>	11.98	2	2	0.02	0.69	0.80	1.51
31	<i>Persea albida</i>	11.54	2	2	0.02	0.69	0.80	1.51
32	<i>Mortoniendron</i> sp.?	187.19	1	1	0.31	0.34	0.40	1.06
33	<i>Ternstroemia tepezapote</i>	147.14	1	1	0.25	0.34	0.40	0.99
34	<i>Drimys granadensis</i>	45.84	1	1	0.08	0.34	0.40	0.82
35	<i>Podocarpus matudae</i> var. <i>macrocarpus</i>	42.10	1	1	0.07	0.34	0.40	0.82
36	<i>Viburnum hartwegii</i>	30.26	1	1	0.05	0.34	0.40	0.80
37	"liana no col. 07-2"	22.02	1	1	0.04	0.34	0.40	0.78
38	<i>Trichilia</i> sp.01	17.90	1	1	0.03	0.34	0.40	0.78
39	<i>Psychotria galeottiana</i>	15.62	1	1	0.03	0.34	0.40	0.77
40	<i>Lycianthes geminiflora</i>	11.46	1	1	0.02	0.34	0.40	0.76
41	<i>Daphnopsis</i> sp.01	7.64	1	1	0.01	0.34	0.40	0.76
42	"árbol no col. 07-1"	7.18	1	1	0.01	0.34	0.40	0.76
43	Asteraceae (liana no col.)	6.45	1	1	0.01	0.34	0.40	0.76
44	<i>Ocotea chiapensis</i>	5.09	1	1	0.01	0.34	0.40	0.75
45	<i>Styrax warscewiczii</i>	5.09	1	1	0.01	0.34	0.40	0.75
		<b>59993</b>	<b>291</b>	<b>249</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>300</b>

**Bosque montano bajo de *Zinowewia* (SBP). Alt. 2,010 m.**

	<b>Determinación taxonómica</b>	<b>AB (cm<sup>2</sup>)</b>	<b>D</b>	<b>F</b>	<b>AB R</b>	<b>DR</b>	<b>FR</b>	<b>VIR</b>
1	<i>Zinowewia</i> sp.01	5815.41	102	61	13.13	23.72	17.89	54.74
2	<i>Clethra conzattiana</i>	2509.25	51	41	5.66	11.86	12.02	29.55
3	<i>Myrsine juergensenii</i>	3591.54	44	36	8.11	10.23	10.56	28.90
4	<i>Vaccinium consanguineum</i>	4926.82	32	26	11.12	7.44	7.62	26.19
5	<i>Weinmannia pinnata</i>	5075.20	26	21	11.46	6.05	6.16	23.66
6	<i>Quercus</i> aff. <i>eugeniifolia</i>	7556.04	6	6	17.06	1.40	1.76	20.21
7	<i>Cleyera integrifolia</i>	1977.58	25	16	4.46	5.81	4.69	14.97
8	<i>Miconia</i> aff. <i>glaberrima</i>	423.27	24	22	0.96	5.58	6.45	12.99
9	<i>Beilschmiedia ovalioides</i>	1359.33	21	17	3.07	4.88	4.99	12.94
10	<i>Ocotea sarcodes</i>	784.25	11	10	1.77	2.56	2.93	7.26
11	<i>Ilex</i> aff. <i>quercetorum</i>	1448.70	7	7	3.27	1.63	2.05	6.95
12	<i>Billia hippocastanum</i>	176.47	10	10	0.40	2.33	2.93	5.66
13	<i>Befaria laevis</i>	890.44	6	6	2.01	1.40	1.76	5.16
14	<i>Cavendishia bracteata</i>	736.15	7	6	1.66	1.63	1.76	5.05
15	<i>Pinus</i> aff. <i>herreriae</i>	1743.06	1	1	3.93	0.23	0.29	4.46
16	<i>Drimys granadensis</i>	634.79	5	5	1.43	1.16	1.47	4.06
17	<i>Phyllonoma laticuspis</i>	391.15	5	5	0.88	1.16	1.47	3.51
18	<i>Liquidambar macrophylla</i>	983.44	2	2	2.22	0.47	0.59	3.27
19	<i>Symplocos speciosa</i>	541.07	3	3	1.22	0.70	0.88	2.80
20	<i>Oreopanax liebmannii</i>	595.18	2	2	1.34	0.47	0.59	2.40
21	<i>Psychotria galeottiana</i>	30.14	4	4	0.07	0.93	1.17	2.17
22	<i>Zanthoxylum melanostictum</i>	198.07	3	3	0.45	0.70	0.88	2.02
23	<i>Calyptanthes schiedeana</i>	55.73	4	3	0.13	0.93	0.88	1.94
24	<i>Symplocos vernicosa</i>	81.47	3	3	0.18	0.70	0.88	1.76
25	Symplocaceae o Aquifoliaceae	73.09	3	3	0.16	0.70	0.88	1.74
26	<i>Ternstroemia tepezapote</i>	277.35	2	2	0.63	0.47	0.59	1.68
27	<i>Pinus teocote</i>	418.28	1	1	0.94	0.23	0.29	1.47
28	<i>Gaultheria odorata</i>	161.64	2	2	0.36	0.47	0.59	1.42
29	<i>Viburnum acutifolium</i>	109.76	2	2	0.25	0.47	0.59	1.30
30	<i>Persea americana</i>	105.44	2	2	0.24	0.47	0.59	1.29
31	<i>Dendropanax populifolius</i>	66.63	2	2	0.15	0.47	0.59	1.20
32	<i>Celastrus vulcanicolus</i>	30.14	2	2	0.07	0.47	0.59	1.12
33	<i>Ticodendron incognitum</i>	23.00	2	2	0.05	0.47	0.59	1.10
34	<i>Alchornea latifolia</i>	249.55	1	1	0.56	0.23	0.29	1.09
35	<i>Ocotea betazensis (helicterifolia s.l.)</i>	183.35	1	1	0.41	0.23	0.29	0.94
36	<i>Bartlettina luxii</i>	16.63	2	1	0.04	0.47	0.29	0.80
37	<i>Magnolia schiedeana</i>	31.83	1	1	0.07	0.23	0.29	0.60
38	<i>Symplocos</i> cf. <i>breedlovei</i>	22.46	1	1	0.05	0.23	0.29	0.58
39	<i>Cissus martiniana</i>	5.09	1	1	0.01	0.23	0.29	0.54
40	<i>Persea rufescens</i>	5.09	1	1	0.01	0.23	0.29	0.54
		<b>44304</b>	<b>430</b>	<b>341</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>300</b>

