

COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO EN CIENCIAS FORESTALES

**ESTRUCTURA, COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD
ARBÓREA DEL ÁREA NATURAL PROTEGIDA
METZABOK, SELVA LACANDONA, CHIAPAS**

FACUNDO SÁNCHEZ GUTIÉRREZ

T E S I S
PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MÉXICO

2017

CARTA DE CONSENTIMIENTO DE USO DE LOS DERECHOS DE AUTOR Y DE LAS REGALIAS COMERCIALES DE PRODUCTOS DE INVESTIGACION

En adición al beneficio ético, moral y académico que he obtenido durante mis estudios en el Colegio de Postgraduados, el que suscribe FACUNDO SÁNCHEZ GUTIÉRREZ, Alumno (a) de esta Institución, estoy de acuerdo en ser partcipe de las regalías económicas y/o académicas, de procedencia nacional e internacional, que se deriven del trabajo de investigación que realicé en esta institución, bajo la dirección del Profesor DR. JUAN IGNACIO VALDEZ HERNÁNDEZ, por lo que otorgo los derechos de autor de mi tesis ESTRUCTURA, COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD ARBÓREA DEL ÁREA NATURAL PROTEGIDA METZABOK, SELVA LACANDONA, CHIAPAS y de los producto de dicha investigación al Colegio de Postgraduados. Las patentes y secretos industriales que se puedan derivar serán registrados a nombre el colegio de Postgraduados y las regalías económicas que se deriven serán distribuidas entre la Institución, El Consejero o Director de Tesis y el que suscribe, de acuerdo a las negociaciones entre las tres partes, por ello me comprometo a no realizar ninguna acción que dañe el proceso de explotación comercial de dichos productos a favor de esta Institución.

Montecillo, Mpio. de Texcoco, Edo. de México, a 09 de NOVIEMBRE de 2017



Firma del
Alumno (a)



Vo. Bo. del Consejero o Director de Tesis

La presente tesis titulada: Estructura, composición y diversidad arbórea del área natural protegida Metzabok, Selva Lacandona, Chiapas, realizada por el alumno **Facundo Sánchez Gutiérrez**, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

DOCTOR EN CIENCIAS
FORESTALES

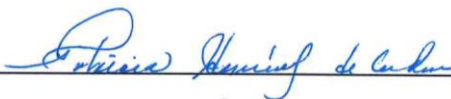
CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO



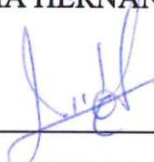
DR. JUAN IGNACIO VALDEZ HERNÁNDEZ

ASESORA



DRA. PATRICIA HERNÁNDEZ DE LA ROSA

ASESOR



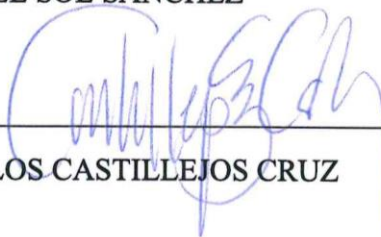
DR. JULIO SÁNCHEZ ESCUDERO

ASESOR



DR. ANGEL SOL SÁNCHEZ

ASESOR



DR. CARLOS CASTILLEJOS CRUZ

Montecillo, Texcoco, Estado de México, diciembre de 2017

ESTRUCTURA, COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD ARBÓREA DEL ÁREA NATURAL PROTEGIDA METZABOK, SELVA LACANDONA, CHIAPAS

Facundo Sánchez Gutiérrez, Dr.
Colegio de Postgraduados, 2017

RESUMEN

El presente trabajo tuvo como objetivo describir la estructura, diversidad y el patrón de distribución espacial de las especies arbóreas por gradiente altitudinal en el área natural protegida Metzabok, Selva Lacandona, Chiapas. En cinco estratos altitudinales (EA) se establecieron 21 unidades de muestreo (UM) de 20 x 50 m. Cada UM se dividió en 10 sub-unidades de muestreo (SUM) de 10 x 10 m, donde se registraron todos los individuos de clase fustal (≥ 2.5 cm). La estructura se caracterizó mediante la distribución diamétrica, altura y de los índices de valor de importancia (IVI) y forestal (IVF). La diversidad se analizó con los índices de Shannon-Wiener (H'), Simpson (S), Equidad (E) y Fisher y la semejanza florística con el coeficiente de Sorensen (IS). Para la distribución espacial se seleccionaron al azar una UM en cada EA. Dentro de cada SUM se instaló un cuadro de 5 x 5 m, para el registro de latizales (DN < 2.5 cm y altura > 1.5 m); en el interior de cada cuadro se establecieron dos cuadros de 2 x 2 m, para el registro de los brinzales (altura < 1.5 m). Se utilizaron el índice de Morisita-Horn y $K(t)$ de Ripley para fustal; latizal y brinzal únicamente con Morisita-Horn. En total se registraron 6,542 individuos distribuidos en 252 especies arbóreas, agrupadas en 82 familias, 10 de las especies se encuentra en la NOM-059-SEMARNAT-2010. Las especies con los mayores IVI y IVF por estrato altitudinal fueron *Haematoxylum campechianum* L, *Manilkara zapota* (L.) Royen en EA1; *Rinorea guatemalensis* (S. Watson) Bartlett, *Pouteria reticulata* (Engl.) Eyma en EA2; *Manilkara zapota* (L.) Royen, *Brosimum alicastrum* Sw en EA3; *Guatteria anomala* R.E. Fr, *Pseudolmedia spuria* (Sw.) Griseb en EA4; *Terminalia amazonia* (J. F. Gmel.) Ecell, *Pouteria durlandii* (Standl.) Baehni en EA5. En los cinco EA se identificaron tres categorías de altura y mayor densidad en la primer categoría diamétrica. La diversidad de las especies es menor a mayor altitud y la mayor semejanza se presentó en el EA2 vs EA3 ($IS = 58.7\%$). El patrón espacial de la clase fustal es entre uniforme ($I_\delta = 0.8$), aleatorio ($I_\delta = 1.0$) y agregado ($I_\delta = 1.3$), para las tres categorías de altura. La categoría inferior presenta un patrón aleatorio y agregado a menor y mayor altitud; respectivamente. La categoría intermedia tiene un patrón aleatorio en todos los EA. La superior es agregada a menor altitud y uniforme a mayor altitud. La clase latizal y brinzal presentan un patrón agregado. Los EA2, 3 y 5 de las categorías de altura inferior-

intermedia indicaron repulsión en distancias menores a 2 m y atracción de 3 a 10 m. La inferior-superior una correlación independiente y repulsión de la intermedia-superior.

Palabras clave: altitud, categorías, altura, distribución, correlación, espacial.

STRUCTURE, COMPOSITION AND TREE DIVERSITY OF THE PROTECTED NATURAL AREA METZABOK, SELVA LACANDONA, CHIAPAS

Facundo Sánchez Gutiérrez, Dr.
Colegio de Postgraduados, 2017

ABSTRACT

The aim of this research was to describe the structure, diversity and spatial distribution pattern of tree species by altitudinal gradient in the protected natural area of Metzabok, Selva Lacandona, Chiapas. In five altitudinal strata (EA) 21 sampling units (UM) of 20 x 50 m were established. Each UM was divided into 10 sub-samplings (SUM) of 10 x 10 m, where all individuals of the tree class (≥ 2.5 cm) were recorded. The structure was characterized by the horizontal distribution, height and the importance value (IVI) and forest (IVF) indexes. The diversity was analyzed with the Shannon-Wiener (H'), Simpson (S), Equity (E) and Fisher indexes, and the floristic similarity with the Sorensen coefficient (IS). For the spatial distribution analysis, one UM was randomly selected in each EA. Within each SUM, one plot of 5 x 5 m was installed for the saplings record (DN < 2.5 cm and height > 1.5 m); inside of each plot, two plots of 2 x 2 m were established for the seedling count (height < 1.5 m). Morisita-Horn index and Ripley's K (t) function were used for tree class; whereas saplings and seedlings were calculated with Morisita-Horn index and Ripley's $K_{12}(t)$ function. In total there were 6,542 individuals distributed in 252 tree species, grouped in 82 families; 10 of these species are found in NOM-059-SEMARNAT-2010. The species with the highest IVI and IVF by altitudinal strata were *Haematoxylum campechianum* L, *Manilkara zapota* (L.) Royen in EA1; *Rinorea guatemalensis* (S. Watson) Bartlett, *Pouteria reticulata* (Engl.) Eyma in EA2; *Manilkara zapota* (L.) Royen, *Brosimum alicastrum* Sw in EA3; *Guatteria anomala* R.E. Fr, *Pseudolmedia spuria* (Sw.) Griseb in EA4; *Terminalia amazonia* (J.F. Gmel.) Ecell, *Pouteria durlandii* (Standl.) Baehni in EA5. In the five EA three height classes were identified, and a greater density was observed in the first diametric class. Diversity of the species is lower at higher altitude and the greater similarity was found in EA2 vs EA3 (IS = 58.7%). The spatial pattern of the tree class is between uniform ($I_{\delta} = 0.8$), random ($I_{\delta} = 1.0$) and aggregate ($I_{\delta} = 1.3$), for the three height classes. The lower class has a random and aggregated pattern at a lower and higher altitude; respectively. The intermediate class has a random pattern in all EA. The upper class is added at a lower altitude and uniform at a higher

altitude. The sapling and seedling classes have an aggregate pattern. The EA2, 3 and 5 of the lower-intermediate height classes pointed out repulsion in distances less than 2 m, and attraction from 3 to 10 m. The lower-upper classes have an independent correlation pattern, whereas from the intermediate-upper classes the bivariate patterns is the repulsion.

Key words: altitude, classes, height, distribution, spatial correlation.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por la beca brindada durante mis estudios de Doctorado en Ciencias Forestales.

Al Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, en particular al Posgrado en Ciencias Forestales por brindarme la oportunidad de formarme como Doctor en Ciencias Forestales. Al consejo particular donde cada uno de los integrantes aportaron sus conocimientos, experiencia y su confianza en la realización de la tesis.

Al Dr. Juan Ignacio Valdez Hernández, por todas las enseñanzas a lo largo de este camino, por todas esas ideas, conocimiento, confianza, tiempo y amistad para hacer este trabajo.

A los asesores: Dr. Ángel Sol Sánchez, Dra. Patricia Hernández de la Rosa, Dr. Julio Sánchez Escudero, Dr. Carlos Castillejos Cruz, por sus valiosas aportaciones, comentarios, sugerencias al presente trabajo de investigación.

A mis compañeros y amigos del COLPOS: Leonardo, Vicente, Ramiro, Adrián, Jonathan, Esteban, Luis, Eduardo, Francisco, Vero, Faustino, Tonantzin quienes me brindaron su apoyo, amistad les deseo el mayor de los éxitos en su vida profesional.

Al Ing. Armando Valenzuela, Ing. Chankin Valenzuela y Sr. Ulicio Solórzano, por su apoyo durante el trabajo de campo.

A todos los habitantes de la comunidad de Metzabok, en especial a la Sra. Cristina Gómez que me apoyo con la alimentación y hospedaje durante mi estancia en la Selva Lacandona.

A los guarda parques Lacandones Sr. Enrique, Rafael, José Ángel, Heriberto, Fredy por las facilidades prestadas para realizar la investigación en sus selvas y por las atenciones prestadas.

A la Universidad Autónoma de Chiapas (UNACH) – Escuela Maya de Estudios Agropecuarios que me otorgó el permiso para la realización del Posgrado.

