



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

**INSTITUCION DE ENSEÑANZA E INVESTIGACION EN CIENCIAS
AGRÍCOLAS**

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO FORESTAL

Migración de *Abies religiosa* en gradientes altitudinales en el Cerro Tláloc

PATRICIA FLORES NIEVES

T E S I S

**PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:**

DOCTORA EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MEXICO

2015

La presente tesis titulada: "**Migración de *Abies religiosa* en gradientes altitudinales en el Cerro Tláloc**", realizada por la alumna: **Patricia Flores Nieves**, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

**DOCTORA EN CIENCIAS
FORESTALES**

CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO



DR. MIGUEL ÁNGEL LÓPEZ LÓPEZ

ASESOR



DRA. MARÍA DE LOURDES DE LA ISLA SERRANO

ASESOR



DR. MARCOS JIMÉNEZ CASAS

ASESOR



DR. DIONICIO ALVARADO ROSALES

ASESOR



DR. HUGO RAMÍREZ MALDONADO

MIGRACIÓN DE *Abies religiosa* EN GRADIENTES ALTITUDINALES

Patricia Flores Nieves, Dra

Colegio de Postgraduados, 2015.

RESUMEN

Como consecuencia del cambio climático global específicamente en el Valle de México, se presume que muchas especies vegetales especialmente aquellas con requerimientos ambientales restringidos, como *Abies religiosa* (H.B.K.) Schl. et Cham. (oyamel), experimentan movimientos espaciales hacia sitios más elevados y fríos. El presente estudio busca detectar cambios en el ecosistema de oyamel, indicativos de la existencia de migración de esta especie hacia sitios más elevados. Se establecieron tres gradientes altitudinales en un bosque de oyamel y se dividieron en tres niveles (inferior, medio y superior). En cada nivel se establecieron tres sitios de muestreo de 0.1 ha, donde se evaluó la estructura diamétrica y la regeneración de los árboles. Se realizaron pruebas de Kruskal-Wallis, Mann-Whitney, análisis de varianza, análisis de componentes principales y análisis de grupos (cluster). En las coníferas se evaluó condición de copa para determinar estadísticas descriptivas, correr pruebas de Kruskal-Wallis, análisis de varianza y hacer comparaciones entre niveles altitudinales. La mayoría de las variables relacionadas con la estructura de los rodales fueron afectadas por la altitud. El análisis de grupos mostró que los sitios forman grupos asociados al nivel altitudinal y al gradiente. La distribución de frecuencias por categoría diamétrica presentó mejor ajuste a un modelo exponencial negativo (Liocourt) en el nivel superior ($R^2=0.9434$), que en los niveles medio ($R^2=0.8814$) e inferior ($R^2=0.7742$). Los árboles dominantes se encuentran en la parte superior de los tres gradientes y los suprimidos se concentran en la parte inferior. La proporción de copa viva y densidad de copa muestran valores altos para el nivel inferior, contrariamente a los valores de transparencia y muerte regresiva. La estructura del bosque de oyamel en el nivel altitudinal inferior se está desviando de la estructura típica de un bosque incoetáneo. En la parte inferior hubo más plántulas de oyamel, pero en la parte superior se encontró más brinzales y latizales. Esto coincide con la hipótesis de migración de especies por el cambio climático global.

Palabras clave: cambio climático global, estructura arbórea, regeneración arbórea, condición de copa.

MIGRATION OF *Abies religiosa* ALONG ELEVATIONAL GRADIENTS

Patricia Flores Nieves, Dra

Colegio de Postgraduados, 2015.

ABSTRACT

As a result of global climate change specifically in the Valley of Mexico, many plant species especially those having specific environmental requirements such as *Abies religiosa* (H.B.K.) Schl. et Cham. (fir), presumably have experienced spatial movements toward higher and cooler sites. This study aims to detect changes in the fir ecosystem, indicative of migration of this species toward higher elevations. Three elevational gradients were established in a sacred fir forest and were divided into three levels (lower, middle and upper). At each level three 0.1-ha sampling sites were set where diameter structure and regeneration of the tree species were evaluated. Kruskal-Wallis, Mann-Whitney, analysis of variance, principal component and cluster analysis test were carried out. Crown-condition-related variables were also evaluated on all conifer trees within the sites in order to determine descriptive statistics and run Kruskal-Wallis tests as well as analyses of variance to make comparisons among elevations. Most variables related to stand structure were affected by elevation. Cluster analysis showed that sites form groups associated with elevation and gradients. The frequency distribution of diameter classes showed a better fit to a negative exponential model (Liocourt) at the highest elevation ($R^2=0.9434$), than at the middle ($R^2=0.8814$) and lower ones ($R^2=0.7742$). Dominant trees locate at the highest elevation of all three gradients and the suppressed ones concentrate at the lowest sites. Live crown ratio and crown density show high values for the lowest sites, while foliage transparency and crown dieback display low values in such sites. The structure of the sacred fir forest is deviating from the typical structure of an uneven-aged forest. Although more fir seedlings were found at the lowest elevation, more saplings were found at the highest altitude. This is consistent with the hypothesis of migration of species due to global climate change.

Key words: global climate change, tree-stand structure, tree regeneration, crown condition.

Agradecimientos

Al Colegio de Postgraduados (campus Montecillo) por la oportunidad de realizar mis estudios de Doctorado y en especial al programa en Ciencias Forestales.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada para realizar mis estudios de posgrado.

A los integrantes de mi consejo académico:

En especial a mi consejero al Dr. Miguel Ángel López López, por su orientación y paciencia en el transcurso del presente trabajo (agradecida por todas las oportunidades académicas que me brindo en esta etapa).

Dra. María de Lourdes de la Isla Serrano y al Dr. Marcos Jiménez Casas, por su tiempo, observaciones y por su noble interés en mejorar el presente trabajo.

Dr. Dionicio Alvarado Rosales por sus atinadas sugerencias, observaciones y puntos de vista.

Al Dr. Hugo Ramírez Maldonado, por formar parte de mi consejo académico.

Al Dr. Gregorio Ángeles Pérez por aceptar ser mi sinodal, mis respetos por los trabajos de investigación que realiza.

Al Dr. Martín Pérez Camacho por su valioso tiempo y observaciones en el presente trabajo.

A todos los seres que conocí en esta etapa que concluye, gracias por el aprendizaje.

Muy en especial a mis queridos amig@s, que su camino este lleno de luz y bendiciones...Mil Gracias.

A mis padres seres que admiro, en mi corazón por siempre.

A mis queridos hermanos y sus pequeños seres, gracias por los instantes mágicos de cada día...

A ustedes con respeto, admiración y cariño...Pat

*Los magos no sufren ante una pérdida porque solo lo irreal puede perderse. Aunque perdamos
todo, lo real seguirá existiendo...*

*En medio de los escombros de la devastación y el desastre hay tesoros ocultos. Cuando busques
entre las cenizas, mira bien (D. Chopra).*

CONTENIDO

RESUMEN	iii
ABSTRACT.....	iv
CAPÍTULO I	1
INTRODUCCIÓN GENERAL	1
OBJETIVOS	7
OBJETIVO GENERAL	7
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	7
HIPÓTESIS.....	7
CAPITULO II.....	8
ESTRUCTURA Y REGENERACIÓN DE UN BOSQUE DE <i>Abies religiosa</i> EN GRADIENTES ALTITUDINALES.....	8
2. 1 RESUMEN.....	8
2.2 ABSTRACT	9
2. 3 INTRODUCCIÓN.....	10
2.4.1 Área de estudio.....	11
2.4.2 Diseño experimental.....	12
2.4.3 Análisis estadístico.....	13
2.5 RESULTADOS	13
2.6 DISCUSIÓN	21
2.7 CONCLUSIONES.....	26
CAPÍTULO III.....	27
CONDICIÓN DE COPA DE OYAMEL Y PINO EN GRADIENTES ALTITUDINALES	27
3. 1 RESUMEN.....	27
3.2 ABSTRACT	28
3.3 INTRODUCCIÓN.....	29
3.4 MATERIALES Y MÉTODOS.....	31
3.4.1 Área de estudio.....	31
3.4.2 Diseño experimental.....	31

3.4.3 Análisis estadístico.....	33
3.5 RESULTADOS	33
3.6 DISCUSIÓN	42
3.7 CONCLUSIONES.....	46
CONCLUSIONES GENERALES.....	47
RECOMENDACIONES.....	48
LITERATURA GENERAL CITADA.....	49
ANEXOS	58
ANEXO A.	58
ANEXO B.....	59
ANEXO C.....	61

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Localización del área de estudio y ubicación de los sitios de muestreo. Cerro Tláloc, Texcoco, Estado de México, México.	11
Figura 2. Agrupamiento de los sitios de muestreo a partir del análisis de grupos.....	17
Figura 3. Distribución de frecuencias por categoría diamétrica de árboles de <i>Abies religiosa</i> en tres niveles altitudinales.	19
Figura 4. Tarjeta para evaluar las variables: densidad de copa y transparencia de follaje, FIA (2012).	32
Figura 5. Tarjeta para evaluar proporción de copa FIA (2012).	33
Figura 6. Apariencia actual del arbolado de <i>Abies religiosa</i> en el nivel inferior (A-B) y medio (C-D) de los gradientes de la zona (Cerro Tláloc).....	37
Figura 7. Distribuciones de frecuencia de las variables indicadoras de condición de copa del oyamel.	40
Figura 8. Distribuciones de frecuencia de las variables indicadoras de condición de copa considerando los grupos de especies oyamel y pino.	41

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Valores de P para el análisis de varianza y prueba de Kruskal-Wallis, para la comparación de las variables de respuesta entre niveles altitudinales.	14
Cuadro 2. Medias de las variables de respuesta por nivel altitudinal y significancia estadística de acuerdo con la prueba Mann-Whitney ($\alpha=0.05$).	15
Cuadro 3. Autovalores de la matriz de correlaciones y estadísticas relacionadas.	15
Cuadro 4. Matriz de correlaciones entre los componentes principales seleccionados (factores) y las variables originales.	16
Cuadro 5. Niveles de probabilidad según los análisis de varianza de los índices de diversidad para especies arbustivas.	19
Cuadro 6. Resumen de las pruebas de Tukey ($\alpha=0.05$) para cuatro índices de diversidad de especies arbustivas.	20
Cuadro 7. Niveles de probabilidad según los análisis de varianza de los índices de diversidad para especies herbáceas.	20
Cuadro 8. Resumen de las pruebas de Tukey ($\alpha=0.05$) para cuatro índices de diversidad de especies herbáceas.	21
Cuadro 9. Prueba de normalidad para las variables indicadoras de condición de copa para 705 individuos en el grupo de especies (oyamel y pino).	33
Cuadro 10. Prueba de normalidad para las variables indicadoras de condición de copa de oyamel, para 579 individuos.	34
Cuadro 11. Prueba de normalidad para las variables indicadoras de condición de copa de pino, para 126 individuos.	34
Cuadro 12. Atributos estadísticos de las variables indicadoras de condición de copa por niveles altitudinales y grupos de especies (705 total de individuos).	35
Cuadro 13. Atributos estadísticos de las variables indicadoras de condición de copa por niveles altitudinales de oyamel.	38
Cuadro 14. Atributos estadísticos de las variables indicadoras de condición de copa por niveles altitudinales de pino.	39
Cuadro 15. Valores de P para el análisis de varianza y prueba de Kruskal-Wallis, para la comparación de las variables de respuesta entre niveles altitudinales.	42

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL

El clima de la Tierra está influenciado por el océano, la atmósfera, la geósfera, la criósfera y la biósfera, los cuales interactúan de manera compleja y están dirigidos por la energía solar. Así, la cantidad de energía que alcanza la Tierra desde el sol varía dependiendo de la posición de la Tierra. Cambios relativamente pequeños en los rayos solares y la posición de la Tierra, unidos con una variedad de repercusiones, pueden conducir a cambios climáticos significativos (Carrión, 2001). Además de que la atmósfera y los océanos, son dos sistemas que juntos explican las condiciones climáticas de nuestro planeta. Conociendo que el 70 % de la Tierra está ocupada por agua, y que ésta cambia de un estado físico (sólido, líquido o gaseoso) a otro dependiendo de la temperatura, entonces son entendibles las repercusiones de cualquier cambio de temperatura que experimente nuestro planeta.

Desde que la Tierra existe, su clima y su temperatura han estado en constante cambio (Conde, 2006). Existen evidencias de cambios climáticos por registros y mediciones históricas los cuales han tenido lugar desde hace miles de años (Conde, 2006). Han existido periodos en la historia donde la tierra ha sido afectada por bajas temperaturas, pero también ha tenido periodos cálidos (Cifuentes, 2010). Se define a cambio climático como un cambio en el clima, que es atribuible directa o indirectamente a las actividades humanas y forma parte de la variabilidad climática natural observada (Rozelot y Lefebvre, 2006; Cifuentes, 2010).

Entre las causas del cambio climático destacan primordialmente las antropógenas, que se relacionan con el incremento de la temperatura a nivel planetario a causa de la acumulación de gases de efecto invernadero. El efecto invernadero es un proceso natural y este hace posible una temperatura en la que la vida puede desarrollarse. De no existir el efecto invernadero, la Tierra sería inhabitablemente fría (Margulis y Lovelock, 1974). El problema en la actualidad, es que la liberación continúa de estos gases como el metano y el bióxido de carbono derivados de actividades humanas (entre las que se encuentran las agrícolas, las ganaderas y las industriales), ha llevado a que la temperatura vaya incrementando progresivamente de manera alarmante en las últimas décadas.

Los impactos del cambio climático son cada día más evidentes, observables y cuantificables. En las últimas décadas se han estado manifestando con mayor frecuencia e intensidad, eventos climáticos extremos, alteraciones en el régimen de lluvias, perturbaciones en las corrientes marítimas y elevación del nivel del mar (Bolin *et al.*, 1986; Jacobson y Price, 1990). Muchos de estos eventos se están presentando de manera local.

Se considera que el clima tiene control sobre la distribución global de biomas y especies, por lo cual su distribución geográfica es un indicador (Gaston, 2000), donde se pueden observar los efectos del cambio climático sobre los seres vivos, ya que los límites altitudinales son sensibles a estos cambios y como respuesta a este fenómeno, las especies pueden mantener o modificar sus áreas de distribución, respondiendo a tres tipos de persistencia: 1) adaptación a nuevas condiciones ambientales, 2) migración hacia nuevos sitios y 3) extinción de especies (Clark *et al.*, 2002; Aitken *et al.*, 2008). Por otro lado Neilson *et al.* (2005) mencionan que para el éxito en el proceso de migración se debe tener los siguientes cuatro componentes básicos: fecundidad, dispersión, establecimiento (germinación y sobrevivencia) y reproducción de las plantas adultas que sean fecundadas.

El efecto de los gradientes altitudinales sobre la diversidad y composición de las comunidades, se manifiestan mediante una tendencia general para diversos grupos en la riqueza de especies, la cual disminuye a mayores elevaciones (Stevens, 1992), ya que en los gradientes se presenta una gran variedad de climas en los cuales se desarrolla una biota adecuada y tales cambios en la riqueza y diversidad de especies por efecto de la altitud, están influenciados por factores bióticos y abióticos comunes en los ecosistemas de montaña. La riqueza de especies a través de gradientes altitudinales permite conocer cómo funcionan las comunidades a diferentes altitudes, debido a que en elevaciones menores existe una superficie potencial para el establecimiento de las especies y a mayor altitud la temperatura es menor y esto provoca que exista una menor cubierta vegetal que en las zonas bajas para el establecimiento de las especies (Brown, 2001). De acuerdo con lo anterior, los estudios de distribución de especies en gradientes altitudinales son una herramienta fundamental para poder predecir la migración de las especies como resultado del cambio climático que está experimentando el planeta (Fossa, 2004).

Por otro lado, González *et al.* (2003) señalan que la vegetación perteneciente al sistema montañoso, como la vegetación alpina, responde con procesos migratorios altitudinales por el

aumento de la temperatura. De cumplirse este supuesto las especies de alta montaña estarían destinadas a la extinción. En los ecosistemas de montaña donde existen variaciones climáticas drásticas en distancias cortas, los desplazamientos de las especies inducidos por el cambio climático, es posible que tiendan a ser hacia diferente altitud lo que implicaría desplazamientos más largos (Körner, 2007). Pauli *et al.* (1996) y Davis and Shaw (2001), señalan que en el período postglacial los bosques se adaptaron rápidamente a los nuevos ambientes, lo cual se atribuye a la variabilidad fenotípica formada dentro de la misma población de especies, misma que está estrechamente relacionada con su distribución geográfica. Se estima que las plantas de alta montaña tienen un bajo nivel de migración, calculado en cuatro metros cada diez años (Pauli *et al.* 1996). Sin embargo, Peñuelas *et al.* (2002), señalan que para la vegetación alpina se pronostican cambios fenológicos en su establecimiento, a tal grado que provocarán su extinción así como la invasión de especies de elevaciones menores. Dudley (1998), señaló que los grupos de mayor potencialidad para migrar (gracias a que tienen ciclos de vida cortos y crecimiento rápido), son las herbáceas e invasoras, mientras que las especies arbóreas y leñosas requieren de procesos con periodos más largos.

Los ecosistemas de montaña son de primordial importancia porque cubren 25% de la superficie de suelo terrestre, proveen de agua a la mitad de la población mundial y albergan aproximadamente la tercera parte de la biodiversidad de especies vegetales, por lo que su conservación es indispensable (Körner, 2007). La biodiversidad incluye toda la variedad de elementos bióticos, desde genes hasta la biósfera, la cual está distribuida de manera heterogénea en la tierra, de forma tal que algunas partes del planeta son mucho más ricas en taxa que otras (Gaston, 2000; Swingland, 2001).

La diversidad puede ser caracterizada en varias escalas, en general se han reconocido tres componentes de la diversidad: diversidad alfa o riqueza espacial (es el número de especies por sitio), la diversidad gamma o riqueza regional (número de especies de una región) y diversidad beta (variación en la composición de especies entre sitios) (Willig *et al.*, 2003; Chandy *et al.*, 2006).

Lo anterior puede ser modificado por el fenómeno de cambio climático ya que puede intensificar el nivel de estrés fisiológico al que se ven sometidas las especies vegetales, dando lugar de manera ocasional a reducciones bruscas del crecimiento y a un incremento en las tasas de

mortalidad (Wunder *et al.*, 2008; McDowell *at al.*, 2010; Linares *et al.*, 2012). Los eventos de extensa mortalidad pueden transformar el paisaje a escala regional, mediante un cambio en la estructura y la composición de las especies dominantes en el bosque (Aitken *et al.*, 2008; Gonzalez *et al.*, 2010; Linares *et al.*, 2012). Cambios en la cobertura forestal pueden modificar drásticamente los flujos de carbono, los balances hídricos, los flujos de energía superficial y en consecuencia el clima (Pautasso *et al.*, 2010; Linares *et al.*, 2012).

Cuando el clima se modifica, puede ser que uno de los efectos que trae consigo, como ya se ha señalado, es el aumento de temperatura, con el cual se pueden establecer las condiciones adecuadas para el desarrollo de enfermedades y plagas en diferentes ecosistemas; esto es, se crea una interacción entre el hospedante susceptible, el patógeno virulento y el ambiente favorable. Como consecuencia pueden ocurrir alteraciones o incidencia de plagas en las plantas, promoviendo modificaciones en el actual ecosistema. El cambio climático también tiene efectos directos en el crecimiento, morfología fisiología, reproducción, supervivencia y predisposición de las plantas, resultando en alteraciones en la ocurrencia y severidad de enfermedades. Los mecanismos de resistencia de las plantas pueden ser vulnerados rápidamente, como consecuencia de un desarrollo acelerado de los patógenos.