**Bosque montano bajo de lauráceas (BL). Alt. 2,260 m.**

	<b>Determinación taxonómica</b>	<b>AB (cm²)</b>	<b>D</b>	<b>F</b>	<b>AB R</b>	<b>DR</b>	<b>FR</b>	<b>VI R</b>
1	<i>Beilschmiedia ovalioides</i>	25243.27	37	35	40.27	16.74	17.33	74.34
2	<i>Ocotea sarcodes</i>	8033.32	28	22	12.82	12.67	10.89	36.38
3	<i>Clethra conzattiana</i>	7893.35	22	19	12.59	9.95	9.41	31.95
4	<i>Cleyera integrifolia</i>	9041.29	16	15	14.42	7.24	7.43	29.09
5	<i>Celastrus vulcanicolus</i>	325.80	21	17	0.52	9.50	8.42	18.44
6	<i>Ocotea betazensis (helicterifolia s.l.)</i>	582.33	17	16	0.93	7.69	7.92	16.54
7	<i>Symplocos vernicosa</i>	2607.03	11	10	4.16	4.98	4.95	14.09
8	<i>Drimys granadensis</i>	370.06	13	13	0.59	5.88	6.44	12.91
9	<i>Cinnamomum zapatae</i>	4418.48	3	3	7.05	1.36	1.49	9.89
10	<i>Billia hippocastanum</i>	2771.38	6	5	4.42	2.71	2.48	9.61
11	<i>Oreopanax liebmanni</i>	185.90	8	8	0.30	3.62	3.96	7.88
12	<i>Bartlettina luxii</i>	68.85	7	7	0.11	3.17	3.47	6.74
13	<i>Miconia glaberrima</i> 1 vel aff.	53.32	7	7	0.09	3.17	3.47	6.72
14	<i>Weinmannia pinnata</i>	709.35	4	4	1.13	1.81	1.98	4.92
15	<i>Psychotria galeottiana</i>	65.54	3	3	0.10	1.36	1.49	2.95
16	<i>Cissus martiniana</i>	19.47	3	3	0.03	1.36	1.49	2.87
17	<i>Meliosma dentata</i>	17.37	3	3	0.03	1.36	1.49	2.87
18	Symplocaceae o Aquifoliaceae	150.07	2	2	0.24	0.90	0.99	2.13
19	<i>Prunus brachybotrya</i>	29.10	2	2	0.05	0.90	0.99	1.94
20	<i>Prunus rhamnoides</i>	21.66	1	1	0.03	0.45	0.50	0.98
21	<i>Zinowiewia</i> sp.01	20.37	1	1	0.03	0.45	0.50	0.98
22	<i>Daphnopsis</i> sp.01	15.60	1	1	0.02	0.45	0.50	0.97
23	<i>Vaccinium cordatum</i>	10.52	1	1	0.02	0.45	0.50	0.96
24	<i>Mikania pyramidata</i>	7.96	1	1	0.01	0.45	0.50	0.96
25	<i>Miconia</i> sp. nov. (tallo cuadrado)	6.74	1	1	0.01	0.45	0.50	0.96
26	<i>Cavendishia bracteata</i>	6.74	1	1	0.01	0.45	0.50	0.96
27	<i>Piper hispidum</i>	5.09	1	1	0.01	0.45	0.50	0.96
		<b>62680</b>	<b>221</b>	<b>202</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>300</b>

Bosque montano alto de *Vaccinium-Weinmannia* (BVW). Alt. 2,430 m.

	Determinación taxonómica	AB (cm <sup>2</sup> )	D	F	AB R	DR	FR	VIR
1	<i>Vaccinium consanguineum</i>	9129.73	165	77	18.51	19.83	15.13	53.47
2	<i>Weinmannia tuerckheimii</i>	9362.25	168	57	18.98	20.19	11.20	50.37
3	<i>Viburnum acutifolium</i>	4214.08	84	55	8.54	10.10	10.81	29.45
4	<i>Symplocos vernicosa</i>	2180.08	64	41	4.42	7.69	8.06	20.17
5	<i>Ternstroemia oocarpa</i>	2567.22	45	33	5.21	5.41	6.48	17.10
6	<i>Gaultheria odorata</i>	2257.99	45	34	4.58	5.41	6.68	16.67
7	<i>Clethra galeottiana</i>	2630.51	37	32	5.33	4.45	6.29	16.07
8	<i>Taxus globosa</i>	3649.34	19	17	7.40	2.28	3.34	13.02
9	<i>Cleyera integrifolia</i>	1763.08	28	21	3.57	3.37	4.13	11.07
10	<i>Prunus brachybotrya</i>	1317.64	18	14	2.67	2.16	2.75	7.59
11	<i>Dendropanax arboreus</i>	863.80	24	15	1.75	2.88	2.95	7.58
12	<i>Persea americana</i>	1035.29	21	15	2.10	2.52	2.95	7.57
13	<i>Quercus ocoteifolia</i>	2286.44	3	3	4.64	0.36	0.59	5.59
14	<i>Drimys granadensis</i>	350.51	15	14	0.71	1.80	2.75	5.26
15	<i>Beilschmiedia ovalioides</i>	700.22	16	12	1.42	1.92	2.36	5.70
16	<i>Billia hippocastanum</i>	329.38	12	11	0.67	1.44	2.16	4.27
17	<i>Persea chamissonis</i> vel aff.	252.35	8	8	0.51	0.96	1.57	3.04
18	<i>Cinnamomum zapatae</i>	640.82	6	5	1.30	0.72	0.98	3.00
19	<i>Ilex pringlei</i>	358.09	7	7	0.73	0.84	1.38	2.94
20	<i>Pinus</i> aff. <i>herrerae</i>	1263.37	1	1	2.56	0.12	0.20	2.88
21	<i>Osmanthus mexicanus</i>	262.83	7	5	0.53	0.84	0.98	2.36
22	<i>Ageratina ligustrina</i>	301.30	5	4	0.61	0.60	0.79	2.00
23	<i>Podocarpus matudae</i> var. <i>macrocarpus</i>	142.80	6	4	0.29	0.72	0.79	1.80
24	<i>Celastrus vulcanicolus</i>	37.03	6	4	0.08	0.72	0.79	1.58
25	"árbol no col. 13-4"	228.75	4	3	0.46	0.48	0.59	1.53
26	<i>Cornus disciflora</i>	336.10	3	2	0.68	0.36	0.39	1.43
27	<i>Clethra conzattiana</i>	100.81	3	3	0.20	0.36	0.59	1.15
28	"árbol no col. 13-3"	172.36	2	2	0.35	0.24	0.39	0.98
29	<i>Ocotea betazensis</i> ( <i>helicterifolia</i> s.l.)	104.52	2	2	0.21	0.24	0.39	0.85
30	<i>Dicksonia gigantea</i>	202.94	1	1	0.41	0.12	0.20	0.73
31	Symplocaceae o Aquifoliaceae	45.48	2	2	0.09	0.24	0.39	0.73
32	"árbol no col. 13-1"	187.19	1	1	0.38	0.12	0.20	0.70
33	"árbol no col. 13-5"	29.34	1	1	0.06	0.12	0.20	0.38
34	<i>Miconia</i> aff. <i>hemenostigma</i>	5.75	1	1	0.01	0.12	0.20	0.33
35	"árbol no col. 13-2"	5.09	1	1	0.01	0.12	0.20	0.33
36	<i>Myrsine juergensenii</i>	4.84	1	1	0.01	0.12	0.20	0.33
		<b>49319</b>	<b>832</b>	<b>509</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>300</b>