DEDICATORIA

A mis padres: Lesvia Gutiérrez Pérez y Eliceo Sánchez López, por ser los mejores padres que Dios me pudo haber dado, por sus enseñanzas, valores, amor y confianza, por ser ustedes el motivo más importante de mi formación.

A mi esposa Marisol Hernández Castellano, al darme su cariño y amor en todos los momentos.

A mi princesa Xochitl Itzel y Licsa Yatziri, fueron mi fuerza en los momentos más difícil y han llenado mi vida en alegría y felicidad los AMO.

A mis herman@s y sobrin@s mil gracias a cada uno de ustedes por las enseñanzas que me dan día a día, porque siempre están pendiente de mí, por hacerme sentir bien, por su apoyo moral en todo momento y por la confianza que han depositado en mí.

CONTENIDO

RESUMEN	iv
ABSTRACT	vi
LISTA DE FIGURAS	xii
LISTA DE CUADROS	xiii
CAPÍTULO I: INTRODUCCIÓN GENERAL	1
1.1. OBJETIVOS	6
1.1.1. General.....	6
1.1.2. Específicos.....	6
1.2. LITERATURA CITADA	7
CAPÍTULO II. GRADIENTE ALTITUDINAL EN LA ESTRUCTURA, COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD ARBÓREA DEL ÁREA NATURAL PROTEGIDA METZABOK, SELVA, LACANDONA, CHIAPAS	11
2.1. RESUMEN.....	11
2.2. ABSTRACT	12
2.3. INTRODUCCIÓN	13
2.4. MATERIALES Y MÉTODOS	14
2.4.1. Área de estudio.....	14
2.4.2. Estratificación altitudinal y muestreo.....	14
2.4.3. Variables dasométricas y composición de especies arbóreas.....	15
2.4.4. Análisis de la estructura arbórea	16
2.4.5. Diversidad de especies arbóreas.....	18
2.4.6. Semejanza florística	19
2.4.7. Análisis estadístico.....	19
2.5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	20
2.5.1. Composición de especies arbóreas.....	20
2.5.2. Estructura vertical	23
2.5.3. Distribución horizontal.....	24
2.5.4. Índice de valor de importancia (IVI) y forestal (IVF)	26
2.5.5. Diversidad de especies arbóreas	28
2.5.6. Semejanza florística.....	30
2.6. CONCLUSIONES.....	31

2.7. LITERATURA CITADA	31
CAPÍTULO III. DISTRIBUCIÓN Y CORRELACIÓN ESPACIAL DE ESPECIES ARBÓREAS POR GRADIENTE ALTITUDINAL EN EL AREA NATURAL PROTEGIDA METZABOK, SELVA LACANDONA, CHIAPAS	
36	36
3.1. RESUMEN	36
3.2. ABSTRACT	37
3.3. INTRODUCCIÓN	38
3.4. MATERIALES Y MÉTODOS	40
3.4.1. Área de estudio.....	40
3.4.2. Estratificación altitudinal y muestreo.....	40
3.4.3. Análisis de distribución espacial	42
3.4.4. Correlación espacial	43
3.5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	44
3.5.1. Distribución espacial de especies arbóreas con el índice Morisita-Horn.....	44
3.5.2. Distribución espacial de especies arbóreas con la función K (t) de Ripley	47
3.5.3. Patrones de correlación espacial	50
3.5.4. Distribución espacial de las especies con mayor abundancia	52
3.6. CONCLUSIONES	54
3.7. LITERATURA CITADA.....	54
CAPÍTULO IV. DISCUSIÓN GENERAL	
62	62
4.1. LITERATURA CITADA.....	68
V. CONCLUSIÓN GENERAL.....	74
VI. ANEXO	75

LISTA DE FIGURAS

Figura 2.1. Distribución de las unidades de muestreo (UM) en cinco estratos altitudinales del área natural protegida Metzabok, Selva Lacandona, Chiapas.....	16
Figura 2.2. Curvas especies-área de cinco estratos altitudinales (EA) del área natural protegida Metzabok, Selva Lacandona, Chiapas.	23
Figura 2.3. Distribución de frecuencias de altura de árboles en cinco estratos altitudinales (EA) del área natural protegida Metzabok, Selva Lacandona, Chiapas.....	24
Figura 2.4. Distribución diamétrica de árboles en cinco estratos altitudinales (EA1, 2, 3, 4 y 5) del área natural protegida Metzabok, Selva Lacandona, Chiapas.	26
Figura 3.1. Ubicación de las unidades de muestreo (UM) en cinco estratos altitudinales..	42
Figura 3.2. Matriz del patrón de dispersión espacial de tres categorías de altura de fustales (A: inferior, B: intermedia, C: superior) en cinco estratos altitudinales del área natural protegida Metzabok, selva Lacandona, Chiapas.	47
Figura 3.3. Valores $L(t)$ para las tres categorías de altura de fustales de especies arbóreas en el área natural protegida Metzabok, Selva Lacandona, Chiapas.....	50
Figura 3.4. Matriz de relación de los valores de $L_{12}(t)$ de la distribución bivariada para las tres categorías de altura de fustales de especies arbóreas en el área natural protegida Metzabok, Selva Lacandona, Chiapas.	51

LISTA DE CUADROS

Cuadro 2.1. Ecuaciones usadas para calcular t modificada según método de Hutcheson.	19
Cuadro 2.2. Valores dasométricos de cinco estratos altitudinales (EA) del área natural protegida Metzabok, Selva Lacandona, Chiapas. -----	25
Cuadro 2.3. Especies arbóreas con mayores índices de valor de importancia (IVI) y de valor forestal (IVF) en cinco estratos altitudinales del área natural protegida Metzabok, Selva Lacandona, Chiapas. -----	27
Cuadro 2.4. Valores de diversidad reportados en las diferentes selvas de la región tropical en el mundo y del área natural protegida Metzabok, Selva Lacandona, Chiapas. ----	29
Cuadro 2.5. Índices de diversidad de las especies arbóreas con $DN \geq 2.5$ cm, en cinco estratos altitudinales (EA) del área natural protegida Metzabok, Selva Lacandona, Chiapas. -----	30
Cuadro 3.1. Categorías de altura de árboles en cinco estratos altitudinales (EA) del área natural protegida Metzabok, Selva Lacandona, Chiapas. -----	42
Cuadro 3.2. Valores del índice de Morisita para fustales (categorías de altura: inferior, intermedia, superior) latizales y brinzales en cinco estratos altitudinales (EA) del área natural protegida Metzabok. -----	46
Cuadro 3.3. Especies abundantes a menor y mayor altitud, y a los estratos altitudinales (EA) 2 y 3 (600 a 800 m) del área natural protegida Metzabok, Selva Lacandona, Chiapas. -----	52

CAPÍTULO I: INTRODUCCIÓN GENERAL

En la zona intertropical se encuentran las comunidades terrestres más antiguas en el mundo, en ellas se localizan las selvas (Dirzo y Raven, 2003; Koleff et al., 2012), ecosistemas ricos, diversos y complejos de la tierra (Pennington y Sarukhán, 2005); que representan el 7% de la superficie terrestre (1,172 millones de hectáreas) (FAO, 2010); de este total, 656 millones (56%) se encuentra en Latinoamérica (Dirzo et al., 2009); 32.1 millones en México (CONABIO, 2008); y 1.3 millones de ha en el estado de Chiapas (Cruz et al., 2004). Vegetación que se desarrollan entre 0 a 1,000 msnm, con una precipitación anual promedio de 2,000 mm y temperatura de 22 a 26 °C (Inzunza, 2005).

En las selvas se puede encontrar una densidad entre 1,265 a 2,555 árboles en una hectárea, con diámetro normal > 3 cm (Sánchez-Gutiérrez et al., 2017) que representan entre 50 a 300 especies (Gentry y Ortiz, 1993). La dinámica de estas selvas puede ejemplificarse con el hecho que se renuevan entre 50 a 400 años (Clark, 1990). A pesar que ocupan baja superficie terrestre, albergan más de la mitad de las especies del planeta (Dirzo et al., 2009). A nivel mundial se han descrito alrededor de 298 mil especies de plantas vasculares (Mora et al., 2011); en Latinoamérica 120 mil (Toledo, 1988); en México 23,314 (Villaseñor, 2016); en Chiapas 4,314 especies, de las cuales 3,400 se encuentran en la Selva Lacandona (Levy et al., 2002) y son los ecosistemas más amenazados. En los últimos 150 años se han perdido más del 30% de su superficie (ter Steege et al., 2015), principalmente por la extracción de madera, cambio atmosférico, urbanización y construcción de vías de comunicación, debido al desconocimiento y falta de aplicación de las políticas públicas relacionadas con el uso/cambio de suelo, provocando la pérdida de la biodiversidad, modificando la estructura y composición florística de los remanentes de las selvas (White y Walker, 1997; Zamora et al., 2008). Existe gran cantidad de información científica que muestra la relación entre la pérdida de hábitat, la disminución drástica de las poblaciones y la fragmentación de la vegetación (González y Hamrick, 2005). La mayoría de las plantas del sotobosque en las selvas tropicales, se ven afectadas por los cambios en la disponibilidad de luz (Clark y Clark, 1987), por lo tanto, cualquier alteración en las características del dosel afecta la germinación, la tasa de crecimiento y la supervivencia de las plantas (Brienen y Zuidema 2006).

Los estudios que se han realizado en las selvas, considerando a la estructura y diversidad arbórea, proporciona información relevante respecto a su dinámica y favorecen la

definición de estrategias para el manejo sustentable y conservación (Álvarez et al., 2004; Basáñez et al., 2008).

La diversidad de las especies está relacionada proporcionalmente con la altitud; y en forma más directa con la temperatura, precipitación e indirectamente al crecimiento y la mortalidad de la población, provocando que a mayor altitud menor diversidad de especies (Cuyckens et al., 2015). Primack (1993) menciona que el número de especies de plantas y animales aumenta, desde los polos hacia las regiones ecuatoriales. En esta tendencia el valor máximo de diversidad de especies se presenta en las selvas húmedas (Gentry, 1988). Por lo tanto, el origen de la diversidad tiene que ver con la ubicación geográfica, el número de especies presente en una región, además depende del balance entre las tasas de especiación, extinción, inmigración y emigración de especies (MacArthur y Wilson, 1967). Para regiones extratropicales, se presume que eventos catastróficos recurrentes y/o condiciones limitantes severas aumentan las tasas de extinción de especies sobre aquellas de especiación (Leigh, 1990). Este balance daría lugar a números de especies más bajos en las zonas extratropicales que en las regiones tropicales cálido-húmedas (Martínez, 1994).

Federov (1966) propuso que la especiación por deriva génica puede ser frecuente en las selvas húmedas dado que muchas poblaciones poseen un número muy reducido de árboles que pueden intercambiar material genético. Otros han propuesto que las diversas e intensas interacciones entre los árboles y sus posibles competidores, depredadores y mutualistas han actuado como fuertes agentes selectivos que han conducido a la segregación de caracteres y a un activo proceso de especiación (Leigh, 1990). Se piensa que la acumulación de especies originadas por medio de este mecanismo puede facilitarse si en el ambiente tropical existen amplios y abundantes gradientes de recursos y una baja frecuencia de eventos de mortalidad catastróficos. Esto implicaría que las especies nuevas poseen atributos que les permiten explotar recursos no usados por las especies ancestrales (Martínez, 1994).