Las evidencias indican que las especies vegetales responden a procesos migratorios altitudinales, por lo que se considera de gran importancia conocer qué está sucediendo principalmente con las zonas montañosas, ya que como se ha señalado son ecosistemas frágiles y se consideran como las más vulnerables ante los efectos del cambio climático. Como lo señalan Sáenz-Romero *et al.* (2010), en México se interponen sitios con climas muy secos y cálidos en las posibles rutas de migración que seguirían las especies de montaña al migrar hacia sitios más fríos de mayor latitud, el cual se convierte en un serio obstáculo probablemente difícil de pasar para muchas especies.

México se encuentra entre los países más afectados por el cambio climático. Esto se agrava por múltiples factores como el crecimiento poblacional, la urbanización, acidificación de los océanos, gran cantidad de desechos sólidos y líquidos, así como la destrucción de la biodiversidad. Por ejemplo, se espera que algunos ecosistemas forestales se vean más afectados que otros, tanto por su fragilidad biológica (arrecifes coralinos, bosques mesófilos, ecosistemas

árticos) (CONABIO, 2006), como por el prolongado manejo humano al que han estado sometidos los bosques de coníferas (Noss, 2002).

México es considerado un país megadiverso, la riqueza de especies se ha atribuido a su ubicación geográfica donde se superponen las regiones biogeográficas neártica y neotropical, así como la presencia de cadenas montañosas como la Sierra Madre Oriental, Sierra Madre Occidental y el Eje Neovolcánico Transversal, los cuales han beneficiado la existencia de una gran variación altitudinal y climática favoreciendo la heterogeneidad de hábitats (Toledo, 1998). Esta riqueza puede ser modificada por las condiciones en el ambiente. Muchas especies forestales están sufriendo cambios tanto en su composición como en su estructura genética, manifiesta en su heterogeneidad u homogeneidad contenida en sus poblaciones, siendo perfectamente apreciable en sus extremos de distribución como si padecieran el efecto de borde (Alba-Landa *et al.*, 2008). Los bosques templados fríos de México se encuentran formando la vegetación de las principales cordilleras de México (Sierra Madre Oriental, Sierra Madre Occidental y Sierra Madre del Sur). Donde los principales tipos de vegetación son: bosque de pino, de oyamel, encino, de enebro y bosque mesófilo de montaña (Granados-Sánchez *et al.*, 2007).

Abies religiosa (H.B.K) Schl. *et* Cham (oyamel), fue clasificada por primera vez en 1803 por Humboldt y Bonpland. La descripción original se encuentra en Humboldt, Bonpland y Kunth (1817) en tanto que la especie es clasificada como *Pinus religiosa* en Martínez (1963). El nombre actual fue dado por primera vez por Schlechtendal y Chamisso en 1830. El género tiene seis a ocho especies distribuidas en México (Martínez, 1963). De acuerdo con este mismo autor, el género *Abies* se compone por árboles monóicos, corpulentos, resinosos, siempre verdes, de copa simétrica y aguda, con hojas lineares y un tronco erguido de 30 a 40 m, aunque se pueden encontrar individuos de hasta 50 m, de corteza oscura, gruesa y hendida.

El bosque de oyamel ocupa una superficie de 193717 ha, con masas puras y mezcladas con *Pinus* spp. y *Quercus* spp., a una altitud que fluctúa entre los 2400 y 3600 m, en climas ligeramente húmedos, sin estaciones frías y calientes bien diferenciadas, con una temperatura entre 7 y 15 °C y una precipitación media anual de 1000 mm. Este tipo de bosques se encuentra en general en forma de manchones aislados con frecuencia restringidos a una ladera, cañada o cerros. Los manchones más importantes se localizan en el Eje Volcánico Transversal. En el norte del país los

bosques de *Abies* son más escasos y pequeños (Granados-Sánchez *et al.*, 2007). En la Cuenca del Valle de México los límites altitudinales de esta especie varían desde 2560 m hasta una altitud máxima de 3660 m. Los suelos de los bosques de oyamel son profundos con buen drenaje superficial, ricos en materia orgánica, de textura migajón arenosa, con un afloramiento de rocas no mayor a 1.5 % y un pH cercano a 7.

Amezcuca y Valderrama (1999), señalan que los factores tales como pedregosidad baja, pendientes de 20 a 40 %, altitud de 2000 m, con exposición norte, mejoran la productividad de esta especie. Madrigal (1964), menciona que *Abies religiosa* se asocia principalmente con *Pinus pseudostrobus*, *P. hartwegii*, *P. rudis* y *Cupressus lindleyi*. Por otro lado, el bosque de pino está caracterizado en un 80% por el género *Pinus* spp. Se localiza principalmente en las regiones montañosas del país, en climas donde la temperatura media anual fluctúa entre 6 y 28 ° C y en un rango de altitud de 1500 y 3000 m, aunque se da el caso del *Pinus caribaea*, que se desarrolla a nivel del mar o del *Pinus hartwegii* que se encuentra en altitudes superiores a los 3000 m.

El patrimonio que representan las especies de coníferas para México, requiere una atención especial en términos de generación de conocimientos ecológicos y biológicos en el contexto actual de cambio climático.

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

- ❖ Identificar variables relacionadas con la estructura y función del bosque de oyamel, indicadoras del proceso de migración de *Abies religiosa* hacia sitios de mayor elevación.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Detectar los posibles cambios que están ocurriendo en la estructura y regeneración del bosque de *Abies religiosa* y especies asociadas en gradientes altitudinales.
- Determinar la condición de copa en oyamel y pino en gradientes altitudinales en el poniente del Estado de México.

HIPÓTESIS

- En el bosque de Cerro Tláloc existen indicadores del proceso de migración de *Abies religiosa* hacia las partes altas.
- Existen diferencias de la condición de copa de *Abies religiosa* y *Pinus* sp. entre los diferentes niveles altitudinales.

CAPITULO II
ESTRUCTURA Y REGENERACIÓN DE UN BOSQUE DE *Abies religiosa* EN
GRADIENTES ALTITUDINALES

2. 1 RESUMEN

El presente estudio busca detectar posibles cambios en el ecosistema que ocupa *Abies religiosa*, indicativos de la existencia del proceso de migración de esta y de especies asociadas como respuesta al cambio climático. Se establecieron tres gradientes altitudinales en un bosque de *A. religiosa* y cada gradiente se dividió en tres niveles (superior, medio e inferior). Fue evaluada la estructura diamétrica y la regeneración de especies arbóreas. Los datos se analizaron mediante las pruebas de Kruskal-Wallis, Mann-Whitney, análisis de varianza, análisis de componentes principales y análisis de grupos (cluster). La mayoría de variables relacionadas con la estructura del estrato arbóreo fueron afectadas significativamente por el nivel altitudinal del sitio. Un análisis de grupos mostró que los sitios de muestreo tienden a formar grupos asociados al nivel altitudinal y al gradiente. La distribución de frecuencias por categoría diamétrica de *A. religiosa* presentó mejor ajuste a un modelo exponencial negativo (Liocourt) en el nivel superior ($R^2=0.9434$) que en los niveles medio ($R^2=0.8814$) e inferior ($R^2=0.7742$). Lo anterior indica que la estructura de este tipo de bosque en el nivel altitudinal inferior se está perdiendo con respecto a la estructura de un bosque incoetáneo. A pesar que en la parte inferior se encontró mayor número de plántulas de oyamel, en la parte superior se presentó mayor cantidad de brinzales y latizales. Esto está de acuerdo con la hipótesis de la migración de especies por calentamiento global. La diversidad alfa fue afectada por la elevación siendo sensible a las condiciones del sitio.

Palabras clave: *migración de especies vegetales, estructura diamétrica, índices de diversidad, cambio climático, calentamiento global.*

STRUCTURE AND REGENERATION OF AN *Abies religiosa* FOREST ALONG ELEVATIONAL GRADIENTS

2.2 ABSTRACT

This study seeks to determine whether any changes are occurring in the ecosystem occupied by *Abies religiosa*, indicative of the migration of this and associated species in response to climate change. Three elevational gradients were established in an *A. religiosa* forest and each gradient was divided into three levels (upper, middle and lower). The diameter structure and regeneration of species were evaluated. Data were analyzed using the Kruskal-Wallis, Mann-Whitney, analysis of variance, principal component analysis and cluster analysis tests. Most variables related to the structure of the tree layer were significantly affected by the site's elevation. Cluster analysis showed that the sampling sites tend to form groups associated with the elevational level and gradient. Frequency distribution by *A. religiosa* diameter class showed a better fit to a negative exponential model (Liocourt) in the upper level ($R^2=0.9434$) than in the middle ($R^2=0.8814$) and lower ($R^2=0.7742$) levels. This indicates that the structure of this type of forest in the lower elevational level is being lost with regard to the structure of an uneven-aged forest. Although a greater number of sacred fir small seedlings was found in the lowest sites, there were more large seedlings and saplings in the highest ones. This is consistent with the hypothesis of species migration due to global warming. Alpha diversity was affected by elevation and was sensible to site conditions.

Key words: *migration of plant species, diameter structure, climate change, global warming.*

2.3 INTRODUCCIÓN

La magnitud de los cambios en el clima a nivel global puede afectar severamente la distribución de las especies, alterar la composición de la vegetación actual y los procesos de regeneración de las especies, como ha sucedido en el pasado (Anon, 2001; Huntley *et al.*, 2006; Nobre *et al.*, 2007). Bradley *et al.* (2008) y Escudero *et al.* (2012), mencionan que las principales áreas afectadas como consecuencia del cambio climático serán las zonas montañosas y costeras. Valladares *et al.* (2014), sostienen la hipótesis de que muchas especies forestales no serán capaces de mantener su rango de distribución actual, como consecuencia de los disturbios en el clima, sobre todo aquellas especies con ambientes restringidos como muchas especies de coníferas. Peñuelas *et al.* (2001); González *et al.* (2003); Linares y Tiscar (2010); Linares *et al.* (2012), mencionan que la vegetación que pertenece al sistema montañoso como la alpina, responde con procesos migratorios altitudinales ante el aumento de la temperatura. En México, los rodales de *Abies religiosa* (oyamel) representan un ecosistema frágil que se desarrolla bajo condiciones geográficas, climáticas y ecológicas especiales; cubren menos del 0.1 % de la superficie del país (Sánchez-González *et al.*, 2005) y están confinados a zonas de alta montaña (2400 y 3600 m), especialmente a lo largo del Eje Neovolcánico Transversal (Nieto de Pascual-Pola, 1995). La distribución es dispersa en forma de manchones, con frecuencia restringidos a cerros, cañadas o barrancos profundos con neblina constante, poca insolación y suelos ricos en materia orgánica (Hernández, 1991), con una temperatura entre 7 y 15 °C y una precipitación media anual de 1000 mm. Estos bosques se pueden encontrar como masas puras o mezcladas con *Pinus* spp. y *Quercus* spp., dada la sensibilidad que tienen estos ecosistemas a las fluctuaciones en el clima. Villers-Ruíz y Trejo-Vázquez (1998), señalan que son ecosistemas amenazados por el cambio climático. No obstante la situación de estos sistemas, actualmente se carece de información sobre las respuestas de estos bosques al cambio climático. Por lo anterior, el objetivo del presente estudio es detectar los posibles cambios que están ocurriendo en la estructura y regeneración de *A. religiosa* y especies asociadas en gradientes altitudinales.

2.4 MATERIALES Y MÉTODOS

2.4.1 Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en el Cerro Tláloc, Estado de México, región fisiográfica conocida como Sierra Nevada (Figura 1), donde se presentan seis tipos de vegetación natural dominante: encinar arbustivo, bosque de encino, bosque mixto, bosque de oyamel, bosque de pino y zacatonal alpino. El clima es templado húmedo, con régimen de lluvias en verano (Sánchez-González *et al.*, 2006).

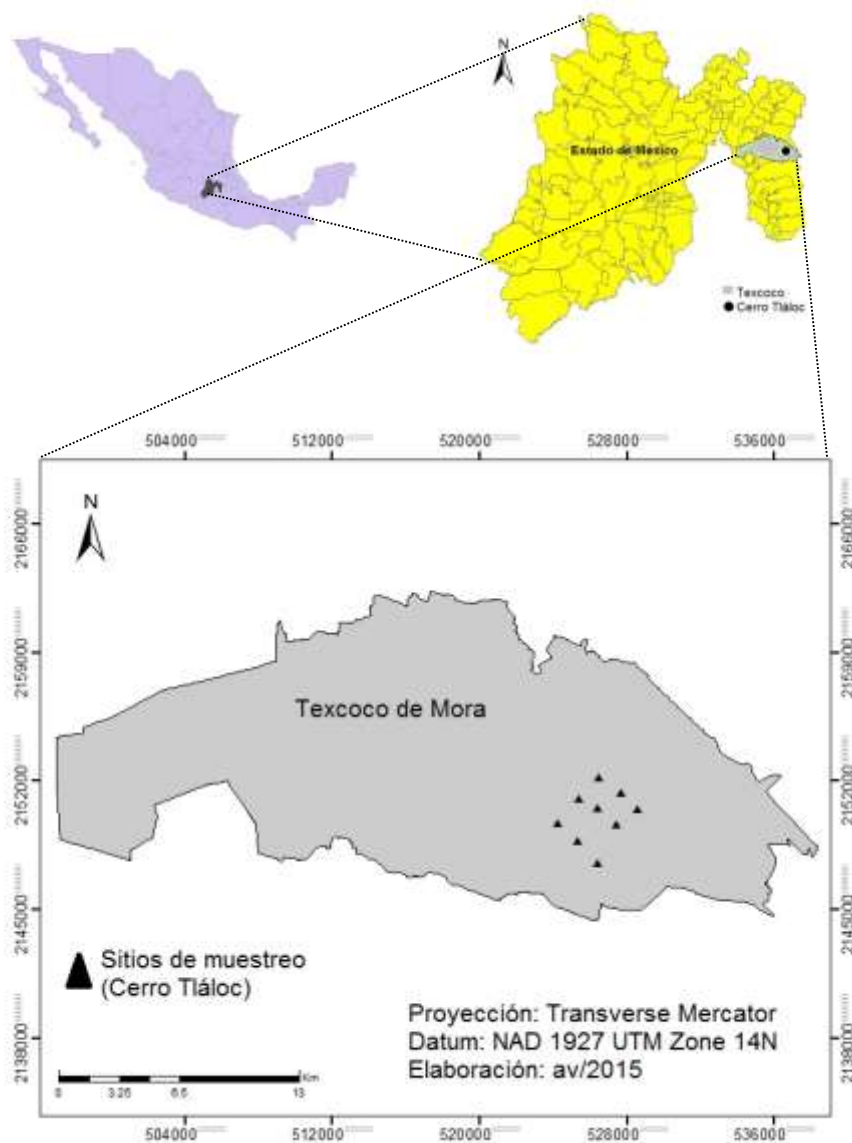


Figura 1. Localización del área de estudio y ubicación de los sitios de muestreo. Cerro Tláloc, Texcoco, Estado de México, México.

2.4.2 Diseño experimental

Se establecieron tres gradientes altitudinales en la parte poniente del Cerro Tláloc. El intervalo altitudinal del gradiente “uno” fue de 3014 a 3562 m, el del gradiente “dos” de 3204 a 3530 m y el del gradiente “tres” de 3057 a 3520 m. Los gradientes permitieron abarcar los límites altitudinales del área de distribución de *A. religiosa* (oyamel). Cada gradiente se dividió en tres niveles altitudinales, inferior, medio y superior, estableciéndose tres sitios de 0.1 ha por nivel. Dentro de cada sitio se establecieron tres subsitios de 2 x 2 m y tres de 1 x 1 m en direcciones Norte, Sureste y Suroeste, respectivamente. En el sitio de 0.1 ha se evaluó la estructura diamétrica de la comunidad arbórea. Esto se hizo midiendo el diámetro normal (1.30 m) a cada individuo de diámetro igual o superior a 7.5 cm. Esta operación se hizo con una cinta diamétrica (Forestry Suppliers Metric Fabric Diameter Tape, modelo 283D/160 cm). En los subsitios de 2 x 2 m se registraron datos correspondientes a regeneración de especies arbóreas. A cada individuo encontrado se le midió el diámetro basal (DB) con un vernier digital (Mitutoyo), registrando además la altura total (Al) y cobertura de copa con un flexómetro (Truper), siempre y cuando los renuevos tuvieran una altura total igual o menor a 1.30 m. En este mismo subsitio también se realizó el conteo de especies arbustivas, se llevó a cabo la toma de fotografías de todas las especies encontradas, las cuales se llevaron al Laboratorio de Botánica de la División de Ciencias Forestales de la Universidad Autónoma de Chapingo, para su identificación (Anexo A). La cantidad de plántulas de coníferas se registraron en los subsitios de 1 x 1 m. Se realizó el conteo total de plántulas iguales e inferiores a 30 cm de altura y también se realizó el conteo de especies herbáceas. Se llevó a cabo la toma de fotografías de todas las especies, las cuales se llevaron al Laboratorio de Botánica de la División de Ciencias Forestales de la Universidad Autónoma de Chapingo para su identificación (Anexo B). Con las variables registradas en campo se obtuvieron proporciones entre especies en las diferentes etapas de desarrollo, tales como: proporción de fustales de oyamel con respecto a fustales de pino (FOYPIN), de brinzales de oyamel con respecto a brinzales de pino (BOYPIN) y fustales de oyamel con respecto a encino (FOYENC). Algunas de las variables registradas se procesaron tal como se registraron en campo entre ellas se incluyó: número de fustales de oyamel (NoFOY), número de brinzales y latizales de oyamel (NoBLOY), número de renuevos de oyamel (NoROY), número de renuevos de pino (NoRPIN), número de renuevos de encinos (NoREN), número de renuevos de cedro (*Cupressus* sp.) (NoRC), cobertura de renuevos de oyamel (CROY), cobertura de renuevos de pino

(CRPIN), cobertura de renuevos de encino (CREN), cobertura de renuevos de cedro (CRC), número de plántulas de oyamel (NoPLOY), número de plántulas de pino (NoPLPIN), número de plántulas de encino (NoPLEN) y número de plántulas de cedro (NoPLC).

2.4.3 Análisis estadístico

Los datos fueron analizados con el paquete estadístico SAS (SAS Institute Inc. 2002) con un nivel de significancia del 95%, aplicando la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis, prueba de Mann-Whitney ($\alpha=0.05$), análisis de varianza y pruebas de comparación de medias de Tukey ($\alpha=0.05$), para hacer comparaciones entre niveles altitudinales. Para detectar una posible agrupación de los sitios en relación a los niveles altitudinales, se aplicó además un análisis multivariado de componentes principales, seguido de un análisis de factores.

Para caracterizar los cambios en diversidad que se pueden estar presentando a través de los gradientes de especies arbustivas y herbáceas, se calculó la riqueza y diversidad alfa mediante el índice de riqueza de especies de Margalef (D_{MG}), diversidad de Shannon-winer (H'), índice de Simpson (D) y número de especies. Esto se realizó con el programa Species Diversity and Richness 4, Ver. 2007 (Seaby y Henderson, 2007). La diversidad de arbustivas y herbáceas en los diferentes niveles altitudinales se comparó mediante un análisis de varianza (ANOVA) y pruebas de comparación de medias de Tukey ($\alpha=0.05$).

2.5 RESULTADOS

Los análisis estadísticos para las variables de estructura y regeneración, indican que algunas variables de respuesta registran diferencias significativas. El análisis de varianza señala que las variables FOYPIN, FOYENC, NoFOY y NoPLOY, muestran diferencias entre los niveles altitudinales (Cuadro 1). Las pruebas de Kruskal-Wallis indican que las variables FOYPIN, BOYPIN, FOYENC, NoFOY, NoPLOY y NoPLC, fueron afectadas por el nivel altitudinal del sitio. El resto de las variables no mostraron diferencias significativas entre los niveles altitudinales (Cuadro 1).