**Bosque montano alto de *Quercus* ladera N (BQN). Alt. 2,560 m.**

	<b>Determinación taxonómica</b>	<b>AB (cm²)</b>	<b>D</b>	<b>F</b>	<b>AB R</b>	<b>DR</b>	<b>FR</b>	<b>VIR</b>
1	<i>Quercus ocoteifolia</i>	31346.17	13	12	43.29	8.07	8.00	59.36
2	<i>Clethra galeottiana</i>	5972.25	21	18	8.25	13.04	12.00	33.29
3	<i>Persea chamissonis</i> vel aff.	7616.74	17	15	10.52	10.56	10.00	31.08
4	<i>Ternstroemia oocarpa</i>	2999.90	17	16	4.14	10.56	10.67	25.37
5	<i>Cleyera integrifolia</i>	2843.94	15	14	3.93	9.32	9.33	22.58
6	<i>Weinmannia tuerckheimii</i>	3805.85	11	10	5.26	6.83	6.67	18.75
7	<i>Vaccinium consanguineum</i>	2213.71	13	11	3.06	8.07	7.33	18.47
8	<i>Symplocos vernicosa</i>	1316.71	12	12	1.82	7.45	8.00	17.27
9	<i>Quercus macdougalii</i>	8478.12	4	4	11.71	2.48	2.67	16.86
10	<i>Cinnamomum zapatae</i>	3264.13	4	4	4.51	2.48	2.67	9.66
11	<i>Dendropanax arboreus</i>	164.53	6	6	0.23	3.73	4.00	7.95
12	<i>Beilschmiedia ovalioides</i>	1069.06	5	5	1.48	3.11	3.33	7.92
13	<i>Oreopanax liebmannii</i>	379.60	5	5	0.52	3.11	3.33	6.96
14	<i>Prunus brachybotrya</i>	377.54	5	5	0.52	3.11	3.33	6.96
15	<i>Celastrus vulcanicolus</i>	30.39	3	3	0.04	1.86	2.00	3.91
16	<i>Ocotea betazensis (helicterifolia s.l.)</i>	105.20	2	2	0.15	1.24	1.33	2.72
17	<i>Miconia</i> aff. <i>hemenostigma</i>	98.12	2	2	0.14	1.24	1.33	2.71
18	<i>Pentacalia parasitica</i>	19.34	2	2	0.03	1.24	1.33	2.60
19	<i>Cornus disciflora</i>	206.98	1	1	0.29	0.62	0.67	1.57
20	<i>Billia hippocastanum</i>	76.55	1	1	0.11	0.62	0.67	1.39
21	Symplocaceae o Aquifoliaceae	16.05	1	1	0.02	0.62	0.67	1.31
22	<i>Drimys granadensis</i>	9.63	1	1	0.01	0.62	0.67	1.30
		<b>72411</b>	<b>161</b>	<b>150</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>300</b>

**Bosque montano alto de *Quercus ladera S* (BQS). Alt. 2,560 m.**

	<b>Determinación taxonómica</b>	<b>AB (cm<sup>2</sup>)</b>	<b>D</b>	<b>F</b>	<b>AB R</b>	<b>DR</b>	<b>FR</b>	<b>VI R</b>
1	<i>Quercus ocoteifolia</i>	31173.14	15	14	44.07	4.89	5.51	54.47
2	<i>Cornus disciflora</i>	10530.99	28	22	14.89	9.12	8.66	32.67
3	<i>Styrax glabrescens</i>	6856.42	36	28	9.69	11.73	11.02	32.44
4	<i>Cleyera integrifolia</i>	4052.12	32	29	5.73	10.42	11.42	27.57
5	<i>Telanthophora uspatanensis</i>	400.24	45	27	0.57	14.66	10.63	25.85
6	<i>Symplocos vernicosa</i>	1872.57	22	21	2.65	7.17	8.27	18.08
7	<i>Ternstroemia oocarpa</i>	641.10	20	18	0.91	6.51	7.09	14.51
8	<i>Cinnamomum zapatae</i>	4218.18	10	8	5.96	3.26	3.15	12.37
9	<i>Turpinia</i> sp.01	1583.56	11	10	2.24	3.58	3.94	9.76
10	<i>Persea chamissonis</i> vel aff.	744.81	14	10	1.05	4.56	3.94	9.55
11	<i>Clethra galeottiana</i>	3335.55	7	6	4.72	2.28	2.36	9.36
12	<i>Ocotea betazensis</i> ( <i>helicterifolia</i> s.l.)	816.56	11	11	1.15	3.58	4.33	9.07
13	<i>Miconia</i> aff. <i>hemenostigma</i>	150.13	10	10	0.21	3.26	3.94	7.41
14	<i>Viburnum acutifolium</i> subsp. <i>blandum</i>	273.19	8	5	0.39	2.61	1.97	4.96
15	<i>Oreopanax xalapensis</i>	97.22	6	5	0.14	1.95	1.97	4.06
16	<i>Beilschmiedia ovalioides</i>	1797.67	2	2	2.54	0.65	0.79	3.98
17	<i>Vaccinium consanguineum</i>	864.95	4	3	1.22	1.30	1.18	3.71
18	<i>Dendropanax arboreus</i>	69.19	4	4	0.10	1.30	1.57	2.98
19	<i>Deppea grandiflora</i>	51.53	4	4	0.07	1.30	1.57	2.95
20	Solanaceae sp.01	82.54	4	3	0.12	1.30	1.18	2.60
21	<i>Rhamnus capraeifolia</i> var. <i>grandiflora</i>	134.09	2	2	0.19	0.65	0.79	1.63
22	<i>Weinmannia pinnata</i>	630.33	1	1	0.89	0.33	0.39	1.61
23	<i>Oreopanax flaccidus</i>	76.52	2	2	0.11	0.65	0.79	1.55
24	<i>Prunus tetradenia</i>	48.56	2	2	0.07	0.65	0.79	1.51
25	<i>Symplocos speciosa</i>	52.28	2	2	0.07	0.65	0.79	1.51
26	<i>Prunus brachybotrya</i>	42.51	2	2	0.06	0.65	0.79	1.50
27	<i>Ocotea sarcodes</i>	121.77	1	1	0.17	0.33	0.39	0.89
28	<i>Prunus rhamnoides</i>	5.75	1	1	0.01	0.33	0.39	0.73
29	<i>Saurauia</i> aff. <i>conzattii</i>	5.09	1	1	0.01	0.33	0.39	0.73
		<b>70729</b>	<b>307</b>	<b>254</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>300</b>

**Apéndice 3.** Datos de especies observadas y estimadores de riqueza para plantas leñosas (DAP  $\geq$  2.5 cm) muestreadas en nueve sitios de 0.1 ha. Cuenca del río Perfume, Santa Cruz Tepetotutla, Oaxaca. Se utilizó el programa EstimateS, versión 6.0 para especies observadas (Sobs1)  $\pm$  D.E.; y la versión 8.0, para Sobs (Mao Tau) y los estimadores de riqueza, algunos con intervalos de confianza de 95% [inferior-superior]. T= número de transecos incluidos.

