



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN DEL
SOTOBOSQUE EN UN BOSQUE TEMPLADO DE LA
CUENCA DEL RÍO MAGDALENA, CIUDAD DE
MÉXICO, MÉXICO**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

MARIANA HERNÁNDEZ DÍAZ



DIRECTOR DE TESIS:

Dra. LETICIA BONILLA VALENCIA

**CIUDAD UNIVERSITARIA,
CIUDAD DE MÉXICO, 2022**



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

**Estructura y composición del sotobosque en un bosque templado de la cuenca del río
Magdalena, Ciudad de México, México**

por

Mariana Hernández Díaz

Tesis presentada para obtener el título de

Bióloga

en la

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

México, Ciudad Universitaria, 2022

Hoja de datos del jurado

1. Datos del alumno
Hernández
Díaz
Mariana
5530749483
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
310066934
2. Datos del tutor
Doctora
Leticia
Bonilla
Valencia
3. Datos del sinodal 1
Doctora
Lucía Oralia
Almeida
Leñero
4. Datos del sinodal 2
Doctor
Arcadio
Monroy
Ata
5. Datos del sinodal 3
Doctora
Silvia
Castillo
Argüero
6. Datos del sinodal 4
Doctor
Pedro Eloy
Mendoza
Hernández
7. Datos del trabajo escrito
Estructura y composición del sotobosque en un
bosque templado de la cuenca del río Magdalena,
Ciudad de México, México
60 p
2022

Agradecimientos

A la Dra. Leticia Bonilla, mi directora de tesis, por toda su ayuda, asesoría y paciencia durante la elaboración de esta tesis.

A mi jurado la Dra. Lucía Oralia Almeida Leñero, al Dr. Arcadio Monroy Ata, a la Dra. Silvia Castillo Argüero, al Dr. Pedro Eloy Mendoza Hernández por sus valiosos comentarios y sugerencias realizadas a este trabajo.

A la Dra. Silvia Castillo por su apoyo en campo, su paciencia y su asesoría durante la elaboración de esta tesis.

A la Dra. Yuriana Martínez Orea, por su ayuda en el trabajo de campo y gabinete con la identificación de especies.

Al M. en C. Ramiro Cruz Durán por la ayuda en la identificación de las especies.

Al Biol. Marco Antonio Romero Romero por la ayuda con el uso de programas y edición.

Al proyecto DGAPA-PAPIME proyecto PE201817 Ecología de la vegetación secundaria y los hongos como indicadores del estado de conservación de un bosque templado de la cuenca del río Magdalena, Ciudad de México.

Al proyecto PAPIIT proyecto IN211118 Efecto de los disturbios antrópicos en la diversidad funcional de un bosque templado de la Ciudad de México por la beca otorgada.

A mis papás por su amor y apoyo incondicional siempre, gracias por todo, los amo.

A mis amigos y familia que siempre estuvieron pendientes de mí y de todo este proceso animándome para ya cerrar este círculo.

A los que ya no están aquí hoy pero que me dieron su cariño, consejos y apoyo incondicional siempre, preocupándose por mí y mi futuro, no saben lo mucho que los extraño.

A mis queridos Tanatochos, por compartir conmigo sus divertidas anécdotas y sobre todo su amor y pasión por esta maravillosa carrera.

A mis compañeros de carrera con los que compartí muy buenos momentos y prácticas.

A esa personita que sin saberlo con su ejemplo me animó para seguir creciendo, mejorando y aprendiendo cada día más.

ÍNDICE GENERAL

1. Introducción.....	1
1.1 Los bosques templados	1
1.2 El bosque de <i>Abies religiosa</i>	2
1.3 Estructura y composición	3
2. Justificación.....	8
3. Objetivos.....	9
3.1 Objetivo general	9
3.2 Objetivos particulares	9
4. Hipótesis	9
5. Método	10
5.1 Área de estudio.....	10
5.2 Muestreo de campo	11
5.2.1 Estructura y composición	11
5.2.2 Variables ambientales	12
5.2.3 Variables antropogénicas.....	13
5.3 Análisis de datos.....	14
5.4 Análisis estadísticos	15
6. Resultados	16
6.1 Diversidad.....	16
6.2 Similitud entre parcelas.....	21
6.3 Composición de especies en los grupos.....	23
6.4 Relación entre las variables ambientales y antropogénicas con los grupos de composición.....	27
6.5 Correlaciones entre los disturbios antropogénicos y las variables ambientales con la composición.....	31
7. Discusión	32
8. Conclusiones.....	38
9. Referencias.....	39
10. Anexos.....	47

ÍNDICE FIGURAS

Figura 1. Ubicación de las parcelas de estudio (P1-P15) dentro del bosque de <i>Abies religiosa</i> de la Cuenca del río Magdalena, Ciudad de México. B) Cuenca del río Magdalena.....	11
Figura 2. Diagrama de flujo donde se muestra el método.....	16
Figura 3. Riqueza de especies en las temporadas de lluvia y seca.	17
Figura 4. Abundancia de individuos en las temporadas de lluvia y seca. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p\text{-value}<0.005$)	18
Figura 5. Número de familias, géneros y especies presentes en las temporadas de lluvia y seca en el bosque de <i>Abies religiosa</i>	19
Figura 6. Valor de Importancia Relativa (VIR = 300%) de las especies en la temporada de lluvia. Con un * se representan las especies de malezas nativas y con ** las especies de malezas introducidas.....	20
Figura 7. Valor de Importancia Relativa (VIR = 300%) de las especies en la temporada seca. Con un * se representan las especies de malezas nativas y con ** las especies de malezas introducidas.....	21
Figura 8. Índice de Jaccard para las parcelas en la temporada de lluvia. Mayor intensidad de color significa mayor similitud.,	22
Figura 9. Índice de Jaccard para las parcelas en la temporada seca. Mayor intensidad de color significa mayor similitud.	23
Figura 10. Grupos de especies acorde a los Valores de Importancia Relativa (VIR) en la temporada de lluvia.....	24
Figura 11. Grupos de especies acorde a los Valores de Importancia Relativa (VIR) en la temporada seca..	26
Figura 12. Análisis de Correspondencia Canónica (CCA).	29
Figura 13. Análisis de Correspondencia Canónica (CCA).....	30
Figura 14. Coeficientes de correlación de Spearman entre la abundancia de especies características y malezas (nativas e introducidas) con las variables ambientales y de disturbios antropogénico en la temporada de seca. Los * representan relaciones significativas ($P<0.005$)	32

ÍNDICE CUADROS

Cuadro 1. Número de especies totales de los grupos de acuerdo con su forma de crecimiento y estatus biogeográfico, para la temporada de lluvia.....	25
Cuadro 2. Número de especies totales de los grupos de acuerdo con su forma de crecimiento y estatus biogeográfico, para la temporada seca.	27
Cuadro 3. Resumen estadístico del análisis de correspondencia canónica para el efecto ambiental y antrópico.....	31

Resumen

Las condiciones ambientales y los disturbios antropogénicos influyen en la estructura de la vegetación y composición de la flora. En este estudio se evaluó la relación que existe entre las variables ambientales y antropogénicas con la estructura y composición del sotobosque en el bosque de *Abies religiosa* de la Cuenca del río Magdalena, CDMX. Se seleccionaron 15 cuadros de 10 m x 10 m en 3 sitios. Dentro de cada cuadro se trazaron al azar tres subcuadros de 3 m x 3 m (405 m²). En cada cuadro se tomaron datos de variables ambientales y antropogénicas en la temporada de lluvia y seca. Dentro de cada subcuadro se registró en cada individuo la altura y la cobertura. Se calculó el índice de Valor de Importancia Relativa de cada especie. Se identificaron 81 especies pertenecientes a 28 familias y 52 géneros, las familias más predominantes fueron Asteraceae y Lamiaceae. Con los valores de importancia se realizó un análisis de agrupación mediante el método divisivo de dos vías (TWINSPAN), donde se delimitaron cuatro grupos en ambas temporadas (lluvia y seca). Posteriormente se realizó un Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) para describir la relación entre las variables ambientales y los disturbios antropogénicos con los grupos de especies. Los grupos con mayor abundancia de especies de malezas muestran una relación positiva con las actividades antropogénicas como el deshierbe (chaponeo), la tala de árboles y el pastoreo. Por lo cual, se concluye que estas actividades comprometen el mantenimiento de las especies características y promueven el establecimiento continuo de malezas. Particularmente se sugiere la regulación de las actividades de chaponeo, ya que en el área de estudio no representan una práctica de manejo que favorezca el establecimiento de las especies nativas.

Palabras clave: Valor de Importancia Relativa, disturbios antropogénicos, malezas nativas, malezas introducidas, río Magdalena CDMX.

1. Introducción

1.1 Los bosques templados

Uno de los ecosistemas de mayor importancia presentes en México, es el bosque templado, debido a su alta diversidad de especies y endemismos (Merino y Martínez, 2014), su capacidad para retener el agua de lluvia y facilitar su infiltración a través del subsuelo (para la recarga de los mantos acuíferos), proveer hábitat a distintas especies, ayudar a disminuir la erosión del suelo y participar en la captura de carbono por medio de su cobertura vegetal (Almeida-Leñero *et al.*, 2007; Jujnovsky *et al.*, 2010; Galicia *et al.*, 2018). Los bosques templados en México ocupan el 16% del territorio nacional (Challenger y Dirzo, 2009). Se distribuyen desde el norte y sur de Baja California, a lo largo de la Sierra Madre Occidental y Oriental, en la Faja Volcánica Transmexicana hasta la Sierra Norte de Oaxaca y en el sur de Chiapas (Challenger y Dirzo, 2009).

Los climas de los bosques templados de México se deben a su ubicación altitudinal, que comprende desde los 2000 a los 3400 msnm. Estos ecosistemas presentan una precipitación de 600 a 1000 mm al año e intervalos de temperatura de los 12 a los 23°C, los cuales en invierno pueden llegar por debajo de los 0°C (Merino y Martínez, 2014). Presentan suelos de tipo andosol húmico variados, desde limosos a arenosos y moderadamente ácidos, con gran cantidad de materia orgánica y hojarasca. Debido a sus condiciones climáticas favorables y a la fertilidad de sus suelos actualmente son ecosistemas altamente modificados por las actividades antropogénicas (Challenger y Dirzo, 2009). En México, estos ecosistemas se encuentran a lo largo de gradientes de montaña que presentan un decremento de la temperatura a mayor elevación y que influyen directamente en la diversidad de la vegetación (Galicia *et al.*, 2018). En estos ecosistemas, los cambios de temperatura asociados con la altitud en conjunto con los cambios ambientales relacionados con la temporada de lluvia y seca promueven una alta heterogeneidad ambiental espacial y temporal (Santibáñez-Andrade *et al.*, 2015; Thakur y Chawla, 2019; Bonilla-Valencia *et al.*, 2021). A diferencia de los bosques

templados de mayores latitudes, los bosques templados ubicados en la región intertropical como México se distinguen por presentar una temporada de precipitación similar a la de los bosques tropicales (Calderón de Rzedowski y Rzedowski, 2001; Merino y Martínez, 2014), condición que propicia una alta diversidad de especies tanto de origen neotropical como neártico (Calderón de Rzedowski y Rzedowski, 2001; Santibáñez-Andrade *et al.*, 2015).

1.2 El bosque de *Abies religiosa*

En México existen nueve diferentes especies del género *Abies*, mejor conocido como oyamel o abeto, de las cuales siete de ellas son endémicas (Ávila-Bello y López-Mata, 2001). Los bosques de *A. religiosa* en México tienen una distribución geográfica amplia, localizada en los estados de Hidalgo, Puebla, Tlaxcala, Guerrero, Estado de México, Michoacán y Veracruz. Las áreas continuas de mayor extensión se localizan en las serranías que rodean la Cuenca del Valle de México (Calderón de Rzedowski y Rzedowski, 2001). Están limitados a sitios de alta montaña, por lo general entre 2400 y 3600 msnm, frecuentemente en las laderas de cañadas y barrancas más o menos profundas, las cuales ofrecen un microclima especial de condiciones de humedad elevada y donde son protegidos de la acción de los fuertes vientos y la insolación intensa (Rzedowski, 1978). Esta comunidad vegetal está compuesta por cuatro estratos, el herbáceo, arbustivo, arbóreo inferior y arbóreo superior (Castillo-Argüero *et al.*, 2016; Santibáñez-Andrade *et al.*, 2015). Desde el punto de vista ecológico han sido muy poco estudiados, sin embargo, además de ser importantes económicamente, son indicadores de condiciones climáticas muy específicas (Ávila-Bello y López-Mata, 2001). En México estos bosques son proveedores importantes de servicios ecosistémicos de provisión (madera, alimentos, agua dulce, recursos químicos, recursos genéticos, bioenergía y recursos forestales no maderables); y de regulación (clima y captura de carbono, filtrado de aire (Almeida-Leñero *et al.*, 2007; Galicia *et al.*, 2018).

1.3 Estructura y composición

Uno de los atributos más importantes de una comunidad biológica es su estructura, la cual se define como el patrón espacial y temporal de distribución que presentan las especies en un determinado ecosistema (Santiago-Pérez *et al.*, 2014). La estructura se puede inferir a través de su distribución vertical, es decir, la identificación de estratos, o la distribución horizontal, que se determina a través de parámetros como la abundancia, dominancia y frecuencia (Fortanelli-Martínez *et al.*, 2014). A grandes rasgos la estructura de los bosques templados está compuesta por dos estratos: el dosel, que domina en biomasa y presenta árboles altos como pinos, encinos o abetos y el sotobosque, compuesto por arbustos y herbáceas, que, pese a su bajo aporte en biomasa, es el estrato con mayor diversidad ya que posee aproximadamente el 80% de las especies de plantas del bosque (Fortanelli-Martínez *et al.*, 2014; Santiago-Pérez *et al.*, 2014).

De acuerdo con Graciano-Ávila *et al.* (2017) una de las propiedades más importantes que poseen los bosques templados es la estabilidad, la cual se define como la tendencia de una comunidad a mantener sus propiedades originales y recuperarse después de un disturbio (González-Zurath *et al.*, 2014). La estabilidad está compuesta por la resistencia y la resiliencia. La primera es la capacidad que tienen los ecosistemas para mantener los procesos y funciones durante el disturbio y la resiliencia es la capacidad que tienen los ecosistemas para recuperarse o regresar a sus condiciones originales después de un disturbio (Vega y Peters, 2003; González-Zurath *et al.*, 2014; Li *et al.*, 2020). De acuerdo con esto, la regeneración es un proceso que promueve la recuperación de las propiedades de un ecosistema después de un disturbio, que depende directamente del aporte estructural del sotobosque y determina el desarrollo de las primeras etapas de la sucesión secundaria (i.e., proceso que integra una secuencia de cambios de la composición y estructura de una

comunidad que inicia después de un disturbio, Valdés y Cano- Santana, 2005; Li *et al.*, 2020).

En general los ecosistemas templados están expuestos a diferentes tipos de disturbio, el cual se define como un evento producido por la naturaleza o por las actividades antropogénicas, ya sea directa o indirectamente, que afecta la estructura y composición de una comunidad; cambia la disponibilidad de los recursos del sustrato o ambiente físico, alterando las tasas de natalidad y mortalidad de los individuos, actuando como un agente de selección natural en las historias de vida que modifica la trayectoria de sucesión ecológica (Sousa, 1984; Bonilla-Valencia *et al.*, 2021). El efecto de los disturbios en la estructura y composición depende de la intensidad, duración y frecuencia con la que estos ocurren, así como de su naturaleza (natural o antropogénica) y del tipo de hábitat (Vega y Peters, 2003; González-Zuarth *et al.*, 2014).