Cuadro 1. Valores de P para el análisis de varianza y prueba de Kruskal-Wallis, para la comparación de las variables de respuesta entre niveles altitudinales.

Variable de respuesta	P>F	P<Chi-square
FOYPIN	0.0007*	0.0017*
BOYPIN	0.1148	0.0120*
FOYENC	0.0001*	0.0014*
R ² LIO	0.5359	0.3292
NoFOY	0.0007*	0.0015*
NoBLOY	0.2674	0.1252
NoROY	0.6946	0.9826
NoRPIN	0.2302	0.1253
NoREN	0.3827	0.3679
NoRC	0.3827	0.3679
CROY	0.6637	0.9488
CRPIN	0.2472	0.1253
CREN	0.3827	0.3679
CRC	0.3827	0.3679
NoPLOY	0.0370*	0.0232*
NoPLPIN	1.0000	1.0000
NoPLEN	0.1573	0.1253
NoPLC	0.1143	0.0393*

FOYPIN= fustales de oyamel y pino, BOYPIN= brinzales de oyamel y pino, FOYENC= oyamel encino, R²LIO= coeficiente de determinación del ajuste del diámetro de árboles de oyamel al modelo de Liocourt, NoFOY= número de fustales de oyamel, NoBLOY= número de brinzales-latizales de oyamel, NoROY= número de renuevos de oyamel, NoRPIN= número de renuevos de pino, NoREN= número de renuevos de encinos, NoRC= número de renuevos de cedro, CROY= cobertura de renuevos de oyamel, CRPIN= cobertura de pino, CREN= cobertura de encino, CRC= cobertura de renuevos de cedro, NoPLOY= número de plántulas de oyamel, NoPLPIN= número de plántulas de pino, NoPLEN= número de plántulas de encino, NoPLC= número de plántulas de cedro.

*diferencia significativa ($\alpha=0.5$).

Las medias de las variables de respuesta en los diferentes niveles altitudinales se presentan en el Cuadro 2. La variable FOYPIN fue superior en el nivel medio, seguido del nivel inferior y por último por el nivel superior, siendo estadísticamente significativa la diferencia entre el nivel medio y el superior. BOYPIN fue mayor en el nivel inferior, seguido del nivel medio y por último por el nivel superior, siendo significativas las diferencias entre el nivel inferior y el superior solamente. El nivel altitudinal medio tuvo significativamente mayor FOYENC que el nivel inferior (Cuadro 2). NoFOY fue estadísticamente mayor en el nivel medio, seguido del nivel superior y por último del nivel inferior. De acuerdo con el Cuadro 2, NoBLOY fue mayor en el nivel superior, seguido del nivel medio y finalmente por el nivel inferior, siendo significativamente superior la cantidad de brinzales y latizales de oyamel en el nivel superior que en el inferior.

Cuadro 2. Medias de las variables de respuesta por nivel altitudinal y significancia estadística de acuerdo con la prueba Mann-Whitney ($\alpha=0.05$).

Variable	Nivel altitudinal		
	1 (superior)	2 (medio)	3 (inferior)
FOYPIN	32.92b	99.14 a	56.01 b
BOYPIN	53.50 b	83.55 ab	88.88 a
FOYENC	81.67 a	93.43 a	26.88b
R ² LIO	0.83 a	0.77 a	0.70 a
NoFOY	5.66 b	14.88 a	2.55 b
NoBLOY	19.44 a	16.88 ab	4.88 b
NoROY	833.3 a	2314.7 a	1666.7 a
NoRPIN	0.00 a	462.88 a	0.00 a
NoREN	0.00 a	0.00 a	185.22 a
NoRC	0.00 a	0.00 a	833.33 a
CROY (m ² /ha)	305.08 a	197.33 a	543.36 a
CRPIN (m ² /ha)	0.00 a	43.78 a	0.00 a
CREN (m ² /ha)	0.00 a	0.00 a	7.86 a
CRC (m ² /ha)	0.00 a	0.00 a	141.26 a
NoPLOY	14444.00 b	135370.00 a	18333.00 ab
NoPLPIN	0.00 a	0.00 a	0.00 a
NoPLEN	0.00 a	0.00 a	3333.33 a
NoPLC	0.00 a	0.00 a	22222.22 a

FOYPIN= fustales de oyamel y pino, BOYPIN= brinzales de oyamel y pino, FOYENC= oyamel encino, R²LIO= coeficiente de determinación del ajuste del diámetro de árboles de oyamel al modelo de Liocourt, NoFOY= número de fustales de oyamel, NoBLOY= número de brinzales-latizales de oyamel, NoROY= número de renuevos de oyamel, NoRPIN= número de renuevos de pino, NoREN= número de renuevos de encinos, NoRC= número de renuevos de cedro, CROY= cobertura de renuevos de oyamel, CRPIN= cobertura de pino, CREN= cobertura de encino, CRC= cobertura de renuevos de cedro, NoPLOY= número de plántulas de oyamel, NoPLPIN= número de plántulas de pino, NoPLEN= número de plántulas de encino, NoPLC= número de plántulas de cedro.

Para una variable de respuesta, letras iguales indican que no hay diferencias estadísticas entre niveles altitudinales.

El análisis de componentes principales (ACP), permitió reducir la dimensión de un conjunto amplio de datos a uno con menor número de variables (componentes principales).

Cuadro 3. Autovalores de la matriz de correlaciones y estadísticas relacionadas.

Número del valor	Autovalores	% Varianza Total	Autovalores Acumulativo	Acumulativo
1	3.6522*	22.826**	3.652	22.83
2	2.3183*	14.490**	5.971	37.32
3	2.2106*	13.817**	8.181	51.13
4	1.9286*	12.054**	10.110	63.19
5	1.4247*	8.904**	11.534	72.09

6	1.1437*	7.148**	12.678	79.24
7	1.0751*	6.720**	13.753	85.96

*Autovalores >1, **valores que en conjunto explican más del 70% de la variación de las variables originales.

Los primeros siete componentes explican el 85.96 % del total de la varianza de las variables originales (Cuadro 3). Los componentes seleccionados presentan autovalores mayores a 1, por lo que fueron retenidos para el análisis del presente trabajo.

Cuadro 4. Matriz de correlaciones entre los componentes principales seleccionados (factores) y las variables originales.

Variables	Factores						
	1	2	3	4	5	6	7
FOYPIN	-0.7231*	-0.2503	-0.0217	-0.2963	0.3619	0.1015	0.1729
BOYPIN	-0.5633	-0.1978	0.2185	0.2115	0.0250	0.3725*	0.5211*
FOYENC	-0.6272	0.3652	-0.1220	0.2413	0.1626	-0.0767	-0.2299
NoFOY	-0.7379*	0.2270	0.2082	-0.0893	0.4297*	0.0075	-0.0033
NoBLOY	-0.4105	0.2381	0.2202	0.3719	0.2207	-0.2777	0.4554*
NoROY	-0.1234	-0.1973	-0.7147	-0.5215*	0.0333	0.0739	0.0775
NoRPIN	-0.4071	0.3847*	0.4180*	-0.6067*	-0.3521	0.0830	-0.0583
NoRENC	0.0468	-0.8040*	0.5103*	-0.1516	0.1201	0.0087	-0.1165
NoRC	0.6937*	0.3261	0.1821	-0.3206	0.4644*	0.0585	0.0965
CROY	-0.0476	-0.2828	-0.7010*	-0.4399*	-0.0779	0.0770	0.3451*
CRPIN	-0.4034	0.3851*	0.4191	-0.6045*	-0.3543	0.0829	-0.0608
CRENC	0.0468	-0.8040*	0.5103*	-0.1516	0.1201	0.0087	-0.1165
CRC	0.6937*	0.3261	0.1821	-0.3206	0.4644*	0.0585	0.0965
NoPLOY	-0.3425	0.0575	-0.2917	0.0093	0.4967*	0.3979*	-0.5032*
NoPLENC	0.5194	0.2223	0.1722	-0.0000	0.0654	0.3904*	0.2809
NoPLC	0.0771	0.0401	0.0359	0.3754	-0.2559	0.7541*	-0.0582

FOYPIN= fustales de oyamel y pino, BOYPIN= brinzales de oyamel y pino, FOYENC= oyamel encino, NoFOY= número de fustales de oyamel, NoBLOY= número de brinzales-latizales de oyamel, NoROY= número de renuevos de oyamel, NoRPIN= número de renuevos de pino, NoREN= número de renuevos de encinos, NoRC= número de renuevos de cedro, CROY= cobertura de renuevos de oyamel, CRPIN= cobertura de pino, CRENC= cobertura de encino, CRC= cobertura de renuevos de cedro, NoPLOY= número de plántulas de oyamel, NoPLENC= número de plántulas de encino, NoPLC= número de plántulas de cedro.

* Correlaciones con valores altos entre los componentes principales y las variables originales.

De acuerdo con el Cuadro 4 cada factor está correlacionado de manera importante con algunas variables originales. El factor 1 o componente principal 1, está correlacionado con FOYPIN, NoFOY, NoRC, CRC, y se observa que al aumentar el factor 1, hay menores valores de FOYPIN

y NoFOY dado que la correlación es negativa. Por otro lado cuando aumenta el factor 1 aumenta el valor de NoRC, CRC. En otros términos, valores altos del factor 1 se interpretan como bajos valores de FOYPIN y NoFOY y como valores altos de NoRC Y CRC. De igual manera se interpreta el resto de los componentes principales.

Los valores de los siete componentes principales correspondientes a las 27 observaciones (scores), fueron utilizados como variables para la elaboración de un análisis grupos.

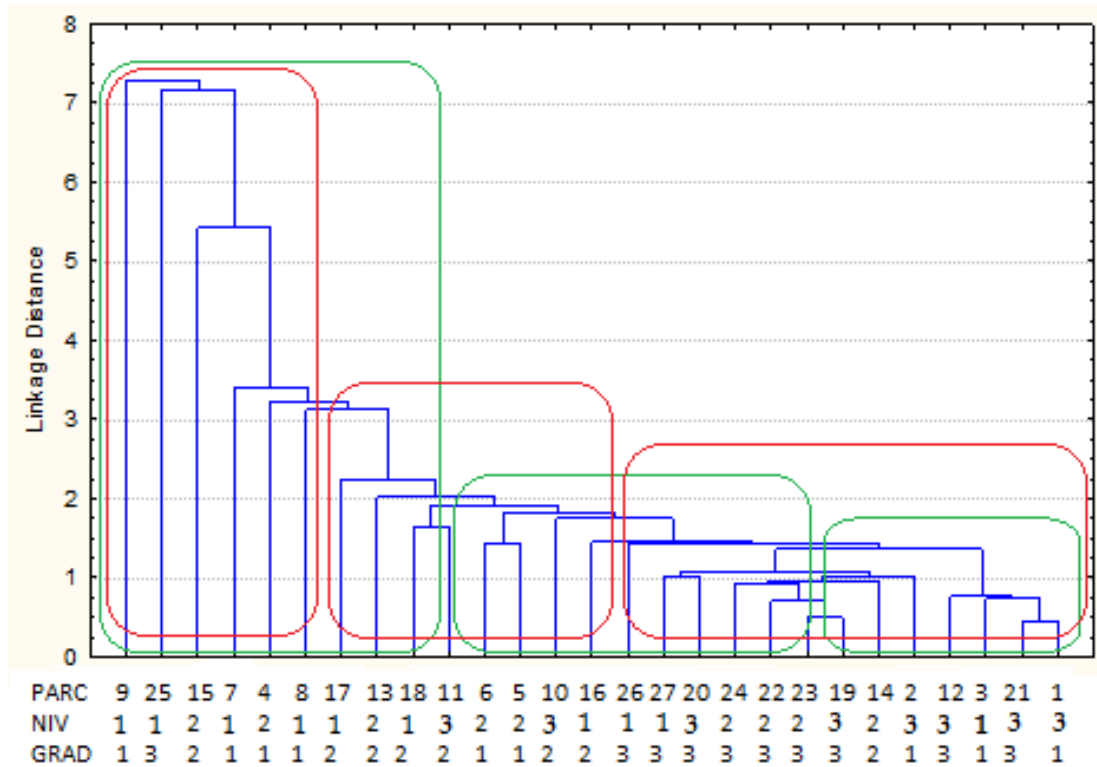
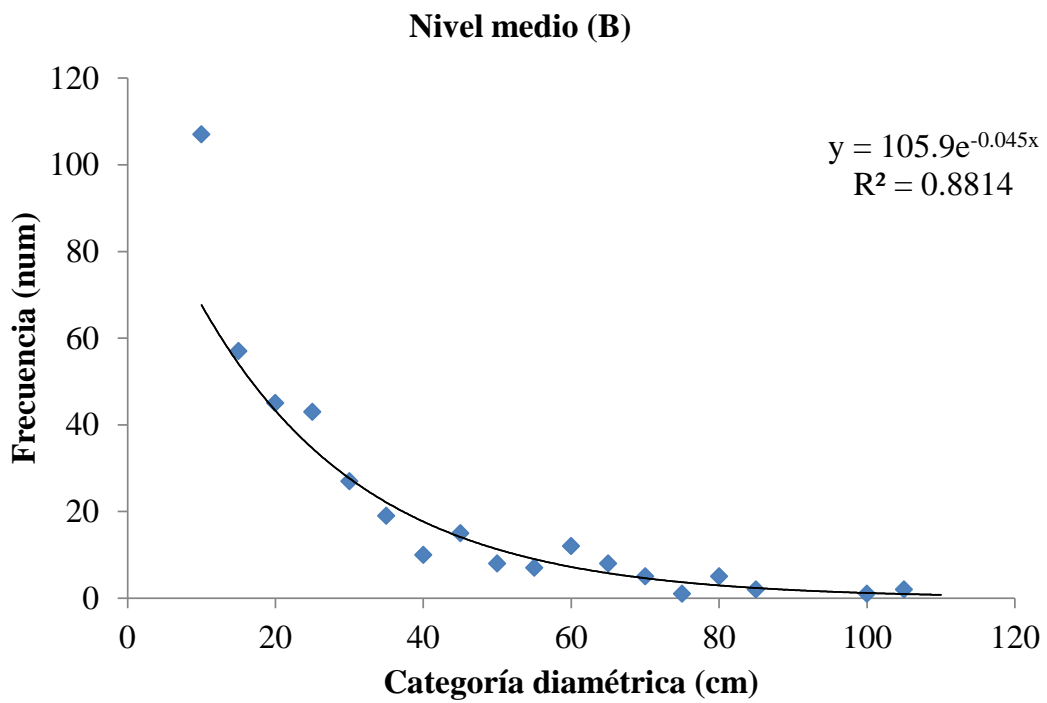
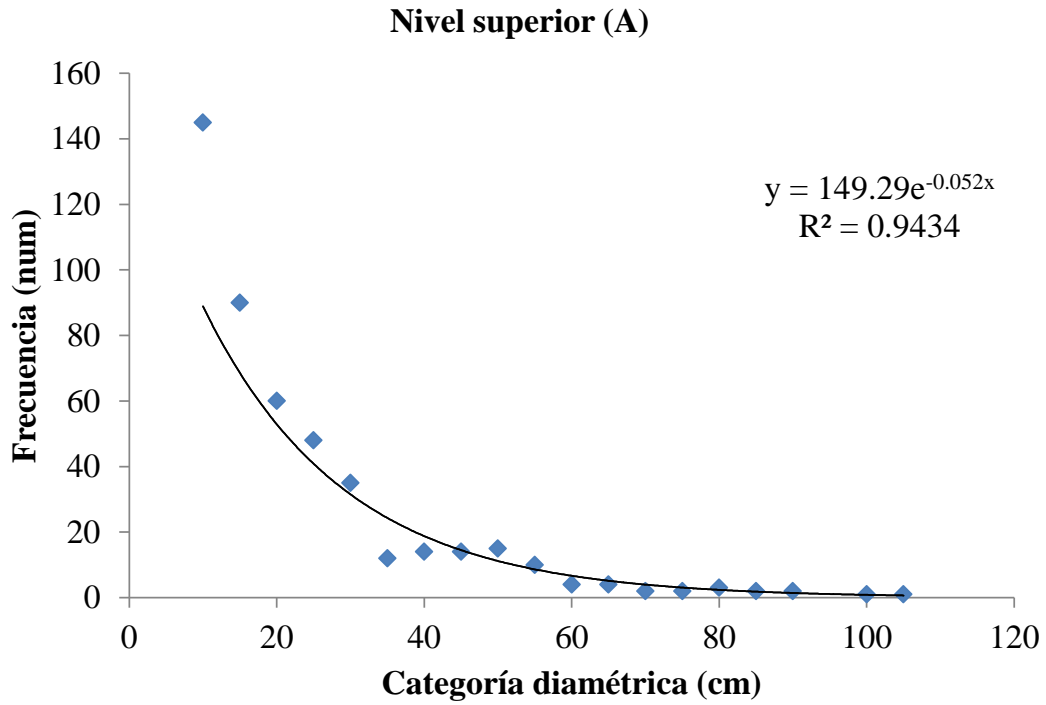


Figura 2. Agrupamiento de los sitios de muestreo a partir del análisis de grupos.
 PARC= parcela o sitio, NIV= nivel y GRAD= gradiente.

La Figura 2 muestra que los sitios de muestreo tienden a formar grupos asociados al nivel altitudinal y al gradiente. En dicha figura los rectángulos en línea verde representan los grupos de sitios asociados a los niveles altitudinales, mientras que los rectángulos con línea roja representan sitios asociados a los gradientes. En la Figura 2 se advierte que el agrupamiento de los sitios es más consistente cuando se relaciona con el gradiente altitudinal que cuando lo hace con el nivel, ya que el nivel 2 se encuentra mezclado tanto en el nivel 1 como en el 3 y los rangos no están bien definidos.

Los resultados correspondientes a la distribución de frecuencias por categoría diamétrica en tres gradientes, indican que *A. religiosa* presentó mejor ajuste a un modelo exponencial negativo

(Liocourt) en el nivel superior ($R^2=0.9434$; Figura 3, A), que en los niveles medio ($R^2=0.8814$; Figura 3, B) e inferior ($R^2=0.7742$; Figura 3, C).



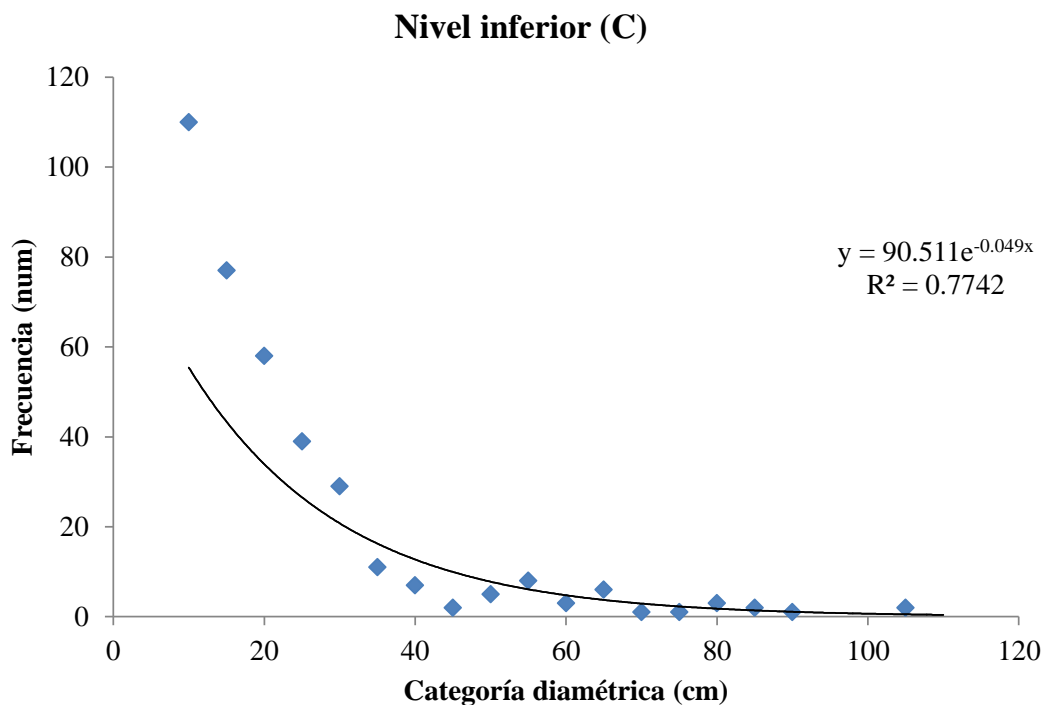


Figura 3. Distribución de frecuencias por categoría diamétrica de árboles de *Abies religiosa* en tres niveles altitudinales.