T	S <sub>obs</sub> <sup>1</sup>	S <sub>obs</sub> (Mao Tau)	ACE	ICE	Chao 1	Chao 2	Jack 1	Jack 2	Bootstrap
<b>BPC</b>									
1	15.24 $\pm$ 2.92	13.10 $\pm$ 2.07 [9.04 - 17.16]	25.33 $\pm$ 8.60	93.36 $\pm$ 53.88	22.28 $\pm$ 9.19 [15.09 - 61.06]	93.36 $\pm$ 43.27 [43.34 - 230.42]	13.27		13.27 $\pm$ 3.91
2	22.86 $\pm$ 3.52	20.76 $\pm$ 2.66 [15.53 - 25.98]	41.38 $\pm$ 14.47	84.08 $\pm$ 52.09	36.52 $\pm$ 13.19 [24.74 - 87.38]	48.67 $\pm$ 20.40 [28.66 - 121.97]	28.59 $\pm$ 2.22	28.59 $\pm$ 6.25	24.76 $\pm$ 5.27
3	28.70 $\pm$ 3.65	26.68 $\pm$ 3.07 [20.67 - 32.68]	50.08 $\pm$ 13.40	90.44 $\pm$ 43.77	43.75 $\pm$ 13.24 [31.28 - 92.87]	66.24 $\pm$ 29.65 [37.75 - 174.89]	38.75 $\pm$ 3.44	43.86 $\pm$ 6.89	32.30 $\pm$ 4.79
4	33.72 $\pm$ 3.71	31.54 $\pm$ 3.36 [24.95 - 38.14]	55.65 $\pm$ 13.42	82.13 $\pm$ 41.95	48.62 $\pm$ 12.52 [36.39 - 93.81]	67.01 $\pm$ 24.28 [42.32 - 152.2]	46.08 $\pm$ 3.79	53.49 $\pm$ 7.61	38.15 $\pm$ 4.71
5	37.98 $\pm$ 3.62	35.7 $\pm$ 3.61 [28.63 - 42.77]	59.55 $\pm$ 9.44	83.64 $\pm$ 27.76	52.00 $\pm$ 11.28 [40.48 - 91.29]	71.36 $\pm$ 22.73 [47.12 - 147.98]	52.24 $\pm$ 4.04	61.49 $\pm$ 6.81	43.04 $\pm$ 3.99
6	41.91 $\pm$ 3.61	39.35 $\pm$ 3.82 [31.86 - 46.84]	63.72 $\pm$ 12.02	88.79 $\pm$ 28.42	55.80 $\pm$ 11.30 [44.16 - 94.87]	76.85 $\pm$ 23.71 [51.4 - 156.34]	57.21 $\pm$ 4.18	67.60 $\pm$ 6.52	47.14 $\pm$ 3.45
7	44.77 $\pm$ 3.23	42.63 $\pm$ 4.03 [34.73 - 50.52]	65.31 $\pm$ 8.86	92.77 $\pm$ 23.48	57.16 $\pm$ 9.63 [46.97 - 89.81]	81.05 $\pm$ 23.63 [55.23 - 159.16]	61.63 $\pm$ 4.18	73.07 $\pm$ 6.39	50.82 $\pm$ 2.91
8	47.04 $\pm$ 2.78	45.62 $\pm$ 4.23 [37.33 - 53.92]	68.09 $\pm$ 7.59	102.11 $\pm$ 26.08	59.53 $\pm$ 8.93 [49.93 - 89.40]	89.89 $\pm$ 26.93 [60.33 - 178.64]	66.19 $\pm$ 4.33	79.13 $\pm$ 6.45	54.43 $\pm$ 2.67
9	49.13 $\pm$ 2.00	48.4 $\pm$ 4.44 [39.69 - 57.11]	70.10 $\pm$ 6.32	110.41 $\pm$ 34.44	61.30 $\pm$ 8.10 [52.51 - 88.20]	97.48 $\pm$ 29.86 [64.78 - 196.06]	70.33 $\pm$ 4.54	84.47 $\pm$ 5.88	57.79 $\pm$ 2.02
10	51	51.00 $\pm$ 4.67 [41.85 - 60.15]	71.57	106.25	62.57 $\pm$ 7.13 [54.8 - 86.20]	93.25 $\pm$ 23.24 [66.42 - 166.73]	74.40 $\pm$ 4.69	89.51	61.09
<b>BCM</b>									
1	19.83 $\pm$ 3.74	17.7 $\pm$ 2.56 [12.68 - 22.72]	41.83 $\pm$ 13.78	175.22 $\pm$ 62.48	37.03 $\pm$ 17.97 [22.56 - 111.35]	175.20 $\pm$ 72.43 [84.98 - 390.59]	18.79		18.79 $\pm$ 3.67
2	27.75 $\pm$ 4.49	26.42 $\pm$ 3.26 [20.02 - 32.82]	53.96 $\pm$ 19.07	72.85 $\pm$ 38.58	48.17 $\pm$ 19.81 [31.36 - 127.34]	45.38 $\pm$ 12.03 [32.52 - 85.81]	35.00 $\pm$ 2.47	35.00 $\pm$ 5.70	30.72 $\pm$ 4.78
3	33.35 $\pm$ 4.82	32.19 $\pm$ 3.57 [25.19 - 39.19]	64.60 $\pm$ 22.10	64.27 $\pm$ 15.44	57.98 $\pm$ 22.02 [38.34 - 142.89]	50.68 $\pm$ 12.01 [37.95 - 91.30]	43.38 $\pm$ 3.48	47.61 $\pm$ 6.58	37.40 $\pm$ 4.63
4	37.72 $\pm$ 4.92	36.67 $\pm$ 3.76 [29.30 - 44.04]	71.61 $\pm$ 21.21	74.55 $\pm$ 21.76	64.31 $\pm$ 21.90 [43.78 - 145.76]	62.57 $\pm$ 17.32 [44.53 - 122.02]	49.93 $\pm$ 3.94	56.39 $\pm$ 6.64	42.67 $\pm$ 4.31
5	41.62 $\pm$ 4.66	40.49 $\pm$ 3.92 [32.80 - 48.18]	83.28 $\pm$ 31.98	85.40 $\pm$ 23.05	75.34 $\pm$ 27.46 [49.72 - 178.13]	73.97 $\pm$ 22.25 [50.77 - 150.29]	55.77 $\pm$ 4.29	64.42 $\pm$ 6.81	47.26 $\pm$ 4.12
6	44.96 $\pm$ 3.94	43.9 $\pm$ 4.08 [35.89 - 51.9]	87.38 $\pm$ 27.39	98.12 $\pm$ 26.07	78.67 $\pm$ 25.93 [53.52 - 172.91]	86.28 $\pm$ 28.12 [56.91 - 182.59]	60.99 $\pm$ 4.45	71.59 $\pm$ 6.68	51.29 $\pm$ 3.83
7	47.49 $\pm$ 3.56	46.99 $\pm$ 4.25 [38.66 - 55.32]	88.98 $\pm$ 19.33	107.35 $\pm$ 37.65	79.70 $\pm$ 21.96 [56.96 - 155.38]	95.08 $\pm$ 31.47 [62.04 - 202.44]	65.87 $\pm$ 4.62	77.85 $\pm$ 6.70	55.19 $\pm$ 3.25
8	50.21 $\pm$ 2.72	49.84 $\pm$ 4.43 [41.17 - 58.52]	91.58 $\pm$ 11.62	107.52 $\pm$ 23.32	81.65 $\pm$ 19.92 [60.25 - 148.35]	95.60 $\pm$ 27.87 [65.19 - 187.81]	70.40 $\pm$ 4.66	83.54 $\pm$ 5.29	58.82 $\pm$ 2.55
9	52.62 $\pm$ 1.99	52.5 $\pm$ 4.61 [43.46 - 61.54]	95.46 $\pm$ 6.82	109.92 $\pm$ 16.26	84.98 $\pm$ 19.60 [63.48 - 149.53]	97.80 $\pm$ 26.57 [68.2 - 184.28]	74.22 $\pm$ 4.61	88.33 $\pm$ 4.13	61.94 $\pm$ 1.81
10	55	55.00 $\pm$ 4.82 [45.56 - 64.44]	100.60	112.14	89.57 $\pm$ 20.56 [66.76 - 156.65]	99.64 $\pm$ 25.46 [70.78 - 181.32]	77.50 $\pm$ 4.70	92.52	64.62