De acuerdo con sus características los disturbios se pueden clasificar en directos o indirectos. Los primeros afectan la supervivencia de los individuos, mientras que los indirectos afectan la disponibilidad o niveles de los recursos que influyen en el establecimiento y supervivencia de los individuos (Mora-Donjuán y Alanís-Rodríguez, 2016). Otra forma de clasificar a los disturbios es por el tiempo en el que ocurren y por su intensidad, de esta forma se clasifican en dos: agudo y crónico; en el disturbio agudo la alteración se da de manera puntual en el tiempo con una alta intensidad, permitiendo que el sistema se recupere después de su ocurrencia, mientras que en el disturbio crónico las alteraciones son de baja intensidad y se mantienen de manera constante y gradual en tiempo y espacio, los cuales a largo plazo pueden ser más perjudiciales para los ecosistemas que los disturbios agudos ya que no permiten que el sistema se recupere (Vega y Peters, 2003).

De acuerdo con el efecto de los disturbios antropogénicos en las comunidades, la hipótesis del "Disturbio Intermedio" propuesta por Connell (1978) y Huston (1979)

predice que la máxima riqueza de especies se da en niveles intermedios de disturbio. Esto debido a que en niveles altos de disturbio la diversidad de especies será baja debido a que colonizarán y se establecerán solamente especies pioneras de la sucesión primaria, mientras que las especies de la sucesión tardía no encontrarán las condiciones propicias para establecerse (Martella *et al.*, 2012). Por su parte en niveles bajos de disturbio las especies de la sucesión tardía desplazarán a las especies de la sucesión temprana por exclusión competitiva, lo que ocasionará bajos niveles de diversidad (Ramírez-Orellana, 2020). En una frecuencia de disturbios intermedios la colonización y el desplazamiento competitivo se mantendrán al límite, conduciendo a una alta diversidad (Collins *et al.*, 1995; Connell, 1978, Martella *et al.*, 2012). Sin embargo, la hipótesis de Disturbio Intermedio no toma en cuenta el efecto de los disturbios antropogénicos, fragmentación, efectos de borde, amplitud de la matriz, conectividad, en los cuales el incremento de estos disturbios puede conducir a un incremento y/o reducción de diversidad debido a la colonización de malezas nativas e introducidas capaces de establecerse en condiciones de alto disturbio (Catford *et al.*, 2012; Villarreal *et al.*, 2020).

En los últimos años el incremento de la intensidad de los disturbios antropogénicos en los bosques templados es uno de los problemas que más afectan la estructura y composición de las comunidades de plantas y que promueven la colonización de las malezas (Hooper *et al.*, 2002; Santibáñez-Andrade *et al.*, 2015; Bonilla-Valencia *et al.*, 2020). Las malezas son especies de plantas nativas o introducidas que invaden la vegetación natural, tienen elevadas tasas de crecimiento, mecanismos eficientes de dispersión y un intervalo de tolerancia mayor a cambios ambientales (Castillo-Argüero *et al.*, 2016). Estas especies pueden producir cambios significativos (normalmente negativos) en la estructura y composición de las especies de la comunidad, así como en su funcionamiento (Castillo-Argüero *et al.*, 2016).

Algunos estudios realizados en los bosques templados sobre la estructura y composición y su relación con las variables ambientales son el de Velázquez y Cleef (1993) en el Volcán Tlaloc y Pelado, el de Ávila-Bello y López-Mata (2001) en Pico de Orizaba, y el de Sánchez-González (2005) en el Volcán Iztaccíhuatl, que concluyen que la composición y distribución de las comunidades vegetales difieren sustancialmente en respuesta a las condiciones ambientales, de las cuales la humedad del suelo y la elevación son las variables más relevantes para explicar la distribución de la vegetación.

Particularmente en los bosques templados de la Cuenca del río Magdalena que forman parte del Suelo de Conservación de la Ciudad de México, los cuales comprenden las alcaldías La Magdalena Contreras, Álvaro Obregón y Cuajimalpa, albergan una importante diversidad de especies de flora y fauna (Ruiz-Jiménez *et al.*, 2012; Castillo-Argüero *et al.*, 2016). Estos bosques son de vital importancia para el área urbana ya que aportan diferentes bienes y servicios ecosistémicos, como la captura de carbono, el mantenimiento de la biodiversidad, recarga de mantos acuíferos, entre otros (Jujnovsky *et al.*, 2010). Sin embargo, en este bosque Castillo-Argüero *et al.* (2016) han registrado 543 especies de plantas, de las cuales 279 se catalogaron como malezas.

La estimación de la composición y diversidad nos permite diferenciar los distintos grados de conservación o perturbación de los bosques bajo estudio y poder implementar diferentes estrategias de conservación y restauración (Castillo-Argüero *et al.*, 2016). Uno de los trabajos más importantes realizados en la CRM en particular en el bosque de *Abies religiosa* sobre la estructura y composición es el de Santibáñez-Andrade (2015), quien determinó unidades de paisaje dentro de este bosque y encontró que a medida que aumentan las actividades antropogénicas incrementan la riqueza y la abundancia de especies invasoras. No obstante, de acuerdo con sus resultados las especies nativas aportaron de un 75 a un 90% del total de las especies

en relación con un 8 a 21% del Valor de Importancia Relativa (VIR) de las malezas y de 0 a 3% el de las especies introducidas. Sin embargo, pese a esta información se desconocen cuáles son las actividades antropogénicas y las modificaciones ambientales que promueven cambios en la estructura y composición y favorecen el establecimiento de las especies de malezas. En ese sentido los estudios acerca de la estructura y la composición de la vegetación en este bosque son necesarios para conocer los efectos de la tala de árboles, pastoreo y deshierbe (chaponeo) sobre las tasas de cambios de composición e incremento de abundancia de especies introducidas y de malezas, información que puede ayudar a generar posibles estrategias de manejo.

2. Justificación

El bosque de *Abies religiosa* de la CRM es de vital importancia ya que aporta diferentes bienes y servicios ecosistémicos como son la captura de carbono, la infiltración del agua de lluvia para la recarga del manto acuífero, la retención de suelos, hábitat para las especies, además de ser un área de recreación y esparcimiento proporcionando sustento económico a muchas familias (Almeida-Leñero *et al.*, 2012). Sin embargo, por su cercanía a la ciudad, el bosque templado de *A. religiosa* de la Cuenca del río Magdalena presenta continuos disturbios como la tala de árboles y el pastoreo los cuales alteran la estructura y composición del sotobosque promoviendo la entrada de malezas (nativas e introducidas), situación que pone en riesgo el mantenimiento de la diversidad y la provisión de servicios (Ávila-Akerberg, 2002). La importancia de este trabajo radica en que son pocos los estudios que evalúan las causas y efectos de los disturbios antropogénicos en la estructura y composición del sotobosque (Santibáñez-Andrade *et al.*, 2015). El estudio de este estrato en bosques templados con disturbios recurrentes es fundamental, ya que en promedio el 80% del total de especies de plantas se encuentran en él, y es también donde se desarrollan interacciones competitivas importantes que influyen después de un disturbio en el proceso de regeneración (Castillo-Argüero *et al.*, 2016; Bonilla-Valencia *et al.*, 2021). Por esto es importante conocer la estructura de la vegetación y el efecto de las variables ambientales y de las actividades antropogénicas para así poder tomar decisiones que permitan generar estrategias de manejo y/o conservación.

3. Objetivos

3.1 Objetivo general

Evaluar el efecto de variables antropogénicas y ambientales sobre la estructura, la composición y la diversidad de especies de plantas del sotobosque en el bosque de *Abies religiosa* de la Cuenca del río Magdalena.

3.2 Objetivos particulares

Determinar la riqueza, la abundancia y el Valor de Importancia Relativa de las especies de plantas del sotobosque en el bosque de *Abies religiosa*, en las temporadas de lluvia y seca.

Conocer la relación entre la composición de las especies con las variables ambientales (temperatura, la luz y propiedades químicas del suelo), así como con las actividades antropogénicas de pastoreo, tala y deshierbe (chaponeo).

4. Hipótesis

Los disturbios antropogénicos promueven cambios ambientales que modifican la estructura y composición de las comunidades vegetales, por lo cual se espera que áreas con mayor disturbio antropogénico presentarán mayores modificaciones en las condiciones ambientales, la estructura y composición a través de las cuales se promoverá un incremento de especies de malezas (nativas e introducidas) y una disminución de especies características.

5. Método

5.1 Área de estudio

La CRM se extiende dentro del Suelo de Conservación al sureste de la Ciudad de México; comprende las alcaldías La Magdalena Contreras, Álvaro Obregón y Cuajimalpa. Dentro de esta cuenca se encuentra un río vivo con un escurrimiento permanente con un cauce de longitud aproximada de 21600 m; en ella se distinguen tres comunidades vegetales: en la parte alta el bosque de *Pinus hartwegii*, en la parte media y siendo el de mayor extensión (aproximadamente 50% de la superficie) se presenta el bosque de *Abies religiosa* y en la parte baja más cercana a los asentamientos humanos el bosque de *Quercus* spp. (Almeida-Leñero *et al.*, 2007; Castillo-Argüero *et al.*, 2016).

El bosque de *Abies religiosa* se localiza dentro de esta cuenca en un intervalo altitudinal de 2570 y 3870 msnm. En la zona se presentan dos tipos de clima, el clima templado subhúmedo hasta los 3100 msnm y el clima semifrío de los 3100 a los 3800 msnm. La precipitación es de 1000 mm en la parte baja y 1500 mm en la parte alta. Los suelos son de tipo andosol húmico en su mayoría, también hay andosoles mólico y ócrico y mezclas con litosoles (Almeida-Leñero *et al.*, 2007). Los suelos son profundos, bien drenados, con alto contenido de materia orgánica y húmedos todo el año (Calderón de Rzedowski y Rzedowski, 2001).

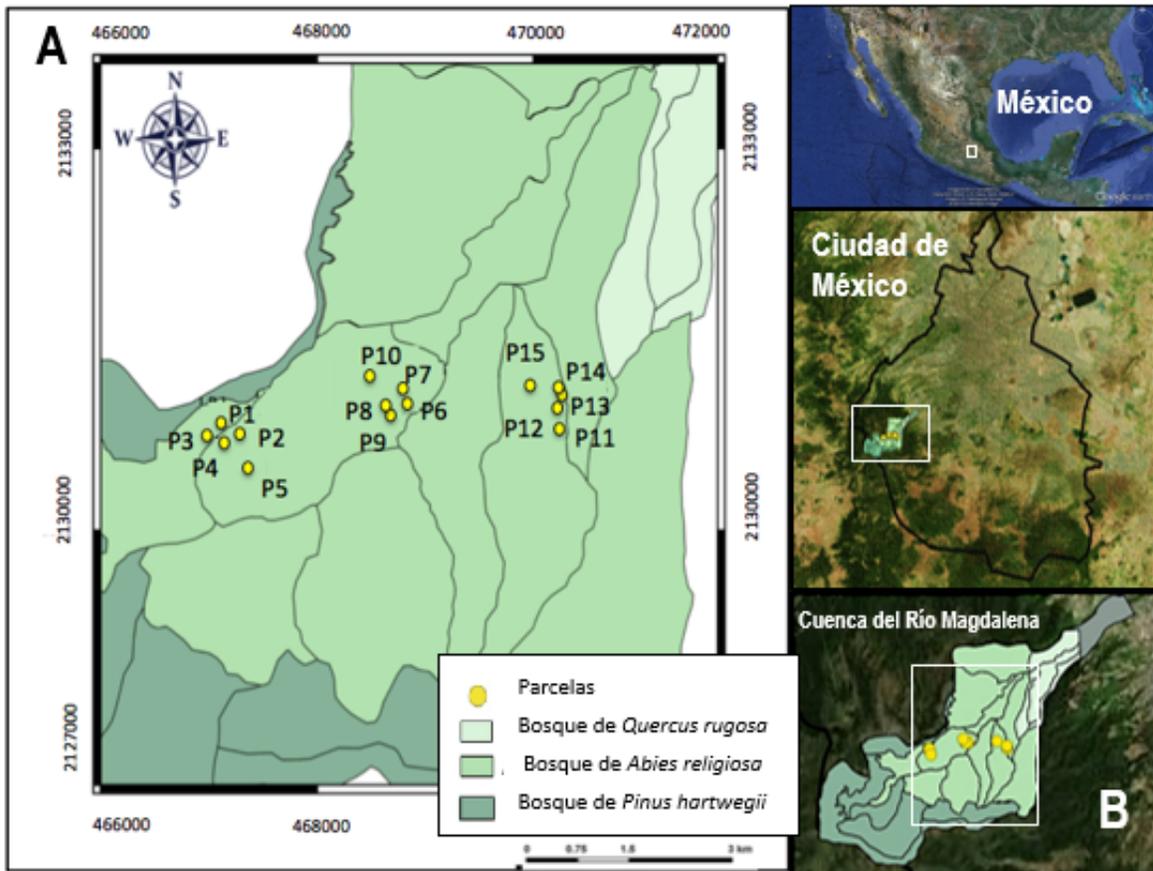


Figura 1. A) Ubicación de las parcelas de estudio (P1-P15) dentro del bosque de *Abies religiosa* de la Cuenca del río Magdalena, Ciudad de México. B) Cuenca del río Magdalena. Parcelas 1- 5 Sitio 1: Altitud baja = 2467–3449 msnm.; parcelas de la 6 a la 10 Sitios 2: altitud media = 3202–3446 msnm.; parcelas de la 11 a la 15 Altitud alta = 3092–3122 msnm. (Modificado de Bonilla-Valencia *et al.*, 2020)

5.2 Muestreo de campo

5.2.1 Estructura y composición

El muestreo se realizó de junio de 2017 a junio de 2018. Se seleccionaron 15 cuadros de 10x10 m (100 m²) correspondientes a tres gradientes de altitud (Figura 1 A). En cada cuadro se marcaron al azar tres subcuadros de 3x3 m (9 m²) (n=45 temporada seca y n=45 temporada de lluvia), dentro de cada subcuadro se midieron con un flexómetro

las variables estructurales (diámetro 1, diámetro 2 y altura) de cada individuo, tanto hierbas y arbustos con una altura menor a 3 m. La identificación de las especies se realizó a través de ejemplares del micro herbario del laboratorio de Dinámica de Comunidades de la Facultad de Ciencias UNAM y al uso de claves taxonómicas. La categorización de las especies que se utilizó fue la siguiente: como nativas características a las especies de plantas que evolucionaron originalmente en México y que forman parte de la flora de los bosques templados; malezas nativas a las especies de plantas que evolucionaron originalmente en México y que favorecen su establecimiento en sitios con perturbaciones, y finalmente las malezas introducidas que son especies de plantas que se distribuyen fuera de México y que favorecen su establecimiento en sitios con perturbaciones (Espinosa y Sarukhán, 1997; Richardson *et al.*, 2000; Calderón de Rzedowski y Rzedowski, 2001; Vibrans, 2015).

5.2.2 Variables ambientales

Tanto en la temporada de lluvia como en la seca las variables ambientales que se midieron fueron la cantidad de luz (luxes), apertura del dosel, temperatura y humedad, así como las propiedades químicas del suelo: N, P, K, pH, materia orgánica y conductividad eléctrica.

Para conocer la temperatura de los sitios se colocó en cada cuadro en la superficie del suelo un medidor de temperatura HOBO Data Logger (modelo; 2016 easy LogUSB-ONSET, Massachusetts, EUA), el cual registró la temperatura de forma continua cada dos horas.