Num= número

Cuadro 5. Niveles de probabilidad según los análisis de varianza de los índices de diversidad para especies arbustivas.

	Simpson (D)	Shannon-Wiener (H')	Margalef (D _{MG})	No. de Especies
Modelo	0.3232	0.2489	0.3619	0.3592
Gradiente	0.5574	0.4201	0.3024	0.2857
Nivel	0.0668	0.0383*	0.1651	0.0923
Gradiente*Nivel	0.6468	0.7811	0.5838	0.8532

*Diferencia significativa ($\alpha=0.05$).

Los niveles de probabilidad obtenidos en los análisis de varianza de los índices de diversidad para especies arbustivas, se indican en el Cuadro 5. Se observa que no existe diferencia significativa con excepción del índice de Shannon-Wiener (H'), donde el factor nivel altitudinal muestra un efecto significativo sobre este índice (0.0383).

Cuadro 6. Resumen de las pruebas de Tukey ($\alpha=0.05$) para cuatro índices de diversidad de especies arbustivas.

Índices de diversidad	Factor					
	Gradiente			Nivel		
	1	2	3	1	2	3
Simpson (D)	2.2954 a	2.8289 a	2.4073 a	2.4901 ab	3.1017 a	1.7460 b
Shannon-Wiener (H')	0.7709 a	0.9740 a	0.7198 a	0.8897 ab	1.0257 a	0.4643 b
Margalef (D _{MG})	0.6294 a	0.9767 a	0.7260 a	0.8980 a	0.8840 a	0.4640 a
Número de Especies	2.7778 a	3.7500 a	2.7500 a	3.5556 a	3.4444 a	2.0000 a

Para un índice de diversidad letras iguales entre gradientes o entre niveles altitudinales significan medias estadísticamente iguales.

Niveles: superior=1, medio= 2 e inferior=3.

En el Cuadro 6, se observa que el gradiente no influye en los índices de diversidad. El mismo fenómeno ocurre para las especies herbáceas (Cuadro 8).

Los índices de Simpson (D) y Shannon-Wiener (H'), muestran que el nivel altitudinal dos (nivel medio) tiene significativamente mayor índice de diversidad ($\alpha=0.05$) que el nivel tres (nivel inferior), mientras que en el nivel uno (nivel superior) la diversidad es intermedia, según estos índices. De acuerdo con los índices Margalef (D_{MG}) y número de especies no hay diferencia entre niveles altitudinales.

Cuadro 7. Niveles de probabilidad según los análisis de varianza de los índices de diversidad para especies herbáceas.

	Simpson (D)	Shannon-Wiener (H')	Margalef (D _{MG})	No. de Especies
Modelo	0.4990	0.0883	0.0171*	0.0033**
Gradiente	0.4383	0.4441	0.1291	0.0744
Nivel	0.4805	0.0754	0.0066**	0.0011**
Gradiente* Nivel	0.3886	0.0962	0.1287	0.0629

*Efectos significativos ($\alpha =0.05$), **altamente significativos ($\alpha =0.01$) de los factores experimentales.

Los niveles de probabilidad de los análisis de varianza de los índices de diversidad para especies herbáceas (Cuadro 7), indican que los índices de Margalef (D_{MG}) y número de especies se vieron afectados por el modelo y el nivel altitudinal.

Cuadro 8. Resumen de las pruebas de Tukey ($\alpha=0.05$) para cuatro índices de diversidad de especies herbáceas.

Índices de Diversidad	Factor					
	Gradientes			Niveles		
	1	2	3	1	2	3
Simpson (D)	3.3184 a	2.2732 a	2.8131 a	3.1614 a	3.0017 a	2.2417 a
Shannon- Wiener (H')	1.1832 a	0.9181 a	0.9825 a	1.1798 a	1.1758 a	0.7282 a
Margalef (D _{MG})	1.1813 a	0.8960 a	0.8162 a	1.2832 a	0.9831 ab	0.6273 b
Número de Especies	6.4444 a	5.0000 a	4.4444 a	7.1111 a	5.4444 ab	3.3333 b

Para un índice de diversidad letras iguales entre gradientes o entre niveles altitudinales significan medias estadísticamente iguales.

Niveles: superior=1, medio= 2 e inferior=3.

Para los índices de Margalef (D_{MG}) y número de especies, se observa que el nivel uno (superior) tiene mayor índice de diversidad, seguido por el dos (medio) y con menor diversidad el nivel tres (inferior), siendo estadísticamente diferentes el uno y el tres (Cuadro 8).

2.6 DISCUSIÓN

Los resultados revelan que las variables FOYPIN, BOYPIN, FOYENC, NoFOY, NoPLOY y NoPLC, son afectadas por el nivel altitudinal de los sitios (Cuadro 1). Las variables NoPLOY y NoROY indican de manera clara que en las partes media e inferior de los gradientes es más abundante la cantidad de plántulas y renuevos de oyamel, comparada con la parte superior. Por otro lado, la variable NoBLOY refleja una cantidad de brinzales y latizales de oyamel estadísticamente mayor en el nivel altitudinal superior que en los otros niveles altitudinales. Este comportamiento de *A. religiosa* (oyamel) indica que en las partes inferior y media de los gradientes, las condiciones para la germinación de las semillas de oyamel son mejores que en el nivel superior; sin embargo, al parecer en estos niveles se presentan problemas para el establecimiento de las plántulas, a juzgar por la cantidad de brinzales y latizales de oyamel (NoBLOY), misma que es estadísticamente mayor en el nivel superior que en el inferior de los gradientes. Este comportamiento es acorde con lo asentado por Van Mantgem (2006) y con la teoría de la migración de especies vegetales hacia sitios fríos por efecto del calentamiento global. Comportamientos similares se han encontrado en ecosistemas de montaña en donde los cambios

en temperatura y precipitación, han provocado cambios en estructura de las masas arbóreas (Woodward, 1987; Linares y Tíscar, 2010) y cambios en la distribución de la vegetación como se ha detectado en estudios realizados en la montaña de Montseny, Cataluña, España (Peñuelas y Boada, 2003). Estos mismos autores compararon la distribución de la vegetación desde 1945 a 2003 y encontraron una sustitución progresiva de los ecosistemas templados-fríos por ecosistemas mediterráneos, afectando la estructura y los procesos de regeneración de las especies. Ellos señalan que en los últimos 50 años, las temperaturas medias anuales se han incrementado aproximadamente de 1.2-1.4 °C, tanto en la parte superior como en la base de la montaña. Este hecho es similar a lo reportado para el Valle de México, donde se ha registrado un incremento de temperatura de 1.5 °C en el último siglo (Jáuregui, 1993). Es probable que este cambio de temperatura esté afectando la fisiología de las especies induciendo la migración de las mismas hacia zonas de mayor altitud.

El comportamiento de algunas de las variables analizadas en relación al nivel altitudinal (Cuadro 2), coincide con lo señalado por Kessler (2001); Austrheim (2002); Dongping *et al.* (2012), quienes mencionan que la variación de las comunidades vegetales (diversidad, estructura y composición de especies), están vinculadas a gradientes ecológicos. Seis de las 18 variables estudiadas (FOYPIN, FOYENC, NoFOY, NoROY, NoRPIN y CRPIN), mismas que se relacionan principalmente con fustales y renuevos, presentaron valores más altos en el nivel medio (Cuadro 2). Los fustales de oyamel, pino y encino están teniendo mayor éxito en la parte media del gradiente y lo mismo sucede con los renuevos de oyamel y pino, en concordancia con lo reportando en la montaña Guancen (Ojeda *et al.*, 2000; Kessler, 2001; Dongping *et al.*, 2012), donde se ha observado un mayor éxito en el rango altitudinal intermedio. El nivel medio en un gradiente es óptimo comparado con la parte superior e inferior de los gradientes (Dongping *et al.*, 2012). El hecho de que los fustales y renuevos se agrupen en este rango, puede ser debido a que la parte media aún mantiene condiciones ambientales (humedad, temperatura y precipitación), cercanas a las ideales para las especies y por ende, éstas encuentran éxito para su establecimiento y crecimiento (Ramírez-Marcial *et al.*, 2001).

En la parte superior de los gradientes altitudinales destaca una alta cantidad de brinzales y latizales de oyamel (NoBLOY; Cuadro 2). El éxito del establecimiento de brinzales de oyamel en el nivel altitudinal superior puede deberse al aumento de temperatura en el Valle de México, mismo que provoca que la temperatura ideal para el oyamel en la actualidad se presente en el

límite superior de su área de distribución. Estos resultados son similares a lo encontrado por Peñuelas y Boada (2003), quienes encontraron que *Fagus sylvatica* se ha desplazado a altitudes superiores (1600-1700 m), aproximadamente 70 m en los últimos 55 años. En altitudes medias (800-1200 m) y en las laderas orientadas al Sur con mayor radiación solar y temperatura, *Fagus sylvatica* está siendo reemplazada por *Quercus ilex*. Los mencionados autores observaron que el reemplazo es progresivo y la poca regeneración de *Fagus sylvatica* contribuye a que el *Quercus ilex* pueda establecerse con mayor éxito. En el presente trabajo la presencia de alta cantidad de brinzales-latizales de oyamel en la parte alta, puede ser un indicador de que las condiciones ambientales en el ecotono superior del oyamel han sido propicias para el establecimiento de esta especie desde hace algunas décadas, puesto que hay presencia de latizales. De acuerdo con la Figura 2, existe un efecto de los niveles altitudinales sobre los componentes principales y sobre las variables originales medidas en campo. Los efectos del nivel altitudinal sobre los componentes principales, indican que las variables registradas en campo dependen, en alguna medida, de la ubicación de los sitios en el gradiente altitudinal, lo cual se explica por las diferencias de temperatura y otras variables climáticas entre los diferentes niveles altitudinales. El efecto del gradiente puede ser influenciado también por la ubicación que tienen los gradientes en la ladera del Cerro Tláloc. El gradiente uno se ubica en la porción Noroeste del Tláloc, mientras que el gradiente dos se orienta al poniente y el gradiente tres tiene una exposición dominante al Suroeste. Está documentado que la exposición del sitio presenta efectos importantes sobre la distribución y estructura de la vegetación (Pineda-López *et al.*, 2013).

La estructura diamétrica de *A. religiosa* (Figura 3, A y B) en los niveles superior y medio de los gradientes, se apegan a la estructura típica de un bosque dominado por una especie tolerante a la sombra como es *A. religiosa*; es decir, en un sitio se encuentran individuos de todas las edades en el bosque. En el nivel inferior del gradiente (Figura 3, C), por el contrario, la estructura típica del bosque de *A. religiosa* se ha perdido parcialmente. La frecuencia de individuos de diámetros pequeños es mayor en el nivel superior que en el medio (Figura 3, A y B) y éste es mayor que en el nivel inferior del gradiente (Figura 3, A y C). Esto indica que el bosque de *A. religiosa* se ha regenerado de manera más eficiente en la parte alta que en la parte baja del mismo (Figura 3, A y C), lo que coincide con el mayor número encontrado de brinzales y latizales de oyamel en la parte alta de los gradientes.

Cruz *et al.* (2009), mencionan que la inexistencia o escasez de fustales adultos indica ausencia de regeneración o estados juveniles, lo que coincide con lo encontrado en las partes superior e inferior del bosque en este estudio (Figura 3, A y C) y con los estudios realizados por Zhu y Zhang (2005) y Dongping *et al.* (2012), quienes encontraron que la variable elevación afectó la distribución de la vegetación así como su estructura, tal como se observa en el presente trabajo (Figura 3, A, B y C). Es probable que la escasez de fustales de oyamel en la parte alta de los gradientes tenga relación con la falta de regeneración de las especies en el pasado, misma que quizás estuvo limitada por bajas temperaturas; sin embargo, en las últimas décadas el establecimiento de regeneración en esos sitios ha incrementado, en comparación con las partes bajas, probablemente por el aumento de la temperatura en la región (Jáuregui, 1993), la cual facilita la sobrevivencia de las plántulas. Por otro lado, la escasa población de fustales de oyamel en la parte baja de los gradientes, probablemente es explicada por el proceso de declinación de esta especie, el cual ha sido más conspicuo en el límite inferior del área de distribución de esta especie. Este proceso de declinación ha sido bien documentado en muchos aspectos (Bauer *et al.*, 1985; Alvarado-Rosales y Hernández-Tejeda, 2002; López-López *et al.*, 2006; Flores-Nieves *et al.*, 2011), y en general ha sido atribuido a los efectos de contaminantes del aire. No obstante y dado que su mayor impacto se ha presentado en las partes bajas del área de distribución del oyamel, es probable que el aumento de la temperatura en estos sitios consecuencia del calentamiento global y local, juegue un papel importante en el deterioro de los árboles maduros y disminuya su cobertura. La estructura de los bosques también cambia constantemente debido a disturbios antropogénicos (Coomes y Grubb, 2003). Esto puede estar aconteciendo en los bosques cercanos a la Ciudad de México, incluida el área del presente estudio, donde se observa gran mortalidad de arbolado atribuida al fenómeno de declinación forestal (Flores-Nieves *et al.*, 2011). Los disturbios en el dosel pueden producir pequeños claros que conservan la regeneración de algunas especies de árboles. Este hecho se puede estar reflejando en la parte inferior de los gradientes (Figura 3, C), donde predominan grandes claros y alta mortalidad de arbolado. El NoFOY, NoROY y NoBLOY son menores en la parte inferior de los gradientes (Cuadro 2), lo cual indica que existen factores que limitan el establecimiento de oyamel en la parte inferior de los gradientes, hecho que podría estar relacionado con el incremento de temperatura. Lo mismo sucede en el caso de la diversidad de herbáceas, la cual es menor en la parte inferior de los

gradientes, según los índices de Margalef y número de Especies, a pesar de la mayor apertura del dosel en el nivel altitudinal (Cuadro 8).

Las Figura 3, A, B y C muestran una alta mortalidad del arbolado en particular en la parte inferior de los gradientes altitudinales, donde se ha perdido parcialmente la estructura de un bosque irregular como lo es el de *A. religiosa*. Este hecho coincide con lo encontrado por Peñuelas *et al.* (2001); Linares y Tiscar (2010); Linares *et al.* (2012), quienes señalan que la alta mortalidad de individuos arbóreos se debe a eventos extremos de sequía, como se están presentando en los ecosistemas forestales de la cuenca del mediterráneo. Como se observa en la parte baja del área de distribución de *A. religiosa*, es clara la elevada mortalidad del arbolado incluyendo fustales y latizales. Este tipo de mortalidad también es común en el ecotono inferior de *A. religiosa* en el Parque Nacional Desierto de los Leones, en donde se ha registrado una alta mortalidad de ramas y follaje en el arbolado. La distribución de biomasa en los árboles en general es atípica de la especie, mostrando graves alteraciones, condiciones que se atribuyen al fenómeno de declinación al que actualmente está sujeta esta especie (Bauer *et al.*, 1985; Alvarado-Rosales y Hernández-Tejeda, 2002; López-López *et al.*, 2006; Flores-Nieves *et al.*, 2011). Todos estos eventos, probablemente guardan relación con los procesos actuales de cambio climático.

En el presente trabajo se encontró que el gradiente no influye en los índices de diversidad de arbustivas y herbáceas (Cuadro 6 y 8). Estos resultados son similares a los encontrados por Dongping *et al.* (2012), quienes no detectaron diferencias significativas en los índices de diversidad alfa que analizaron a lo largo de un gradiente altitudinal en la montaña Guancen. Kessler (2001) y Dongping *et al.* (2012), señalan que la diversidad de especies aumenta o disminuye por efecto del aumento de la elevación. Lo anterior está estrechamente relacionado con los patrones de interacción que se llevan a cabo entre las comunidades vegetales, entre especies y entre factores ambientales.

En el Cuadro 6, se observa que el gradiente dos tuvo mayor valor de índice de diversidad de arbustivas para los cuatro índices analizados, esto probablemente por la orientación del gradiente, contrario con las especies herbáceas donde el gradiente uno presentó mayor diversidad. En cuanto al factor “nivel” se observa que los índices de Simpson y Shannon-Wiener denotan mayor diversidad. Este dato coincide con lo reportado por Ojeda *et al.* (2000) y Austrheim (2002), quienes encontraron que la diversidad fue mayor en el nivel intermedio de

elevación (1600 m), en un rango de 1800 a 1900 m. Esto no sucede para herbáceas en el caso del presente estudio (Cuadro 8), en donde se encontró que el nivel superior registró mayor índice de diversidad.

2.7 CONCLUSIONES

La frecuencia de individuos de diámetros pequeños es mayor en el nivel superior que en el medio y éste es mayor que en el nivel inferior del gradiente, lo que indica que el bosque de *A. religiosa* se ha regenerado de manera más eficiente en la parte alta que en la parte baja del mismo. La mayor proporción de fustales de oyamel se encuentra aún en la parte media de los gradientes altitudinales.

La estructura típica del bosque de *A. religiosa* (oyamel) en el nivel inferior de los gradientes se ha perdido, mientras que en los niveles superior y medio de los gradientes la estructura diamétrica de *A. religiosa*, se apega a la estructura típica de un bosque dominado por una especie tolerante a la sombra.

En general, el comportamiento de varias variables de respuesta estudiadas es acorde con la hipótesis de migración de especies vegetales hacia sitios fríos por efecto del calentamiento de la atmósfera.

Con respecto a la diversidad alfa de herbáceas y arbustivas, ésta se ve afectada por la elevación en los gradientes siendo sensible a las condiciones del sitio.

Aunque en el presente estudio fueron detectados algunos cambios en la estructura y regeneración de las especies, son necesarios más estudios para poder afirmar que el cambio climático está teniendo un efecto en el ecosistema.

CAPÍTULO III

CONDICIÓN DE COPA DE OYAMEL Y PINO EN GRADIENTES ALTITUDINALES

3. 1 RESUMEN

El cambio climático global es un fenómeno que está ocurriendo con una rapidez alarmante y sus efectos se pueden percibir en la salud de los bosques. El indicador condición de copa proporciona información confiable para diagnosticar el estado general de salud de los bosques y determinar cuantitativamente las condiciones actuales del arbolado. El presente estudio busca detectar posibles cambios en la condición de copa en el ecosistema que actualmente ocupa *Abies religiosa*, como indicativos de la existencia del proceso de migración, en respuesta al cambio climático. Se establecieron tres gradientes altitudinales en un bosque de *A. religiosa* y cada gradiente se dividió en tres niveles (inferior, medio y superior). En cada nivel se ubicaron tres sitios de 0.1 ha para evaluar las variables indicadoras de la condición de copa de las coníferas. Se evaluaron las variables posición de copa, proporción de copa viva, densidad de copa, transparencia de copa y muerte regresiva de cada individuo en una escala de 0 a 100 con incrementos de 5%. Se realizaron pruebas de normalidad, estadística descriptiva y prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis, así como análisis de varianza. Las variables proporción de copa viva y densidad de copa para las especies analizadas en forma conjunta tuvieron una distribución normal. Con respecto a la estadística descriptiva, la variable posición de copa para la combinación oyamel-pino y oyamel solo, los árboles dominantes se encontraron en la parte superior del gradiente, mientras que en la parte inferior se concentraron los árboles suprimidos. Las variables proporción de copa viva y densidad de copa, mostraron valores altos para el nivel inferior, mientras que transparencia de copa y muerte regresiva tomaron valores bajos en el mismo nivel. Esta condición probablemente se debe a que en el área inferior se encuentran grandes claros a consecuencia de la alta mortalidad de árboles adultos. En este nivel se observa claramente el proceso de declinación, el cual por su efecto en el arbolado adulto sugiere que este ha sido un proceso a largo plazo.