T	S <sub>obs</sub> <sup>1</sup>	S <sub>obs</sub> (Mao Tau)	ACE	ICE	Chao 1	Chao 2	Jack 1	Jack 2	Bootstrap
<b>BC</b>									
1	19.92 ± 3.65	18.60 ± 2.23 [14.23 - 22.97]	45.19 ± 20.95	182.83 ± 69.03	39.49 ± 16.33 [24.33 - 100.50]	182.8 ± 74.97 [89.03 - 404.93]	19.25		19.25 ± 3.51
2	29.16 ± 3.06	27.82 ± 2.71 [22.5 - 33.14]	54.24 ± 14.72	81.53 ± 21.65	47.56 ± 14.62 [33.45 - 100.68]	50.1 ± 13.31 [35.52 - 94.00]	37.75 ± 2.00	37.75 ± 4.13	32.98 ± 3.50
3	34.78 ± 2.88	33.78 ± 2.89 [28.12 - 39.45]	57.49 ± 13.95	67.89 ± 20.27	50.70 ± 12.00 [38.72 - 93.23]	53.58 ± 12.27 [40.34 - 94.52]	45.89 ± 2.76	50.23 ± 5.68	39.62 ± 3.59
4	38.87 ± 2.65	38.09 ± 2.95 [32.3 - 43.88]	60.75 ± 15.18	64.17 ± 16.75	54.03 ± 11.58 [42.48 - 95.06]	54.82 ± 10.68 [43.35 - 90.62]	50.46 ± 2.77	55.55 ± 7.55	43.83 ± 3.82
5	42.42 ± 2.15	41.45 ± 2.98 [35.61 - 47.28]	66.89 ± 15.17	66.91 ± 13.94	59.96 ± 13.55 [46.55 - 108.3]	58.44 ± 10.93 [46.78 - 95.29]	54.61 ± 3.15	60.47 ± 7.75	47.54 ± 3.84
6	45.16 ± 2.01	44.21 ± 3.00 [38.34 - 50.08]	68.64 ± 12.16	69.24 ± 11.38	61.70 ± 12.79 [48.96 - 107.08]	61.02 ± 11.24 [49.23 - 99.37]	57.49 ± 3.36	63.73 ± 6.39	50.25 ± 3.21
7	47.41 ± 1.71	46.56 ± 3.02 [40.63 - 52.49]	70.47 ± 10.07	71.59 ± 7.64	63.35 ± 12.11 [51.28 - 106.3]	63.4 ± 11.14 [51.73 - 101.42]	60.54 ± 3.54	67.08 ± 4.79	53.03 ± 2.60
8	49.26 ± 1.35	48.6 ± 3.07 [42.59 - 54.61]	71.10 ± 7.23	73.96 ± 7.16	63.92 ± 10.83 [52.99 - 101.91]	65.75 ± 11.42 [53.83 - 104.87]	62.92 ± 3.47	69.72 ± 3.69	55.21 ± 2.07
9	50.71 ± 1.00	50.40 ± 3.12 [44.28 - 56.52]	71.70 ± 4.56	74.75 ± 4.72	64.51 ± 9.77 [54.57 - 98.63]	66.57 ± 10.57 [55.46 - 102.57]	65.03 ± 3.49	71.75 ± 2.79	57.25 ± 1.42
10	52	52.00 ± 3.20 [45.72 - 58.28]	71.25	74.22	64.25 ± 8.60 [55.54 - 94.34]	66.22 ± 9.34 [56.40 - 98.00]	66.40 ± 3.34	72.80	58.72
<b>BO</b>									
1	15.79 ± 2.64	15.10 ± 2.060 [11.07 - 19.13]	31.06 ± 8.19	114.85 ± 33.63	27.19 ± 10.94 [17.85 - 70.55]	114.9 ± 52.10 [53.35 - 276.77]	15.21		15.21 ± 2.31
2	23.47 ± 2.59	22.91 ± 2.59 [17.83 - 27.99]	45.04 ± 13.95	77.96 ± 52.29	39.60 ± 14.51 [27.02 - 96.65]	46.62 ± 16.41 [30.07 - 104.36]	31.24 ± 1.63	31.24 ± 3.92	27.25 ± 3.13
3	28.01 ± 2.23	28.03 ± 2.80 [22.55 - 33.5]	53.65 ± 19.78	56.60 ± 12.90	47.68 ± 16.92 [32.91 - 113.94]	44.58 ± 10.78 [33.34 - 81.51]	38.77 ± 2.33	42.59 ± 4.98	33.30 ± 3.10
4	31.65 ± 2.34	31.82 ± 2.89 [26.16 - 37.48]	62.72 ± 22.55	57.57 ± 13.80	56.42 ± 21.33 [37.73 - 139.65]	48.82 ± 11.56 [37.00 - 89.01]	43.37 ± 2.56	48.26 ± 5.45	37.32 ± 2.97
5	34.48 ± 2.13	34.86 ± 2.95 [29.08 - 40.63]	67.06 ± 24.72	60.99 ± 24.47	60.53 ± 21.57 [41.14 - 143.17]	52.87 ± 13.16 [39.99 - 100.36]	46.82 ± 2.68	52.12 ± 5.59	40.48 ± 2.58
6	36.91 ± 1.79	37.41 ± 2.99 [31.54 - 43.28]	75.63 ± 32.12	68.17 ± 22.41	68.68 ± 26.43 [45.05 - 170.36]	59.87 ± 15.96 [43.90 - 116.25]	50.28 ± 2.72	56.76 ± 6.25	43.35 ± 2.35
7	39.21 ± 1.55	39.64 ± 3.05 [33.66 - 45.62]	81.57 ± 37.00	73.15 ± 26.88	74.30 ± 29.31 [48.06 - 186.98]	64.75 ± 18.35 [46.66 - 130.36]	52.98 ± 2.85	60.08 ± 6.65	45.69 ± 2.30
8	41.30 ± 1.15	41.62 ± 3.12 [35.51 - 47.73]	89.40 ± 39.88	74.18 ± 18.53	81.76 ± 34.14 [51.28 - 213.29]	66.17 ± 17.17 [48.73 - 126.17]	55.50 ± 2.99	63.25 ± 6.92	47.81 ± 2.28
9	43.21 ± 0.71	43.4 ± 3.20 [37.12 - 49.68]	89.01 ± 26.33	75.28 ± 20.13	81.04 ± 29.04 [53.3 - 187.23]	67.18 ± 16.58 [50.34 - 125.13]	57.78 ± 3.27	65.58 ± 6.21	49.86 ± 1.84
10	45	45.00 ± 3.30 [38.53 - 51.47]	78.60	69.00	70.60 ± 17.90 [52.43 - 133.18]	61.00 ± 10.58 [49.91 - 97.11]	59.40 ± 3.60	66.51	51.55