La cantidad de luz y apertura del dosel se calculó mediante la toma de tres fotografías hemisféricas por cuadro, con una cámara Nikon D80 con lente EX SIGMA 4.5 1:28 DC HSM (Cámara digital, Nikon D80, fisheye lens EXSIGMA 4.5 2:28 DCHSM, Tokio, JP), tanto en la temporada de lluvia como en la seca. Estas fotografías fueron tomadas a las 8:00 am dirigiendo la parte superior del lente hacia el norte. Posteriormente las fotografías fueron analizadas con el programa Gap Light Analyzer GLA 2.0 (Frazer *et al.*, 1999) para determinar la cantidad de luz a través de la conversión del porcentaje de apertura del

dosel (fracción de apertura del dosel; FAD) en % luxes por área del total potencialmente disponible sin cobertura, determinado por el factor de sitio global (FSG; MJ/m²/yr-1) que se define como el porcentaje de transmisión de luz total en moles (Canham *et al.*, 1990).

Para conocer la humedad del suelo, en cada uno de los cuadros se tomaron tres muestras de suelo, en una profundidad aproximada de 30 cm, estas fueron pesadas y posteriormente secadas en un horno a 100°C durante tres días para registrar el peso seco. La humedad del suelo se determinó a través de la diferencia entre el peso húmedo y el peso seco (Reynolds, 1970).

Con el fin de determinar las características químicas del suelo, en cada cuadro se tomaron tres muestras combinadas de suelo. Estas muestras fueron enviadas al laboratorio de fertilidad de suelos en el Colegio de Posgraduados campus Montecillos (COLPOS). Las variables que se analizaron tanto en la temporada de lluvia como en la seca fueron: pH en agua, mediante la relación 1:2 (Bates, 1964), conductividad eléctrica en agua, de acuerdo a la relación 1:5 y un puente de conductividad (Jackson, 1982), porcentaje de materia orgánica por medio de una digestión húmeda (Walkley y Black, 1934), concentración de fósforo inorgánico disponible según Olsen *et al.* (1954), con una extracción de NaHCO₃ al 0.5 M, con un pH 8.5 y determinación colorimétrica, porcentaje de nitrógeno mediante una digestión húmeda con una mezcla de ácido sulfúrico y una destilación semi-micro Kjeldahl por arrastre de vapor y titulación con ácido sulfúrico 0.05 N (Bremner, 1965).

5.2.3 Variables antropogénicas

Se consideraron como variables antropogénicas a la presencia de pastoreo (por las heces, los caminos de pastoreo y la compactación del suelo), actividades humanas (caminos, incendios y basura) y deterioro del hábitat (chaponeo, tala de árboles y

erosión del suelo). Se tomó el registro de estas variables en una escala porcentual, de acuerdo con el número de metros cuadrados con presencia de algún disturbio.

5.3 Análisis de datos

Con los datos obtenidos se calculó la cobertura de cada especie, su frecuencia y densidad, con estas variables se determinó el índice de Valor de Importancia Relativa de cada especie en la temporada de lluvia y seca (Magurran, 1988).

La cobertura de las especies se calculó con la siguiente fórmula:

$$Ci = \pi \frac{(D1+D2)^2}{4}$$

Donde Ci= cobertura especie, D1= diámetro 1, D2= diámetro 2, π = 3.1416.

La cobertura relativa se calculó de la siguiente forma:

$$Cr = \frac{ci}{C} \times 100$$

Donde Cr= cobertura relativa, ci= cobertura de la especie, C=cobertura total de las especies.

La frecuencia relativa se calculó con la fórmula:

$$Fr = \frac{fi}{F} \times 100$$

Donde Fr= frecuencia relativa, fi= frecuencia de la especie (número de apariciones de la especie), F= frecuencia de todas las especies (número de apariciones de todas las especies).

La densidad relativa se calculó con la fórmula:

$$Dr = \frac{di}{D} \times 100$$

Donde Dr= densidad relativa, di= número de individuos de la especie, D= número total de individuos.

Para el cálculo del valor de importancia relativa se utilizó la fórmula siguiente:

$$VIR = Cr + Dr + Fr$$

Donde VIR= valor de importancia relativa, Cr= cobertura relativa, Dr= densidad relativa y Fr= frecuencia relativa.

5.4 Análisis estadísticos

Para evaluar la diferencia de abundancia y riqueza entre temporadas se realizó un análisis de *t* de Student y se realizaron correlación de Spearman entre la abundancia de especies características y malezas (nativas e introducidas) con las variables ambientales y antropogénicas en la temporada de lluvia y seca con el R Software v.3.5. (R Development Core Team, 2018). Con los valores de importancia en cada parcela obtenidos durante la temporada de lluvia y seca se realizó un análisis de agrupación mediante el método divisivo de dos vías (TWINSPAN), el cual clasificó las especies con sus valores de importancia en cada parcela (Hill, 1979). Para realizarlo se utilizó el programa PC-ORD 5.10 (McCune y Mefford, 2006). Las especies que formaron una agrupación mayor del 15 al 30% se tomaron como grupos diferentes. Posteriormente se realizó un Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) para determinar la relación entre las variables ambientales y los disturbios antropogénicos con la diversidad de especies de cada grupo en las parcelas de estudio. Posteriormente se realizó un procedimiento de Permutación de Respuesta Múltiple (MRPP) con el índice de similitud de Sørensen calculado con la abundancia de las especies para determinar la disimilitud de composición entre los grupos determinados, mediante el paquete estadístico de Vegan (Oksanen, 2015) y RVAideMemoire (Hervé y Hervé, 2020) con el R Software v.3.5. (R Development Core Team 2018). MRPP es un procedimiento no paramétrico que compara el promedio de similitud ponderado entre grupos. Se determinaron índices de diversidad de Shannon y Simpson e índices de similitud Jaccard de cada parcela, con los cuales se elaboró un mapa (heat map) de calor para la temporada de lluvia y seca con el R Software v.3.5. (R Development Core Team, 2018)

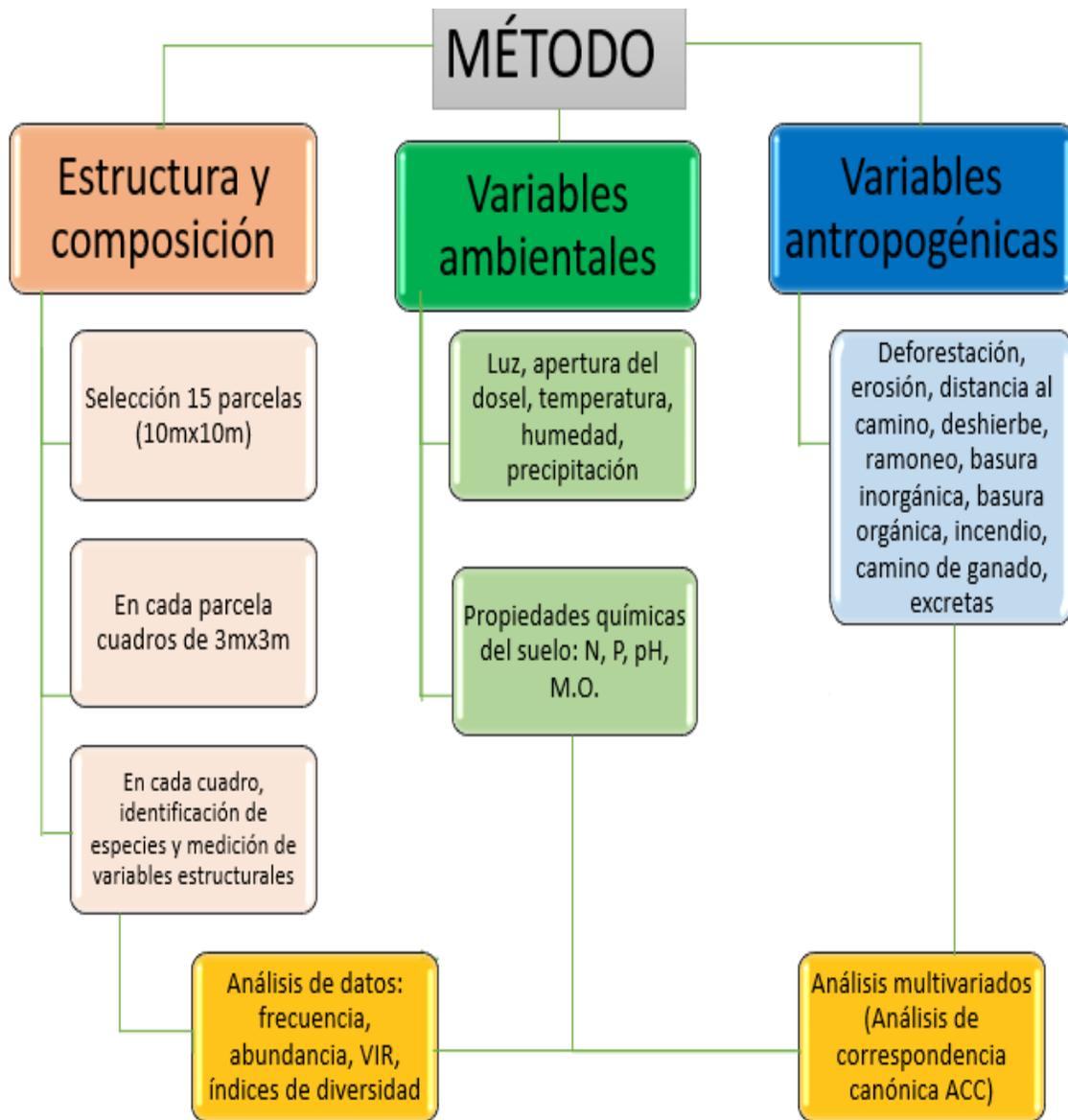


Figura 2. Diagrama de flujo donde se muestra el método.

6. Resultados

6.1 Diversidad

En este estudio se encontró un total de 81 especies de las cuales 58 fueron identificadas hasta nivel específico, seis hasta género y 17 morfo especies. Estas especies pertenecen a 28 familias y 63 géneros. De las 58 especies inidentificadas 23 fueron nativas, 32 malezas nativas y tres malezas introducidas. De acuerdo con la

comparación entre las temporadas, durante la temporada seca se encontró una mayor riqueza de especies (66 especies; apéndice 1) en comparación con la de lluvia (51 especies; apéndice 1) (Figura 3). En relación con los tres sitios con diferente altitud un análisis exploratorio a través de gráficas no mostró diferencias en la abundancia y riqueza.

Del total de especies encontradas en este estudio 36 estuvieron presentes en las dos temporadas, 15 solo estuvieron en la temporada de lluvia, de las cuales siete son malezas, seis son nativas y una especie es maleza introducida. Se encontraron 30 especies que solo estuvieron presentes en la temporada de seca, de las cuales seis son especies de malezas nativas y una especie es maleza introducida. En la temporada de lluvia se encontró una abundancia significativamente mayor (3775) que durante la temporada de seca (2711) ($t=7.792$, $df=14$, $p<0.005$) (Figura 4).

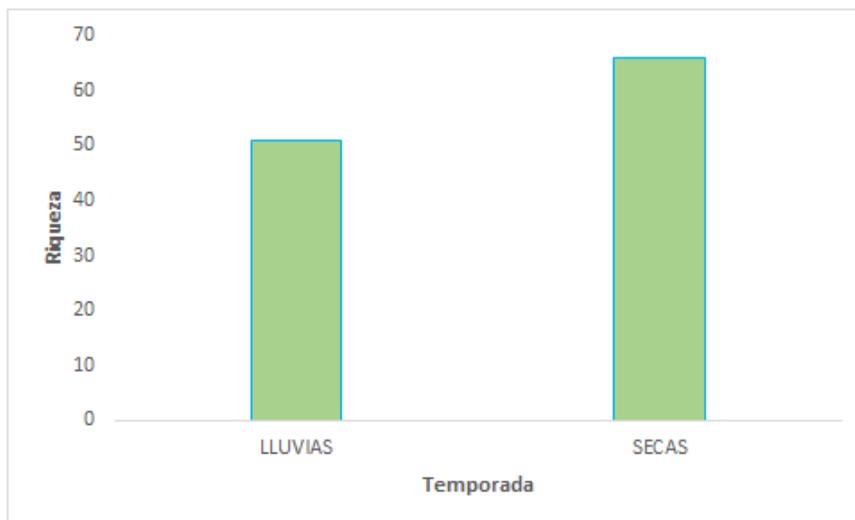


Figura 3. Riqueza de especies en las temporadas de lluvia y seca.

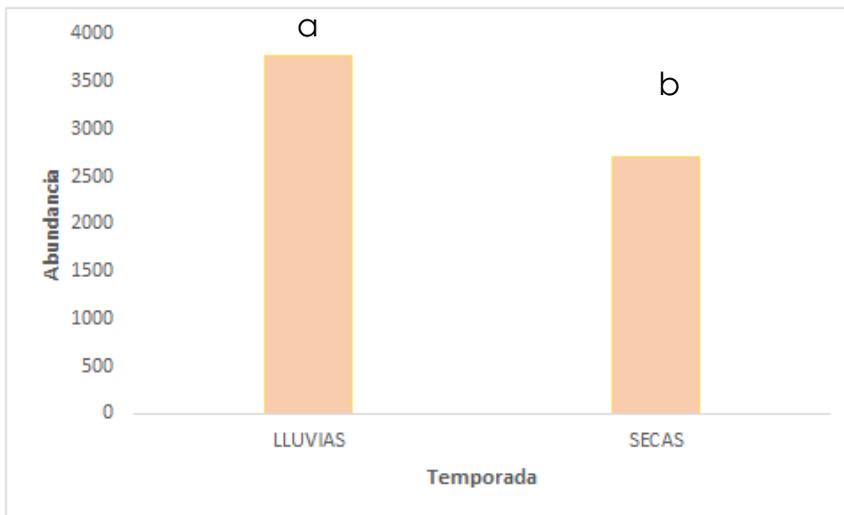


Figura 4. Abundancia de individuos en las temporadas de lluvia y seca. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p\text{-value} < 0.005$)

En relación con la composición se encontró un mayor número de familias, géneros y especies durante la temporada seca. Tanto en la temporada de lluvia como en la seca las familias más representativas fueron Asteraceae y Lamiaceae y el género más representativo fue *Salvia*. La especie más representativa en temporada de lluvia fue *Roldana angulifolia*, mientras que en temporada seca fue *Senecio callosus* (Figura 5).

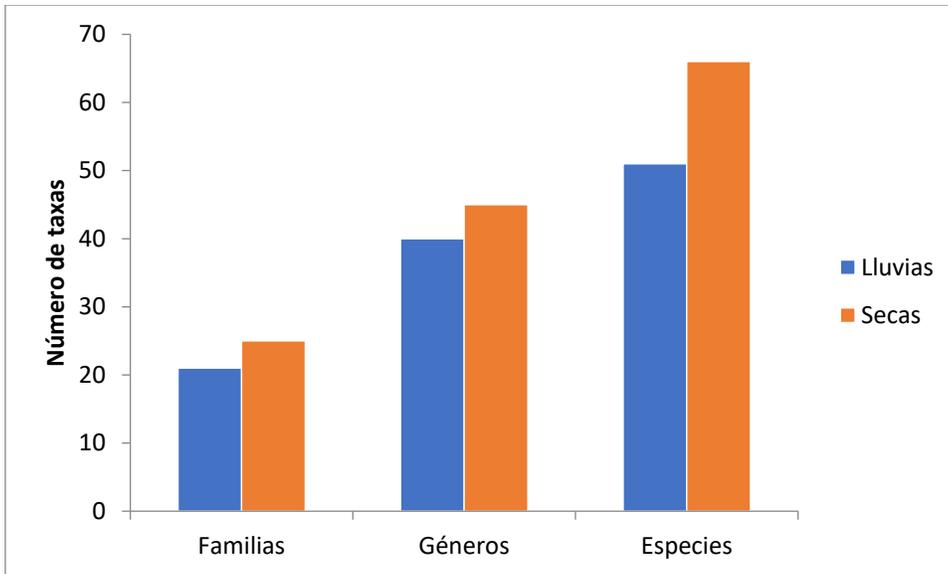


Figura 5. Número de familias, géneros y especies presentes en las temporadas de lluvia y seca en el bosque de *Abies religiosa*.