Palabras clave: *Proporción de copa, densidad de copa, transparencia de copa, muerte regresiva, posición de copa, cambio climático global.*

FIR AND PINE CROWN CONDITION IN ELEVATIONAL GRADIENTS

3.2 ABSTRACT

The global climate change is a phenomenon that is progressing in an alarming way and its effects may be reflected in the health of the forests. Tree crown condition indicator provides reliable information to diagnose the general health status of forests and determine quantitatively the current conditions of trees. The Present study seeks to detect changes in tree crown condition within the ecosystem currently dominated by *Abies religiosa*, which could be indicative of the existence of the migration process of this species in response to climate change. Three elevational gradients were established in a forest of *A. religiosa* and each gradient was split into three elevational levels (lower, middle and upper). In each of the levels, three 0.1 ha-sites were set to evaluate the crown condition variables on all conifer trees within the sites. For each individual tree, the crown position, live crown ratio, crown density, crown transparency, and crown dieback were registered using proper 0 to 100 % scales for each variable, with 5 % increment steps. Normality tests, descriptive statistics, non-parametric Kruskal-Wallis tests and analyzes of variance were accomplished. The variables live crown ratio and crown density showed a normal distribution when species were analyzed as a whole. Regarding descriptive statistics, crown position for the combination fir-pine and fir only, the dominant trees were in the upper part of the gradient, while suppressed trees concentrated in the lower part. Live crown ratio and crown density, showed high values for the lower level, while crown transparency and crown dieback registered lower values in that level of the gradient. This condition is likely a result of the large gaps with no trees, found in the lower level after adult tree mortality occurred. In this level, fir decline is evident and, as judged by its effects on adult trees, this process has been a long-term phenomenon.

Key words: *Live crown ratio, crown density, foliage transparency, crown dieback, crown position, global climate change.*

3.3 INTRODUCCIÓN

El cambio climático global se compone de una serie de eventos meteorológicos (Yepes y Silveira, 2011). Uno de los posibles efectos del cambio climático global es la redistribución de las especies vegetales. Por ejemplo se pronostican cambios significativos en la distribución de las especies de plantas en los próximos años si la temperatura sigue incrementando debido a este fenómeno (Dyer, 1995; Mueller *et al.*, 2005). En los ecosistemas, aumento de temperatura puede alterar propiedades como la composición, estructura y arquitectura del dosel, tasas de crecimiento, establecimiento y desarrollo de nuevos individuos. Cambios en los regímenes de precipitación, temperatura, radiación solar, etc., alteran de manera significativa los procesos metabólicos y fisiológicos que se llevan a cabo en los ecosistemas forestales (Chapin *et al.*, 2008). En general, los árboles y las plantas son fundamentales en el balance global del CO₂, por su capacidad para absorber este gas, mediante el proceso fotosintético; así las plantas pueden producir compuestos orgánicos los cuales son utilizados para su desarrollo y crecimiento (Yepes y Silveira, 2011). Una vez que se altera la asimilación de CO₂, se altera el crecimiento y desarrollo de los individuos.

La forma de la copa y en especial su cobertura, permiten obtener conclusiones sobre las condiciones de crecimiento y competencia a las que han estado sometidos los árboles. La copa es un buen indicador para evaluar el estado de salud actual de los bosques, y permite predecir las condiciones futuras de los árboles y del ecosistema forestal (Hale y Brown, 2005). La condición de copa de los árboles está influenciada por varios factores, desde las características de la especie hasta las características del sitio, tales como: la temperatura, humedad, precipitación, viento, etc. Las evaluaciones de copa permiten determinar cuantitativamente las condiciones actuales de un árbol y reflejan las condiciones del sitio, como son: densidad del rodal y las influencias externas a las cuales puede estar sometido; por ejemplo, la concentración de gases de efecto invernadero en la atmósfera, el cual se ha incrementado a nivel global gracias a la influencia antropogénica, alterando y modificando procesos fisiológicos y metabólicos de los árboles (Hamada y Ghini, 2011; Yepes y Silveira, 2011).

En México, el bosque de *Abies religiosa* es afectado por un fenómeno denominado declinación forestal, el cual se ha relacionado con cambios climáticos como la disminución de la precipitación, aparición de heladas, inviernos extremos y también con una interacción de los

contaminantes atmosféricos. Carnier (1986), menciona que la declinación es la acumulación de varias enfermedades causadas por factores abióticos y bióticos. Los diferentes síntomas de este fenómeno se perciben por la pérdida de hojas, decaimiento del follaje superior de la copa, muerte descendente de los árboles y pérdida de vigor del arbolado; a través de un amplio rango de síntomas, como decoloración o follaje anormal, disminución del follaje, reducción del crecimiento, rompimiento de las ramas, además de enfermedades sucesivas, hasta llegar a la muerte de los árboles en un periodo más corto de lo normal. Los patólogos forestales definen a la declinación forestal como una enfermedad multifactorial, ya que existe una relación entre los contaminantes originados por el hombre y otros factores ambientales tensionantes (Granado-Sánchez y López-Ríos, 2001).

Los bosques de *Abies religiosa* presentan una mortandad del 54 al 100% (la cual es ocasionada por varios factores) afectando principalmente a los árboles jóvenes de esta especie. Las coníferas están siendo reemplazadas por latifoliadas como *Garrya laurifolia* y *Quercus* spp, las cuales al parecer son más tolerantes a los contaminantes y cambios microclimáticos (Granado-Sánchez y López-Ríos, 2001). Un ejemplo claro de declinación forestal, se localiza en el Desierto de los Leones de la Ciudad de México. Alvarado (1989), señala que a partir de 1970 el arbolado del parque muestra una reducción del crecimiento de sus anillos y a partir de 1982 se detecta de manera clara una fuerte declinación forestal.

Dada la importancia de los bosques de *Abies religiosa* en México (conífera de gran altitud) (2400-3600 m), se pronostica que será afectada por el cambio climático (incremento de temperatura y disminución de precipitación). De acuerdo con Sáenz-Romero *et al.* (2010), se creará un clima más árido con severas consecuencias en el deterioro de la vegetación natural, modificando la estructura y crecimiento arbóreo. Por tal motivo el objetivo de este trabajo es determinar la condición de copa en oyamel y pino en gradientes altitudinales.

3.4 MATERIALES Y MÉTODOS

3.4.1 Área de estudio

El estudio se desarrolló en el Cerro Tláloc, Estado de México, región conocida como Sierra Nevada (Sánchez-González y López-Mata, 2003) Figura 1. En el declive oeste del Cerro Tláloc se presentan seis tipos de vegetación natural dominante: encinar arbustivo, bosque de encino, bosque mixto, bosque de oyamel, bosque de pino y zacatonal alpino. El clima es templado húmedo, con régimen de lluvias en verano. La precipitación anual fluctúa de 900 a 1000 mm y la temperatura media anual varía de 10 a 12 °C. Los suelos son negros, profundos, de textura media (migajones y francos) y ricos en materia orgánica. Los valores de pH varían de 5.5 a 7.1 (Sánchez-González *et al.*, 2006).

3.4.2 Diseño experimental

En dicha región se establecieron tres gradientes altitudinales en la parte poniente del Cerro Tláloc. El gradiente altitudinal “uno” comprendió el rango altitudinal de 3014 a 3562 m, el gradiente “dos” varió de 3204 a 3530 m y el gradiente “tres” de 3057 a 3520 m. Estos gradientes permitieron abarcar los límites altitudinales del área de distribución del oyamel. Cada gradiente se dividió en tres niveles altitudinales: inferior, medio y superior. En cada nivel se establecieron tres sitios de 0.1 ha. En el sitio de 0.1 ha se evaluaron las variables del indicador condición de copa en todos los individuos de oyamel y pino, con diámetros a la altura del pecho (DAP) mayores a 7.5 cm. La medición del DAP se hizo con una cinta diamétrica (Forestry Suppliers Metric Fabric Diameter Tape, modelo 283D/160 cm). Las variables posición de copa (PoC), proporción de copa viva (PrCV), muerte regresiva (Mreg), densidad de copa (DnC) y transparencia de copa (TrC), se evaluaron utilizando la tarjeta diseñada por el FIA (Forest Inventory and Analysis Program, 2012).

La variable posición de copa (PoC), se determinó en relación al estrato superior. Se utilizaron los códigos “uno” para los árboles suprimidos (la punta viva está en o debajo de la parte media del estrato superior), “dos” para los codominantes (la punta de la copa viva está arriba de la parte media del dosel promedio) y “tres” para los dominantes (la altura de la copa viva debe ser al menos dos veces la altura del dosel).

Para la densidad de copa (DnC) la cual estima la cantidad de ramas de la copa, follaje y estructuras reproductivas que bloquean la luz que atraviesa la copa, se debe considerar que cada

especie tiene una copa normal que varía con el sitio, genética y daños infligidos al árbol (Figura 4). La variable transparencia de copa (TrC), se registró estimando el porcentaje de copa viva con follaje que permite el paso de la luz, considerando que este valor varía si el árbol ha sido sometido a una defoliación por estrés o daños recientes (Figura 4). Estas dos variables se evaluaron utilizando la tarjeta diseñada por la FIA (2012).

En la tarjeta para evaluar la densidad de copa y transparencia de follaje (Figura 4), las áreas blancas representan la luz visible que pasa a través de la copa y las áreas negras la porción del árbol que bloquea la luz.

Para la proporción de copa viva (PrCV) se tomó en cuenta la longitud de copa viva; es decir, la distancia de la parte alta de la misma a la base de la copa obvia. Se utilizó la escala de proporción de copa viva no compactada que se encuentra en la tarjeta densidad transparencia de follaje. La forma cómo se evalúa es manteniendo la tarjeta en posición paralela al tronco del árbol a evaluar. Se calibra hasta que el cero coincida con la punta de la copa viva y el 99 con la base del tronco (Figura 5).

La variable muerte regresiva (Mreg), estima la severidad de un estrés reciente en los árboles. Es la mortalidad reciente de ramas con presencia de ramillas finas, la cual inicia de la porción terminal de una rama y procede hacia el tronco. Se considera muerte regresiva cuando ésta se presenta en la parte alta y en la porción exterior del árbol. Se registraron los incrementos porcentuales en 5 % en las cuatro variables, en una escala de 0 a 100 %.



Figura 4. Tarjeta para evaluar las variables: densidad de copa y transparencia de follaje, FIA (2012).

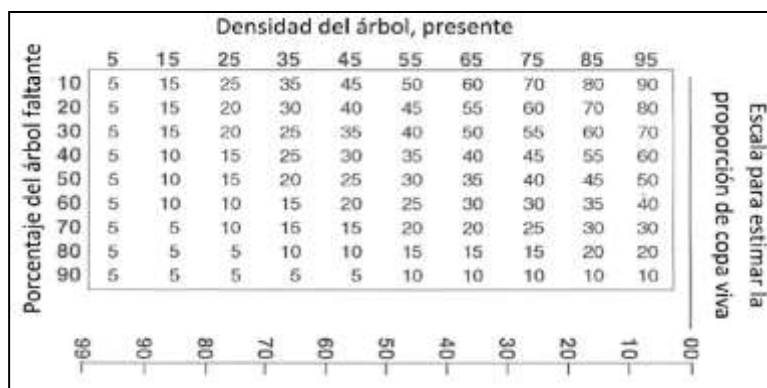


Figura 5. Tarjeta para evaluar proporción de copa FIA (2012).

3.4.3 Análisis estadístico

Para conocer la distribución de los datos se realizaron pruebas de normalidad de Kolmogorov-Smirnov y Shapiro Wilk, ambas pruebas con un $\alpha = 0.05$. Para todas las variables se obtuvieron medias de tendencia central y medidas de dispersión, con ayuda del paquete estadístico SAS Institute Inc. (2002). De acuerdo a la distribución de los datos, se aplicó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis o análisis de varianza para hacer comparaciones entre los niveles altitudinales.

3.5 RESULTADOS

De acuerdo con los Cuadros 9, 10 y 11, se rechaza la hipótesis nula que postula que los datos de las variables bajo estudio se distribuyen de manera normal. Esto significa que los datos de la mayoría de las variables se distribuyen de manera no normal, excepto, proporción de copa viva (PrC) y densidad de copa (DnC) del nivel inferior de cada gradiente, para el caso de pino (Cuadro 11; Figuras 7 y 8). Con base en este resultado, se deduce que para el tratamiento estadístico de estos datos debe ser aplicando estadística no paramétrica.

Cuadro 9. Prueba de normalidad para las variables indicadoras de condición de copa para 705 individuos en el grupo de especies (oyamel y pino).

Niveles Grupo de especies (oyamel-pino)	Variable de condición de copa	Shapiro-Wilk (W)	Pr<W	Kolmogorov-Smirnov (D)	Pr>D
Superior	PoC	0.7772	<0.0001	0.2452	<0.0100
	PrCV	0.9372	<0.0001	0.1444	<0.0100
	DnC	0.9750	<0.0001	0.1319	<0.0100
	TrC	0.9810	0.0003	0.0876	<0.0100
	Mreg	0.4515	0.0001	0.4732	<0.0100

Medio	PoC	0.7187	<0.0001	0.3082	<0.0100
	PrCV	0.9671	<0.0001	0.0933	<0.0100
	DnC	0.9499	<0.0001	0.1396	<0.0100
	TrC	0.9620	<0.0001	0.1173	<0.0100
	Mreg	0.4911	<0.0001	0.3314	<0.0100
Inferior	PoC	0.6648	<0.0001	0.3868	<0.0100
	PrCV	0.9277	0.0002	0.1760	<0.0100
	DnC	0.9150	<0.0001	0.1574	<0.0100
	TrC	0.9303	0.0003	0.2045	<0.0100
	Mreg	0.4475	<0.0001	0.3308	<0.0100

PoC= Posición de copa, PrCV= Proporción de copa viva, DnC= Densidad de copa, TrC= Transparencia de copa y Mreg= Muerte regresiva.

Cuadro 10. Prueba de normalidad para las variables indicadoras de condición de copa de oyamel, para 579 individuos.

Oyamel (niveles)	Variable de condición de copa	Shapiro-Wilk (W)	Pr<W	Kolmogorov-Smirnov (D)	Pr>D
Superior	PoCOY	0.7752	<0.0001	0.2866	<0.0100
	PrCVOY	0.1086	<0.0001	0.1086	<0.0100
	DnCOY	0.9620	<0.0001	0.1611	<0.0100
	TrCOY	0.9793	0.0022	0.1001	<0.0100
	MregOY	0.4823	<0.0001	0.4764	<0.0100
Medio	PoCOY	0.7238	<0.0001	0.2950	<0.0100
	PrCVOY	0.9634	<0.0001	0.0998	<0.0100
	DnCOY	0.9387	<0.0001	0.1550	<0.0100
	TrCOY	0.9573	<0.0001	0.1240	<0.0100
	MregOY	0.5028	<0.0001	0.3272	<0.0100
Inferior	PoCOY	0.7056	<0.0001	0.3426	<0.0100
	PrCVOY	0.9191	0.0003	0.1742	<0.0100
	DnCOY	0.9071	0.0001	0.1502	<0.0100
	TrCOY	0.9316	0.0012	0.1912	<0.0100
	MregOY	0.3955	<0.0001	0.3580	<0.0100

PoCOY= Posición de copa de oyamel, PrCVOY= Proporción de copa viva de oyamel, DnCOY= Densidad de copa de oyamel, TrCOY= Transparencia de copa de oyamel y MregOY= Muerte regresiva de oyamel.

Cuadro 11. Prueba de normalidad para las variables indicadoras de condición de copa de pino, para 126 individuos.

Pino (niveles)	Variable de condición de copa	Shapiro-Wilk (W)	Pr<W	Kolmogorov-Smirnov (D)	Pr>D
Superior	PoCPIN	0.6510	<0.0001	0.4043	<0.0100
	PrCVPIN	0.9056	<0.0001	0.2055	<0.0100
	DnCPIN	0.9653	0.0104	0.1351	<0.0100

Medio	TrCPIN	0.9656	0.0109	0.1432	<0.0100
	MregPIN	0.4101	<0.0001	0.4765	<0.0100
	PoCPIN
	PrCVPIN	0.8659	0.0462	0.2853	<0.0100
	DnCPIN	0.5421	<0.0001	0.4564	<0.0100
Inferior	TrCPIN	0.6411	0.0002	0.4510	<0.0100
	MregPIN
	PoCPIN
	PrCVPIN	0.9330	0.3370	0.1875	>0.1500
	DnCPIN	0.9351	0.3600	0.1897	>0.1500
	TrCPIN	0.8715	0.0441	0.2678	<0.0100
	MregPIN	0.6000	<0.0001	0.3091	<0.0100

PoCPIN= Posición de copa de pino, PrCVPIN= Proporción de copa viva de pino, DnCPIN= Densidad de copa de pino, TrCPIN= Transparencia de copa de pino y MregPIN= Muerte regresiva de pino.

La condición de copa fue medida para el total de coníferas presentes 705 individuos, distribuidos en los tres niveles altitudinales incluyendo los tres gradientes, presentándose 325 individuos en el nivel superior, 299 en el nivel medio y 81 en el nivel inferior, Cuadro 12.

Cuadro 12. Atributos estadísticos de las variables indicadoras de condición de copa por niveles altitudinales y grupos de especies (705 total de individuos).

Variables de condición de copa por grupo	Niv	Arb (núm)	Med	Error estándar	Asimetría	Curtosis	Min	Percentiles					Max
								10 th	25 th	50 th	75 th	90 th	
								----- porcentaje -----					
PoC	S	325	2.018	0.0471	-0.0352	-1.6159	1	1	1	2	3	3	3
	M	299	1.9163	0.0532	0.16684	-1.8073	1	1	1	2	3	3	3
	I	81	1.6419	0.0967	0.7738	-1.2365	1	1	1	1	3	3	3
PrCV	S	325	47.138	1.2806	0.5924	-0.4827	5	20	30	40	60	85	95
	M	299	43.545	1.3203	0.3803	-0.5653	0	15	30	40	60	80	95
	I	81	62.037	3.0438	-0.3359	-1.0799	5	25	40	60	90	95	100
DnC	S	325	50.64	0.935	-0.2840	0.0843	5	30	45	50	65	70	90
	M	299	42.47	1.1383	-0.3732	-0.4486	0	10	35	45	55	65	80
	I	81	53.88	1.7677	-1.0307	1.5886	5	35	45	55	65	70	85
TrC	S	325	53.67	0.9502	0.2214	-0.2644	10	30	40	55	65	75	95
	M	299	59.16	1.1138	0.1938	-0.2733	0	35	45	55	70	90	95
	I	81	49.50	1.7603	0.8299	0.9772	15	30	40	45	60	65	95
Mreg	S	325	2.138	0.3041	3.3161	13.3416	0	0	0	0	0	10	40
	M	299	7.29	0.9675	3.6816	15.6705	0	0	0	0	10	20	100
	I	81	6.728	1.7081	4.1067	18.2126	0	0	0	0	5	10	95

PoC= Posición de copa, PrCV= Proporción de copa viva, DnC= Densidad de copa, TrC= Transparencia de copa y Mreg= Muerte regresiva.