T	S <sub>obs</sub> <sup>1</sup>	S <sub>obs</sub> (Mao Tau)	ACE	ICE	Chao 1	Chao 2	Jack 1	Jack 2	Bootstrap
<b>BZ</b>									
1	16.54 ± 1.69	15.50 ± 2.31 [10.98 - 20.02]	35.48 ± 23.89	117.99 ± 34.56	32.00 ± 18.91 [18.22 - 114.9]	118.00 ± 53.20 [54.95 - 282.83]	15.41		15.41 ± 2.44
2	22.52 ± 1.73	21.42 ± 2.47 [16.57 - 26.27]	38.91 ± 16.87	44.14 ± 12.99	34.74 ± 13.06 [24.22 - 88.6]	29.85 ± 6.09 [23.87 - 51.69]	27.52 ± 1.37	27.52 ± 4.22	24.53 ± 3.52
3	26.70 ± 2.15	25.55 ± 2.53 [20.6 - 30.5]	40.75 ± 10.79	56.68 ± 21.35	36.18 ± 9.30 [28.15 - 72.81]	44.27 ± 14.35 [30.65 - 97.07]	34.22 ± 2.34	37.52 ± 5.81	29.75 ± 3.83
4	30.13 ± 2.00	28.76 ± 2.55 [23.77 - 33.75]	43.34 ± 10.75	61.90 ± 25.02	38.62 ± 8.34 [31.27 - 71.04]	51.8 ± 18.36 [34.81 - 120.64]	38.87 ± 2.82	43.62 ± 6.32	33.54 ± 3.66
5	32.73 ± 1.77	31.39 ± 2.56 [26.38 - 36.41]	44.86 ± 8.19	62.61 ± 21.92	40.07 ± 7.16 [33.73 - 67.72]	54.23 ± 17.69 [37.61 - 119.88]	42.67 ± 3.07	48.30 ± 6.03	36.71 ± 3.15
6	34.98 ± 1.60	33.62 ± 2.58 [28.57 - 38.67]	45.88 ± 7.37	58.76 ± 14.98	41.14 ± 6.10 [35.65 - 64.45]	51.93 ± 12.84 [39.10 - 97.43]	45.27 ± 3.21	51.07 ± 5.52	39.09 ± 2.72
7	36.68 ± 1.25	35.54 ± 2.60 [30.44 - 40.64]	47.13 ± 6.53	63.07 ± 26.61	42.42 ± 5.55 [37.4 - 63.55]	55.65 ± 15.92 [40.96 - 115.72]	47.65 ± 3.32	53.76 ± 5.54	41.17 ± 2.43
8	38.00 ± 0.99	37.22 ± 2.64 [32.04 - 42.4]	47.08 ± 3.56	59.17 ± 7.18	42.57 ± 4.38 [38.67 - 59.45]	52.28 ± 10.55 [41.70 - 89.52]	49.54 ± 3.39	55.52 ± 4.23	42.98 ± 1.95
9	39.07 ± 0.67	38.70 ± 2.70 [33.41 - 43.99]	47.27 ± 2.52	58.19 ± 5.20	42.97 ± 3.76 [39.70 - 57.68]	51.48 ± 9.10 [42.37 - 83.66]	50.68 ± 3.45	56.16 ± 3.61	44.26 ± 1.63
10	40	40.00 ± 2.77 [34.57 - 45.43]	47.20	57.06	43.20 ± 3.06 [40.66 - 55.51]	50.56 ± 7.67 [42.95 - 77.82]	51.70 ± 3.56	56.41	45.50
<b>BL</b>									
1	11.58 ± 1.71	11.10 ± 2.05 [7.08 - 15.12]	24.22 ± 12.09	59.78 ± 21.62	21.72 ± 13.11 [12.51 - 80.47]	59.78 ± 30.7 [26.74 - 162.54]	10.76		10.76 ± 1.99
2	15.87 ± 1.52	15.73 ± 2.56 [10.72 - 20.75]	26.72 ± 12.56	34.03 ± 12.69	23.79 ± 9.5 [16.72 - 64.95]	22.44 ± 6.20 [16.92 - 46.30]	19.59 ± 1.24	19.59 ± 2.79	17.40 ± 2.32
3	18.39 ± 1.62	18.34 ± 2.730 [12.99 - 23.69]	30.31 ± 10.87	29.53 ± 9.12	27.47 ± 10.27 [19.73 - 71.63]	24.36 ± 5.88 [19.38 - 47.81]	23.03 ± 1.65	24.58 ± 3.85	20.45 ± 2.39
4	20.42 ± 1.89	20.21 ± 2.82 [14.68 - 25.74]	34.80 ± 13.25	34.62 ± 12.61	31.72 ± 12.59 [22.20 - 85.81]	29.74 ± 9.58 [21.98 - 69.02]	25.64 ± 1.90	27.98 ± 4.36	22.67 ± 2.29
5	22.03 ± 1.91	21.71 ± 2.89 [16.04 - 27.39]	36.46 ± 13.40	37.85 ± 12.29	33.25 ± 12.26 [23.74 - 85.05]	33.38 ± 11.55 [23.94 - 80.54]	27.57 ± 2.07	30.52 ± 4.66	24.29 ± 2.11
6	23.19 ± 1.95	23.00 ± 2.96 [17.19 - 28.81]	36.93 ± 12.85	41.15 ± 17.01	33.48 ± 11.20 [24.89 - 81.07]	36.54 ± 14.08 [25.54 - 95.66]	29.48 ± 2.12	32.91 ± 4.61	25.92 ± 2.05
7	24.30 ± 1.80	24.13 ± 3.03 [18.19 - 30.08]	37.19 ± 11.12	41.01 ± 11.97	33.69 ± 9.98 [25.94 - 75.74]	36.73 ± 12.56 [26.64 - 88.55]	31.06 ± 2.20	34.80 ± 4.23	27.26 ± 1.91
8	25.46 ± 1.45	25.16 ± 3.11 [19.06 - 31.25]	39.21 ± 10.80	42.17 ± 10.84	35.57 ± 10.79 [27.18 - 80.99]	37.91 ± 12.37 [27.81 - 88.33]	32.52 ± 2.35	36.58 ± 3.54	28.49 ± 1.47
9	26.25 ± 1.10	26.10 ± 3.20 [19.83 - 32.37]	41.30 ± 7.58	45.46 ± 8.94	37.53 ± 11.68 [28.33 - 86.33]	41.09 ± 14.71 [29.16 - 101.34]	33.84 ± 2.38	38.56 ± 2.73	29.54 ± 1.14
10	27	27.00 ± 3.30 [20.53 - 33.47]	47.00	51.75	43.00 ± 16.49 [30.02 - 111.79]	47.25 ± 20.19 [30.97 - 130.16]	35.10 ± 2.49	40.88	30.47