De acuerdo con el Valor de Importancia Relativa total (300 %) en la temporada de lluvia el 160.79% corresponde a especies características, 138.03 % a malezas nativas y 1.17 % a malezas introducidas. Mientras que en la temporada seca el 126.81% corresponde a especies características, 171.85 % a malezas nativas y 1.32 % a malezas introducidas. Las cinco especies con mayor Valor de Importancia Relativa en la temporada de lluvia fueron: *Roldana angulifolia*, *Thuidium delicatulum*, *Acaena elongata*, *Ageratina glabrata* y *Sibthorpia repens*, de las cuales *Roldana angulifolia* y *Acaena elongata* se encuentran catalogadas como malezas. Mientras que las cinco especies con menor Valor de Importancia Relativo fueron: *Sambucus nigra*, *Parthenium hysterophorus*, *Avena fatua* y el Morfo cuatro y uno, de las cuales se encuentran catalogadas como malezas *Sambucus nigra*, *Parthenium hysterophorus* y *Avena fatua* de acuerdo con las categorías descritas (Figura 6).

Para la temporada seca las cinco especies con mayor Valor de Importancia Relativa fueron *Senecio callosus*, *Acaena elongata*, *Roldana angulifolia*, *Symphoricarpos*

microphyllus y *Trisetum virletii*, de las cuales *Senecio callosus*, *Acaena elongata* y *Roldana angulifolia* se encuentran catalogadas como malezas. Las cinco especies con menor Valor de Importancia Relativa fueron *Brassica campestris* catalogada como maleza introducida y 4 morfos de especies (Figura 7).

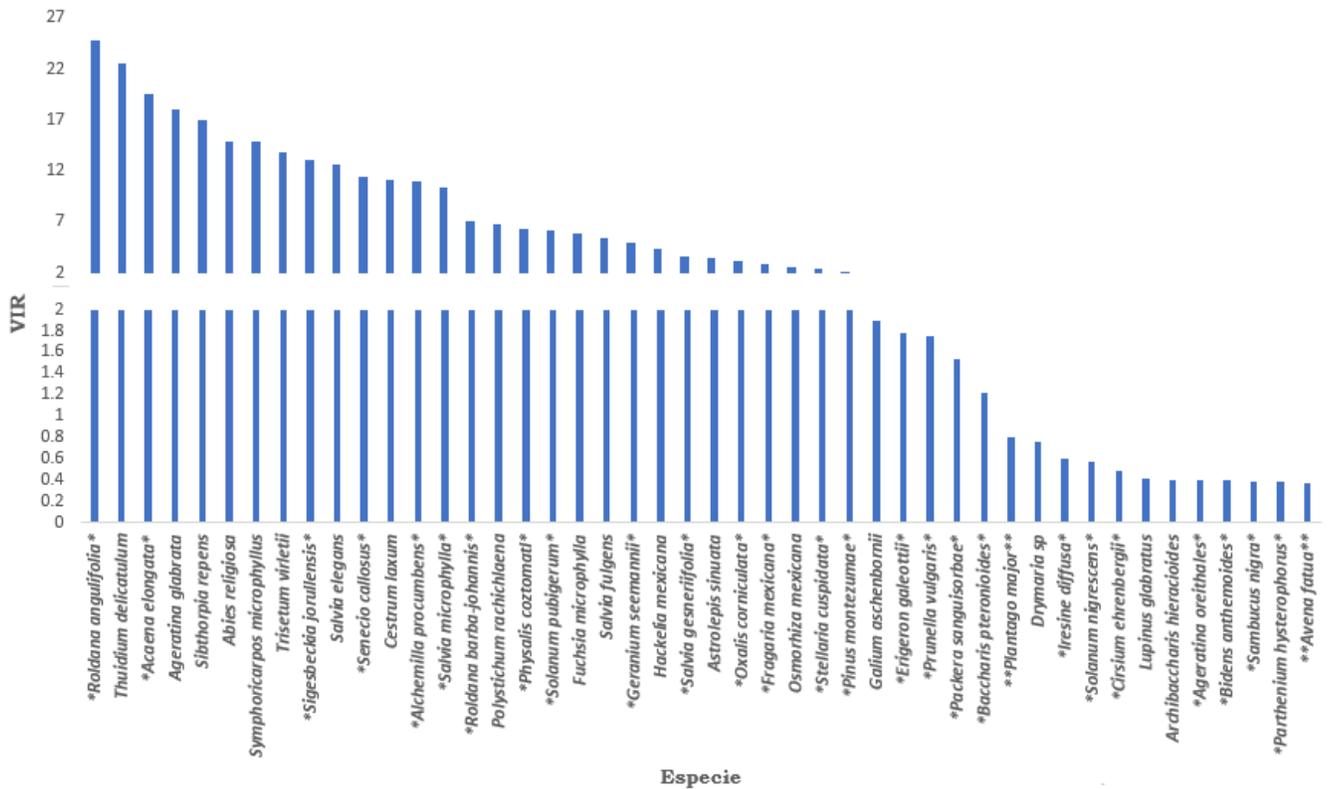


Figura 6. Valor de Importancia Relativa (VIR = 300%) de las especies en la temporada de lluvia. Con un * se representan las especies de malezas nativas y con ** las especies de malezas introducidas.

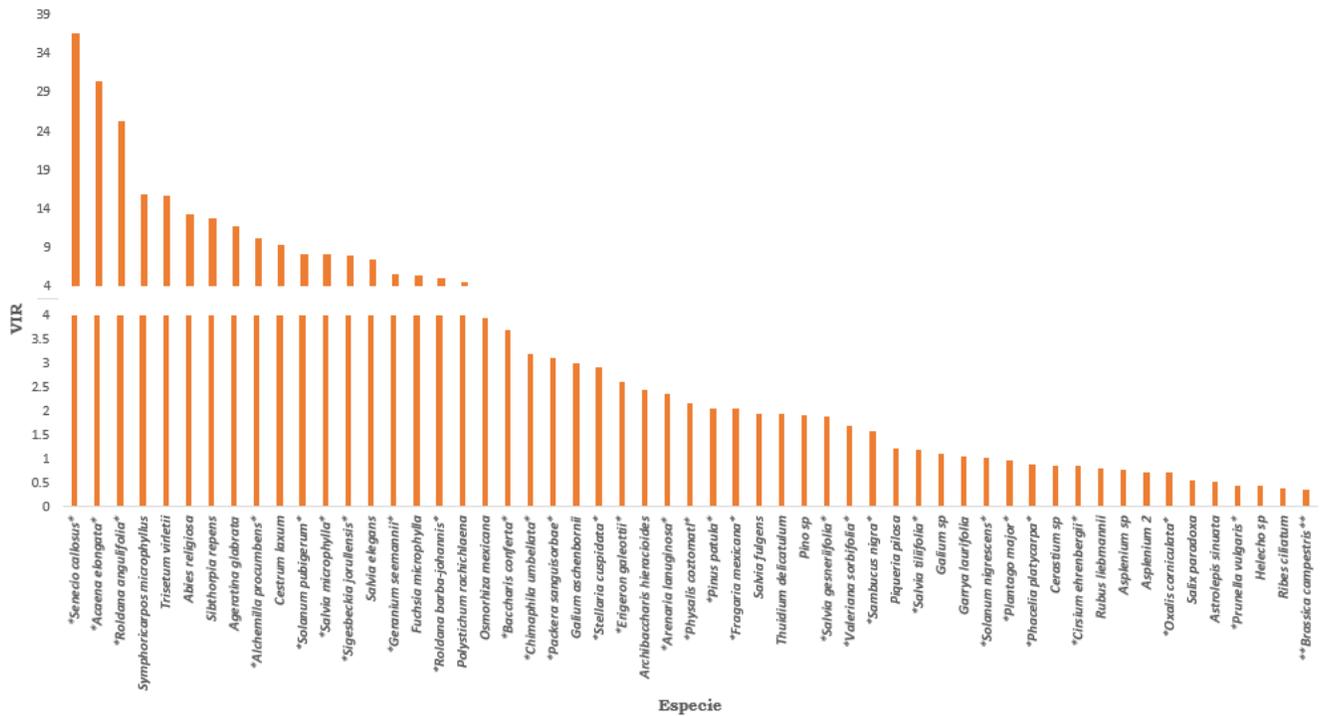


Figura 7. Valor de Importancia Relativa (VIR = 300%) de las especies en la temporada seca. Con un * se representan las especies de malezas nativas y con ** las especies de malezas introducidas.

6.2 Similitud entre parcelas

En ambas temporadas la mayor similitud fue entre parcelas que se ubican en diferentes cotas altitudinales. En la temporada de lluvia se encontró una mayor similitud de las parcelas del sitio 1 (altitud baja) con las parcelas del sitio 3 (altitud alta) (Figura 8) mientras que en la temporada seca se encontró una mayor similitud de las parcelas del sitio 1 (altitud baja) con las parcelas del sitio 2 (altitud media) (Figura 9).

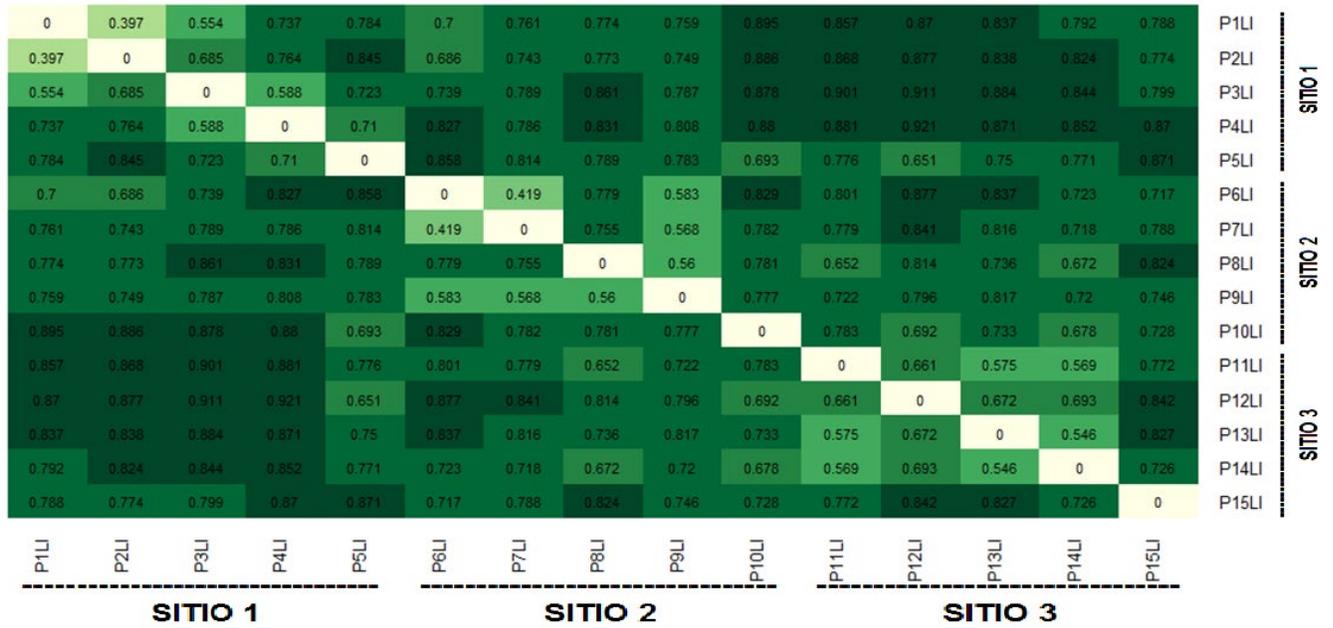
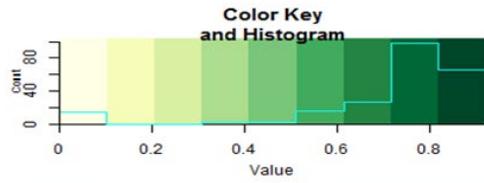


Figura 8. Índice de Jaccard para las parcelas en la temporada de lluvia. Mayor intensidad de color significa mayor similitud. Sitio 1: Altitud baja = 2467–3449 msnm.; Sitios 2: Altitud media = 3202–3446 msnm.; Altitud alta = 3092–3122 msnm.

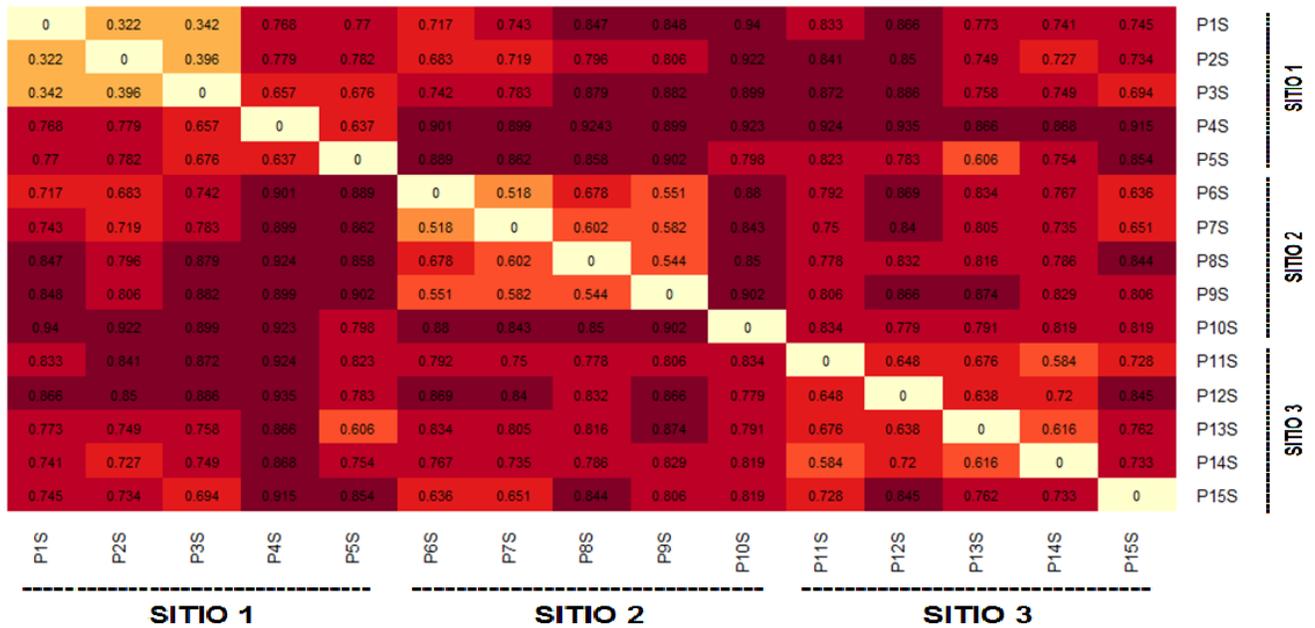
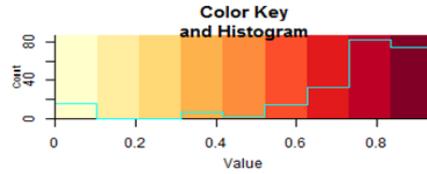


Figura 9. Índice de Jaccard para las parcelas en la temporada seca. Mayor intensidad de color significa mayor similitud. Sitio 1: Altitud baja = 2467–3449 msnm.; Sitios 2: Altitud media = 3202–3446 msnm.; Altitud alta = 3092–3122 msnm.