Se ha estimado que el origen de la flora de las selvas húmedas se tuvo hace 100 a 110 millones de años, en la parte occidental (área ecuatorial actual de África) del macrocontinente llamado Gondwana (Cronquist, 1981). Estas angiospermas ancestrales se extendieron hacia el otro macrocontinente desprendido de Pangea: Lauracia. De esta flora inicial surgieron linajes que actualmente conforman muchas especies de árboles encontrados en las selvas húmedas.

Se ha establecido que muchas de las especies encontradas en las selvas húmedas de México tienen linajes originados en ambos macrocontinentes. Wendt (1993) propuso que la flora de árboles (que alcanzan al menos 18 m de altura) encontrada en la mayoría de las selvas altas perennifolias y medianas subperennifolias del país tiene tres orígenes principales en: i) Lauracia, ii) Gondwana pero que arribaron a Norteamérica vía la conexión entre Lauracia (en la actualidad Europa) y Gondwana (actualmente África) y iii) un grupo de elementos cuyos linajes provinieron de América del Sur (en Amazonia). Este último grupo representa la fuente de inmigración más reciente de taxa tropical a México. Tal linaje ancestral puede explicar el por qué la mayoría de las selvas neotropicales se encuentran dominadas taxonómicamente por pocas familias.

Una selva húmeda puede idealizarse como un mosaico compuesto por fases regenerativas. El ciclo comienza con la caída de ramas grandes y árboles completos que al caer dejan claros en el dosel del bosque. Los claros producen cambios ambientales al interior del bosque como producto de su efecto sobre la vegetación (Martínez, 1994); este ciclo se completa cuando un árbol del dosel es reemplazado por otro.

Cuando un árbol maduro cae, las semillas y la regeneración avanzada afectada transita a la llamada regeneración en la fase de claro; los troncos que resultan rotos con la caída de los árboles dan lugar a rebrotes que intervienen en la regeneración en la fase de claro. Si el claro es resultado de la caída de uno o más árboles del dosel alto, el sitio experimenta un fuerte aumento en recursos lumínicos y el suelo se enriquece en algunos nutrientes minerales (Denslow et al., 1990). Bajo este ambiente, algunas especies son capaces de crecer rápidamente desde el estadio de semilla hasta el reproductivo en tiempos menores de cinco años (Martínez-Ramos, 1992). Estas especies se han denominado pioneras por ser las que inician la colonización de los claros. Los árboles pioneros maximizan la probabilidad de arribar a un claro a través de la producción abundante de semillas pequeñas que se diseminan ampliamente. Además, algunas pioneras producen semillas que pueden permanecer latentes en suelo de los sitios cerrados y germinar cuando ocurre un claro (Martínez, 1994).

Las semillas de los árboles pioneros germinan estimuladas por el rico ambiente lumínico y las elevadas temperaturas prevalecientes en los claros (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1984). Las plántulas que emergen de estas semillas mantienen una ganancia positiva de carbono sólo bajo altos niveles lumínicos de manera que mueren bajo la sombra del dosel cerrado (Bazzaz, 1991). Por lo tanto, las especies pioneras ocurren de manera restringida en

los sitios del bosque donde se han abierto claros grandes (Popma et al., 1988). La presencia de especies pioneras identifica sitios del bosque en los que han ocurrido cambios rápidos en la estructura y composición de especies (Martínez, 1994). Los árboles de crecimiento rápido tienen ciclos de vida cortos < 50 años; usualmente mueren en pie, con su copa y tronco fragmentándose paulatinamente (Lieberman et al., 1985).

La mayoría de las especies arbóreas crecen en los claros a ritmos menores a la de los árboles pioneros y requieren de varias décadas para alcanzar el estadio reproductivo (Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1992); han sido denominados "persistentes" por mantenerse en el bosque como plantas maduras por largos periodos de tiempo (Whitmore, 1989). En general, estos árboles producen menor cantidad de semillas que los pioneros. Las semillas tienden a ser de dimensiones grandes y germinan rápidamente en sombra. Las plántulas pueden mantenerse vivas bajo condiciones restringidas de luz por periodos de tiempo largos y varían entre las especies (Martínez-Ramos, 1991).

La frecuencia relativa de las diferentes rutas de regeneración determina, en gran medida, la estructura y dinámica de la selva. La ocurrencia de las distintas rutas depende de los factores exógenos (topografía y características físicas de los suelos), del régimen climatológico (huracanes, tormentas eléctricas, ciclones), la actividad telúrica y los agentes bióticos (herbívoros, enfermedades) que afectan el vigor de los árboles (Lawton y Putz, 1988); y los factores endógenos incluyen: las propiedades biomecánicas, las relaciones alométricas, la morfología y arquitectura de troncos y copas, y las propiedades químicas de los árboles (Martínez, 1994).

El estudio de la vegetación en gradientes altitudinales, es importante para determinar los patrones de distribución (pasado, presente y futuros) en condiciones ambientales diversas y en extensiones geográficas amplias, además de conocer como el cambio climático influye en la migración de las especies (Montañez et al., 2010; Mateo et al., 2011). Algunas de las medidas sugeridas por Locatelli et al. (2009) para la adaptación de las selvas al cambio climático son: evitar las perturbaciones (incendio, introducción de especies exóticas, controlar las plagas y enfermedades); Bennett (2004) recomienda la creación de corredores biológicos y reducir la fragmentación, así como aumentar la capacidad de migración de las especies. Guariguata et al. (2008) propone el manejo de los bosques y selvas, basado en aprovechamiento selectivo, dejando especies que pueden adaptarse en las variaciones climáticas.

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 (Vázquez y Givnish, 1998). Conforme se asciende en altitud la temperatura disminuye, las lluvias, humedad y la velocidad del viento se incrementan, así como la duración de las estaciones de crecimiento, que influye en la disminución de la riqueza (Lomolino, 2001).

Los gradientes altitudinales están relacionados con la composición y distribución de las especies, por la intervención de factores como la topografía, temperatura y clima. Además de la nubosidad, la cual limita la radiación fotosintéticamente activa disponible, responsable del crecimiento y productividad en los bosques nublados tropicales (Grubb, 1977).

La distribución y la composición florística de un sitio en específico es el resultado de la interacción entre los factores ambientales, perturbaciones, procesos ecológicos (competencia inter e intraespecífica) (Krebs, 2001; Barreto-Silva et al., 2014), estrategias de dispersión (Burslem et al. 2001), patrones de regeneración (Chazdon et al., 1996), procesos de mortalidad (Batista y Maguire 1998) y características genéticas a nivel local (Law et al. 2001).

La distribución de especies puede variar como resultado del cambio climático (Thuiller et al., 2005), así como la composición del hábitat (Peterson et al., 2002). Rosenzweig (1995) menciona que la diversidad alfa disminuye con la altitud, y la beta aumenta (Kattan et al., 1994). De esta manera, el patrón de gregarismo de las especies, aumente proporcionalmente con el incremento en la altitud. Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, (1995) reportan que los árboles en las selvas se distribuyen de manera agregada, similar a los estadios iniciales de sucesión (Nasi, 1993). Este patrón está asociado a una baja dispersión y a una alta mortalidad dependiente en las etapas tempranas. Vázquez y Givnish, (1998) en la sierra de Manantlán, México, encontraron que la riqueza disminuye conforme aumenta la altitud.

A pesar que la Selva Lacandona es considerada uno de los últimos relictos de selvas del cálido húmedo del país y la más importante en la conservación de la biodiversidad (Granados-Sánchez et al., 2000), no hay estudio que describa la estructura, diversidad y la distribución espacial en relación con los gradientes. Razón por la cual el presente trabajo tiene como objetivo el describir la estructura, la composición y la diversidad, además determinar el patrón de distribución espacial de las especies arbóreas, en un gradiente altitudinal en el área natural protegida (ANP) Metzabok, Selva Lacandona, Chiapas. Los resultados pretenden apoyar la definición de estrategias para el manejo y conservación de las

especies arbóreas en la región, planteando las siguientes preguntas: ¿Existe una relación entre la diversidad y la altitud? ¿Existen diferencias en la estructura arbórea entre estratos altitudinales? ¿Existe algún patrón de distribución espacial de acuerdo con el gradiente altitudinal?

1.1. OBJETIVOS

1.1.1. General

Identificar taxonómicamente las especies arbóreas y describir la estructura, composición, diversidad y el patrón de distribución espacial en cada gradiente altitudinal del área natural protegida Metzabok, Selva Lacandona, Ocosingo, Chiapas.

1.1.2. Específicos

1. Identificar taxonómicamente las especies arbóreas en cada gradiente altitudinal del área natural protegida Metzabok, Selva Lacandona, Ocosingo, Chiapas.
2. Determinar la estructura vertical, horizontal y composición de las especies arbóreas en los gradientes altitudinales del área de estudio.
3. Describir la diversidad de las especies arbóreas en cada gradiente altitudinal del área de estudio.
4. Caracterizar el patrón de distribución espacial de las especies arbóreas de acuerdo con los diferentes gradientes altitudinales del área de estudio.

1.2. LITERATURA CITADA

- Álvarez, R., Godínez-Álvarez, H., Guzmán, U. y Dávila, P. 2004. Aspectos ecológicos de dos cactáceas mexicanas amenazadas: implicaciones para su conservación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 75: 7-16.
- Barreto-Silva, J. S., Cárdenas-López, D. y Duque-Montoya, Á. J. 2014. Patrones de distribución de especies arbóreas de dosel y sotobosque a escala local en bosques de tierra firme, Amazonia colombiana. *Revista de Biología Tropical*, 62 (1): 373-383.
- Batista, J. L. F. y Maguire, D. A. 1998. Modeling the spatial structure of tropical forests. *Forest Ecology and Management*, 110: 293-314.
- Bazzaz, E. A. 1991. Regeneration of tropical forests: physiological responses of pioneer and secondal' species. En: Gómez-Pompa, A, T.e. Whitmore y M. Hadley (Edrs.). Rain forest regeneration and management. Man and the Biosphere Series. Volume 7. UNESCO, Paris. pp. 91-118.
- Bennett, A. 2004. Enlazando el paisaje: el papel de los corredores y la conectividad en la conservación de la vida silvestre. Trad. JM Blanch. San José, CR, UICN. 276 p.
- Brienen, R. J. W. y Zuidema, P. A. 2006. Lifetime growth patterns and ages of Bolivian rain forest trees obtained by tree ring analysis. *Journal of Ecology*, 94:481-493.
- Clark, D. A. y Clark, D. B. 1987. Temporal and environmental patterns of reproduction in *Zamia skinneri*, a tropical rain forest cycad. *Journal of Ecology*, 75:135-149.
- Comisión nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad (CONABIO). 2008. La diversidad biológica forestal en México. Consultado: http://www.conabio.gob.mx/institucion/cooperacion_internacional/doctos/dbf_mexico.html. 05/02/16.
- Cruz, L. L. E., Lorenzo, C., Soto, L., Naranjo E. y, Ramírez, M. N. 2004. Diversidad de mamíferos en cafetales y selva mediana de las cañadas de la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 20 (1): 63-81.
- Cuyckens, G, E., Malizia, L. R. y Blundo, C. 2015. Composición, diversidad y estructura de comunidades de árboles en un gradiente altitudinal de selvas subtropicales de montaña (Serranías de Zapla, Jujuy, Argentina). *Madera y Bosques*, 21 (3): 137-148.
- Denslow, L. S., Schulz, J. C., Vitouseky, P. M. y Strain, B. R. 1990. Growth responses of tropical shrubs to treefall gap environments. *Ecology*, 71:165-179.