T	S <sub>obs</sub> <sup>1</sup>	S <sub>obs</sub> (Mao Tau)	ACE	ICE	Chao 1	Chao 2	Jack 1	Jack 2	Bootstrap
<b>BVW</b>									
1	19.09 ± 1.68	17.10 ± 2.67 [11.87 - 22.33]	23.93 ± 7.17	141.95 ± 39.89	21.57 ± 5.01 [17.81 - 43.23]	142.00 ± 61.64 [67.19 - 329.28]	16.97		16.97 ± 2.61
2	23.79 ± 2.40	22.18 ± 2.94 [16.41 - 27.94]	29.92 ± 6.83	36.96 ± 10.90	27.39 ± 5.85 [23.17 - 53.29]	27.12 ± 3.83 [23.54 - 41.44]	27.27 ± 1.51	27.27 ± 4.18	24.77 ± 3.42
3	26.54 ± 2.56	25.26 ± 3.03 [19.32 - 31.2]	32.76 ± 8.12	39.07 ± 11.29	30.37 ± 6.26 [25.85 - 58.03]	32.87 ± 6.86 [26.79 - 59.43]	30.70 ± 2.19	32.62 ± 5.32	27.70 ± 3.50
4	29.01 ± 2.80	27.56 ± 3.080 [21.52 - 33.61]	36.31 ± 8.10	46.87 ± 19.25	33.69 ± 7.08 [28.56 - 64.96]	40.41 ± 11.59 [30.4 - 86.00]	34.31 ± 2.73	37.34 ± 6.10	30.66 ± 3.51
5	30.88 ± 2.33	29.45 ± 3.13 [23.31 - 35.59]	39.18 ± 8.69	48.85 ± 22.09	36.48 ± 8.33 [30.43 - 73.16]	43.05 ± 12.83 [32.21 - 94.29]	36.46 ± 2.98	40.09 ± 6.23	32.51 ± 3.41
6	32.15 ± 2.19	31.06 ± 3.18 [24.82 - 37.29]	40.43 ± 7.89	48.20 ± 10.77	37.72 ± 8.04 [31.78 - 72.7]	43.32 ± 11.46 [33.4 - 88.34]	38.19 ± 3.17	42.24 ± 5.75	33.99 ± 3.21
7	33.03 ± 2.12	32.47 ± 3.24 [26.12 - 38.81]	43.27 ± 8.02	51.92 ± 14.21	40.30 ± 9.09 [33.54 - 79.65]	46.81 ± 13.18 [35.41 - 98.57]	40.44 ± 3.42	45.03 ± 5.32	35.85 ± 2.76
8	34.21 ± 1.59	33.73 ± 3.30 [27.26 - 40.2]	45.85 ± 7.01	54.13 ± 8.35	42.63 ± 9.62 [35.25 - 83.46]	49.02 ± 13.55 [37.12 - 101.64]	42.50 ± 3.54	47.67 ± 3.88	37.55 ± 2.04
9	35.28 ± 0.96	34.90 ± 3.38 [28.28 - 41.52]	47.34 ± 5.38	58.77 ± 9.89	43.94 ± 9.35 [36.59 - 82.98]	53.44 ± 16.45 [39.07 - 117.55]	44.31 ± 3.63	50.18 ± 3.31	39.02 ± 1.57
10	36	36.00 ± 3.47 [29.19 - 42.81]	47.67	61.67	44.17 ± 8.28 [37.57 - 78.42]	56.17 ± 17.42 [40.67 - 123.15]	45.90 ± 3.66	52.57	40.28
<b>BQN</b>									
1	10.02 ± 1.84	9.30 ± 1.32 [6.71 - 11.89]	21.98 ± 8.87	44.75 ± 19.58	19.64 ± 11.89 [10.96 - 71.74]	44.75 ± 24.08 [19.96 - 128.22]	9.16		9.16 ± 2.09
2	13.91 ± 1.36	13.60 ± 1.54 [10.59 - 16.61]	25.66 ± 10.97	38.80 ± 21.64	22.78 ± 10.47 [15.16 - 68.73]	24.01 ± 9.16 [15.97 - 59.64]	17.95 ± 1.37	17.95 ± 3.46	15.76 ± 2.86
3	16.51 ± 1.28	16.01 ± 1.50 [13.07 - 18.95]	27.21 ± 11.41	29.69 ± 17.39	24.48 ± 9.35 [17.59 - 65.19]	23.86 ± 7.51 [17.73 - 54.54]	21.13 ± 1.86	22.71 ± 4.12	18.56 ± 2.54
4	17.84 ± 1.33	17.61 ± 1.42 [14.83 - 20.39]	25.62 ± 7.16	26.46 ± 7.72	23.17 ± 6.47 [18.53 - 51.86]	23.01 ± 5.53 [18.66 - 46.24]	22.25 ± 1.97	23.68 ± 4.60	19.89 ± 2.56
5	19.05 ± 1.16	18.79 ± 1.33 [16.18 - 21.39]	26.87 ± 7.42	27.72 ± 6.97	24.51 ± 6.86 [19.68 - 55.2]	24.63 ± 6.41 [19.81 - 52.25]	23.42 ± 2.14	25.16 ± 4.09	21.01 ± 2.36
6	19.94 ± 0.85	19.71 ± 1.26 [17.25 - 22.18]	27.23 ± 5.60	28.39 ± 9.61	24.93 ± 6.38 [20.47 - 53.59]	25.54 ± 6.73 [20.63 - 55.07]	24.21 ± 2.21	25.88 ± 3.47	21.85 ± 2.04
7	20.57 ± 0.79	20.47 ± 1.20 [18.11 - 22.82]	28.34 ± 5.38	28.55 ± 4.87	26.17 ± 6.99 [21.37 - 57.93]	25.97 ± 6.46 [21.38 - 54.75]	24.96 ± 2.30	26.52 ± 2.88	22.67 ± 1.68
8	21.15 ± 0.63	21.09 ± 1.17 [18.8 - 23.38]	28.26 ± 5.52	28.59 ± 5.08	26.10 ± 6.54 [21.75 - 56.31]	26.16 ± 6.39 [21.8 - 55.26]	25.23 ± 2.22	26.47 ± 2.76	23.10 ± 1.28
9	21.66 ± 0.48	21.6 ± 1.16 [19.33 - 23.87]	27.71 ± 2.69	28.03 ± 5.28	25.59 ± 5.11 [22.13 - 48.93]	25.78 ± 5.41 [22.15 - 50.65]	25.51 ± 2.09	26.26 ± 2.52	23.55 ± 0.83
10	22	22 ± 1.16 [19.72 - 24.28]	26.67	25.60	24.67 ± 3.49 [22.38 - 40.86]	23.60 ± 2.16 [22.22 - 33.79]	25.60 ± 1.99	25.24	23.96