6.3 Composición de especies en los grupos

Los resultados del análisis de dos vías (TWINSPAN) con un nivel de corte al 30% identificaron cuatro grupos, tanto en temporada de lluvia (Figura 10) como en temporada de seca (Figura 11). De acuerdo con el análisis MRPP los grupos de las temporadas de lluvia y seca presentaron diferencias significativas (Valores delta Cuadro 1 y 2) que indica una alta disimilitud entre los grupos formados. En temporada de lluvia la mayor abundancia se presentó en el grupo tres y los mayores índices de diversidad en los grupos dos y tres (Figura 10, Cuadro 1). En el grupo tres predominaron las especies herbáceas mientras que en el grupo dos la mayoría fueron arbustivas.

En relación con la composición de especies en cada grupo, en el grupo uno se presentan las malezas *Packera sanguisorbae*, *Salvia gesnerifolia* y *Ageratina oreithales*; mientras que en el grupo dos las malezas nativas que se encontraron fueron: *Senecio callosus*, *Solanum pubigeron*, *Roldana barba-johannis*, *Roldana angulifolia*, *Sigesbeckia jorullensis*, *Physalis coztomatli*, *Iresine diffusa* y *Sambucus nigra* (Figura 10, Cuadro 1). El grupo tres de lluvia presentó la mayor riqueza en su mayoría herbáceas de origen nativo, de las cuales se encuentran malezas nativas como *Acaena elongata*, *Alchemilla procumbens*, *Bidens anthemoides*, *Erigeron galeotii*, *Fragaria mexicana*, *Salvia microphylla*, *Geranium seemanii*, *Oxalis corniculata*, *Stellaria cuspidata*, *Baccharis pteronioides* y *Cirsium ehrenbergii*. El grupo cuatro de lluvia presentó la menor riqueza e índices de diversidad (Figura 10, Cuadro 1), en su mayoría herbáceas, de las cuales *Parthenium hysterophorus*, *Prunella vulgaris* y *Solanum nigrescens* son malezas nativas y *Avena fatua* y *Plantago major* son malezas introducidas.

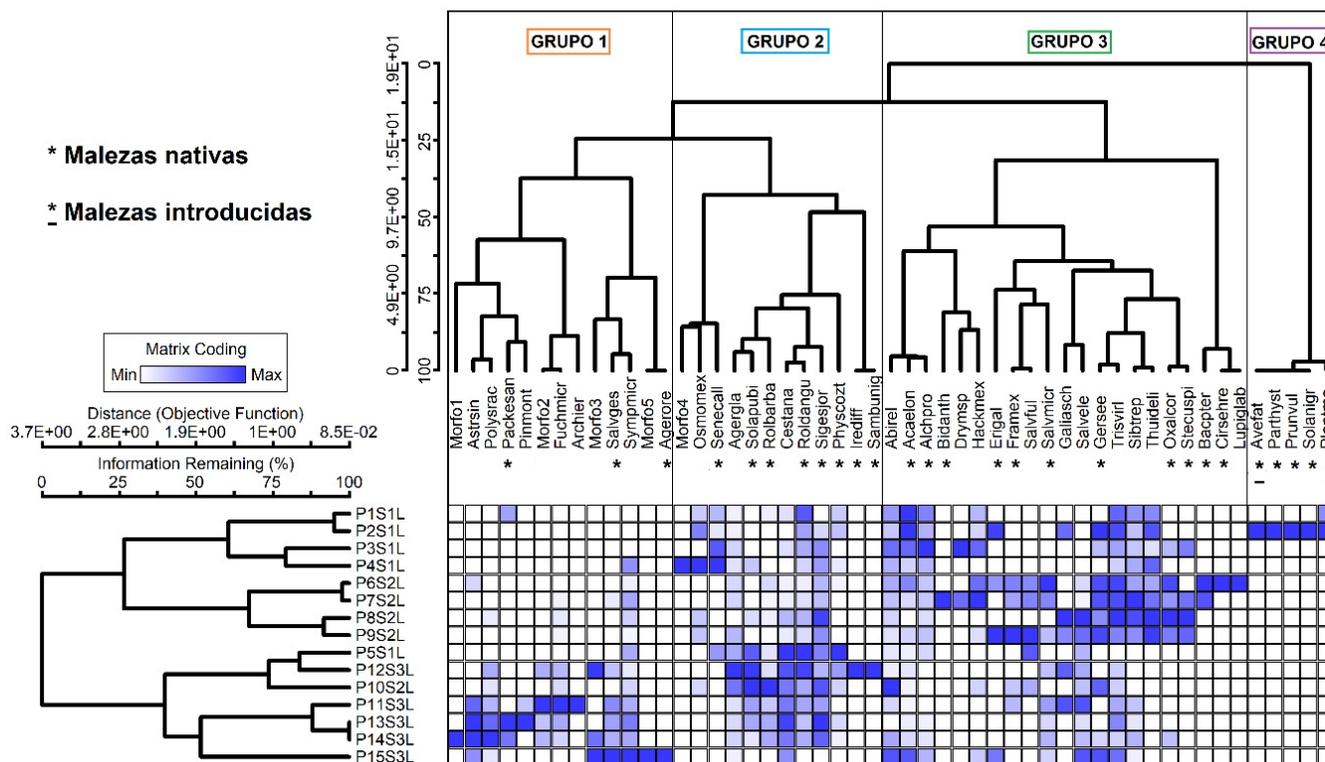


Figura 10. Grupos de especies acorde a los Valores de Importancia Relativa (VIR) en la temporada de lluvia. Con un * debajo del nombre se encuentran identificadas las especies de malezas nativas y con un _ las malezas introducidas.

Cuadro 1. Número de especies totales de los grupos de acuerdo con su forma de crecimiento y estatus biogeográfico, para la temporada de lluvia.

	Grupo 1 Ll	Grupo 2 Ll	Grupo 3 Ll	Grupo 4 Ll
Abundancia	323	1252	2183	17
Riqueza	13	12	21	5
Diversidad Shannon	2.320	2.679	2.636	0.450
Diversidad Simpson	0.886	0.929	0.923	0.277
Delta (n)	0.810 (13)	0.818 (12)	0.787 (21)	0.496 (5)
Forma de crecimiento				
Herbáceas	5	4	16	4
Arbustos	3	6	3	1
Árbol	1	1	1	0
Origen biogeográfico				
Malezas nativas	3	8	11	3
Malezas introducidas	0	0	0	2
Nativas	6	3	9	0

*La riqueza total toma en cuenta los morfos. Ll: lluvia.

De los grupos identificados en temporada de seca, el grupo uno (Figura. 11, Cuadro 2) presenta especies en su mayoría de origen nativo y herbáceas, en donde se pueden encontrar malezas nativas como *Geranium seemanni*, *Acaena elongata*, *Alchemilla procumbens*, *Arenaria lanuginosa*, *Phacelia platycarpa* y *Senecio callosus*, así como *Plantago major* que es una maleza introducida. El grupo dos de la temporada seca presentó el mayor número de especies (Figura 11, Cuadro 2), en su mayoría herbáceas

y arbustivas de origen nativo, las malezas nativas que se encontraron en este grupo son: *Packera sanguisorbae*, *Roldana angulifolia*, *Physalis coztomatl*, *Valeriana sorbifolia*, *Roldana barba-johannis*, *Solanum pubigeron*, *Sigesbeckia jorullensis*, *Pinus patula*, *Sambucus nigra* y *Solanum nigrescens*. El grupo tres es el segundo grupo con mayor número de especies (20 spp) (Figura 11, Cuadro 2), en su mayoría herbáceas de origen nativo, en este grupo se encuentra *Brassica campestris* catalogada como maleza introducida, y algunas malezas nativas como *Stellaria cuspidata*, *Salvia gesneriflora*, *Salvia microphylla*, *Cirsium ehrenbergii*, *Erigeron galeotii*, *Baccharis conferta*, *Oxalis corniculata* y *Fragaria mexicana*. El grupo cuatro de la temporada seca fue el que presentó menor riqueza e índices de diversidad (Figura 11, Cuadro 2), formado solo por cinco especies, en su mayoría herbáceas, en este grupo solo se encuentran dos especies de malezas nativas que son *Prunella vulgaris* y *Salvia mexicana*.

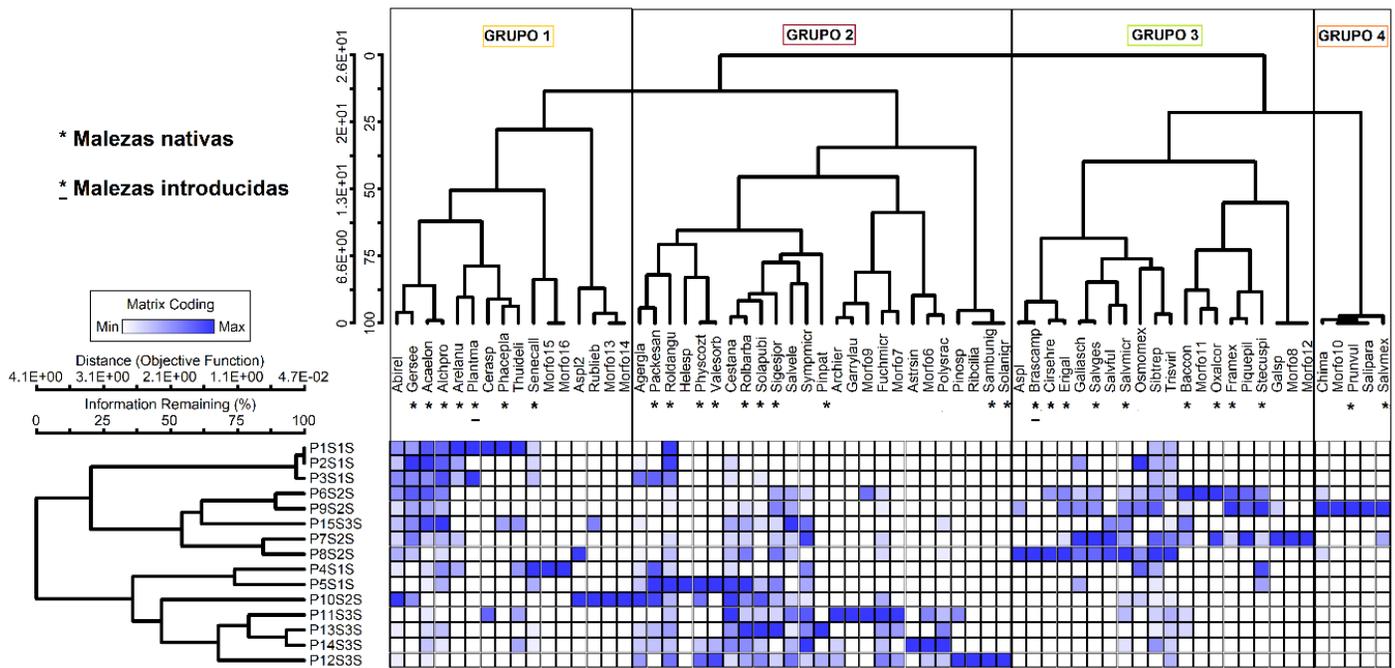


Figura 11. Grupos de especies acorde a los Valores de Importancia Relativa (VIR) en la temporada seca. Con un * debajo del nombre se identificaron las especies de malezas y con un _ las especies de malezas introducidas.

Cuadro 2. Número de especies totales de los grupos de acuerdo con su forma de crecimiento y estatus biogeográfico, para la temporada seca.

	Grupo 1 Se	Grupo 2 Se	Grupo 3 Se	Grupo 4 Se
Abundancia	945	882	809	75
Riqueza	16	25	20	5
Diversidad Shannon	2.633	2.545	2.414	1.073
Diversidad Simpson	0.923	0.912	0.889	0.562
Delta (n)	0.871 (16)	0.801 (25)	0.790 (20)	0.684 (5)
Forma de crecimiento				
Herbáceas	7	8	13	3
Arbustos	2	9	3	0
Árbol	1	4	0	1
Origen biogeográfico				
Malezas nativas	6	10	8	2
Malezas introducidas	1	0	1	0
Nativas	3	10	6	2

*La riqueza toma en cuenta los morfos. Se: seca.

6.4 Relación entre las variables ambientales y antropogénicas con los grupos de composición.

Con respecto a los Análisis de Correspondencia Canónica (CCA), para evaluar la relación entre las variables ambientales y las antropogénicas con los grupos determinados, destaca la relación entre las variables de disturbio y ambientales con los grupos dos y tres de las temporadas de lluvia y seca, que presentan los mayores valores de riqueza

de malezas nativas. Las pruebas de permutaciones de Monte Carlo de los CCA para el efecto ambiental y antropogénico mostraron una relación significativa entre las variables antropogénicas con los grupos de composición ($p < 0.05$), mientras que la relación entre las variables ambientales con los grupos de composición no se encontraron relaciones significativas (Cuadro 3).

El grupo uno de la temporada de lluvia mostró una relación positiva con la basura orgánica y el grupo uno de la temporada seca mostró una relación positiva con la materia orgánica y la tala de árboles (Figura 12 y 13). Particularmente el grupo dos (de la temporada de lluvia y seca) que presenta mayores valores de riqueza de arbustos mostró una relación positiva con la temperatura y la conductividad eléctrica (C.E) (Figura 12), y disturbios como la presencia de caminos e incendios (Figura 13). El grupo tres (de la temporada de lluvia y seca) que presenta mayor riqueza de herbáceas mostró una relación positiva con las actividades relacionadas con el incremento de los valores de apertura del dosel (FAD), la luz y la materia orgánica (M.O.) (Figura 12), así como con actividades relacionadas con el pastoreo como son la presencia de excretas y el ramoneo, y actividades de deterioro de hábitat como el deshierbe y la presencia de basura inorgánica (Figura 13). Mientras que el grupo cuatro (de la temporada de lluvia y seca) con los menores valores de riqueza y de índices de diversidad mostró una relación positiva con la apertura del dosel (FAD), la luz, la tala de árboles (deforestación), la erosión del suelo, la densidad aparente y los caminos de pastoreo (Figura 12 y 13).