Nivel =Niv (S= superior, M= medio e I=inferior)

La mayor posición de copa en el grupo de oyamel-pino se encontró en el nivel superior (media=2.018), siendo esta media cercana a la correspondiente a los árboles dominantes (posición 3). La menor media de la variable posición de copa (cercana a la correspondiente a árboles suprimidos), se encontró en el nivel inferior (1.6419, Cuadro 12). Esto significa que en el nivel inferior de los gradientes existe mayor número de árboles suprimidos (posición 1) que en los otros niveles. No obstante lo anterior, en los sitios del nivel inferior se observó mayor variabilidad (0.09) en cuanto a la PoC, probablemente explicado por la elevada mortalidad de árboles adultos en este nivel.

Cabe señalar que la mayoría de las observaciones tendieron a concentrarse en una pequeña sección del rango 0 a 100 %. Esto se pudo observar por los valores de media, desviación estándar, asimetría y curtosis (Cuadros 12 y 13).

Los valores de asimetría (Skewness) y curtosis, indican la correspondencia entre las colas de la distribución de una variable y el grado de “achatación” de la misma distribución, respectivamente. Estas medidas frecuentemente se interpretan con respecto a la distribución normal (Gaussiana), la cual tiene una asimetría de cero y una curtosis de tres (Cuadros 12 y 13; Figuras 7 y 8). En ocasiones la curtosis se normaliza a cero. Un valor de asimetría positivo indica que las observaciones a la derecha de la media son más dispersas que las de la izquierda de la media. Cuando la curtosis se normaliza a cero, valores positivos indican mayor concentración de los datos con respecto a la media. Contrariamente valores negativos indican mayor dispersión de los datos con respecto a la media, lo cual gráficamente se representan con curvas más achatadas (Cuadro 12; Figura 7).

De acuerdo con el análisis estadístico, la media de la asimetría de PoC en el nivel superior está cargada hacia la derecha de la curva (valor negativo), indicando que existen pocos árboles tendientes a ser suprimidos pero los hay en un rango amplio de PoC inferiores a la media; es decir, muchos árboles tendientes a ser suprimidos. Lo contrario ocurre en el caso de los otros dos niveles (Cuadro 12; Figura 7). El 50 % de la población (percentil) en el nivel superior y medio tiene una posición de copa codominante (Cuadro 12).

Las variables PrC, DnC muestran valores altos (media y percentil 50) para el nivel altitudinal inferior (Cuadros 12 y 13; Figuras 7 y 8). Esto significa que en este nivel altitudinal el arbolado tiene mejor condición de copa, lo cual contradice la expectativa del presente trabajo. La

fisonomía del arbolado adulto especialmente de oyamel en esta zona muestra un deterioro pronunciado (Cuadro 13; Figura 6, A-B).

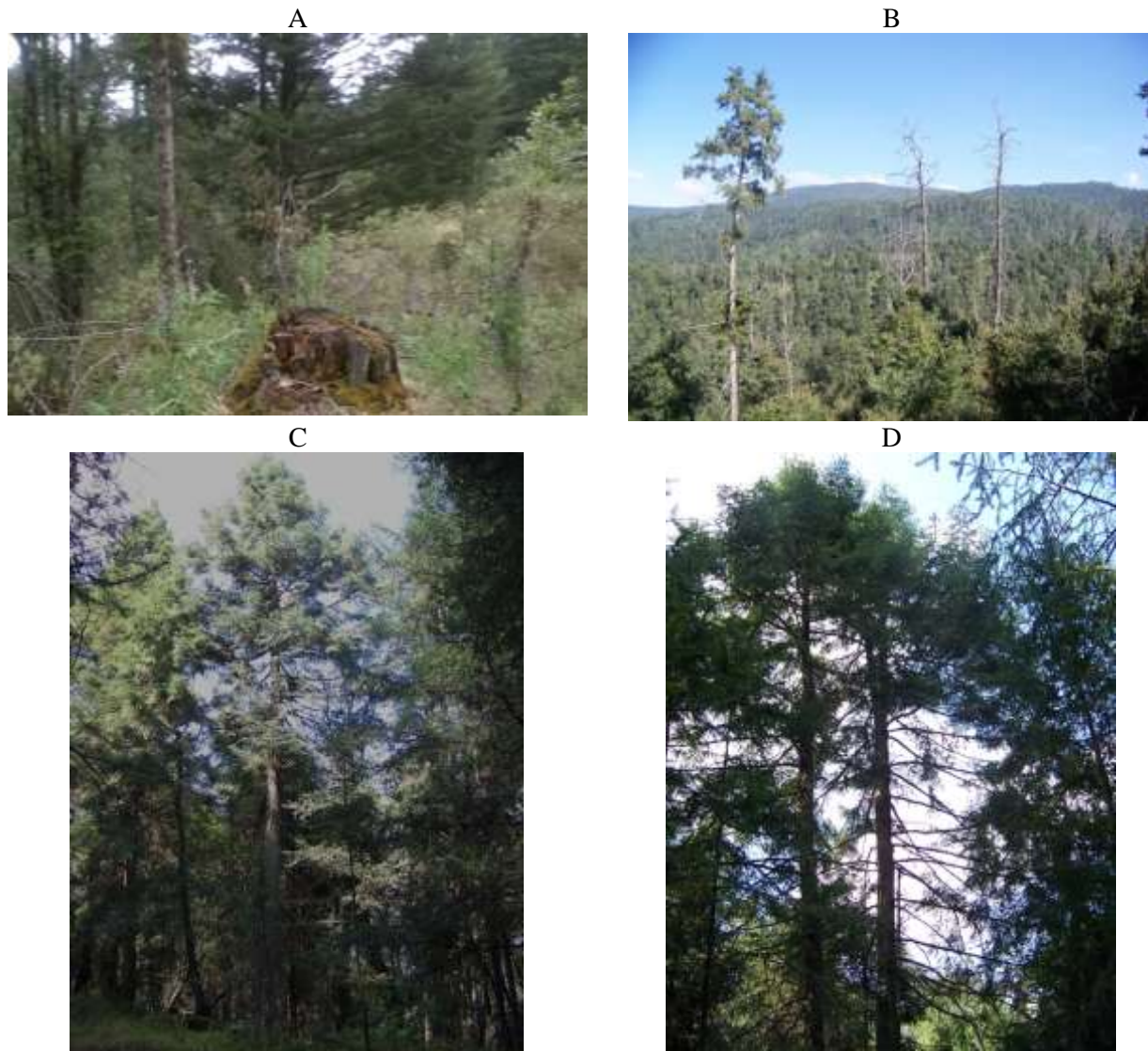


Figura 6. Apariencia actual del arbolado de *Abies religiosa* en el nivel inferior (A-B) y medio (C- D) de los gradientes de la zona (Cerro Tláloc).

Los valores altos de esas variables, se deben probablemente a que en el nivel inferior existen algunos árboles en estado de latizal creciendo en condiciones de dosel abierto, debido a la muerte masiva de arbolado adulto (Figura 6, B). La condición de dosel abierto promueve el ingreso de un nivel suficiente de radiación solar que contribuye a mejorar la PrCV y la DnC. Los valores de TrC y Mreg se relacionan de manera inversa con las variables PrCV y DnC (Cuadro 13; Figuras 7 y 8).

Las tendencias de los datos del Cuadro 13 y Figura 8, coinciden con las del Cuadro 12 y Figura 7, esto se debe a que la mezcla de especies a la que se refiere el Cuadro 12, es dominada por oyamel que es la especie de referencia del Cuadro 13.

Cuando la condición de copa fue evaluada por especie, el número de individuos varió de acuerdo al nivel. Para el caso del oyamel, fueron 226 individuos en el nivel superior, 286 en el nivel medio y 67 en el inferior. Para el caso del pino, el número de individuos en el nivel superior fue de 99, 13 en el nivel medio y 14 en el nivel inferior (Cuadros 13 y 14).

Cuadro 13. Atributos estadísticos de las variables indicadoras de condición de copa por niveles altitudinales de oyamel.

Variables de condición de copa de oyamel	Niv	Árb (núm)	Med	Error estándar	Asimetría	Curtosis	Min	Percentiles					Max
								10 th	25 th	50 th	75 th	90 th	
								-----porcentaje-----					
			---porcentaje---					-----porcentaje-----					
PoCOY	S	226	2.234	0.0522	-0.4398	-1.2465	1	1	2	2	3	3	3
	M	286	1.958	0.0544	0.08344	-1.8213	1	1	1	2	3	3	3
	I	67	1.776	0.1101	0.4642	-1.6289	1	1	1	1	3	3	3
PrCVOY	S	226	50.08	1.6087	0.4099	-0.7181	5	20	30	45	65	90	95
	M	286	42.34	1.3304	0.4609	-0.4193	0	15	30	40	55	80	95
	I	67	63.05	3.4357	-0.3931	.10600	5	20	40	70	90	95	100
DnCOY	S	226	49.82	1.0720	-0.1983	0.4013	5	30	45	50	60	70	85
	M	286	40.97	1.1058	-0.5118	-0.5196	0	10	30	45	55	65	80
	I	67	52.83	1.9757	-1.0703	1.5004	5	35	45	55	65	70	85
TrCOY	S	226	53.76	1.0671	0.1402	-0.0410	10	30	45	55	65	75	95
	M	286	60.40	1.1066	0.1860	-0.1437	0	40	45	55	75	90	95
	I	67	50.59	1.9214	0.7897	1.1078	15	35	45	45	60	65	95
MregOY	S	226	2.035	0.3232	2.7114	7.9080	0	0	0	0	0	10	30
	M	286	7.622	1.0071	3.5936	14.896	0	0	0	0	10	25	100
	I	67	5.820	1.7970	4.6554	23.7014	0	0	0	0	5	10	95

PoCOY= Posición de copa de oyamel, PrCVOY= Proporción de copa viva de oyamel, DnCOY= Densidad de copa de oyamel, TrCOY= Transparencia de copa de oyamel y MregOY= Muerte regresiva de oyamel.

Nivel =Niv (S= superior, M= medio e I=inferior)

Para el caso de pino, la cantidad de árboles resultó limitada debido a que el área de estudio corresponde al área de distribución de oyamel. Esto propició mayores valores de error estándar (Cuadro 14; Figura 8), lo que sugiere aumentar el tamaño de muestra para mejorar las estimaciones de la media.

La parte altitudinal media se caracterizó por tener mayor PrCVOY, DnCOY y menores valores de TrCOY y MregOY (Figura 8). Se esperaba que esta condición de copa ocurriera en el nivel

superior donde las condiciones ambientales son más adecuadas para *Pinus hartwegii*. La aparente incongruencia pudo haber sido influenciado por el tamaño de muestra, el cual debió ser mayor para lograr una estimación más precisa de las medias, dado que el número de individuos de pino fue muy bajo en los sitios de los niveles medio e inferior.

Cuadro 14. Atributos estadísticos de las variables indicadoras de condición de copa por niveles altitudinales de pino.

Variables de condición de copa de pino	Niv	Arb (núm)	Med	Error estándar	Asimetría	Curtosis	Min	Percentiles					Max
								10 th	25 th	50 th	75 th	90 th	
								-----porcentaje-----					
			----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
PoCPIN	S	99	1.525	0.0790	1.0691	-0.5224	1	1	1	1	2	3	3
	M	13	1	0	.	.	1	1	1	1	1	1	1
	I	14	1	0	.	.	1	1	1	1	1	1	1
PrCVPIN	S	99	40.40	1.8893	0.9621	0.4404	10	20	30	35	45	75	95
	M	13	70	3.1521	0.7547	1.1654	50	65	65	65	75	85	95
	I	14	57.14	6.3918	-0.1865	-1.2286	15	30	40	55	80	85	90
DnCPIN	S	99	52.52	1.8475	-0.4957	-0.2705	5	25	40	55	65	75	90
	M	13	75.38	2.62272	-1.8767	2.1198	55	55	80	80	80	80	80
	I	14	58.92	3.7496	-0.6461	2.1728	25	45	55	60	65	75	85
TrCPIN	S	99	53.48	1.9574	0.3327	-0.6584	10	30	40	50	70	85	95
	M	13	31.92	2.0046	1.9340	3.1825	25	25	30	30	30	45	50
	I	14	44.28	4.2535	1.3537	2.2936	25	30	30	45	45	65	85
MregPIN	S	99	2.373	0.6747	3.6169	14.4955	0	0	0	0	0	10	40
	M	13	0	0	.	.	0	0	0	0	0	0	0
	I	14	11.07	4.8657	2.9335	9.6992	0	0	0	10	10	20	70

PoCPIN= Posición de copa de pino, PrCVPIN= Proporción de copa viva de pino, DnCPIN= Densidad de copa de pino, TrCPIN= Transparencia de copa de pino y MregPIN= Muerte regresiva de pino. Nivel superior=S, medio=M e inferior=I.

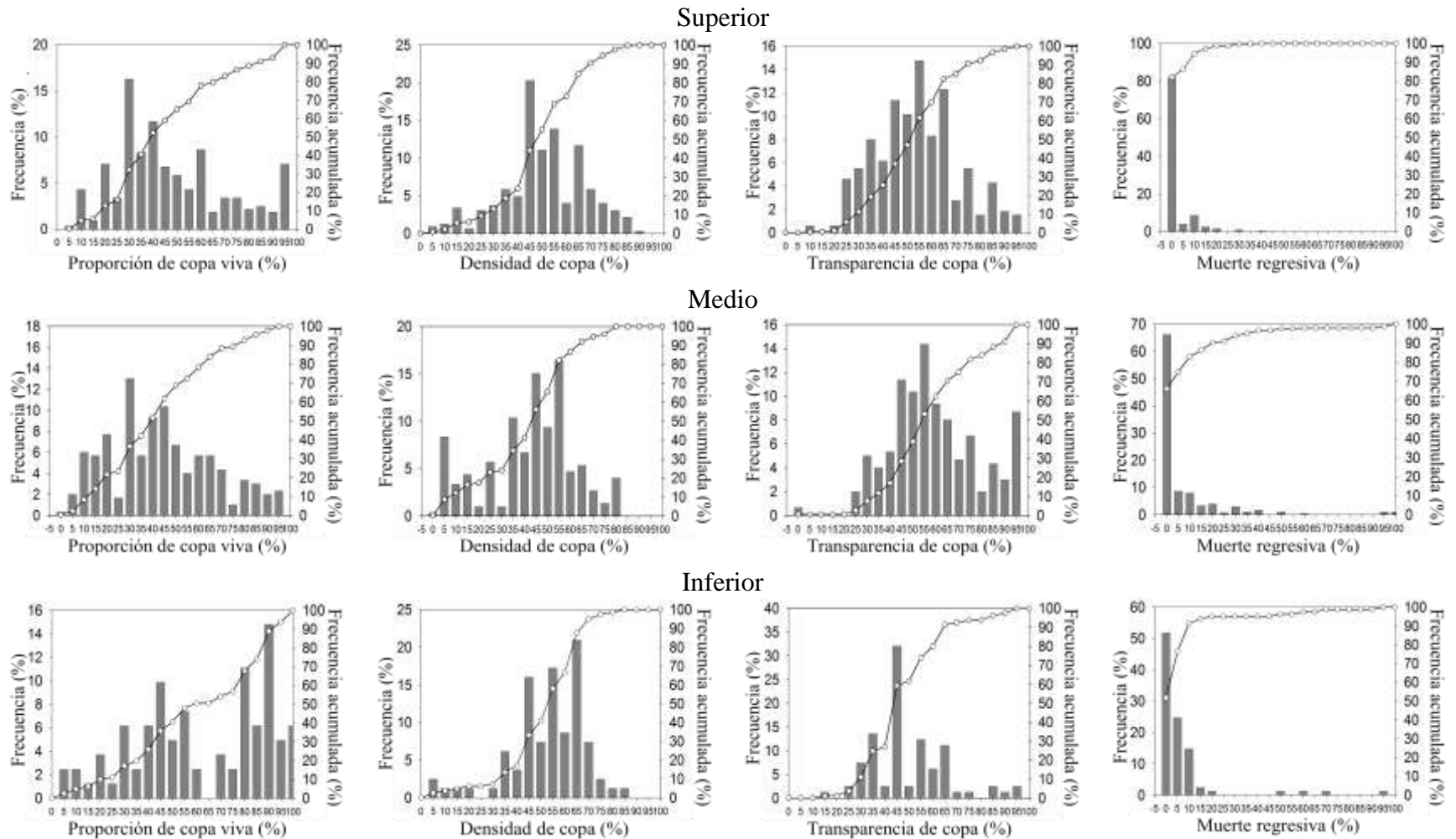


Figura 7. Distribuciones de frecuencia de las variables indicadoras de condición de copa del total de especies.

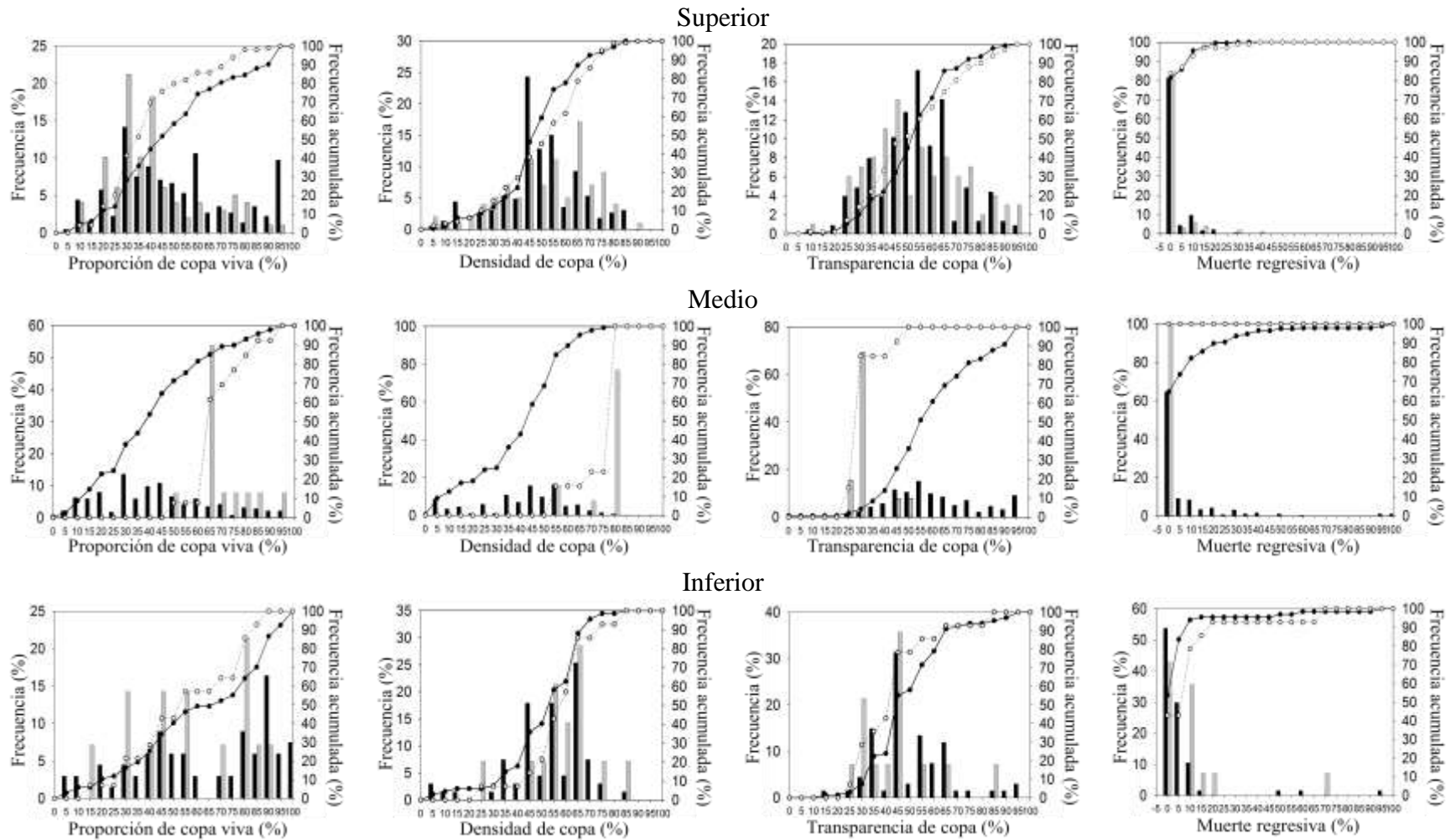


Figura 8. Distribuciones de frecuencia de las variables indicadoras de condición de copa considerando los grupos de especies oyamel y pino.