T	S <sub>obs</sub> <sup>1</sup>	S <sub>obs</sub> (Mao Tau)	ACE	ICE	Chao 1	Chao 2	Jack 1	Jack 2	Bootstrap
<b>BQS</b>									
1	14.43 ± 1.99	13.2 ± 1.71 [9.85 - 16.55]	21.16 ± 4.53	86.34 ± 24.87	18.39 ± 5.84 [14.05 - 43.69]	86.34 ± 41.50 [39.24 - 219.44]	13.12		13.12 ± 1.93
2	19.08 ± 2.01	18.29 ± 1.82 [14.73 - 21.85]	26.14 ± 6.67	39.39 ± 21.27	23.29 ± 5.59 [19.09 - 47.43]	26.28 ± 6.200 [20.36 - 49.03]	23.09 ± 1.10	23.09 ± 5.05	20.61 ± 4.07
3	21.83 ± 1.68	21.16 ± 1.70 [17.83 - 24.49]	31.53 ± 9.78	35.21 ± 8.98	28.45 ± 7.47 [22.67 - 60.1]	29.05 ± 6.73 [23.13 - 55.23]	27.34 ± 2.43	29.33 ± 5.82	24.22 ± 4.12
4	23.74 ± 1.53	23.18 ± 1.56 [20.12 - 26.25]	34.43 ± 11.81	35.97 ± 11.23	31.48 ± 9.09 [24.59 - 70.42]	31.3 ± 7.76 [24.81 - 62.54]	28.96 ± 2.72	31.15 ± 5.86	25.89 ± 3.82
5	24.95 ± 1.57	24.74 ± 1.45 [21.91 - 27.58]	36.14 ± 11.37	39.68 ± 18.64	33.08 ± 8.84 [26.33 - 70.79]	35.03 ± 10.08 [26.87 - 76.41]	31.01 ± 3.15	33.59 ± 5.80	27.75 ± 3.43
6	26.07 ± 1.40	26.00 ± 1.36 [23.34 - 28.65]	35.52 ± 8.28	36.78 ± 7.61	32.51 ± 6.95 [27.11 - 61.86]	33.04 ± 6.84 [27.36 - 60.69]	31.99 ± 3.38	34.39 ± 5.10	28.78 ± 3.17
7	27.00 ± 1.07	27.02 ± 1.29 [24.49 - 29.55]	35.84 ± 6.99	37.50 ± 8.03	32.87 ± 6.28 [28.01 - 59.45]	33.90 ± 6.97 [28.3 - 62.7]	32.93 ± 3.58	35.06 ± 5.00	29.81 ± 2.73
8	27.70 ± 0.89	27.84 ± 1.25 [25.4 - 30.29]	35.37 ± 4.72	36.21 ± 5.80	32.49 ± 5.04 [28.6 - 53.86]	32.92 ± 5.38 [28.71 - 55.53]	33.43 ± 3.65	34.83 ± 3.89	30.57 ± 2.17
9	28.31 ± 0.65	28.50 ± 1.23 [26.09 - 30.91]	34.88 ± 2.56	34.42 ± 2.12	32.11 ± 3.88 [29.19 - 48.81]	31.48 ± 3.15 [29.09 - 44.92]	33.78 ± 3.71	34.02 ± 2.44	31.31 ± 1.40
10	29	8.00 ± 1.23 [26.58 - 31.42]	34.00	33.29	31.50 ± 2.96 [29.40 - 44.65]	30.79 ± 2.19 [29.27 - 40.67]	33.50 ± 3.61	32.52	31.56

**Apéndice 4.** Valores de índices de similitud para nueve sitios de muestreo de 0.1 ha. Cuenca del río Perfume, Santa Cruz Tepetotutla, Oaxaca.

**Índice de Sørensen.**

**A. Todas las plantas (DAP ≥ 2.5 cm)**

1220	BCM	18.87							
1640	BCM	1.94	28.04						
1830	BO	2.08	10.00	39.18					
2010	BZ	2.20	8.42	36.96	42.35				
2260	BL	0	2.44	17.72	30.56	50.75			
2430	BVW	0	2.20	18.18	17.28	39.47	17.28		
2560	BQN	0	2.60	16.22	14.93	32.26	14.93	65.52	
2560	BQS	0	2.60	12.35	16.22	25.81	32.14	43.08	54.90
	<b>BPC</b>	<b>BCM</b>	<b>BCM</b>	<b>BO</b>	<b>BZ</b>	<b>BL</b>	<b>BVW</b>	<b>BQN</b>	
	1120	1220	1640	1830	2010	2260	2430	2560	

**B Plantas "del sotobosque" (DAP < 10 cm)**

1220	BCM	17.78							
1640	BCM	0	23.91						
1830	BO	2.41	9.20	40.00					
2010	BZ	2.60	4.94	35.44	35.14				
2260	BL	0	2.74	16.90	27.27	50.00			
2430	BVW	0	2.53	20.78	16.67	39.39	16.67		
2560	BQN	0	3.08	19.05	17.24	30.77	17.24	64.00	
2560	BQS	0	3.08	11.27	12.12	15.38	19.23	41.38	45.45
	<b>BPC</b>	<b>BCM</b>	<b>BCM</b>	<b>BO</b>	<b>BZ</b>	<b>BL</b>	<b>BVW</b>	<b>BQN</b>	
	1120	1220	1640	1830	2010	2260	2430	2560	

**C. Plantas "del dosel" (DAP ≥ 10 cm)**

1220	BCM	4.44							
1640	BCM	4.55	27.45						
1830	BO	5.00	4.26	17.39					
2010	BZ	0	7.84	28.00	34.78				
2260	BL	0	0	5.56	25.00	33.33			
2430	BVW	0	0	8.16	8.89	24.49	8.89		
2560	BQN	0	0	9.76	5.41	19.51	5.41	65.00	
2560	BQS	0	0.00	9.76	10.81	29.27	51.85	50.00	62.50
	<b>BPC</b>	<b>BCM</b>	<b>BCM</b>	<b>BO</b>	<b>BZ</b>	<b>BL</b>	<b>BVW</b>	<b>BQN</b>	
	1120	1220	1640	1830	2010	2260	2430	2560	

**Índice de Morisita-Horn.**

**D. Todas las plantas (DAP ≥ 2.5 cm)**

1220	BCM	0.01399							
1640	BCM	0.00053	0.07374						
1830	BO	0.00034	0.01056	0.22793					
2010	BZ	4E-05	0.00455	0.20934	0.01964				
2260	BL	0	0.00012	0.01478	0.0349	0.08594			
2430	BVW	0	0.00021	0.02836	0	0.01434	0.01414		
2560	BQN	0	0.00129	0.06384	0.01678	0.04645	0.10967	0.07744	
2560	BQS	0	0.00031	0.01037	0	0.01899	0.05845	0.01781	0.17418
	<b>BPC</b>	<b>BCM</b>	<b>BCM</b>	<b>BO</b>	<b>BZ</b>	<b>BL</b>	<b>BVW</b>	<b>BQN</b>	
	1120	1220	1640	1830	2010	2260	2430	2560	