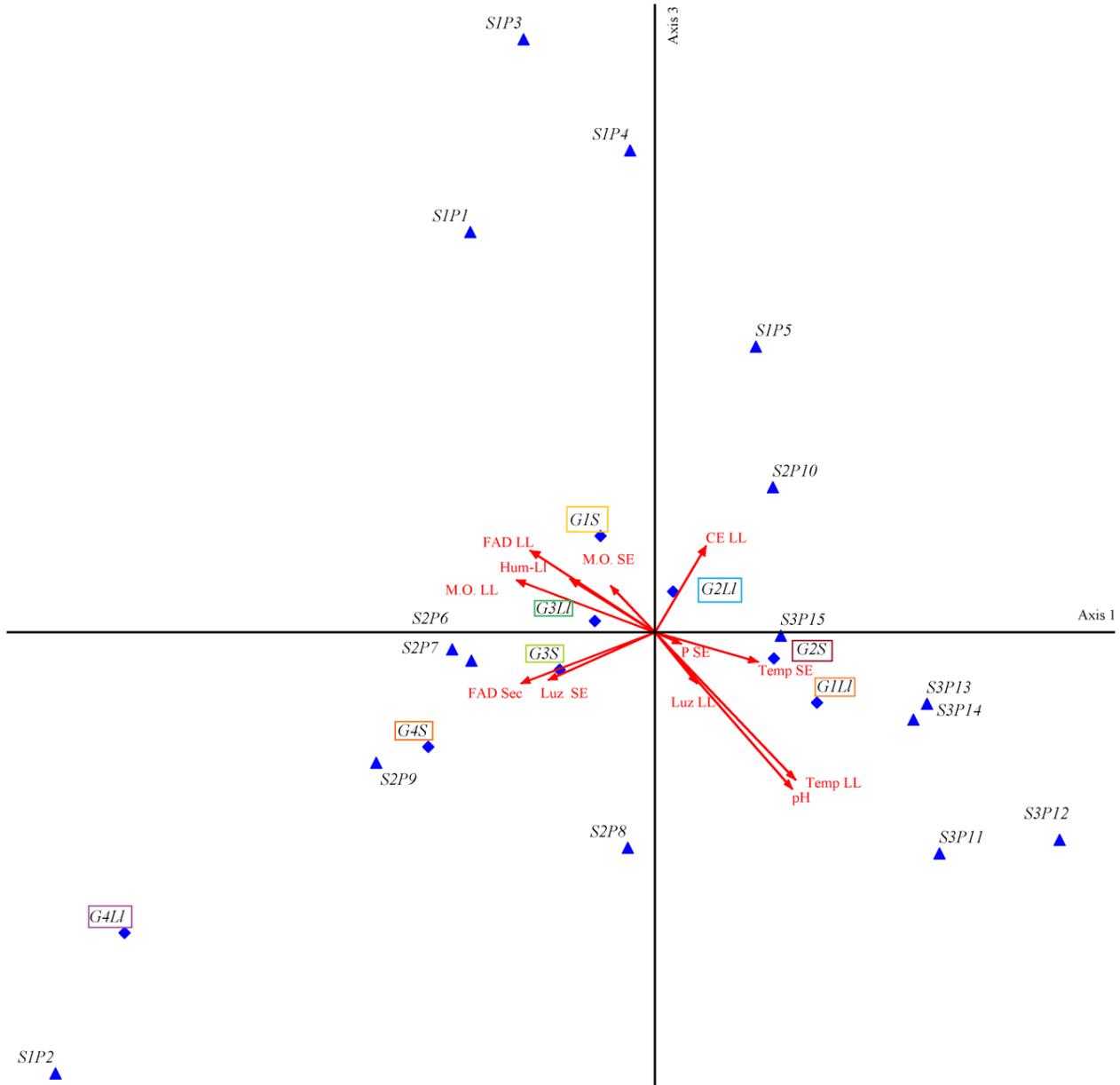


Figura 12. Análisis de Correspondencia Canónica (CCA). Relación de los grupos de especies con las variables ambientales (CE LL= conductividad eléctrica en lluvias, FAD LL= factor de apertura del dosel en lluvias, FAD SE= factor de apertura del dosel en secas, Hum LL= humedad en lluvias, Luz LL= luz en lluvias, Luz SE= luz en secas, M.O. LL= materia orgánica en lluvias, M.O. SE= materia orgánica en secas, P SE= fósforo en secas, pH= potencial de hidrógeno, Temp SE= temperatura en secas, Temp LL= temperatura en lluvias, G1LI= grupo 1 lluvias, G1S= grupo 1 secas, G2LI= grupo 2 lluvias, G2S= grupo 2 secas, G3LI= grupo 3 lluvias, G3S= grupo 3 secas, G4LI= grupo 4 lluvias, G4S= grupo 4 secas).

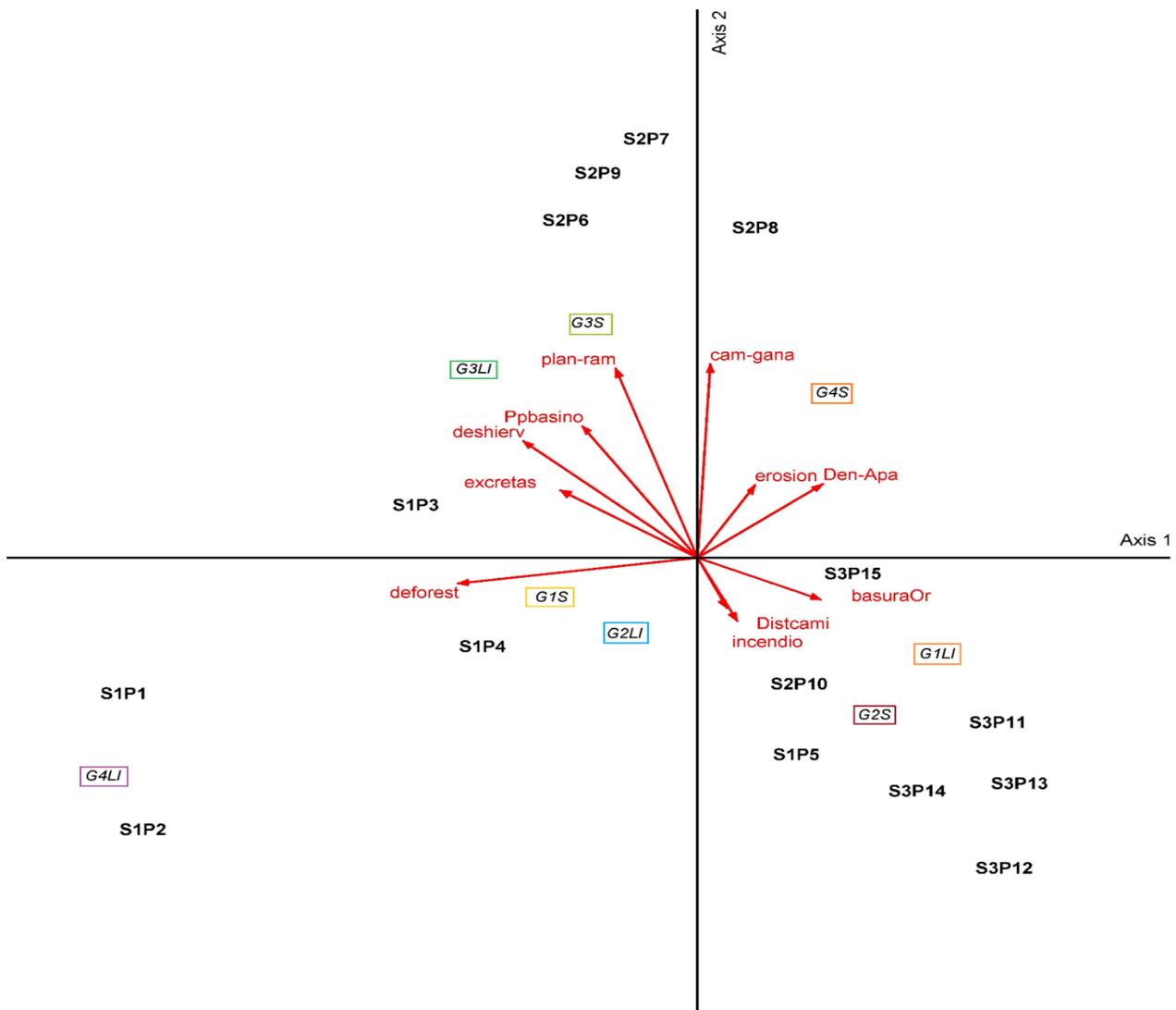


Figura 13. Análisis de Correspondencia Canónica (CCA). Relación de los grupos de especies con las variables antropogénico (basuraOr= basura orgánica, cam-gana= caminos pastoreo del ganado , deforest= deforestación por tala de árboles, Den-Apa= densidad aparente, deshierv= deshierbe, Distcami= distancia a caminos, erosion= erosión, excretas= presencia de excretas, incendio= presencia de incendios, plan-ram= ramoneo de plantas, Ppbasino=presencia basura inorgánica, G1LI= grupo 1 lluvias, G1S= grupo 1 secas, G2LI= grupo 2 lluvias, G2S= grupo 2 secas, G3LI= grupo 3 lluvias, G3S= grupo 3 secas, G4LI= grupo 4 lluvias, G4S= grupo 4 secas).

Cuadro 3. Resumen estadístico del análisis de correspondencia canónica para el efecto ambiental y antrópico.

Eje	Raíces características (Eigenvalor)	Media	Mínimo	Máximo	P
Ambiental					
1	0.174	0.167	0.126	0.176	0.3233
2	0.132	0.121	0.060	0.133	
3	0.051	0.050	0.028	0.055	
Antrópico					
1	0.148	0.115	0.066	0.230	0.047
2	0.086	0.079	0.044	0.125	
3	0.046	0.053	0.026	0.090	

6.5 Correlaciones entre los disturbios antropogénicos y las variables ambientales con la composición

Los coeficientes de correlación entre las variables de disturbios antropogénicos y ambientales con la abundancia de especies características y malezas mostraron un mayor número de relaciones significativas en la temporada de lluvia en comparación con la temporada seca. La abundancia de las especies características se relaciona de forma negativa y significativa con la altitud, la conductividad eléctrica y la basura orgánica y de forma positiva y significativa con la luz, el pH del suelo y la densidad aparente, mientras que la abundancia de las malezas (introducidas y nativas) se relaciona de forma negativa y significativa con la temperatura (Figura 14).

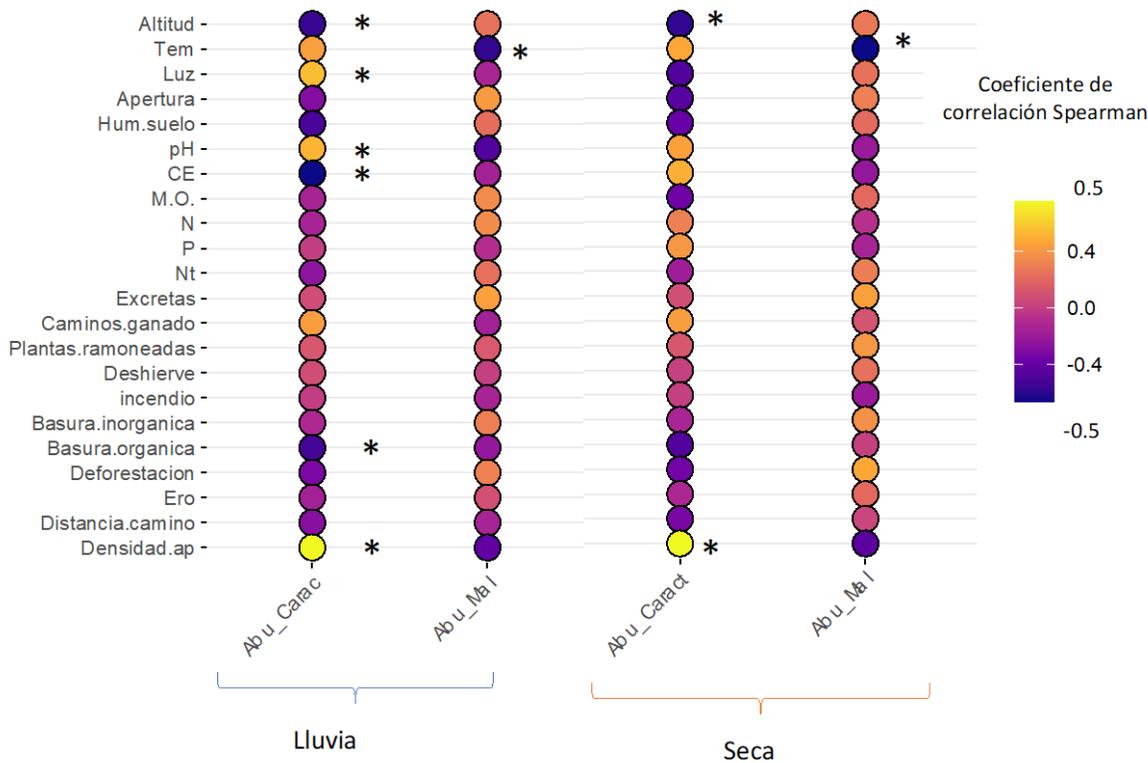


Figura 14. Coeficientes de correlación de Spearman entre la abundancia de especies características y malezas (nativas e introducidas) con las variables ambientales y de disturbios antropogénico en la temporada de seca. Los * representan relaciones significativas ($P < 0.005$)

7. Discusión

La riqueza del sotobosque total fue de 81 especies fue mayor a la encontrada por Ávila-Akerberg (2002) (9 especies) y Nava-López (2003) (17 especies) y menor a la reportada por Santibáñez-Andrade *et al.* (2015) (88 especies) en el mismo bosque, así como mayor a la registrada por Mejía- Canales *et al.* (2018) en el bosque de *Abies religiosa* del Nevado de Toluca, quienes registraron 33 especies. El ensamblaje de los bosques templados depende de factores bióticos y abióticos que varían en una escala temporal entre las lluvias y secas, y las cuales actúan como filtros que limitan y facilitan el establecimiento de las especies (Martínez-Orea *et al.*, 2020). En este bosque durante la temporada de seca se encontró una mayor riqueza de especies, en comparación con la temporada de lluvia, y especies que solamente estuvieron presentes en temporada de seca como *Brassica campestris* y *Phacelia platycarpa* las cuales están

catalogadas como malezas (Castillo-Argüero, *et al.*, 2016) y el helecho *Asplenium sp.*, especie que ha demostrado estar asociada a sitios de mayor temperatura y con actividades antropogénicas (Oseguera-Olalde, 2021). Por su parte, la abundancia fue significativamente mayor en la temporada de lluvia que en la temporada seca, con lo cual se observa la importancia de la precipitación sobre la abundancia de las especies del sotobosque como se ha observado en otros bosques templados de México (Cortés-Flores, 2010).

Del total de especies encontradas en este estudio 36 estuvieron presentes en las dos temporadas, de las cuales siete son malezas, seis son nativas y una es introducida. La presencia de especies de malezas tanto en la temporada de lluvia como en la seca probablemente se encuentra relacionado con las actividades antropogénicas. Por ejemplo, los claros creados por la posible tala de árboles (microclima, recursos, heterogeneidad, erosión) factor que ha demostrado favorecer una mayor entrada de luz y el crecimiento de malezas arbustivas y herbáceas, las cuales en otras condiciones no tendrían suficiente luz para crecer (Funk y Zachary, 2010). Esto coincide con lo encontrado por Kutnar *et al.*, (2019) donde especies herbáceas como *Viola reichenbachiana*, *Anemone nemorosa* y *Galeobdolon flavidum* aumentaron su cobertura debido al incremento de luz en el sotobosque por las perturbaciones ocurridas en el dosel superior.

Los bosques de oyamel, incluidos en los bosques templados, semi fríos, fríos, semi secos, semi húmedos en condiciones naturales generalmente suelen presentar un dosel muy denso que limita la entrada de la luz al sotobosque (Calderón de Rzedowski y Rzedowski, 2001), situación que contrasta en áreas de alta perturbación antropogénica que presentan desforestación y en los cuales la entrada de luz puede ser mayor y puede modificar diferentes variables ambientales (Ayma-Romay y Padilla-Barroso, 2009). Particularmente la relación entre el grupo uno de la temporada seca

con los mayores índices de diversidad y el grupo tres (de lluvia y seca) con mayores valores de riqueza de malezas presentan una relación positiva con las actividades de tala de árboles, deshierbe (chaponeo) y la apertura de dosel (FAD) y luz. Para Pausas y Austin (2001) los factores además de la tala, como el chaponeo pueden interactuar con las variables ambientales y modificar la riqueza y abundancia de las especies. El efecto de la luz coincide con lo encontrado anteriormente en este bosque por Santibáñez-Andrade *et al.* (2015) y Bonilla-Valencia *et al.* (2021) quienes han demostrado que la deforestación induce cambios de luz que modifican drásticamente la dinámica del sotobosque, como la riqueza de especies y promueve el establecimiento de malezas.

En el sotobosque se esperaban correlaciones significativas y positivas entre los disturbios antropogénicos con la abundancia de malezas y negativas con la abundancia de las especies características, sin embargo, la mayoría de las correlaciones no fueron significativas para las actividades antropogénicas y de forma contraria a la hipótesis se encontró una correlación positiva entre las especies características y la densidad aparente. La mayoría de las correlaciones significativas se encontraron para la abundancia de especies características en la temporada de lluvia, en las cuales destaca las relaciones positivas con el pH del suelo. El efecto positivo del pH del suelo sobre las especies características probablemente se debe a que los valores de pH del suelo de los bosques de *A. religiosa* son más bajos (5,2 a 6,4 pH) de los valores que frecuentemente se requieren para promover una alta disponibilidad de nutrientes del suelo (pH 7,0) (Härdtle *et al.*, 2004).