- Dirzo, R., Aguirre A. y López J. C. 2009. Diversidad florística de las selvas húmedas en paisajes antropizados. *Investigación ambiental*, 1 (1):17-22.
- FAO. 2010. Evaluación de los recursos forestales mundiales 2010. Informe principal. Estudio FAO: Montes 163. Roma Italia. 381 p.
- Federov, A. A. 1966. The structure of the tropical rain forest and speciation in the humid tropics. *Ecol.*, 54:1-11.
- Gentry, A. H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on climate and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75:1-34.
- Gentry, A. H. y Ortiz, R. S. 1993. Patrones de composición florística en la amazonia peruana. En: Kalliola, R., M. Puhakka y W. Danjoy (Edrs.). Amazonia Peruana: vegetación húmeda tropical en el llano subandino. Gurnmerus Printing, Jyviiskyla, Finlandia. 155-166 pp.
- González, E. y Hamrick, J. L. 2005. Distribution of genetic diversity among disjunct populations of the rare forest understory herb, *Trillium reliquum*. *Heredity*, 95:306-314.
- Granados-Sánchez, D., López-Ríos, G. F. y Hernández-Solano, J. 2000. Estudio integral de la Selva Lacandona, Chiapas. *Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 5(2): 97-106.
- Grubb, P. 1977. Control of forest growth and distribution of wet tropical mountains: with special reference to mineral nutrition. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 8: 83-107.
- Guariguata, M. R., Cornelius, J. P., Locatelli, B., Forner, C. y Sánchez-Azofeifa, G. A. 2008. Mitigation needs adaptation: tropical forestry and climate change. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, 13: 793–808.
- Krebs, C. 2001. Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance. San Francisco, California: Benjamin Cummings.
- Koleff, P., Urquiza-Haas, T. y Contreras, B. 2012. Prioridades de conservación de los bosques tropicales en México: reflexiones sobre su estado de conservación y manejo. *Ecosistemas*, 21 (2):6-20.
- Law, R., Purves, D. W., Murrell, D. J. y Dieckman, U. 2001. Causes and effects of small-scale spatial structure in plant populations. In: J. Silvertown y J. Antonovics (eds.), Integrating Ecology and Evolution in a Spatial Context. 21-44 pp.

- Lawton, R. O. y Putz, F. F. 1988. Natural disturbance and gap phase regeneration in a wind exposed tropical cloud forest. *Ecology*, 69: 764-777.
- Levy, T. S. I., Aguirre, R. J. R., Martínez, R. M. M. y Durán, F. A. 2002. Caracterización del uso tradicional de la flora espontánea en la comunidad lacandona de Lacanhá, Chiapas, México. *Interciencia*, 27(10): 512-520.
- Lieberman, D., Lieberman, M., Peralta, R. y Hartshorn, G. S. 1985. Mortality Patterns and Stand Turnover Rates in a Wet Tropical Forest in Costa Rica. *Journal of Ecology*, 73: 915-924.
- Linzaga-Román, B. E., Ángeles-Pérez, G., Catalán-Heverástico, C. y Hernández de la Rosa, P. 2011. Estructura espacial de *Pachycereus weberi* (Coul.) Backeb., en la Cañada del Zopilote, Guerrero. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 17 (2): 189-198.
- Lomolino, M. 2001. Elevation-gradient of species density: historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography*, 10:3-13.
- Locatelli, B., Kanninen, M., Brockhaus, M., Pierce, C. C. J., Murdiyarsa, D. y Santoso, H. 2009. Ante un futuro incierto: cómo se pueden adaptar los bosques y las comunidades al cambio climático. Perspectivas forestales No. CIFOR. Indonesia. 92p.
- Martínez, R. M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 54: 179-224.
- Martínez-Ramos, M. y Álvarez-Buylla, E. 1995. Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 56: 121-153.
- Mateo, R. G., Felicísimo, A. M. y Muñoz, J. 2011. Modelos de distribución de especies: Una revisión sintética. *Revista Chilena de Historia Natural*, 94: 217-240.
- Montañez, V. R. A., Escudero, V. C. Y. y Duque, M. A. J. 2010. Patrones de distribución espacial de especies arbóreas en bosques de alta montaña del departamento de Antioquia, Colombia. *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín*, 63(2): 5629-5638.
- Nasi, R. 1993. Analysis of the spatial structure of a rattan population in a mixed dipterocarp forest of Sabah (Malaysia). *Acta Oecologica*, 34: 73-85.
- Pennington, T. D. y Sarukhán, J. 2005. Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies, 3a. ed. Universidad Nacional Autónoma de México-Fondo de Cultura Económica, México, 523 p.

- Peterson, C. J. y Squiers, E. R. 1995. An unexpected change in spatial pattern across 10 years in an Aspen-White Pine forest. *Journal of Ecology*, 83: 847-855.
- Popma, L. E., Bongersm, Martínez, R., Veneki, A. 1988. Pioneer species distribution in treefall gaps in neotropical rainforest: a gap definition and its consequences. *Journal of Tropical Ecology*, 4: 77-88.
- Primack, R. B. 1993. Essentials of conservation biology. Sinauer Associates, Inc. Massachusetts.
- Rosenzweig, M. L. 1995. Species diversity in space and time. New York: Cambridge University Press. 436 p.
- Sánchez-Gutiérrez, F., Valenzuela-Gómez, A., Valdez-Hernández, J. I. y González-González, C. A. 2017. Estructura y diversidad de especies arbóreas del sitio arqueológico “El Mirador”, Selva Lacandona, Chiapas. *Polibotánica*, 44: 79-94.
- ter Steege, H., Pitman, N. C. A., Killeen, T. J., Laurance, W. F., Peres, C. A., Guevara, J. E.,...Valenzuela G. L. 2015. Estimating the global conservation status of more than 15,000 Amazonian tree species. *Science Advances*, 1: 1-10.
- Thuiller, W., Lavorel, S., Araujo, M. B., Sykes, M. T. y Prentice, C. I. 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102 (23): 8245-8250.
- Toledo, V. M. 1988. La diversidad biológica de Latinoamérica: un patrimonio amenazado. *Ambiente y Desarrollo*, 4 (3): 13-24.
- Vázquez, J. A. y Givnish, T. J. 1998. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlán. *Journal of Ecology*, 86 (6): 999-1020.
- Vázquez-Yanes, C. y Orozco-Segovia, A. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 24: 69-87.
- White, P. S. y Walker, J. L. 1997. Approximating nature's variation: selecting and using reference information in restoration ecology. *Restoration Ecology*, 5:338-349.
- Wendt, T. 1993. Composition, floristic affinities, and origins of the canopy tree flora of the Mexican Atlantic slope rainforests. En: Ramamoorthy, T.P., Bye R., y Lot. A. (Eds.). Biological diversity of Mexico: origins and distribution. Oxford University Press, New York. 595-680 pp.

**CAPÍTULO II. GRADIENTE ALTITUDINAL EN LA ESTRUCTURA,
COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD ARBÓREA DEL ÁREA NATURAL PROTEGIDA
METZABOK, SELVA, LACANDONA, CHIAPAS**

2.1. RESUMEN

La estructura y diversidad de especies arbóreas se describió en un gradiente altitudinal del ANP Metzabok. En cinco estratos altitudinales (EA) se establecieron 21 unidades de muestreo (UM) de 20 x 50 m. La estructura se caracterizó mediante la distribución diamétrica, altura y de los índices de valor de importancia (IVI) y forestal (IVF). La diversidad se analizó con los índices de Shannon-Wiener (H'), Simpson (S), Equidad (E) y Fisher y la semejanza florística con el coeficiente de Sørensen (IS). En total se registraron 209 especies, ocho se encuentra en la NOM-059-SEMARNAT-2010. Las especies con los mayores IVI y IVF por estrato altitudinal fueron *Haematoxylum campechianum* L, *Manilkara zapota* (L.) Royen en EA1; *Rinorea guatemalensis* (S. Watson) Bartlett, *Pouteria reticulata* (Engl.) Eyma en EA2; *Manilkara zapota* (L.) Royen, *Brosimum alicastrum* Sw en EA3; *Gutteria anomala* R.E. Fr, *Pseudolmedia spuria* (Sw.) Griseb en EA4; *Terminalia amazonia* (J. F. Gmel.) Ecell, *Pouteria durlandii* (Standl.) Baehni en EA5. En los cinco EA se identificaron tres categorías de altura y la mayor densidad en la primer categoría diamétrica. La diversidad de las especies es menor a mayor altitud y la mayor semejanza se presentó en el EA2 vs EA3 ($IS = 58.7\%$).

Palabras clave: Estrato, diámetro, altura, área basal, riqueza y semejanza.

2.2. ABSTRACT

ALTITUDINAL GRADIENT ON THE STRUCTURE, COMPOSITION AND TREE DIVERSITY OF THE PROTECTED NATURAL AREA METZABOK, SELVA, LACANDONA, CHIAPAS

The structure and tree diversity was described in an altitudinal gradient of the Protected Natural Area Metzabok. In five altitudinal strata (EA) 21 sampling units (UM) of 20 x 50 m were established: six in EA1, five in EA2, four in EA3, and three in EA4 and EA5. The structure was characterized by the horizontal distribution, height, and the importance value (IVI) and forest (IVF) indexes. Diversity was analyzed with Shannon-Wiener (H'), Simpson (S), Evenness (E) and Fisher indexes, whereas floristic similarity with the Sorensen coefficient (IS). In total, 209 species were registered, eight of these species are listed in the NOM-059-SEMARNAT-2010. The species with the highest IVI and IVF were *Haematoxylum campechianum* L, *Manilkara zapota* (L.) Royen in EA1; *Rinorea guatemalensis* (S. Watson) Bartlett, *Pouteria reticulata* (Engl.) Eyma in EA2; *M. zapota*, *Brosimum alicastrum* Sw in EA3; *Guatteria anomala* R.E. Fr, *Pseudolmedia spuria* (Sw.) Griseb in EA4; *Terminalia amazonia* (J. F. Gmel.) Ecell, *Pouteria durlandii* (Standl.) Baehni in EA5. In the five EA three height classes were identified, and the largest number of individuals were distributed in the first diametric class. The species diversity was lower at higher altitudes, and the EA2 vs EA3 showed greater similarity ($IS = 58.7\%$).

Key words: Strata, diameter, height, basal area, richness, similarity.

2.3. INTRODUCCIÓN

A nivel mundial se han descrito alrededor de 298 mil especies de plantas vasculares (Mora et al., 2011); en Latinoamérica 120 mil (Toledo, 1988); en México 23,314 (Villaseñor, 2016); en Chiapas 4,314 especies, de las cuales 3,400 se encuentran en la Selva Lacandona (Martínez et al., 1994).

Las selvas son unos de los ecosistemas más ricos, diversos y complejos de la tierra (Pennington y Sarukhán, 2005); a pesar de esto, son los ecosistemas más amenazados. En los últimos 150 años se han perdido más del 30% de su superficie (ter Steege et al., 2015), principalmente por la extracción de madera, cambio atmosférico, urbanización y construcción de vías de comunicación, debido al desconocimiento y falta de aplicación de las políticas relacionadas con el uso/cambio de suelo, provocando la pérdida de la biodiversidad, modificando la estructura y composición florística de los remanentes de las selvas (Zamora et al., 2008).

Los estudios que se han realizado en las selvas, considerando a la diversidad y estructura arbórea, contribuyen al conocimiento de su dinámica y favorecen la definición de estrategias para el manejo sustentable y conservación (Basáñez et al., 2008). La diversidad arbórea está relacionada inversamente y proporcionalmente con la altitud; condicionando de modo directo a la temperatura y precipitación e indirectamente al crecimiento y la mortalidad de la población, provocando que a mayor altitud se presenta una menor diversidad de especies (Cuyckens et al., 2015).