- Frecuencia de oyamel
- Frecuencia de pino
- Frecuencia acumulada de oyamel
- Frecuencia acumulada de pino

El análisis de varianza del Cuadro 15, indica que las medias de las variables de respuesta son significativamente diferentes entre niveles altitudinales, esto indica que los valores medios de las variables de condición de copa referidos en los Cuadros 13 y 14, son significativamente diferentes entre niveles altitudinales. Este resultado es confirmado por la prueba de Kruskal-Wallis.

Cuadro 15. Valores de P para el análisis de varianza y prueba de Kruskal-Wallis, para la comparación de las variables de respuesta entre niveles altitudinales.

Variable de Respuesta	P>F	P>Chi-square
PoCOY	0.0001*	0.0001*
PrCVOY	0.0001*	0.0001*
DnCOY	0.0001*	0.0001*
TrCOY	0.0001*	0.0001*
MregOY	0.0001*	0.0001*
PoCPIN	0.0035*	0.0021*
PrCVPIN	0.0001*	0.0001*
DnCPIN	0.0001*	0.0001*
TrCPIN	0.0003*	0.0001*
MregPIN	0.0008*	0.0002*

PoCOY= Posición de copa de oyamel, PrCVOY= Proporción de copa viva de oyamel, DnCOY= Densidad de copa de oyamel, TrCOY= Transparencia de copa de oyamel y MregOY= Muerte regresiva de oyamel; PoCPIN= Posición de copa de pino, PrCVPIN= Proporción de copa viva de pino, DnCPIN= Densidad de copa de pino, TrCPIN= Transparencia de copa de pino y MregPIN= Muerte regresiva de pino.

*diferencias significativas

3.6 DISCUSIÓN

Los resultados revelan que las variables de copa, tanto para la mezcla de especies como para las especies individuales, no tienen un comportamiento normal. Las excepciones las constituyen la proporción de copa viva (PrC) y densidad de copa (DnC) del nivel inferior (Cuadro 11; Figura 7). Esto coincide con lo reportado por Randolph (2006), quien encontró que al menos en sus tres variables de estudio (densidad de copa, transparencia de copa y muerte regresiva), no presentaron una distribución normal, atribuyendo tal resultado a que el análisis fue realizado para el total de especies reportadas en el inventario forestal del Sureste de Estados Unidos. El autor destaca que algunas especies tienden a tener copas más densas dependiendo de la edad del arbolado.

Las variables PrCV y DnC muestran valores altos para el nivel altitudinal inferior (Cuadro 12). Lo anterior significa que en este nivel el arbolado tiene mejor condición de copa, lo cual contradice la expectativa del presente trabajo. La fisonomía del arbolado adulto especialmente de oyamel en esta zona, muestra un deterioro pronunciado indicado por mortalidad, baja densidad y muerte regresiva de arbolado adulto (Cuadro 13; Figura 6, A), ya que en esta zona el arbolado presenta los síntomas del proceso de declinación que se ha reportado en bosques cercanos de la Ciudad de México (Alvarado-Rosales y Hernández-Tejeda, 2002; López-López *et al.*, 2006; Flores-Nieves *et al.*, 2011). Cuando un individuo pierde la mayoría de su follaje por agentes externos sean bióticos o abióticos o por fenómenos como el denominado “Declinación”, estos individuos frecuentemente llegan a la muerte.

En estudios realizados en el sur de los Estados Unidos de América con especies de maderas blandas y duras, se observó que los valores promedio de transparencia de copa fueron ligeramente más altos en el grupo de especies forestales de madera blanda (18.4 %) con respecto a un grupo de maderas duras (15.7 %). Sin embargo, cuando el análisis para transparencia de copa se realizó en forma individual (53 especies en total), la variación por especie fue más evidente, ya que *Quercus laurifolia* Michx registró 13.4%, mientras que *Pinus virginiana* Mill 23.4 % con rango de 12.5 a 20 % en total (Randolph, 2006). Con base en lo anterior, el autor indica que esta diferencia es consecuencia de la diversidad de especies ya que un grupo tiende a formar copas más densas.

Los valores altos de esas variables, se deben probablemente a que en el nivel inferior existen algunos árboles en estado de latizal creciendo en condiciones de dosel abierto (Figura 6, A), debido a la muerte masiva del arbolado adulto (nivel superior= 4.66, medio= 6.0 e inferior= 12.33 número de tocones por sitio de 1000 m² por nivel altitudinal) Figura 6, C-D; Anexo C. La condición de dosel abierto promueve el ingreso de un nivel suficiente de radiación solar que contribuye a mejorar la PrCV y la DnC. Los valores de TrC y Mreg (nivel superior=53.67, medio=59.16, inferior= 49.50 y superior=2.13, medio=7.29, inferior=6.72, respectivamente) se relacionan de manera inversa con las variables PrCV y DnC (Cuadro 13; Figuras 7 y 8). Este comportamiento es acorde con lo que mencionan Thorpe *et al.* (2010), quienes encontraron que la competencia entre individuos influye en la estructura de la copa de los árboles y cuando se da la muerte de árboles adultos los árboles juveniles pueden desarrollarse libremente y conservar

hasta 90 % de su follaje. Dobbertin y Brang (2001), Ozolincius *et al.* (2005) y Laarmann *et al.* (2009), encontraron que los árboles suprimidos tienen tasas de mortalidad más altas que los árboles codominantes y dominantes, pero cuando la defoliación aumenta en estos últimos, los árboles con mayor área foliar fueron los árboles suprimidos. Dobbertin y Brang (2001) y Laarmann *et al.* (2009), encontraron un aumento exponencial en la tasa de mortalidad del arbolado a medida que aumentan las tasas de defoliación. Estos resultados se obtuvieron para diferentes especies forestales de acuerdo al inventario forestal suizo y al inventario forestal en Estonia. En el Este de Alemania también se ha reportado para *Pinus sylvestris* altas tasas de mortalidad, debido a una disminución de follaje. Los mismos autores mencionan que los valores de las especies reportadas en los inventarios, juegan un papel muy importante al momento de realizar los análisis, ya que cada especie se comporta de manera diferente.

En el presente estudio, la parte altitudinal media se caracterizó por tener mayor PrCv, DnC y menores valores de TrC y Mreg en el caso de pino (Figuras 7 y 8). Se esperaba que esta condición de copa ocurriera en el nivel superior donde las condiciones ambientales son más adecuadas para *Pinus hartwegii*. La aparente incongruencia pudo haber sido influenciada por el tamaño de muestra, el cual debió haber sido mayor para lograr una estimación más precisa de las medias, dado que el número de individuos de pino fue muy bajo en los sitios del nivel medio e inferior. Para el caso de pino la cantidad de árboles resultó limitada, debido a que el área de estudio corresponde al área de distribución de oyamel.

En este estudio se observó que las medias de las variables de respuesta son significativamente diferentes entre niveles altitudinales. Allen *et al.* (2010) y Carnicer *et al.* (2011), en sus estudios encontraron que todas las especies forestales que se analizaron en la Península Ibérica en diferentes zonas y en diferentes elevaciones, han experimentado un aumento significativo en el proceso de defoliación de las copas (proporción de copa y muerte regresiva) en las últimas dos décadas, principalmente en aquellas zonas de elevaciones más bajas. Ellos lo atribuyen a los impactos de la sequía que se han registrado en las últimas décadas.

La escasa población de fustales de oyamel en la parte baja de los gradientes en este estudio, se explica por el proceso de declinación de esta especie. Este proceso ha sido bien documentado por varios autores (Bauer *et al.*, 1985; Alvarado-Rosales y Hernández-Tejeda, 2002; López-López *et al.*, 2006; Flores-Nieves *et al.*, 2011) y en general ha sido atribuido a los efectos de contaminantes del aire. Dado que su mayor impacto se ha presentado en las partes bajas del área

de distribución del oyamel, es probable que el aumento de la temperatura en estos sitios a consecuencia del calentamiento global y local, sea determinante en el deterioro de los árboles maduros y disminuya su cobertura. Esto está aconteciendo en los bosques cercanos a la Ciudad de México (incluida el área de este estudio), donde se observa gran mortalidad del arbolado atribuida al fenómeno de declinación forestal (Flores-Nieves *et al.*, 2011).

Los disturbios en el dosel pueden producir pequeños claros que conservan la regeneración de algunas especies de árboles o de la misma especie, como se observa en este trabajo. En la parte inferior se observa una alta mortalidad del arbolado, en particular donde se ha perdido parcialmente la estructura de un bosque irregular como lo es el de *A. religiosa* (Capítulo II). Esto coincide con lo reportado por Peñuelas *et al.* (2001), Linares y Tiscar (2010) y Linares *et al.* (2012), quienes señalan que la alta mortalidad de individuos arbóreos se debe a eventos extremos de sequía como se están presentando en los ecosistemas forestales de la cuenca del mediterráneo. En la parte baja del área de distribución de *A. religiosa* es clara la elevada mortalidad de arbolado adulto. Este tipo de mortalidad también es común en el ecotono inferior de *A. religiosa* en el Parque Nacional Desierto de los Leones, donde se ha registrado disturbios en la copa, como alta mortalidad de ramas y follaje en el arbolado adulto. La distribución de biomasa en los árboles en general es atípica de la especie, mostrando graves alteraciones en la condición de copa, condiciones que se atribuyen al fenómeno de declinación al que actualmente está sujeta esta especie (Bauer *et al.*, 1985; Alvarado-Rosales y Hernández-Tejeda, 2002; López-López *et al.*, 2006; Flores-Nieves *et al.*, 2011). Todos estos eventos probablemente guardan relación con los procesos actuales de cambio climático global, como lo señalan Allen *et al.* (2010) y Carnicer *et al.* (2011), quienes encontraron que los bosques Ibéricos están experimentando los efectos crónicos a largo plazo debido a las graves sequías relacionadas con el cambio climático.

En las últimas décadas los eventos de mortalidad forestal en todo el mundo se han relacionado con la sequía (cambio de temperatura y precipitación), los cuales han sido monitoreados en bosques Europeos (Allen *et al.*, 2010 y Michaelian *et al.*, 2011). También se ha encontrado que de acuerdo a la tolerancia que los árboles tengan a cambios en la temperatura, muchos tienden a desplazarse a condiciones favorables para su establecimiento y desarrollo (Wang *et al.*, 2012). Este evento, como lo señalan los autores mencionados anteriormente, influye directamente en la distribución geográfica de algunas especies forestales y cambios de hábitat.

3.7 CONCLUSIONES

Ninguna variable se comportó de manera normal, excepto tres variables que pertenecen a la especie de pino.

Las medias de las variables de respuesta son diferentes entre niveles altitudinales para las especies estudiadas, destacando el hecho que el nivel inferior presenta mejores condiciones de copa para oyamel (proporción de copa y densidad de copa). El fenómeno anterior probablemente se debe a que en la parte inferior existen grandes claros en los que el arbolado de oyamel tiene mejor condición de copa.

En el nivel inferior existen algunos árboles en estado de latizal creciendo en condiciones de dosel abierto, debido a la muerte masiva de arbolado adulto, además en esta zona se observa un deterioro pronunciado presentando síntomas del fenómeno de declinación.

Los hallazgos del presente estudio, se suman a los crecientes reportes que se tienen en teoría sobre los efectos del cambio climático sobre la salud y estructura de los bosques.

Dada la escasa información sobre el estado de salud de los bosques es imprescindible una red de vigilancia a largo plazo donde se evalúen los impactos del cambio climático en la salud de los bosques, ya que el proceso de declinación es un proceso gradual que está afectando de manera alarmante a las zonas boscosas principalmente aquellas que se encuentran cerca de las zonas urbanas.

CONCLUSIONES GENERALES

El comportamiento de varias variables de respuesta (proporción de brinzales y latizales de oyamel) es acorde con la hipótesis de migración de especies vegetales hacia sitios fríos por efecto del calentamiento de la atmósfera.

El bosque de *A. religiosa* se ha regenerado de manera más eficiente en la parte alta que en la parte baja ya que la frecuencia de individuos de diámetros pequeños es mayor en el nivel superior que en el medio y éste es mayor que en el nivel inferior del gradiente.

En los niveles superiores y medio de los gradientes la estructura diamétrica de *A. religiosa*, se apega a la estructura típica de un bosque dominado por una especie tolerante a la sombra, como es *A. religiosa*. Contrariamente, la estructura típica de bosques de *A. religiosa* en el nivel inferior de los gradientes se está perdiendo.

De acuerdo a los resultados de este trabajo se concluye que el bosque de *A. religiosa* en el Cerro Tláloc, al menos en la parte inferior de los gradientes, se encuentra bajo presión a consecuencia de los cambios en el ambiente.

Para las variables condición de copa, se concluye que si bien las medias de las variables de respuesta son diferentes entre niveles altitudinales para las especies estudiadas.

El nivel inferior presenta mejores condiciones de copa para oyamel debido a que en el nivel inferior existen algunos árboles en estado de latizal, creciendo en condiciones de dosel abierto provocado por la muerte masiva de arbolado adulto y además en esta zona se observa un deterioro pronunciado del arbolado presentando síntomas del fenómeno de declinación.

Los hallazgos del presente estudio se suman a los crecientes reportes sobre los efectos del cambio climático, sobre la salud y estructura de los bosques.

El estudio de la vegetación arbórea en gradientes altitudinales, es de suma importancia para comprender los patrones de diversidad que tienen las comunidades, además es indispensable entender como el cambio climático fenómeno latente en el presente puede influir en la migración de especies.

RECOMENDACIONES

Aunque en el presente estudio fueron detectados pequeños cambios en la estructura y regeneración de las especies, más estudios relacionados son necesarios para poder afirmar que el cambio climático está teniendo un efecto en el ecosistema.

Dada la escasa información sobre el estado de salud de los bosques de México, es imprescindible una red de vigilancia a largo plazo, donde, se evalúen los impactos del cambio climático en la salud de los bosques, ya que el proceso de declinación es un proceso gradual que está afectando de manera alarmante a las zonas boscosas principalmente aquellas que se encuentran próximas a las zonas urbanas.

Al realizar comparaciones de estas variables entre niveles altitudinales, se recomienda usar procedimientos estadísticos no paramétricos.

Para la especie de pino, se recomienda aumentar el tamaño de muestra para lograr una mayor confiabilidad en las estimaciones de condición de copa, dado que el área estudiada pertenece a la distribución del oyamel y la población de pino es reducida.

Es indispensable realizar más estudios enfocados a las comunidades arbóreas, ya que es necesario saber cómo cambiara la composición de especies con respecto a la altitud, el cual como tal es un tema controversial, aunque es reconocido que la composición cambia de acuerdo a la elevación en función de las respuestas fisiológicas de las especies y a los factores ambientales relacionados a la altitud.

LITERATURA GENERAL CITADA

Aitken, S., N., S. Yeaman., J. A. Holliday., T. Wang. and S. Curtis-McLane. 2008. Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications* 1:95-111

Alba-Landa J., L del C. Mendizábal-Hernández., A. Aparicio-Rentería. y E. O. Ramírez-García. 2008. Conocimiento biológico de las especies de coníferas del Pinetum “Hans Nienstaedt & Jeffrey K. Donahue. *Foresta Veracruzana. Recursos Genéticos Forestales México* 10 (1):67-72

Alvarado R. D. 1989. Declinación y muerte del oyamel (*Abies religiosa*) en el sur del Valle de México. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados, Montecillo, México

Alvarado-Rosales D. and T. Hernández-Tejeda. 2002. Decline of Sacred-fir in the Desierto de los Leones National Park. In: Fenn ME, Bauer LI de, Hernández-Tejeda T. Eds. *Urban air pollution and forests resources at risk in the Mexico City air basin*. New York: Springer. 243-260 p

Allen, C. D., A. K. Macalady., H. Chenchouni., D. Bachelet., N. McDowell., M. Vennetier., T. Kitzberger., A. Rigling., D. D. Breshears., E. H. Hogg., P. Gonzalez., R. Fensham., Z. Zhang., J. Castro., N. Demidova., L. Jong-Hwan., G. Allard., S. W. Running., A. Semerci. and N. Cobb. 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *For. Ecol. Manage.* 259(4):660-684

Amezcuca, C. P. y H. Valderrama, L. 1999. Productividad de suelos con *Abies religiosa* (H. B.K.) Schl. et Cham., en el Parque Nacional El Chico, Hidalgo. Tesis de licenciatura, Universidad Autónoma Chapingo, departamento de suelos. Chapingo, México. 121 p

Anon. 2001. *El cambio climático. Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático*. Cambridge Univ Pulse

Austrheim G. 2002. Plant diversity patterns in semi-natural grasslands along an elevational gradient in southern Norway. *Plant Ecology* 161(2):193–205

- Bauer, L. I. de la., T. Hernández T., W. J. Manning. 1985. Ozone causes needle injury and tree decline in *Pinus hawregii* at high altitudes in the mountains around Mexico City. *J. Air Pollut. Control Assoc* 35(8): 404
- Bolin, B., B. R. Doos., J. Jager., R. A. Warrick. 1986. The greenhouse effect, climatic change and ecosystems. *SCOPE Report 29*, Wiley, Nueva York 541 p
- Bradley, R. S. A. V. Karmalkar., H. F. Díaz. 2008. Climate change scenario for Costa Rican montane forests. *Geophysical Research Letters* 35-L11702
- Brown H. J. 2001. Mammals on mountainsides: elevational patterns of diversity. *Global Ecology and Biogeography* 10:101-109
- Carnier, L. 1986. "Decline in Quebec's forests; assessment of the situation". Service de la Recherche Applique. Ministere del Energie et des Ressources, Quebec
- Carnicer, J., M. Coll., M. Ninyerola., X. Pons., G. Sánchez., J. Peñuelas. 2011. Widespread Crown condition decline, food web disruption, and amplified tree mortality with increased climate change-type drought. *PNAS*. 108(4):1474-1478
- Carrión G. J. S. 2001. Condicionantes de la respuesta vegetal al cambio climático. Una perspectiva paleobiológica. *Acta Botánica Malacitana* 26:157-176
- Chapin III F. S., J. T. Randerson., A. D. McGuire., J. A. Foley. and C. B. Field. 2008. Changing feedbacks in the climate-biosphere system. *Front. Ecol. Environ* 6(6):313-320
- Chandy S., D. J. Gibson. Y P. Robertson. 2006. Additive partitioning of diversity across hierarchical spatial scales in a forested landscape. *Journal of Applied Ecology* 43:792-801
- Cifuentes J. M. 2010. ABC del Cambio Climático en Mesoamérica. Serie Técnica. CATIE 383:71 p
- Clark, J. S., B. Beckage., J. HilleRisLambers., I. Ibañez., S. LaDeau., J. McLachlan., J. Mohan. and M. Rocca. 2002. Plant Dispersal and Migration. *Earth* (2)

Conde C. 2006. México y el Cambio Climático. Dirección general de divulgación de la ciencia. UNAM 1-28