Así mismo, a diferencia de lo que se esperaba, la mayoría de los grupos formados por TWINSpan no se separan por temporadas, estos grupos responden de forma diferente a las variables antropogénicas y a la modificación ambiental de la luz, la temperatura y las propiedades químicas del suelo. Una condición que probablemente se debe a la

variedad de formas de crecimiento que presentan las especies de malezas y características en cada uno de los cuatro grupos formados durante la temporada seca y de lluvia, las cuales varían entre formas de crecimiento herbáceo, arbustivo y arbóreo. Para Santibáñez-Andrade (2015), y Bonilla-Valencia *et al.* (2021) la tolerancia de las especies a los disturbios antropogénicos puede ser explicada por la variedad de formas de vida y crecimiento. En este bosque también se ha encontrado una alta variedad de respuestas reproductivas entre las malezas (Castillo-Argüero *et al.*, 2016). Una situación que puede favorecer en las malezas el uso prioritario de los recursos y con ello el desplazamiento de las nativas por competencia de recursos (Castro-Diez *et al.*, 2014). Al respecto Wolkovich y Cleland (2011) han propuesto que las especies introducidas y las malezas nativas, que se comportan como invasoras, muestran una diferencia en la sincronización de la fenología y en la producción de estructuras reproductoras con respecto a las especies nativas.

Al respecto en este bosque se encontraron malezas con una forma de crecimiento herbácea, arbustivo y arbóreo. Una de las malezas presentes con altos valores de importancia en las dos temporadas es la especie arbustiva *Acaena elongata*, la cual es considerada parte de la vegetación secundaria e indicadora de perturbación; de manera que la abundancia de ésta aunado a su habilidad competitiva puede poner en riesgo el mantenimiento de la diversidad (Santibáñez *et al.*, 2015; Martínez-Camacho, *et al.*, 2018). En este bosque se presentan especies malezas herbáceas introducidas como *Plantago major* relacionada con áreas de alta perturbación antropogénica (Castillo-Argüero *et al.*, 2016) así como una maleza arbórea *Sambucus nigra*, especie introducida para América que coloniza áreas de perturbación antropogénica y se encuentra presente principalmente bajo claros de luz (Bonilla-Valencia, *et al.*, 2017).

En relación con los grupos formados, los grupos dos y tres tanto de la temporada de lluvia como la seca son los que presentan una mayor riqueza de especies de malezas y una relación directa con actividades antropogénicas; indicador que sugiere que estas especies probablemente presenten atributos que favorezcan su tolerancia a los disturbios antropogénicos. Particularmente el grupo dos (de lluvia y seca) representado por especies arbustivas mostró una relación con disturbios que alteran el suelo como la erosión, los incendios y el incremento de la conductividad eléctrica. Resultado que coincide con lo encontrado en otros bosques sometidos a incendios en donde, la conductividad eléctrica se incrementa como resultado de la liberación de iones inorgánicos de la materia orgánica quemada (Ciampa *et al.*, 2009). Así mismo la presencia de otras actividades como el pastoreo también pueden promover cambios de conductividad eléctrica. Trejo-Escareño *et al.* (2013) demostraron que la mineralización del estiércol libera altas cantidades de aniones y cationes en el suelo, que dan como resultado un incremento de la salinidad del suelo y de los valores de conductividad eléctrica.

La relación del grupo uno de seca y tres (de seca y lluvia) con los disturbios asociados al pastoreo y el deterioro del hábitat, como el deshierbe (chaponeo) y la deforestación, con la materia orgánica del suelo, coincide con lo encontrado en otros estudios. Al respecto se ha demostrado que las actividades como el deshierbe, la deforestación y el incremento de las excretas del ganado aumenta la tasa de descomposición de la materia orgánica del suelo (Pino *et al.*, 2008; Martínez-Orea *et al.*, 2019). Si bien el deshierbe (chaponeo) ha sido promovido como una práctica de manejo en los bosques templados de México, algunos autores advierten que la entrada constante de materia orgánica del suelo proveniente de especies de malezas, las cuales presentan compuestos alelopáticos en sus hojas, puede reducir el establecimiento de especies nativas (Castro-Díez *et al.*, 2012). En este bosque especies de malezas como *Sambucus nigra* con un alto aporte de hojarasca y que presentan sustancias alelopáticas han demostrado reducir el reclutamiento de especie nativas

en áreas cercanas (Pineda-Romero, 2016). Los resultados de este estudio demuestran que mayor perturbación antropogénica se relaciona con mayores valores de riqueza y abundancia de malezas. A largo plazo estos cambios probablemente pueden conducir a cambios más profundos en la disponibilidad del hábitat y promover la pérdida completa de especies características y de varios procesos en el ecosistema (Asner *et al.*, 2008)

Los grupos uno y cuatro de temporada seca y el grupo dos y cuatro de la temporada de lluvia están relacionados con las actividades que provocan el deterioro del hábitat como son la tala de árboles, la presencia de caminos ganaderos, la erosión, debido probablemente a la presencia de malezas con una historia de vida ruderal; como semillas pequeñas de fácil dispersión y formadoras de banco de semillas, lo cual favorece su dispersión y permanencia en el área de estudio (Pakeman y Eastwood, 2013; Bonilla-Valencia *et al.*, 2020). Como se muestra en algunos estudios como el de Mejía –Canales *et al.* (2018) realizado en el Parque Nacional Nevado de Toluca, en el cual encontraron que en los lugares donde el disturbio era mayor debido a los incendios y actividades como el pastoreo, la agricultura y la tala selectiva, se promovía el establecimiento de la especie tolerante a la perturbación *Alnus jorullensis* (Agramont, *et al.*, 2012).

8. Conclusiones

- La riqueza total (81 especies) fue mayor a la reportada en estudios previos.
- Se encontró una mayor abundancia de especies en la temporada de lluvia que en la seca.
- Los cuatro grupos determinados mostraron un patrón directamente relacionado con los disturbios antropogénicos. En todos los grupos se encontraron especies de malezas nativas y/o introducidas, probablemente por el efecto que tienen los disturbios antropogénicos sobre las variables ambientales.
- En los grupos con mayor abundancia de malezas herbáceas se encontró una asociación con las actividades relacionadas con el deshierbe y el pastoreo.
- Los grupos con mayor abundancia de malezas arbustivas mostraron una relación con los incendios y la conductividad eléctrica, probablemente por el incremento de la liberación de iones inorgánicos de la materia orgánica quemada.
- Actividades como la tala y el deshierbe ocasionado por el chaponeo, cuyo producto genera un aumento en el depósito vegetal, probablemente modifican la tasa de descomposición de la materia orgánica y alteran respuestas de las especies que conforman los grupos determinados.
- Se demuestra que el chaponeo no favorece el establecimiento de especies características por lo que se recomiendan acciones futuras para regular estas prácticas y promover estrategias de restauración y manejo que favorezcan el establecimiento de especies características, así como acciones que reduzcan el impacto del pastoreo y la tala.

9. Referencias

- Agramont, A. R. E., Maass, S. F., Bernal, G. N., Hernández, J. I. V., Fredericksen, T. S. (2012). Effect of human disturbance on the structure and regeneration of forests in the Nevado de Toluca National Park, Mexico. *Journal of Forestry Research*, 23 (1): 39-44.
- Almeida-Leñero, L., Nava, M., Ramos, A., Espinosa, M., Ordoñez, M. de J., Jujnovsky, J. (2007). Servicios Ecosistémicos en la cuenca del río Magdalena, Distrito Federal, México. *Gaceta Ecológica del Instituto Nacional de Ecología, SEMARNAT Número especial*, núm 84-85 pp. 53-64.
- Almeida Leñero L., Carmona Jiménez, J., Cantoral Uriza, E.A. 2012. Historia natural y cultural de la cuenca del río Magdalena. La prensa de Ciencias, UNAM, México. 452 pp.
- Asner, G. P., Knapp, D. E., Kennedy-Bowdoin, T., Jones, M. O., Martin, R. E., Boardman, J., Hughes, R. F. (2008). Invasive species detection in Hawaiian rainforests using airborne imaging spectroscopy and LiDAR. *Remote sensing of Environment*, 112(5): 1942-1955.
- Ávila-Akerberg, 2002 La vegetación de la cuenca alta del río Magdalena: un enfoque florístico, fitosociológico y estructural. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, Ciudad de México, 86 pp
- Ávila-Bello C., López-Mata L. (2001). Distribución y análisis estructural de *Abies hickelii* (Flous et Gausson) en México. *Interciencia*, 26: 244-251.
- Ayma-Romay, A. I., Padilla-Barroso, E. (2009). Efecto de la tala de *Podocarpus glomeratus* (Podocarpaceae) sobre la estructura de un bosque de neblina en los Andes (Cochabamba, Bolivia). *Revista peruana de biología*, 16(1): 73-79.
- Bates, R.G. (1964). *Determination of pH: theory and practice*. John Wiley, New York, NY, USA.
- Bonilla-Valencia, L., Castillo-Argüero, S., Martínez-Orea, Y. (2017). Fenología reproductiva de *Sambucus nigra* subsp. *canadensis* en el bosque templado de *Abies religiosa* de la cuenca del río Magdalena DF México. *Botanical Sciences*, 95 (1): 23-35.
- Bonilla-Valencia, L., Espinosa-García, F. J., González, E. J., Lindig-Cisneros, R., Martínez-Orea, Y., Vega-Peña, E. V., Castillo-Argüero, S. (2020). Functional indicators to explain

the anthropic effects on community plant composition changes: The case of a temperate forest in Mexico. *Ecological Indicators*, 116: 106515.

Bonilla-Valencia, L., Castillo-Argüero, S., Martínez-Orea, Y., García, F. J. E., Lindig-Cisneros, R., Álvarez-Añorve, M. Y., Avila-Cabadilla, L. D. (2021). Predictions of the community assemblage in a temperate forest through indicators that evaluate the anthropogenic disturbance effect on natural regeneration. *Flora*, 275: 151764.

Bremner, J.M. (1965). Total nitrogen. En: Black, C.A. (eds.). *Methods of soil analysis*. vol. 2. American Society of Agricultural, USA. pp. 1149–1178.

Calderón de Rzedowski, G., Rzedowski, J., (2001). Flora Fanerogámica del Valle de México. pp. 738. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Michoacán, MX.

Canham, C.D., J.S. Denslow, W.J. Platt, J.R. Runkle, T.A Spies, P.S. Blanco. (1990). Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 20 (5): 620-631.

Castillo-Argüero, S. C., Orea, Y. M., Romero, M. A. R. (Eds.). (2016). *Las malezas de la cuenca del río Magdalena, Ciudad de México*. Universidad Nacional Autónoma de México.

Castro-Díez, P., Godoy, O., Alonso, A., Gallardo, A., Saldaña, A. (2014). What explains variation in the impacts of exotic plant invasions on the nitrogen cycle? A meta-analysis. *Ecology letters*, 17(1): 1-12.

Castro-Díez, P., Fierro-Brunnenmeister, N., González-Muñoz, N., Gallardo, A. 2012. Effects of exotic and native tree leaf litter on soil properties of two contrasting sites in the Iberian Peninsula. *Plant and Soil*, 350(1): 179-191

Catford, J. A., Daehler, C. C., Murphy, H. T., Sheppard, A. W., Hardesty, B. D., Westcott, D. A., Hulme, P. E. (2012). The intermediate disturbance hypothesis and plant invasions: Implications for species richness and management. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14(3): 231-241.

- Challenger, A., Dirzo, R. (2009). Factores de cambio y estado de la biodiversidad. En: Capital Natural de México. Vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio, pp. 37-73, México: CONABIO.
- Ciampa, A., Benedetti, A., Sequi, P., Valentini, M. (2009). Effects of a fire event on the soil organic matter of a pine forest and a pasture. *Agrochimica*, 53(1): 41-55.
- Collins, S. L., Glenn, S. M., Gibson, D. J. (1995). Experimental analysis of intermediate disturbance and initial floristic composition: decoupling cause and effect. *Ecology*, 76(2): 486-492.
- Connell, J. H. (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199(4335), 1302-1310.
- Cortés-Flores, J. (2010). Fenología reproductiva y síndromes de dispersión en la flora de un bosque templado de Michoacán, México. *Tesis de Maestría*. Centro de Investigaciones en Ecosistemas. Universidad Nacional Autónoma de México. Michoacán, Morelia. 78 pp.
- Espinosa, F. J, and Sarukhán, J. (1997). Manual de malezas del valle de México: claves, descripciones e ilustraciones. Universidad nacional Autónoma de México, Fondo de Cultura Económica, Ciudad de México, MX.
- Fortanelli-Martínez, J., García-Pérez, J., Castillo-Lara, P. (2014). Estructura y composición de la vegetación del bosque de niebla de Copalillos, San Luis Potosí, México. *Acta botánica mexicana*, (106): 161-186.
- Funk, J. L., Zachary, V. A. (2010). Physiological responses to short-term water and light stress in native and invasive plant species in southern California. *Biological Invasions*, 12(6): 1685-1694.
- Frazer, G.W., Canham, C.D., Lertzman, K.P., (1999). Gap Light Analyzer (GLA), version 2.00: Image processing software to analyze true-colour, hemispherical canopy photographs. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 81 (1): 191–219.
- Galicia, L., Chávez-Vergara, B. M., Kolb, M., Jasso-Flores, R. I., Rodríguez-Bustos, L. A., Solís, L. E., Villanueva, A. (2018). Perspectivas del enfoque socioecológico en la

conservación, el aprovechamiento y pago de servicios ambientales de los bosques templados de México. *Madera y bosques*, 24(2): 1-2

González Zuarth, C. A., Vallarino, A., Pérez Jiménez, J. C. (2014). Bioindicadores. ECOSUR.

Disponible en <http://www.librosoa.unam.mx/handle/123456789/1949>

Graciano-Ávila, G., Aguirre-Calderón, Ó. A., Alanís-Rodríguez, E., Lujan-Soto, J. E. (2017).

Composición, estructura y diversidad de especies arbóreas en un bosque templado del Noroeste de México. *Ecosistemas y recursos agropecuarios*, 4(12), 535-542.

Härdtle W, von Oheimb G, Friedel A, Meyer H, Westphal C., 2004. Relationship between

pH-values and nutrient availability in forest soils—the consequences for the use of ecograms in forest ecology. *Flora*, 199 (2): 134–142.

Hervé, M., Hervé, M. M. (2020). Package 'RVAideMemoire'. See <https://CRAN.R-project.org/package=RVAideMemoire>.

<https://CRAN.R-project.org/package=RVAideMemoire>.

Hill, M.O. (1979). TWINSPLAN. A Fortran program for arranging multivariate data in an

ordered two-way table by classification of the individuals and attributes. Cornell University, Ithaca, NY.

Hooper, P. R., Binger, G. B., Lees, K. R. (2002). Ages of the Steens and Columbia River flood

basalts and their relationship to extension-related calc-alkalic volcanism in eastern Oregon. *Geological Society of America Bulletin*, 114(1): 43-50.

Huston, M. (1979). A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist*, 113

(1): 81-101.

Jackson, M.L. (1982). *Análisis químicos de suelos*. Ediciones Omega S.A., Barcelona

España. pp. 190-232.

Jujnovsky, J., Almeida-Leñero, L., Bojorge-García, M., Monges, Y. L., Cantoral-Uriza, E.,

Mazari-Hiriart, M. (2010). Servicios Ecosistémicos hidrológicos: calidad y cantidad del agua en el río Magdalena, Ciudad de México. *Hidrobiológica*, 20(2): 113-126.

Kutnar, L., Nagel, T. A., Kermavnar, J. (2019). Effects of disturbance on understory

vegetation across slovenian forest ecosystems. *Forests*, 10 (11): 1048.