A pesar que la región Selva Lacandona es considerada uno de los últimos relictos de selvas del trópico cálido húmedo del país (Granados-Sánchez et al., 2000), son escasos los estudios que describen la estructura y diversidad de las especies arbóreas y nula información en cuanto a su relación con la altitud. Razón por la cual el presente trabajo tuvo como objetivo describir la estructura y la diversidad de las especies arbóreas en un gradiente altitudinal en el área natural protegida (ANP) Metzabok, Selva Lacandona, Chiapas. Los resultados pretenden apoyar la definición de estrategias para el manejo y conservación de las especies arbóreas en la región, planteando las siguientes preguntas: ¿Existe una relación entre la diversidad y la altitud? ¿Existen diferencias en la estructura arbórea entre estratos altitudinales?

2.4. MATERIALES Y MÉTODOS

2.4.1. Área de estudio

El trabajo se realizó en el área natural protegida (ANP) Metzabok, establecida de acuerdo a la ley general de equilibrio ecológico y protección al ambiente (LGEEPA, 2005), en la categoría de área de protección de flora y fauna (APFF) decretada el 23 de septiembre de 1998. En el 2004 fue considerada como humedal RAMSAR de importancia internacional (CONANP, 2006). El 2 junio de 2010 la UNESCO la incorpora a la red mundial de reservas de la biosfera. La cual se localiza (17° 08' 36'' latitud Norte y 91° 34' 42'' longitud Oeste; 540-950 msnm) al noreste de la Selva Lacandona en la comunidad de Puerto Bello Metzabok, Ocosingo, Chiapas, con una superficie de 3,368 ha (CONANP, 2006). Surgió en el período Cretácico (Contreras, 2011), se caracteriza como una secuencia planicie-sierra-meseta (CONANP, 2006), el clima es Af (m) W'' (i)g, cálido húmedo con lluvias todo el año, temperatura media anual de 24 °C y precipitación de 2,000 a 4,000 mm (según el registro de la estación Chajul) (SMN-CNA, 2010; CONAGUA, 2015). Está integrada a la subcuenca del Río Lacanjá, conformado por 21 lagunas. Las dos más grandes son: T'zi BaNá (Casa de Pinturas) con una superficie de 173.9 ha y Metzabok (Dios del Trueno) con 86.2 ha. Los cuerpos de agua ocupan el 8.7% de la superficie total del ANP (Sánchez-Gutiérrez et al., 2017). Los tipos de suelo son redzinas, luvisoles cromicos, gleysoles mólicos, vertisoles, cambisoles y litosoles calcáricos (CONANP, 2006).

Uno de los valores del patrimonio cultural de los pobladores son las cuevas (*A'ak tum*). En la cosmovisión Maya-Lacandona, constituyeron las casas de los dioses. Las cuevas sagradas son: Tzi BaNá, Saac T'at, Metzabok, Cak, Honcak, Yatoch o Yom cax y K'a coch, todos presentan restos humanos, incensarios y vasijas ceremoniales (CONANP, 2006). Lacandón significa Hach Winik (hombres verdaderos); los caracteriza el cabello largo y su vestimenta de una túnica blanca (Valenzuela, 2015).

2.4.2. Estratificación altitudinal y muestreo

La ubicación del área de estudio se realizó mediante recorridos en campo, mapas topográficos, ortofotos con el uso del Software Arcgis 10.2. La estratificación altitudinal fue de acuerdo a las curvas de nivel obtenido de la siguiente manera: se trazaron rutas en forma de zig zag en el Software Google Earth Pro, el archivo generado se guardó en formato kml,

para extraer las coordenadas geográficas (X y Y) y la altitud con el Software tcx converter, registrando un total de 21,000 puntos, con estos datos se elaboró el mapa de las curvas de nivel a intervalos de cada 100 m con el Software Global Mapper v15.

Con base en esto se determinaron cinco estratos altitudinales (EA); en ellos se instalaron aleatoriamente 21 unidades de muestreo (UM) de 20 x 50 m (1000 m²), trazadas con cinta métrica con la ayuda de brújula de orientación Norte y Sur: seis en EA1 (< 600 m), cinco en EA2 (600-700 m), cuatro en EA3 (700-800 m), tres en EA4 y 5 (800-900 y > 900 m) (Figura 2.1). Cada UM fue dividida en 10 subunidades de muestreo (SUM) de 10 x 10 m (100 m²) (Vázquez-Negrín et al., 2011; López-Toledo et al., 2012).

2.4.3. Variables dasométricas y composición de especies arbóreas

En cada SUM, todos los individuos con diámetro normal (DN) ≥ 2.5 cm se les midió el diámetro con cinta diamétrica, cuando presentaban contrafuertes éste se midió 30 cm por arriba de la terminación de éstos, altura total (Ht) con Pistola Haga y el diámetro de copa (menor y mayor) con cinta métrica, considerando la proyección de la misma sobre el suelo (Carreón-Santos y Valdez-Hernández, 2014).

La identidad taxonómica de los individuos se realizó con ayuda de manuales y guías de campo (Pennington y Sarukhán, 2005; Ochoa et al., 2012). De los individuos desconocidos se colectó material botánico (corteza, fruto, semillas, ramas y flor) que se herborizó e identificó en el herbario ECOSC-H del ECOSUR en San Cristóbal de las Casas, Chiapas. Los nombres científicos se verificaron en el sitio web Trópicos.org (2008). Con esta información se elaboró una curva de especies-área para cada UM en Excel empleando (Zarco et al., 2010), que consistió en graficar el número de especies arbóreas encontradas en determinada superficie de muestreo (Villavicencio-Enríquez y Valdez-Hernández, 2003; Zarco et al., 2010).

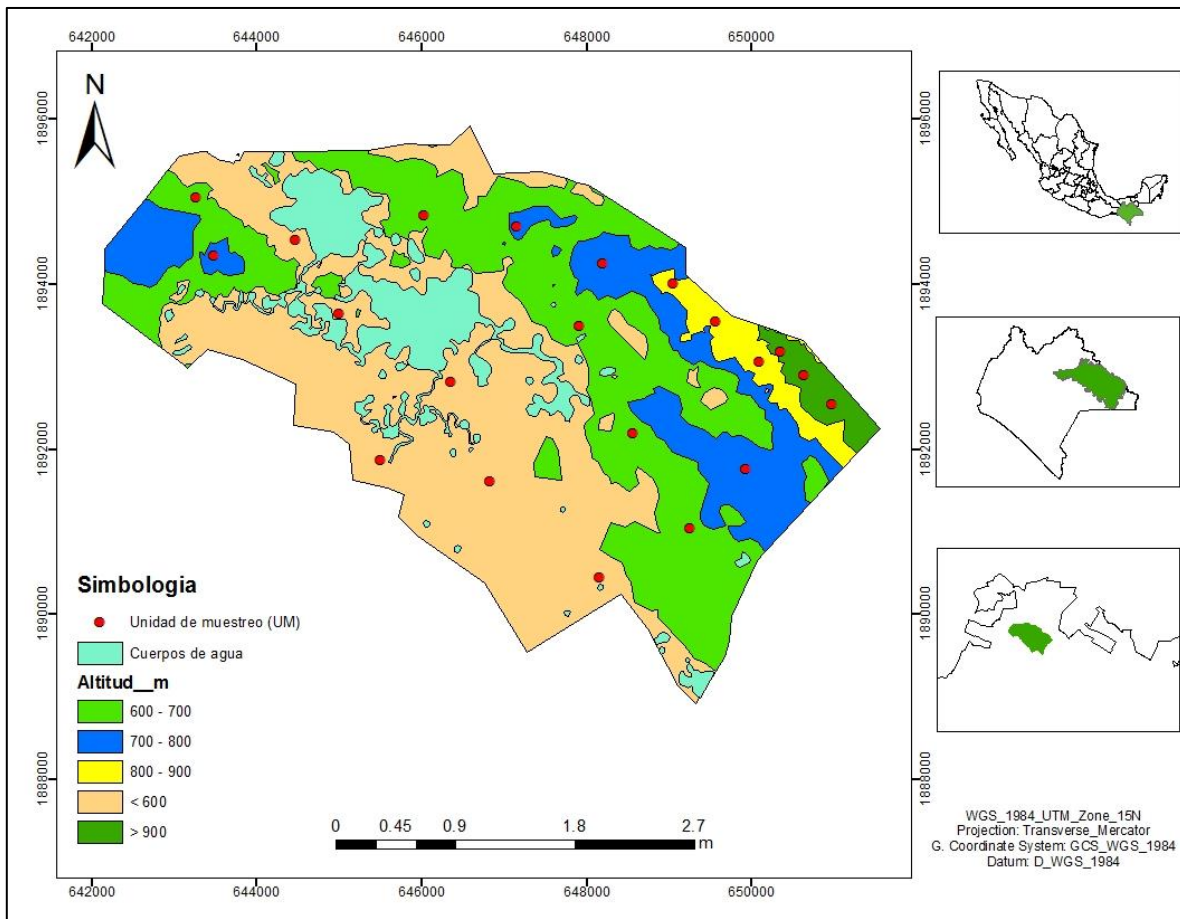


Figura 2.1. Distribución de las unidades de muestreo (UM) en cinco estratos altitudinales del área natural protegida Metzabok, Selva Lacandona, Chiapas.

2.4.4. Análisis de la estructura arbórea

La estructura vertical se determinó por EA mediante las inflexiones de curvas generadas al graficar el número de individuos contra su altura (López-Toledo et al., 2012). Para la descripción horizontal se establecieron categorías diamétricas a intervalos de 10 cm para cada EA.

Con el fin de jerarquizar la dominancia de cada especie en rodales mezclados se calculó el índice de valor de importancia (IVI) (López-Toledo et al., 2012) a través de la siguiente ecuación: $IVI = Dr + ABr + Fr$

Dónde: Dr = Densidad relativa; ABr = Dominancia relativa (empleando área basal); Fr = Frecuencia relativa; y se calcularon con las siguientes ecuaciones (Corral et al., 2002; Basáñez et al., 2008).

$$Dr = \frac{\text{Número de individuos de una especie}}{\text{Número total de individuos de todas las especies}} \times 100$$

$$ABr = \frac{\text{Área basal de una especie}}{\text{Área basal total de todas las especies}} \times 100$$

El área basal (AB) de los árboles se obtuvo con la siguiente ecuación:

$$AB = \frac{\pi}{4} * DN^2$$

$$FR = \frac{\text{Número de parcelas en que se presenta una especie}}{\text{Número total de parcelas donde aparecen todas las especies}} \times 100$$

También se determinó el índice de valor forestal (IVF), a diferencia del *IVI*, que sólo involucra variables horizontales, el *IVF* incluye, la variable vertical de altura (Corella et al., 2001; López-Toledo et al., 2012) con la ecuación: $IVF = DNr + Hr + Cr$

Dónde: *DNr* = Diámetro normal relativo; *Hr* = Altura total relativa; *Cr* = Cobertura de copa relativa; se obtuvieron con las siguientes ecuaciones:

$$DNr = \frac{\text{Diámetro absoluto de cada especie}}{\text{Diámetro absoluto de todas las especies}} \times 100$$

Donde:

$$\text{Diámetro absoluto} = \frac{\text{Diámetro de una especie}}{\text{Área muestreada}}$$

$$Hr = \frac{\text{Altura absoluta de cada especie}}{\text{Altura absoluta de todas las especies}} \times 100$$

Donde:

$$\text{Altura absoluta} = \frac{\text{Altura de una especie}}{\text{Área muestreada}}$$

$$Cr = \frac{\text{Cobertura absoluta de cada especie}}{\text{Cobertura absoluta de todas las especies}} \times 100$$

Donde:

$$\text{Cobertura absoluta} = \frac{\text{Cobertura de una especie}}{\text{Área muestreada}}$$

La cobertura se estimó con la fórmula para el área de una elipse:

$$A = \pi \cdot r_1 \cdot r_2$$

Donde:

$$\pi = 3.1416$$

r_1 = Radio uno

r_2 = Radio dos

2.4.5. Diversidad de especies arbóreas

Para conocer la diversidad de cada EA, se calcularon los siguientes índices: (Magurran, 2003; Hammer, Harper y Ryan, 2009).