Conabio

En <http://www.biodiversidad.gob.mx/planeta/CDB/cdb.html> el 29 de junio 2012

Coomes, D. A. and P. J. Grubb. 2003. Colonization, tolerance, competition and seed-size variation within functional groups. *Trends in Ecology Evolution* 18:283-291

Cruz, P., A. Fernández., J. A. Reque. 2009. Propuesta tipológica forestal para los bosques de *Quercus Pyrenaica* de la comarca del Bierzo del noroeste de España, empleando análisis multivariante. *Bosque (Valdivia)* 30(3):180-191

Davis, M., B. and R. G. Shaw. 2001. Range shifts and adaptive responses to Quaternary Climate Change. *Science* (292):673-679

Dobbertin, M. and P. Brang. 2001. Crown defoliation improves tree mortality models. *Forest Ecology and Management*. 141:271-284

Dongping, M., Z. Jin-Tun., Min Li. 2012. Diversity of wood land communities and plant species along an altitudinal gradient in the Guancen Mountains, China. *Scientific World Journal*

Dudley, N. 1998. Forest and climate changes. A report for WWF International, Forest Innovations, IUCN, GTZ, WWF

Dyer, J. M. 1995. Assessment of climatic warming using a model of forest species migration. *Ecological Modelling ELSEVIER* 79:199-219

Escudero A., R. García-Camacho., A. García-Fernández., R. G. Gavilán., L. Giménez-Benavides., J. M. Iriondo., C. Lara-Romero., J. Morente., D. S. Pescador. 2012. Vulnerabilidad al cambio global en la alta montaña mediterránea. *Ecosistemas* 21(3):63-72

- Flores-Nieves P., López-López M. A., Ángeles-Pérez G., de la Isla Serrano M. L., Calva-Vásquez G. 2011. Modelos para estimación y distribución de biomasa de *Abies religiosa* (Kunth) Schltdl. et Cham. en proceso de declinación. Rev. Mex. Cien. For 2(8):9-20
- FIA (Forest Inventory and Analysis National Program). 2012. Forest Health Indicators: Crown condition method guide. Version 3.0-2005
- Fossa, A. M. 2004. Biodiversity patterns of vascular plant species in mountain vegetation in the Faroe Islands. Diversity and Distributions 10:217-223
- Gaston, J. K. 2000. Global Patterns in biodiversity. Nature 15:220-227
- González E. M., E. Jurado., E. S. González., C. O. Aguirre., P. J. Jiménez., J. Navar. 2003. Cambio climático mundial: origen y consecuencias. CiENCiA UANL (6):377-385.
- Gonzalez, P., R. P. Neilson., J. M. Lenihan., R. J. Drapek. 2010. Global patterns in the vulnerability of ecosystems to vegetation shifts due to climate change. Global Ecology and Biogeography 19:755-768
- Granados-Sánchez, D y G. F. López-Ríos. 2001. Declinación forestal. Revista Chapingo. Serie ciencias forestales y del ambiente, 7(001):5-13
- Granados-Sánchez D., G. F. López-Ríos., M. A. Hernández-García. 2007. Ecología y silvicultura en bosques templados. Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente 13(1):67-83
- Hale, S. E. and N. Brown. 2005. Use of the canopy-scope for assessing canopy openness in plantation forests. Forestry 78(4):365-371
- Hamada, E. and R. Ghini. 2011. Impactos del cambio climático en plagas y enfermedades de las plantas en Brasil. Rev . Mex. Cienc. Agríc. 195-205
- Hernández, M. E. 1991. Distribución y utilidad de los *Abies* en México. Boletín del Instituto de Geografía. México 15:75-118

Huntley, B., Y. C. Collingham., R. E. Green., G. M. Hilton., C. Rahbek., S. G. Willis. 2006. Potential impacts of climatic change upon geographical distributions of birds. British Ornithologists' Union. *Ibis* 148:8-28

Jacobson, H. K. and M. F. Price. 1990. *A Framework for Research on the Human Dimensions of Global Environmental Change*. Human Dimensions of Global Environmental Change Programme, Barcelona, España

Jáuregui, E. 1993. Mexico City's heat island revisited. *Erdkunde*, Band 47:185-195

Kessler, M. 2001. Patterns of diversity and range size of selected plant groups along an elevational transect in the Bolivian Andes. *Biodiversity and Conservation* 10(11):1897–1921

Körner, C. 2007. The use of “altitude” in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* 22:569-574

Laarmann, D., H. Korjus., A. Sims., J. A. Stanturf., A. Kiviste., K. Köster. 2009. Analysis of forest naturalness and tree mortality patterns in Estonia. *Forest Ecology and Management*. 258S: S187-S195

Linares J. C., S. R. Pazo., L. Taiqui., J. J. Camarero., V. Ochoa., V. Lechuga., J. I. Seco., B. Viñeola., G. Sangüesa., P. Gilarte., J. Merino., J. A. Carreira. 2012. Efectos de las tendencias climáticas y la degradación del hábitat sobre el decaimiento de los cedrales (*Cedrus atlantica*) del norte de Marruecos. *Ecosistemas* 21(3):7-14

Linares J. C. and P. A. Tíscar. 2010. Climate change impacts and vulnerability of the southern populations of *Pinus nigra subsp. salzmannii*. *Tree Physiology* 30:795-806

López-López M. A., A. Velázquez M. y J. Acosta M., E. Estañol B. 2006. Biomass distribution in declining sacred-fir seedlings. *Interciencia* 31(6):451-455

Madrigal S. X. 1964. Contribución al conocimiento de la ecología de los bosques de Oyamel (*Abies religiosa* H. B.K. Schl. et Cham) en el Valle de México. Tesis de licenciatura. Instituto Politécnico Nacional, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. México, D. F. 111 p

- Margulis L. y J. E. Lovelock. 1974. Biological modulation of the Herat's Atmosphere. Icarus. Academic Press, EE.UU 21:471-489
- Martínez M. 1963. Las Pináceas mexicanas. 3ra Ed. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 400 p
- McDowell, N., G., C. D. Allen., L. Marshall. 2010. Growth, carbon isotope discrimination, and climate-induced mortality across a *Pinus ponderosa* elevation transect. *Global Change Biology* 16:399-415
- Michaelian, M., E. H. Hogg., R. J. Hall. and E. Arsenault. 2011. Massive mortality of aspen following severe drought along the southern edge of the Canadian boreal forest. *Glob. Change Biol.* 17(6):2084-2094
- Mueller, R. C., C. M. Scudder., M. E. Porter., T. R. Talbot III., C. A. Gehring. and T. G. Whitham. 2005. Differential tree mortality in response to severe drought: evidence for long-term vegetation shifts. *J. Ecol.* 93(6):1085-1093
- Nieto de Pascual-Pola M. C. 1995. Estudio sinecológico del bosque de oyamel de la cañada de Contreras, Distrito Federal. *Revista Ciencia Forestal en México* 20:3-34
- Neilson, R., P., L. F. Pitelka., A. M. Solomon., R. Nathan., G. F. Midgley., J. M. V. Fragoso., H. Lischke., K. Thompson. 2005. Forecasting Regional to Global Plant Migration in Response to Climate Change. *BioScience* (55)749-759
- Nobre C. A., G. Sampaio., L. Salazar. 2007. Climate and land use changes in Amazonia: Impacts on the hydrological cycle and biome distribution. *Water and the Environment* (12):144
- Noss, R. F. 2002. Beyond Kyoto: Forest Management in a Time of Rapid Climate Change. *Conservation Biology* 15(3): 578-590
- Ojeda F., T. Marañón., J. Arroyo. 2000. Plant diversity patterns in the Aljibe Mountains (S. Spain): a comprehensive account. *Biodiversity and Conservation* 9(9):1323-1343

- Ozolincius R., V. Miksys., V. Stakenas. 2005. Growth-independent mortality of Lithuanian forest tree species. *Scand. J. Forest Res.* (20):153-160
- Pauli, H., M. Gottfried., G. Grabherr. 1996. Effects of climate changes on mountain ecosystem-upward shifting of alpine plants. *World Resource Review* (8):382-390
- Pautasso M., K. Dehnen-Schmutz., O. Holdenrieder., S. Pietravalle., N. Salama., M. J. Jeger., E. Lange., S. Hehl-Lange. 2010. Plant health and global change some implications for landscape management. *Biological Reviews* 85:729-755
- Peñuelas, J., I. Filella., P. Comas. 2002. Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region. *Global Change Biology* (8):531-544
- Peñuelas J. and M. Boada. 2003. A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology* 9:131-140
- Peñuelas J., F. Lloret., R. Montoya. 2001. Severe drought effects on mediterranean woody flora in Spain. *Forest Science* 47:214-218
- Pineda-López M. R., R. Ortega-Solís., L. R. Sánchez-Velásquez., G. Ortiz-Ceballos., G. Vázquez-Domínguez. 2013. Estructura poblacional de *Abies religiosa* (Kunth) Schl. et Cham., en el ejido El Conejo del Parque Nacional Cofre de Perote, Veracruz, México. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 375-385
- Ramírez-Marcial N., M. González-Espinosa., G. Williams-Linera. 2001. Anthropogenic disturbance and tree diversity in montane rain forests in Chiapas, México. *Forest Ecology and Management* 154:311-326
- Randolph, K. C. 2006. Descriptive statistics of tree crown condition in the southern united states and impacts on data analysis and interpretation general technical. USDA Forest Service. Report SRS-94

Rozelot J. P. and S. Lefebvre. 2006. *It is possible to find a solar signature in the current climatic warming?* Physics and Chemistry of the Earth 31-41 p

Sánchez-González A., L. López M. 2003. Clasificación y ordenación de la vegetación del norte de la Sierra Nevada, a lo largo de un gradiente altitudinal. Anales del instituto de biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Botánica 74(1):47-71

Sánchez-González A., L. López-Mata L., D. Granados-Sánchez. 2005. Semejanza florística entre los bosques de *Abies religiosa* (H.B.K.) Cham. & Schltdl. de la Faja Volcánica Transmexicana. Investigaciones geográficas 56:62-76

Sánchez-González A., L. López M., H. Vibrans. 2006. Composición y patrones de distribución geográfica de la flora del bosque de Oyamel del Cerro Tláloc, México. Boletín de la Sociedad Botánica de México 79:67-78

Sáenz-Romero, C., G. E. Rehfeldt., N. L. Crookston., P. Duval., R. St-Amanta., J. Beaulieu., B. A. Richardson. 2010. Spline models of contemporary, 2030, 2060 and 2090 climates of Mexico and their use in understanding climate-change impacts on the vegetation. Climate Change, 102:595-623

Seaby, R. M. H. and P. A. Henderson. 2006. Species Diversity and Richnes Version 4. Pisces Conservation Ltd., Lymington, England 122

Statistical Analysis Systems (SAS) (2002) SAS/STAT User's Guide. Cary, North Carolina, USA

Stevens, G. C. 1992. The elevational gradient in latitudinal range: An extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. The American Naturalist 40(6):893-911

Swingland, I. R. 2001. Definitions of biodiversity. See Levin 2001 91- 377 REVISAR

Thorpe, H. C., R. Astrup., A. Trowbridge., K. D. Coates. 2010. Competition and tree crowns: A neighborhood analysis of three boreal tree species. Forest Ecology and Management. 259:1586-1596

Toledo V. M. 1998. La diversidad biológica de México. *Ciencia y Desarrollo* 14:17-29

Valladares F., D. Flores-Rentería., A. Fornes., T. Morán-López., M. Díaz. 2014. Influencia de la fragmentación y el clima en procesos clave para la regeneración del encinar. *Ecosistemas* 23(2):37-47

Villers-Ruíz L., I. Trejo-Vázquez. 1998. El impacto del cambio climático en los bosques y áreas naturales protegidas de México. *Interciencia* 23(1):10-19

Van Mantgem, P. J., N. L. Stephenson., J. E. Keeley. 2006. Forest reproduction along a climatic gradient in the Sierra Nevada, California. *For. Ecol. Manage* 225:391-399

Wang W., C. Peng., D. D. Kneesshaw., G. R. Larocque., Z. Luo. 2012. Drought-induced tree mortality: ecological consequences, causes, and modeling. *Environ. Rev.* 20:109-121

Willig, M. R., D. M. Kaufman., R. D. Stevens. 2003. Latitudinal Gradients of Biodiversity: Pattern, Process, Scale, and Synthesis. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst* 34:273-309

Woodward, F. I. 1987. *Climate and Plant Distribution*. Cambridge University Press, Cambridge

Wunder J., B. Reineking., C. J. Bigler., H. Bugmann. 2008. Predicting tree mortality from growth data: how virtual ecologists can help real ecologists. *Journal of Ecology* 96:174-187

Yepes A. y M. Silveira B. 2011. Respuestas de las plantas ante los factores ambientales del cambio climático global. *Colombia Forestal*. 14(2):213-232

Zhu, X. and J. Zhang. 2005. Altitudinal patterns of plant diversity of China Mountains. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* 25(7):1480-1486

ANEXOS

ANEXO A.

Listado de especies arbustivas de tres gradientes en tres niveles (superior, medio e inferior) del bosque Cerro Tláloc.

Nivel		Familia
Superior	<i>Senecio angulifolius</i> HBK.	Asteraceae
	<i>Eupatorium rhomboideum</i> Kunth	Asteraceae
	<i>Ribes affine</i> HBK.	Grossulariaceae
	<i>Senecio cinerarioides</i> HBK.	Asteraceae
	<i>Eupatorium deltoideum</i> Jacq.	Asteraceae
	<i>Lithospermum oblongifolium</i> Greenm.	Boraginaceae
	<i>Eupatorium rivale</i> Greenm.	Asteraceae
	<i>Symphoricarpos microprophyllus</i> H.B. K	Caprifoliaceae
<i>Roldana barba-johannis</i> (DC.) H. Rob. & Brettell	Asteraceae	
Medio	<i>Ageratina glabrata</i> (Kunth)R. M. King & H. Rob.	Asteraceae
	<i>Senecio angulifolius</i> HBK.	Asteraceae
	<i>Roldana barba-johannis</i> (DC.) H. Rob. & Brettell	Asteraceae
	<i>Eupatorium deltoideum</i> Jacq.	Asteraceae
	<i>Symphoricarpos microprophyllus</i> H.B. K	Caprifoliaceae
	<i>Buddleja parviflora</i> Kunth	Buddlejaceae
	<i>Lithospermum oblongifolium</i> Greenm.	Boraginaceae
	<i>Acaena elongata</i> L.	Rosaceae
<i>Baccharis conferta</i> Kunth	Compositae	
<i>Pernettya prostrata</i> (Cav.) DC.	Ericaceae	
Inferior	<i>Baccharis conferta</i> Kunth	Compositae
	<i>Symphoricarpos microprophyllus</i> H.B. K	Caprifoliaceae
	<i>Buddleja parviflora</i> Kunth	Buddlejaceae
	<i>Rubus pringlei</i> Rydb.	Rosaceae
	<i>Ageratina glabrata</i> (Kunth)R. M. King & H. Rob.	Asteraceae
	<i>Roldana barba-johannis</i> (DC.) H. Rob. & Brettell	Asteraceae
	<i>Ageratina glabrata</i> (Kunth)R. M. King & H. Rob.	Asteraceae
	<i>Salix paradoxa</i> HBK.	Salicaceae
	<i>Ribes affine</i> HBK.	Grossulariaceae
	<i>Ceanothus caeruleus</i> Lag.	Rhamnaceae
	<i>Senecio angulifolius</i> HBK.	Asteraceae
	<i>Lithospermum oblongifolium</i> Greenm.	Boraginaceae
<i>Garrya laurifolia</i> Benth.	Garryaceae	
<i>Ceanothus caeruleus</i> Lag.	Rhamnaceae	

ANEXO B.

Listado de especies herbáceas de tres gradientes en tres niveles (superior, medio e inferior) del bosque Cerro Tláloc.

Superior	Familia
<i>Eryngium monocephalum</i> Cav.	Apiaceae
<i>Alchemilla procumbens</i> Rose	Rosaceae
<i>Lupinus versicolor</i> sweeto	Leguminosae
<i>Senecio callosus</i> Sch. Bip.	Asteraceae
<i>Stevia monardifolia</i> Kunth	Asteraceae
<i>Senecio toluccanus</i> DC.	Asteraceae
<i>Gentiana spathacea</i> kunth	Gentianaceae
<i>Eryngium monocephalum</i> Cav.	Apiaceae
<i>Erigeron longipes</i> DC.	Asteraceae
<i>Orthilia secunda</i> (L.) House	Pyrolaceae
<i>Erigeron galeottii</i> (A. Gray) Greenm.	Asteraceae
<i>Penstemon gentianoides</i> (HBK) Poir.	Scrophulariaceae
<i>Gnaphalium canescens</i> DC.	Asteraceae
<i>Tagetes foetidissima</i> DC.	Asteraceae
Medio	
<i>Castilleja tenuiflora</i> Benth.	Scrophulariaceae
<i>Senecio toluccanus</i> DC.	Asteraceae
<i>Alchemilla procumbens</i> Rose	Rosaceae
<i>Solanum demissum</i> Lindl.	Solanaceae
<i>Senecio callosus</i> Sch. Bip.	Asteraceae
<i>Stevia monardifolia</i> Kunth	Asteraceae
<i>Stellaria cuspidata</i> Willd.	Caryophyllaceae
<i>Eryngium monocephalum</i> Cav.	Apiaceae
<i>Lupinus versicolor</i> sweeto	Leguminosae
<i>Salvia cardinalis</i> HBK.	Lamiaceae
<i>Physalis coztomatl</i> Dunal	Solanaceae
<i>Penstemon gentianoides</i> (HBK) Poir.	Scrophulariaceae
<i>Penstemon campanulatus</i> (Cav.) Willd.	Scrophulariaceae
<i>Stachys coccinea</i> Ortega	Lamiaceae
<i>Erigeron galeottii</i> (A. Gray) Greenm.	Asteraceae
<i>Erigeron longipes</i> DC.	Asteraceae
<i>Galium aschenbornii</i> Ness & S. Schver	Rubiaceae
<i>Orthilia secunda</i> (L.) House	Pyrolaceae
Inferior	
<i>Lupinus versicolor</i> sweeto	Leguminosae
<i>Veronica persica</i> Poir	Scrophulariaceae
<i>Stevia monardifolia</i> Kunth	Asteraceae
<i>Salvia elegans</i> Vahl	Lamiaceae

<i>Stachys coccinea</i> Ortega	Lamiaceae
<i>Physalis coztomatl</i> Dunal	Solanaceae
<i>Geranium seemannii</i> Peyr.	Geraniaceae
<i>Solanum demissum</i> Lindl.	Solanaceae
<i>Parietaria pensylvanica</i> Muhl.	Urticaceae
<i>Cerastium nutans</i> Raf.	Caryophyllaceae
<i>Salvia cardinalis</i> HBK.	Lamiaceae
<i>Erigeron longipes</i> DC.	Asteraceae
<i>Gentiana spathacea</i> Kunth	Gentianaceae
<i>Sigesbeckia jorullensis</i> Kunth	Asteraceae
<i>Alchemilla procumbens</i> Rose	Rosaceae
<i>Tagetes foetidissima</i> DC.	Asteraceae
<i>Gnaphalium canescens</i> DC.	Asteraceae
<i>Castilleja tenuiflora</i> Benth.	Scrophulariaceae
<i>Daucus montanus</i> Humb. & Bonpl.	Apiaceae
<i>Orthilia secunda</i> (L.) House	Pyrolaceae
<i>Eryngium monocephalum</i> Cav.	Apiaceae
<i>Penstemon gentianoides</i> (HBK) Poir.	Scrophulariaceae
<i>Galium aschenbornii</i> Ness & S. Schverc	Rubiaceae

ANEXO C.

Apariencia del arbolado en el nivel superior de los gradientes.



Apariencia del arbolado en el nivel medio de los gradientes.



Apariencia del arbolado en el nivel inferior de los gradientes.