- Li, X., Piao, S., Wang, K., Wang, X., Wang, T., Ciais, P., Peñuelas, J. (2020). Temporal trade-off between gymnosperm resistance and resilience increases forest sensitivity to extreme drought. *Nature Ecology & Evolution*, 4(8): 1075-1083.
- Magurran, A. E. (1988). *Ecological diversity and its measurement*. Princeton university press.
- Martella, M. B., Trumper, E. V., Bellis, L. M., Renison, D., Giordano, P. F., Bazzano, G., Gleiser, R. M. (2012). Manual de Ecología. Evaluación de la biodiversidad. *Reduca (Biología)*, 5(1): 1-19
- Martínez-Camacho, Y. D., Castillo-Argüero, S., Martínez-Orea, Y., Sánchez-Coronado, M. E. (2018). Ecofisiología de la germinación de *Acaena elongata* (Rosaceae), una especie indicadora de perturbación de un bosque templado, al sur de la Ciudad de México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 89(3): 806-814.
- Martínez Orea, Y., Castillo-Argüero, S., Orozco-Segovia, A., Zavala-Hurtado, J. A., Bonilla-Valencia, L. (2019). Safe microsites for *Symphoricarpos microphyllus* (Caprifoliaceae) germination, a shrub species with seed dormancy. *Acta botánica mexicana*, (126): 1-12.
- Martínez-Orea, Y., Bonilla-Valencia, L., Vázquez-Santos, Y., Romero-Romero, M. A., Solís-Oberg, S., Santibáñez-Andrade, G., Castillo-Argüero, S. (2020). Grupos funcionales en la dinámica del banco de semillas en un bosque templado de la Ciudad de México, México. *Botanical Sciences*, 98(3): 487-499.
- McCune, B, Mefford MJ. (2006). PC-ORD. multivariate analysis of ecological data. Version 5.10. Gleneden Beach, Oregon EUA: MJM Software.
- Mejía Canales, A., Franco-Maass, S., Endara Agramont, A. R., Ávila Akerberg, V. (2018). Caracterización del sotobosque en bosques densos de pino y oyamel en el Nevado de Toluca, México. *Madera y bosques*, 24(3).
- Merino, L., Martínez, A. E. (2014). *A vuelo de pájaro: las condiciones de las comunidades con bosques templados en México*. Mexico City, Mexico: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO).

- Mora-Donjuán, C. A., Alanís-Rodríguez, E. (2016). Resiliencia de bosques de pino–encino en América: Una visión global del estado actual. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, 13(33): 01-02.
- Nava- López, M. (2003). Los bosques de la cuenca alta del Rio Magdalena, D.F., Mexico : un estudio de vegetacion y fitodiversidad Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, Ciudad de México, 64 pp
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'hara, R. B., Wagner, H. (2015). *vegan: community ecology package*. 2019. *R package version*, 2(10).
- Olsen, O., R.V.Cole, F.S. Watanabe, C.A. Dean. (1954). Estimation of available phosphorus in soil by extraction with sodium bicarbonate. U. S. Dept. Agr. Circ. USA. 939–943 pp.
- Oseguera-Olalde, 2021. Efecto del disturbio antropogénico sobre la composición, riqueza y abundancia de helechos de la Cuenca del Río Magdalena, CD.MX.Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, Ciudad de México, 94 pp
- Pakeman, R.J., Eastwood, A. (2013). Shifts in functional traits and functional diversity between vegetation and seed bank. *J. Veg. Sci.* 24 (5): 865–876.
- Pausas, J. G., Austin, M. P. (2001). Patterns of plant species richness in relation to different environments: an appraisal. *Journal of Vegetation Science*, 12 (2): 153-166.
- Pineda-Romero, C. 2016. Fenología y producción de terpenos de *Sambucus nigra*, en la Cuenca del río Magdalen. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, Ciudad de México, 66 pp.
- Pino, A. D., Repetto, C., Mori, C., Perdomo, C. (2008). Patrones de descomposición de estiércoles en el suelo. *Terra Latinoamericana*, 26(1): 43-52.
- R Development Core Team, (2018). *A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Reynolds, S.G. (1970). The gravimetric method of soil moisture determination, I: A study of equipment and methodological problems. *Hydrology*: 11:258–273.

- Richardson, D.M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M.G., Panetta, F.D., West, C.J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Divers. Distrib.* 6 (2): 93–107.
- Ruiz-Jiménez, C. A., Téllez-Valdés, O., Luna-Vega, I. (2012). Clasificación de los bosques mesófilos de montaña de México: afinidades de la flora. *Revista mexicana de biodiversidad*, 83(4): 1110-1144.
- Rzedowski, J. (1978). *Vegetación de México*. Limusa, México, D. F. 432 p.
- Sánchez-González, A., López-Mata, L., Granados-Sánchez, D. (2005). Semejanza florística entre los bosques de *Abies religiosa* (HBK) Cham. & Schltld. de la Faja Volcánica Transmexicana. *Investigaciones geográficas*, (56): 62-76.
- Santiago-Pérez, A. L., Ayón Escobedo, A., Rosas-Espinoza, V. C., Rodríguez Zaragoza, F. A., Toledo González, S. L. (2014). Estructura del bosque templado de galería en la sierra de Quila, Jalisco. *Revista mexicana de ciencias forestales*, 5(24): 144-159.
- Santibañez-Andrade, G., Castillo-Argüero, S., Martínez-Orea, Y. (2015). Evaluación del estado de conservación de la vegetación de los bosques de una cuenca heterogénea del Valle de México. *Bosque (Valdivia)*, 36 (2): 299-313.
- Sousa, W.P. (1984). The role of Disturbance in natural communities. *Annual review of ecology and Systematics*. 15: 353-391.
- Ramírez Orellana, G. S. (2020). *Regeneración y sucesión vegetal post-quema en el páramo del cerro Atacazo, Pichincha, Ecuador* (Bachelor's thesis, Quito: UCE).
- Thakur, D., Chawla, A. (2019). Functional diversity along elevational gradients in the high altitude vegetation of the western Himalaya. *Biodiversity and Conservation*, 28(8): 1977-1996.
- Trejo-Escareño, H. I., Salazar-Sosa, E., López-Martínez, J. D., Vázquez-Vázquez, C. (2013). Impacto del estiércol bovino en el suelo y producción de forraje de maíz. *Revista mexicana de ciencias agrícolas*, 4(5): 727-738.
- Vega, E., Peters, E. (2003). Conceptos generales sobre el disturbio y sus efectos en los ecosistemas. *Conservación de ecosistemas templados de montaña de México*.

- Velázquez, A., A. M. Cleef. (1993). The plant communities of the volcanoes "Tlaloc" and "Pelado", Mexico. *Phytocoenología*, 22: 145-191.
- Valdés, T. V., Cano-Santana, Z. (2005). *Ecología y medio ambiente*. Pearson Educación
- Vibrans, H. (2015). Malezas de México. Retrieved January 12, 2018, de Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Ciudad de México, México. <<http://www.conabio.gob.mx/malezasdemexico/2inicio/home-malezas-mexico.htm>>.
- Villarreal, D., Branch, L. C., Machicote, M., Hierro, J. L. (2020). Riqueza de especies en un gradiente de herbivoría de vizcachas (*Lagostomus maximus* Hollister). *Semiárida*, 12(1): 41-54.
- Walkley, A.I., Black, A. (1934). An examination of the Degtjareff method for determining soil organic matter, and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil Science*, 34: 29–38.
- Wolkovich, E. M., Cleland, E. E. (2011). The phenology of plant invasions: a community ecology perspective. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9 (5): 287-294.

10. Anexos

Listado de especies en el sotobosque del bosque de *Abies religiosa* de la Cuenca del río Magdalena, CDMX.

Temporada	Código	Id-Especie	Distribución Biogeográfica	Origen	Maleza
Lluvia	Morfo1	#10	NA	NA	NA
Lluvia	Morfo2	#12	NA	NA	NA
Lluvia	Morfo3	#3	NA	NA	NA
Lluvia	Morfo4	#43	NA	NA	NA
Lluvia	Morfo5	#8	NA	NA	NA
Lluvia/Seca	Abirel	<i>Abies religiosa</i>	Restringida a México	Nativa	No
Lluvia/Seca	Acaelon	<i>Acaena elongata</i>	Mesoamericana	Nativa	Sí
Lluvia/Seca	Agergla	<i>Ageratina glabrata</i>	Restringida a México	Nativa	No
Lluvia	Agerore	<i>Ageratina oreithales</i>	Restringida a México	Nativa	Sí
Lluvia/Seca	Alchpro	<i>Alchemilla procumbens</i>	Mesoamericana	Nativa	Sí
Lluvia/Seca	Archier	<i>Archibaccharis hieracioides</i>	Restringida a México	Nativa	No
Seca	Arelanu	<i>Arenaria lanuginosa</i>	Americana	Nativa	Sí
Seca	Aspl	<i>Asplenium</i>	NA	NA	NA
Seca	Aspl2	<i>Asplenium 2</i>	NA	NA	NA
Lluvia/Seca	Astrsin	<i>Astrolepis sinuata</i>	Americana	Nativa	No
Lluvia	Avefat	<i>Avena fatua</i>	Cosmopolita	Introducida	Sí
Seca	Baccon	<i>Baccharis conferta</i>	Restringida a México	Nativa	Sí
Lluvia	Bacpter	<i>Baccharis pteronioides</i>	Neártica	Nativa	Sí

Lluvia	Bidanth	<i>Bidens anthemoides</i>	Restringida a México	Nativa	Sí
Seca	Brascamp	<i>Brassica campestris</i>	Cosmopolita	Introducida	Sí
Seca	Cerasp	<i>Cerastium sp</i>	NA	NA	NA
Lluvia/Seca	Cestana	<i>Cestrum anagyris</i>	Mesoamericana	Nativa	No
Seca	Chima	<i>Chimaphila umbellata</i>	Cosmopolita	Nativa	No
Lluvia/Seca	Cirsehe	<i>Cirsium ehrenbergii</i>	Restringida a México	Nativa	Sí
Lluvia	Drymsp	<i>Drymaria sp</i>	NA	Nativa	NA
Lluvia/Seca	Erigal	<i>Erigeron galeottii</i>	Restringida a México	Nativa	Sí
Lluvia/Seca	Framex	<i>Fragaria mexicana</i>	Restringida a México	Nativa	Sí
Lluvia/Seca	Fuchmicr	<i>Fuchsia microphylla</i>	NA	Nativa	No
Lluvia/Seca	Galiasch	<i>Galium aschenbornii</i>	Mesoamericana	Nativa	No
Seca	Galsp	<i>Galium sp</i>	Cosmopolita	NA	NA
Seca	Garrylau	<i>Garrya laurifolia</i>	Restringida a México	Nativa	No
Lluvia/Seca	Gersee	<i>Geranium seemannii</i>	Mesoamericana	Nativa	Sí
Lluvia	Hackmex	<i>Hackelia mexicana</i>	Mesoamericana	Nativa	No
Seca	Helesp	<i>Helecho</i>	NA	NA	NA
Lluvia	Irediff	<i>Iresine diffusa</i>	Americana	Nativa	Sí
Lluvia	Lupiglab	<i>Lupinus glabratus</i>	Restringida a México	Nativa	No
Seca	Morfo6	<i>Morfo 1 Hele</i>	NA	NA	NA
Seca	Morfo7	<i>morfo 1 tania</i>	NA	NA	NA
Seca	Morfo8	<i>Morfo 10 Cupea</i>	NA	NA	NA
Seca	Morfo9	<i>morfo 2 tania</i>	NA	NA	NA

Seca	Morfo10	Morfo 7	NA	NA	NA
Seca	Morfo11	Morfo 8	NA	NA	NA
Seca	Morfo12	Morfo 9	NA	NA	NA
Lluvia/Seca	Osmomex	<i>Osmorhiza mexicana</i>	Neotropical	Nativa	No
Lluvia/Seca	Oxalcor	<i>Oxalis corniculata</i>	Cosmopolita	Nativa	Sí
Lluvia/Seca	Packesan	<i>Packera sanguisorbae</i>	Restringida a México	Nativa	Sí
Lluvia	Parthyst	<i>Parthenium hysterophorus</i>	Americana	Nativa	Sí
Seca	Phacepla	<i>Phacelia platycarpa</i>	Mesoamericana	Nativa	Sí
Lluvia/Seca	Physcozt	<i>Physalis coztomatl</i>	Restringida a México	Nativa	No
Seca	Pinosp	<i>Pino sp</i>	NA	NA	NA
Lluvia	Pinmont	<i>Pinus montezumae</i>	Mesoamericana	Nativa	Sí
Seca	Pinpat	<i>Pinus patula</i>	Pantropical	Nativa	Sí
Seca	Piquepilo	<i>Piqueria pilosa</i>	Restringida a México	Nativa	No
Lluvia/Seca	Plantma	<i>Plantago major</i>	Americana	Introducida	Sí
Lluvia/Seca	Polysrach	<i>Polystichum rachichlaena</i>	Mesoamericana	Nativa	No
Lluvia/Seca	Prunvul	<i>Prunella vulgaris</i>	Cosmopolita	Nativa	Sí
Seca	Ribcilia	<i>Ribes ciliatum</i>	Mesoamericana	Nativa	No
Lluvia/Seca	Roldangu	<i>Roldana angulifolia</i>	Restringida a México	Nativa	Sí
Lluvia/Seca	Rolbarba	<i>Roldana barba-johannis</i>	Mesoamericana	Nativa	Sí
Seca	Rublieb	<i>Rubus liebmanni</i>	Restringida a México	Nativa	No
Seca	Salipara	<i>Salix paradoxa</i>	Restringida a México	Nativa	No
Lluvia/Seca	Salvele	<i>Salvia elegans</i>	Restringida a México	Nativa	No

Lluvia/Seca	Salvful	<i>Salvia fulgens</i>	Mesoamericana	Nativa	No
Lluvia/Seca	Salvges	<i>Salvia gesneriifolia</i>	Restringida a México	Nativa	Sí
Seca	Salvmex	<i>Salvia mexicana</i>	Restringida a México	Nativa	Sí
Lluvia/Seca	Salvmicro	<i>Salvia microphylla</i>	Neártica	Nativa	Sí
Lluvia/Seca	Sambunig	<i>Sambucus nigra var. canadensis</i>	Pantropical	Nativa	Sí
Lluvia/Seca	Senecall	<i>Senecio callosus</i>	Mesoamericana	Nativa	Sí
Lluvia/Seca	Sibtrep	<i>Sibthorpia repens</i>	Neotropical	Nativa	No
Lluvia/Seca	Sigesjoru	<i>Sigesbeckia jorullensis</i>	Neotropical	Nativa	Sí
Lluvia/Seca	Solanigre	<i>Solanum nigrescens</i>	Neotropical	Nativa	Sí
Lluvia/Seca	Solapubi	<i>Solanum pubigerum</i>	Mesoamericana	Nativa	Sí
Seca	Morfo13	Sp 2	NA	NA	NA
Seca	Morfo14	Sp 3	NA	NA	NA
Seca	Morfo15	Sp 4	NA	NA	NA
Seca	Morfo16	Sp 6	NA	NA	NA
Lluvia/Seca	Stecuspi	<i>Stellaria cuspidata</i>	Americana	Nativa	Sí
Lluvia/Seca	Sympmicro	<i>Symphoricarpos microphyllus</i>	Americana	Nativa	No
Lluvia/Seca	Thuideli	<i>Thuidium delicatulum</i>	Cosmopolita	Nativa	No
Lluvia/Seca	Trisvirle	<i>Trisetum virletii</i>	Restringida a México	Nativa	No
Seca	Valesorbi	<i>Valeriana sorbifolia</i>	Americana	Nativa	Sí