Índice de Shannon-Wiener (H'), que se basa en la abundancia proporcional de las especies.

$$H' = - \sum_{i=1}^S P_i \ln(P_i)$$

Dónde: S = número de especies, p_i = proporción de individuos de cada especie i y \ln = logaritmo natural. A mayor valor de H' mayor diversidad de especies.

Índice alfa de Fisher (α), que en todos los casos cumplió con la restricción para su uso de $N/S \geq 1.4$; en donde N es el número total de observaciones y S es la riqueza.

$$S = \alpha (\log e) \left(1 + \frac{N}{\alpha}\right)$$

Dónde: S = número de especies registradas en la muestra, N = total de individuos en la muestra, α = índice de diversidad (Basáñez et al., 2008).

Índice de Simpson (S), mide la probabilidad de que dos individuos seleccionados al azar en las UM sean de la misma especie.

$$S = \frac{1}{\sum \frac{n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)}}$$

Dónde: n_i = número de individuos en la i ésima especie, N = número total de individuos, A mayor valor de S menor dominancia de una (o de un grupo) especie (S) (Zarco et al., 2010).

La **Equidad (E)**, se calculó con la siguiente ecuación:

$$E = \frac{H'}{\ln(S)}$$

Dónde: H' = índice de Shannon-Wiener, S = número total de especies.

Valores cercanos a 1 representan condiciones hacia especies igualmente abundantes y aquellos cercanos a 0 la dominancia de una sola especie (Magurran, 2003).

2.4.6. Semejanza florística

Para conocer la semejanza de los EA, se utilizó el coeficiente de Sørensen (*IS*), que se basa en la relación presencia-ausencia de especies entre dos comunidades (Cuyckens et al., 2015) utilizando la siguiente ecuación:

$$IS = \left(\left[\frac{2C}{A+B} \right] \times 100 \right)$$

Donde: *A* = número de especies encontradas en la comunidad A, *B* = número de especies encontradas en la comunidad B, *C* = número de especies comunes en ambas comunidades. Tomando valores entre 0 y 1 significando la menor y mayor semejanza, respectivamente (Basáñez et al., 2008; Zarco et al., 2010).

Para calcular los índices de diversidad se utilizó el software InfoStat versión 0.1, BIO-DAP y Past.

2.4.7. Análisis estadístico

Se utilizó la prueba de “t” modificada por Hutcheson (Cuadro 2.1) (Carreón-Santos y Valdez-Hernández, 2014) para verificar diferencias estadísticamente significativas en el índice de Shannon-Wiener entre los EA; los demás índices de diversidad y los valores de área basal, altura y densidad fueron comparados entre cada EA mediante un análisis de varianza (ANOVA) y pruebas Tukey ($P \leq 0.05$) con el programa SAS. Cuando no se cumplieron los supuestos del ANOVA se realizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis.

Cuadro 2.1. Ecuaciones usadas para calcular t modificada según método de Hutcheson.

	Ecuaciones	Variables
Var	$\frac{\sum p_i (\ln p_i)^2 - (\sum p_i \ln p_i)^2}{N} - \frac{S-1}{2N^2}$	Pi = porción de individuos de la especie i S = Número de especies N = Número total de individuos
gl	$\frac{(VarH'_1 + VarH'_2)^2}{\frac{(VarH'_1)^2}{N_1} + \frac{(VarH'_2)^2}{N_2}}$	VarH' ₁ = Varianza de la comunidad 1 VarH' ₂ = Varianza de la comunidad 2
t	$\frac{(H'_1 - H'_2)}{(VarH'_1 + VarH'_2)^{1/2}}$	H' ₁ = Índice de Shannon comunidad 1 H' ₂ = Índice de Shannon comunidad 2

2.5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

2.5.1. Composición de especies arbóreas

Se registraron 4,584 individuos (un promedio de 2,183 ind.ha⁻¹) y una riqueza de 209 especies arbóreas, distribuidas en 155 géneros y 65 familias. La riqueza encontrada es superior en comparación con otros trabajos realizados en selvas de la región tropical como las de China por Ding et al. (2012) con 171 especies en 7 ha, de Australia por Bradford et al. (2014) con 208 en 25 ha, de Tanzania por Lovett et al. (2006) con 204 en 1.5 ha, de India por Sagar et al. (2003) con 49 en 15 ha, de Belice por Brewer et al. (2003) con 181 en 0.1 ha, así como de México por Zarco et al. (2010) con 71 especies en 1 ha, Maldonado y Maldonado (2010) con 51 en 0.5 ha y Vázquez-Negrín et al. (2011) con 196 en 1 ha, de Veracruz por Godínez y López (2002) con 131 en 3 ha, en Chiapas por López-Toledo et al. (2012) con 58 en 0.54 ha. Estos resultados demuestran que el área natural protegida Metzabok, se encuentra entre las selvas con mayor riqueza de especies arbóreas en el mundo, favorecido por su ubicación geográfica, altitud (elevación) además de los factores climáticos (temperatura y precipitación), hidrológicos, topográficos y edafológico y el estado de conservación de la selva. Ocho de las especies registradas se encuentran en la NOM-059-SEMARNAT-2010, cinco en la categoría de amenazadas: *Astronium graveolens* Jacq., *Calophyllum brasiliense* Cambess, *Geonoma membranacea* H. Wendl ex Spruce, *Gutteria anomala* R.E. Fr., *Magnolia mexicana* DC., dos en peligro de extinción: *Louteridium donnell-Smithii* S. Watson y *Vatairea lundellii* (Standl.) Killip ex Record, y una dentro de protección especial: *Cedrela odorata* L., lo cual se deben de estudiar de manera particular de acuerdo a las necesidades fisiológicas de cada especie, así poder implementar estrategias para su conservación y reproducción a través de una unidad de manejo para la conservación de la vida silvestre (UMAS).

En el EA1 (< 600 m), de las UM que se instalaron cerca de las lagunas (50 a 100 m) presentaron una alta frecuencia de *Haematoxylum campechianum* L. y *Pachira aquatica* Aubl., especies que habitan en planicies inundables (Tun-Dzul et al., 2008) y soportan estar bajo inundación hasta por seis al año, en el área de estudio la lámina de agua promedio es de 50 cm, en algunas zonas hasta los 2 m de profundidad; las especies encontradas en estas UM no se presentan en otros EA, sobre todo por la topografía que presentan pendientes de hasta los 70 °.

Las UM que se situaron en áreas perturbadas (incendio y deforestación hace 35 años) presentaron a *Heliocarpus appendiculatus* Turcz y *Bursera simaruba* (L.) Sarg., como las

más frecuentes y son consideradas como plantas pioneras (Vázquez-Negrín et al., 2011) y comunes de la vegetación secundaria (acahual) en el trópico, concordando con lo mencionado en Veracruz por Godínez y López (2002) y Basáñez et al. (2008); en Quintana Roo por Carreón-Santos y Valdez-Hernández (2014) y en Chiapas por López-Pérez et al. (2014). Las UM que se instalaron en la selvas sin disturbio registraron a *Manilkara zapota* (L.) Royen y *Guarea glabra* Vahl como las especies más abundantes.

En los EA2 y 3, las especies comunes fueron *Pouteria reticulata* (Engl.) Eyma, *Pseudolmedia oxiphyllaria* Donn. Sm., *Quararibea funebris* (La Llave) Vischer, *Brosimum alicastrum* Sw. En los EA4 y 5 fueron *Pouteria durlandii* (Standl.) Baehni, *Dialium guianense* (Aubl.) Sandw., *Pseudolmedia spuria* (Sw.) Griseb., y *G. glabra* las más abundantes.

Las especies más abundantes en los cinco EA fueron *Rinorea guatemalensis*, *Chionanthus oblancheolatus* (B.L.Rob.) P.S. Green, *P. spuria*, *D. guianense*, *Pouteria multiflora* (A. DC.) Eyma, *P. reticulata*, *P. oxiphyllaria*, *G. glabra*, *Q. funebris* y *P. durlandii*. Coinciden con las reportadas por Levy et al. (2006), Ochoa et al. (2007) y Meave et al. (2008) reconocidas como parte de la vegetación primaria en las selvas perennifolias del trópico mexicano (Pennington y Sarukhán, 2005).

La *R. guatemalensis* es la más abundante en los cinco EA, coincidiendo con los trabajos de Maldonado y Maldonado (2010), Vázquez-Negrín et al. (2011), son individuos de porte bajo (5 m de altura promedio), y es una especie que coloniza claros de la selva perennifolia causados por la caída natural de las ramas y/o árboles completos, mortandad por plagas y enfermedades (Clark, 1990; Zarco et al., 2010). Los claros juegan un papel importante en el desarrollo de nuevas especies y son parte del ciclo de la regeneración natural, a través del cual la estructura y la composición se renuevan a través del espacio y el tiempo (Whitmore, 1984). Las otras especies son consideradas como tolerantes a la sombra en las primeras etapas de desarrollo y son exclusivas de vegetación madura (Levy-Tacher et al., 2002), cuyas semillas son dispersadas por animales (Benítez-Malvido y Lemus-Albor 2005).

Los géneros *Dialium*, *Pouteria*, *Pseudolmedia*, *Guarea* coincide con los reportados en la selva amazona en Bolivia por Araujo-Murakami et al. (2015); Macía y Fuentes (2008); *Cedrela* y *Swietenia* en Belice (Brewer et al., 2003); *Terminalia* en Nigeria (Gourlet-Fleury et al., 2013) e India (Sagar et al., 2003), *Randia*, *Bauhinia*, *Casearia* y *Mimosa* en India (Sagar et al., 2003). También se registraron *Chrysophyllum*, *Miconia*, *Ormosia*, *Protium*,

Virola, *Psychotria*, *Alchornea*, *Faramea*, *Palicourea* y *Piper* con una baja abundancia, a diferencia de las montañas de Colombia (2100 a 2800 msnm) en donde son las más frecuentes (Montañez et al. (2010) estos son géneros que se distribuyen y desarrollan mejor en altitudes mayores de 1,000 m.

La familias Malvaceae, Meliaceae, Ulmaceae, Sapotaceae conciden con las familias reportadas en las selvas de Nigeria (Gourlet-Fleury et al., 2013) y Belice (Brewer et al., 2003); Bombacaceae, Celastraceae, Euphorbiaceae, Apocynaceae, Ulmaceae, Anacardiaceae, Anonaceae, Fabaceae, Rubiaceae, Moraceae en India (Sagar et al., 2003) y Colombia (Barreto-Silva et al., 2014); Lauraceae, Rutaceae, Sapindaceae, Myrtaceae, Anacardiaceae en Australia (Bradford et al., 2014) son similares a las reportadas en las selvas del sureste mexicano (Zarco et al., 2010; Vázquez-Negrín et al., 2011; Sánchez-Gutiérrez et al., 2017). La dominancia y la distribución de estas familias en los trópicos del mundo, es porque comparten la misma ubicación geográfica, altitud, temperatura, precipitación y los tipos suelo (Martínez, 1994).

Las curvas de especies-área de los cinco EA no presentan diferencias significativas ($P > 0.05$) al realizar la prueba de Kruskal-Wallis (Figura 2.2). La riqueza es proporcional con el área muestreada hasta que la curva se estabiliza, concordando con lo mencionado en Costa Rica por Morales-Salazar et al. (2012). Cruz (2013) menciona que en altitudes de 400-900 m, presentan las mismas condiciones de temperatura y precipitación, al compartir estos factores ayuda a explicar la coexistencia de estas especies en estos rangos, la diferencia es en el suelo a la que responde cada especie. En elevaciones superiores de los 1000 m, modifica los gradientes ambientales y de la mano con la estructura y la composición de la vegetación (McAuliffe, 1994).

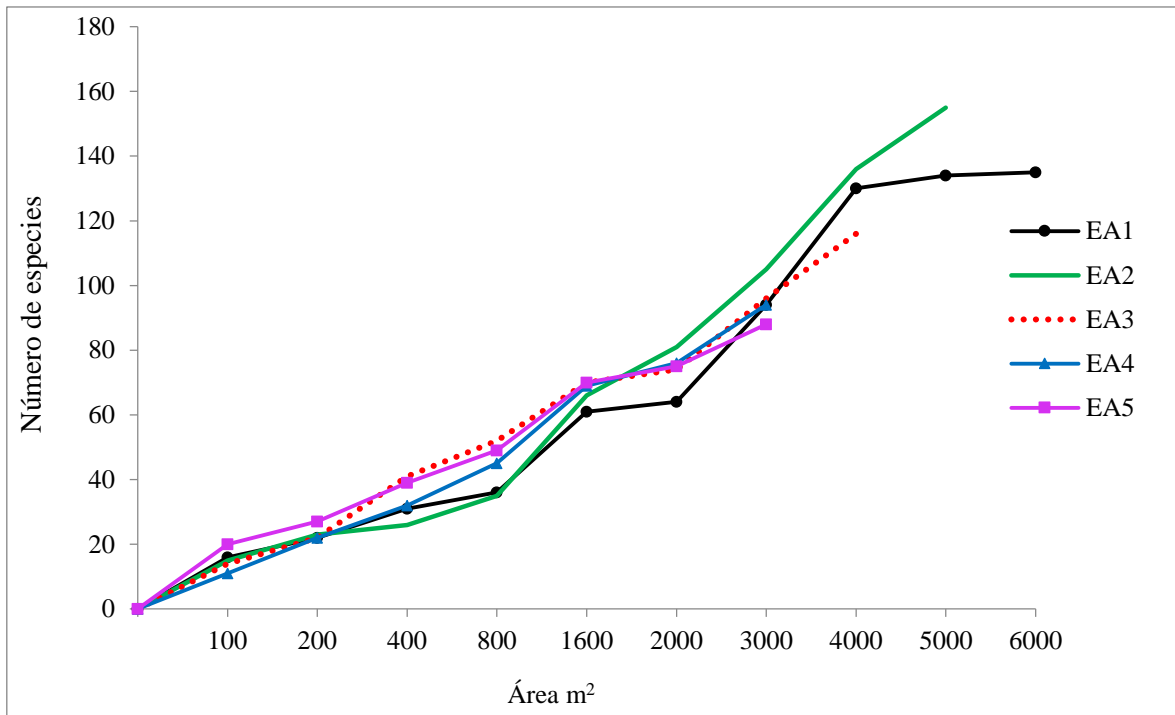


Figura 2.2. Curvas especies-área de cinco estratos altitudinales (EA) del área natural protegida Metzabok, Selva Lacandona, Chiapas.

2.5.2. Estructura vertical

Todos los EA presentaron tres categorías de altura (inferior, intermedio y superior) considerando solo las de clase fustal. El inferior con menos de 5 m, la *Myriocarpa longipes* Liebm, *Piper psilorhachis* C. DC., *R. guatemalensis*, *Trichilia pallida* SW., fueron las más frecuentes; igual que lo encontrado por Maldonado y Maldonado (2010), Zarco et al. (2010) y Vázquez-Negrín et al. (2011); en el intermedio de 5 a 17 m dominaron *Garcinia intermedia* (Pittier) Hammel, *Pseudolmedia spuria* (Sw.) Griseb, *Pseudolmedia oxiphyllaria* Donn. Sm., *Pouteria multiflora* (A. DC.) Eyma, *Quararibea funebris* (La Llave) Vischer y *Trophis mexicana* (Liebm.) Bureau, y el superior con más de 17 m estuvieron presente *Calophyllum brasiliense* Cambess, *D. guianense*, *Guatteria anomala* R.E. Fr, *Manilkara chicle* (Pittier) Gilly, *Manilkara zapota* (L.) Royen y *Terminalia amazonia* (J. F. Gmel.) Ecell (Figura 2.3); las cuales son características de las selvas perennifolia en México (Pennington y Sarukhan, 2005). Los EA1 y 2 son estadísticamente diferentes (Tukey, $P < 0.05$) en altura con los EA3, 4 y 5, encontrando árboles más altos (hasta los 53 m) a mayor altitud. Algunas de las especies de mayor altura presentaron densidades bajas, concordando con lo mencionado por Zarco et al. (2010) y Vázquez-Negrín et al. (2011). La presencia de estos individuos se atribuye a la lejanía de la comunidad, ya que no existe extracción de madera en comparación de los otros

EA, en donde la madera es empleada para el uso doméstico; por lo tanto en EA3, 4 y 5, hay más número de árboles de mayor altura.

La estratificación vertical está relacionada con la profundidad del suelo, la topografía, la humedad, la radiación solar, la temperatura y el flujo fotosintéticos. Considerando todos los estados de desarrollo de las especies arbóreas y los diferentes formas de vida, las selvas llegan a formar hasta cinco categorías de altura (estratos verticales) (Pennintogn y Sarukhan, 2005). La primera categoría está dominada por especies intolerantes son de hojas pequeñas de color menos verdoso, fuste limpio hasta los 20 m de altura y de frutos pequeños; en la segunda son árboles de menor porte; en la tercera se encuentra árboles y arbustos; en la cuarta está habitada por palmas tolerantes a la sombra, hojas anchas de color verde oscuro; en la quinta se encuentran enredaderas y la repoblación (regeneración) de las especies presentes.

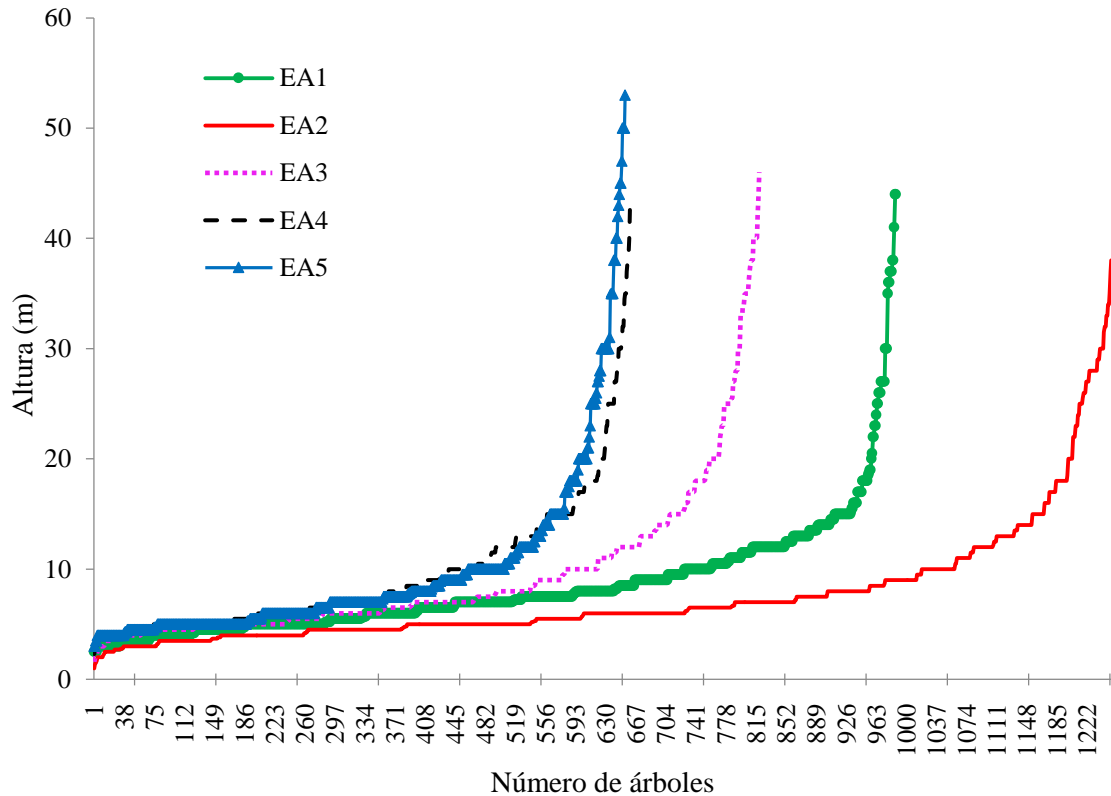


Figura 2.3. Distribución de frecuencias de altura de árboles en cinco estratos altitudinales (EA) del área natural protegida Metzabok, Selva Lacandona, Chiapas.

2.5.3. Distribución horizontal

La densidad presentó el mayor valor en el EA2 con 2,504 ind.ha⁻¹ y la menor en EA1 con 1,998 ind.ha⁻¹; y no se mostró un patrón en relación con la altitud, concordando con lo reportado en Argentina por Brown et al. (2001).

En el diámetro existen diferencias significativas ($p < 0.05$) entre los EA (Cuadro 2.2), al realizar una prueba de Tukey, los valores variaron de 2.5 a 199 cm (promedio de 9.7 cm). Todo los EA reportaron un mayor número de individuos en la primer categoría con una disminución progresiva en las siguientes (Figura 2.4), indicando una distribución de “J” invertida, lo cual coincide con Vázquez-Negrín et al. (2011) y López-Toledo et al. (2012), sugiriendo una buena repoblación de las especies arbóreas y asegurando la permanencia de la selva.

En AB, el EA2 reporta el menor valor con $35.6 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ y el mayor en EA5 con $80.8 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$, esta ultima debido a la presencia de *T. amazonia*, *M. zapota* y *G. anomala* que presentan diámetros de hasta 190 cm y que se consideran dominantes de SAP en México (Pennington y Sarukhán, 2005). A mayor altitud mayor AB coincide con las tendencias encontradas en Costa Rica por Lieberman et al. (1996).

Cuadro 2.2. Valores dasométricos de cinco estratos altitudinales (EA) del área natural protegida Metzabok, Selva Lacandona, Chiapas.

	EA1 (< 600)	EA2 (600 -700)	EA3 (700 – 800)	EA4 (800– 900)	EA5 (> 900)	Promedio
D	1998	2504	2048	2200	2180	2186
DN	10. 95 c	8.32 a	9.75 abc	9.0 ab	10. 61 bc	9.0
Ht	7.8 a	7.4 a	9.2 b	9.4 b	9.6 b	8.7
AB	42.7	35.6	42.7	42.8	80.8	48.92

EA = estrato altitudinal (m), A = área muestreada (ha), D = densidad (ind. ha^{-1}), DN = diámetro normal (cm), Ht = altura media (m), AB = área basal ($\text{m}^2 \text{ ha}^{-1}$).

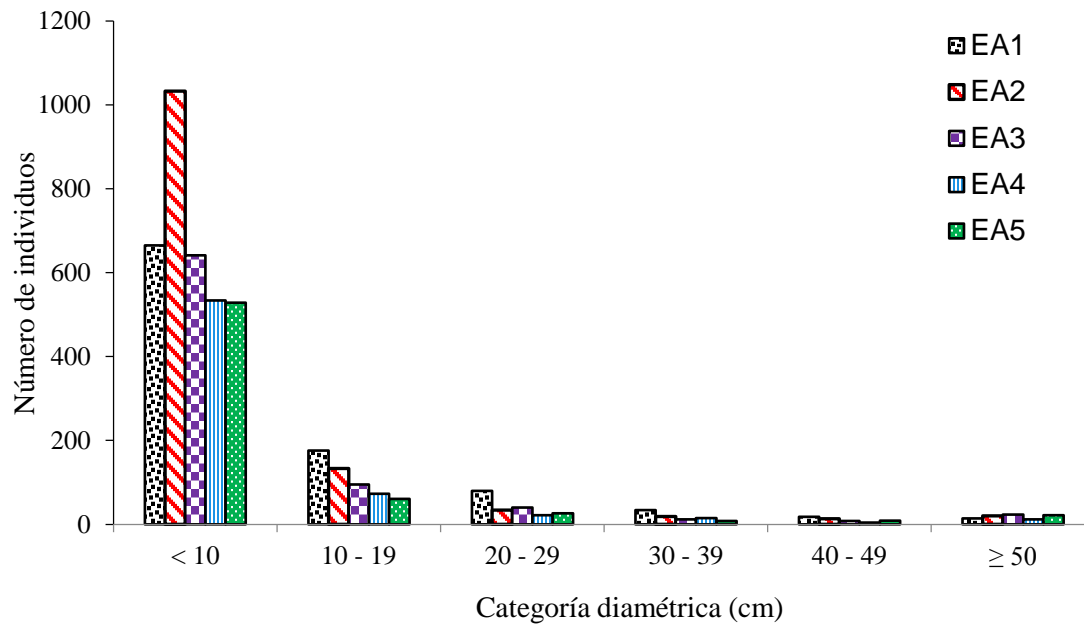


Figura 2.4. Distribución diamétrica de árboles en cinco estratos altitudinales (EA1, 2, 3, 4 y 5) del área natural protegida Metzabok, Selva Lacandona, Chiapas.

2.5.4. Índice de valor de importancia (IVI) y forestal (IVF)

Las especies con más altos valores estructurales para los *IVI* e *IVF* son *H. campechianum* y *M. zapota* para EA1, *R. guatemalensis*, *P. reticulata* y *B. alicastrum* en EA2, *M. zapota*, *B. alicastrum*, *R. guatemalensis* en EA3, *G. anomala*, *P. spuria* y *P. durlandi* en EA4 y *T. amazonia*, *P. durlandi* y *D. guianense* para EA5 (Cuadro 2.3), esto porque presentan los valores más altos en densidad, área basal, frecuencia, altura y área de copa, y son las más importante ecológicamente en el área natural protegida. Coincidiendo con las especies reportadas por Levy et al. (2006), Meave et al. (2008), Maldonado y Maldonado (2010), que son parte de la vegetación primaria en la SAP, concordando con los géneros de *Brosimum*, *Lacistema*, *Pseudolmedia*, *Pouteria* en la selva amazona por Araujo-Murakami et al. (2015), con excepción *H. campechianum* y *E. gaumeri* que son características de la selva baja subperennifolia o inundable (Tun-Dzul et al., 2008). Los valores estructurales no fueron similares para ambos índices en el EA1 se presenta tres especies diferentes, en el EA2 y 4 dos especies, en el EA3 fueron similares y en el EA5 con un especie (Cuadro 2.3).

Cuadro 2. 3. Especies arbóreas con mayores índices de valor de importancia (IVI) y de valor forestal (IVF) en cinco estratos altitudinales del área natural protegida Metzabok, Selva Lacandona, Chiapas.

Especies	IVI	Especies	IVF
EA1 (< 600 m)		EA1 (< 600 m)	
<i>Haematoxylum campechianum</i> L.	66.4	<i>Haematoxylum campechianum</i> L.	81.5
<i>Manilkara zapota</i> (L.) Royen	16.5	<i>Manilkara zapota</i> (L.) Royen	14.4
<i>Eugenia gaumeri</i> Standl.	12.7	<i>Heliocarpus appendiculatus</i> Turcz.	12.7
<i>Hauya elegans</i> DC.	9.9	<i>Rinorea guatemalensis</i> (S.watson) Bartlett	9.4
<i>Pachira aquatica</i> Aubl.	8.9	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	8.0
130 especies restantes	185.6	130 especies restantes	174.1
EA2 (600 – 700 m)		EA2 (600 – 700 m)	
<i>Rinorea guatemalensis</i> (S. Watson) Bartlett	27	<i>Rinorea guatemalensis</i> (S.watson) Bartlett	32.2
<i>Pouteria reticulata</i> (Engl.) Eyma	15.2	<i>Pseudolmedia oxiphylaria</i> Donn. Sm.	14.5
<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	14	<i>Pouteria reticulata</i> (Engl.) Eyma	14.4
<i>Pouteria durlandii</i> (Standl.) Baehni	12.5	<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	12.3
<i>Manilkara zapota</i> (L.) Royen	10.9	<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandw.	10.8
150 especies restantes	220.4	150 especies restantes	215.8
EA3 (700 – 800 m)		EA3 (700 – 800 m)	
<i>Manilkara zapota</i> (L.) Royen	20.9	<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	25.05
<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	19.2	<i>Rinorea guatemalensis</i> (S.watson) Bartlett	21.67
<i>Rinorea guatemalensis</i> (S.watson) Bartlett	16.4	<i>Pouteria reticulata</i> (Engl.) Eyma	17.09
<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandw.	13.5	<i>Manilkara zapota</i> (L.) Royen	15.44
<i>Pouteria reticulata</i> (Engl.) Eyma	13	<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandw.	14.54
111 especies restantes	216.9	111 especies restantes	206.2
EA4 (800 – 900 m)		EA4 (800 – 900 m)	
<i>Gutteria anomala</i> R.E. Fr.	23.2	<i>Pseudolmedia spuria</i> (Sw.) Griseb.	25.7
<i>Pseudolmedia spuria</i> (Sw.) Griseb.	20.1	<i>Pouteria durlandii</i> (Standl.) Baehni	25.5
<i>Pouteria durlandii</i> (Standl.) Baehni	19.3	<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandw.	17.7
<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandw.	14.7	<i>Rinorea guatemalensis</i> (S.watson) Bartlett	17.1
<i>Pouteria multiflora</i> (A. DC.) Eyma	13.2	<i>Lacistema aggregatum</i> (P.J. Bergius) Rusby	14.6
89 especies restantes	209.6	89 especies restantes	199.4
EA5 (> 900 m)		EA5 (> 900 m)	
<i>Terminalia amazonia</i> (J. F. Gmel.) Ecell	46.2	<i>Terminalia amazonia</i> (J. F. Gmel.) Ecell	31.1
<i>Pouteria durlandii</i> (Standl.) Baehni	17.8	<i>Pouteria durlandii</i> (Standl.) Baehni	25.4
<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandw.	17	<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandw.	25.2
<i>Pseudolmedia spuria</i> (Sw.) Griseb.	14.9	<i>Pseudolmedia spuria</i> (Sw.) Griseb.	23.6
<i>Manilkara zapota</i> (L.) Royen	12.6	<i>Saurauia</i> sp.	20.5
83 especies restantes	191.3	83 especies restantes	191.3

2.5.5. Diversidad de especies arbóreas

La diversidad de las especies arbóreas presenta un patrón de distribución inverso ($P < 0.05$) a la altitud, al realizar comparaciones con la prueba de t modificada de Hutcheson ($P < 0.05$) se corrobora que los valores mayores del índices de Shannon presenta en el EA1 ($H' = 3.7$) y el menor el EA5 ($H' = 3.2$) (Cuadro 2.4), esto concuerda con lo reportado en las selvas de Argentina por Cuyckens et al. (2015), en Colombia por Lobo y Halffter (2000), en China por Ding et al. (2012), Lieberman et al. (1996), Givnish, (1999), Lovett et al. (2006) y Slik et al. (2009). Esta relación posiblemente se presenta porque la altitud actúa como barrera geográfica en la distribución de las especies (Sulca, 2013) o por el número de especies exclusivas (Araujo-Murakami et al., 2015). Este patrón coincide con los valores del índice de Simpson e indica la dominancia de pocas especies a una mayor altitud, lo anterior puede explicarse porque hay una mayor distancia a donde se encuentra la comunidad, que no realiza extracción de madera, y por lo tanto se presentan árboles de gran tamaño, limitando la repoblación de las especies. El alfa de Fisher presenta el mayor valor en el EA2 (Cuadro 2.4) al presentar mayor densidad en comparación con los otros EA. Esto se ajusta a la teoría ecológica de que al aumentar la elevación disminuye la temperatura y esto ocasionan disminución de la productividad (Lovett et al., 2006). La diversidad también está relacionada con la perturbación al realizar cortas selectivas se proporcionan más nichos de regeneración para que los árboles puedan establecerse (Chazdon, 2003). El estudio realizado por Ding et al. (2012) en China, encontró una mayor densidad y diversidad en bosques perturbados, causada por los factores que actúan a nivel del paisaje, tales como la proximidad de las poblaciones y la dispersión de semillas en las fases iniciales (Chazdon, 2003). Similar con los resultados de esta investigación a menor altitud y por la cercanía de la comunidad hay extracción selectiva de madera para el uso doméstico, por lo tanto se tiene una mayor diversidad.

La diversidad arbórea en los trópicos donde no hay perturbación, presentan valores de H' similares (Cuadro 2.4); con dominancia de especies características de cada región geográfica (Pennintogn y Sarukhan, 2005). Con estos resultados se muestra que el ANP Metzabok se encuentra entre las selvas más diversas en el mundo. Un estudio realizado en Nigeria por Gourlet-Fleury et al. (2013) reportaron mayor diversidad y riqueza en comparación con este estudio, la diferencia es que ellos registraron individuos con DN de un cm y los no identificados se consideraron como una especie; en este caso, se registraron

individuos con $DN \geq 2.5$ cm y se repostaron especies que se identificaron por lo menos a nivel de género.

Cuadro 2. 4. Valores de diversidad reportados en las diferentes selvas de la región tropical en el mundo y del área natural protegida Metzabok, Selva Lacandona, Chiapas.

Tipo de selva	AI	D	AB	SP	Div	G	F	Referencia
Selva tropical húmeda	680-740	936	52	208	4.15	128	53	Bradford et al., 2014 (Australia)
Bosques tropicales de tierras bajas	< 800	3509 ± 335	43	171±19	3.9			Ding et al., 2012 (China, Asia)
Bosques tropicales lluvioso montano	800 -1300	4959 ± 789	50	160 ± 9	3.9			
Bosque húmedo semi-deciduo	500 - 600	721		295	3.8	176	46	Gourlet-Fleury, et al., 2013 (Nigeria)
Bosque tropical (Tropical forest)	500 -1000	1429	70	204	2.5 a 3.5		44	Lovett et al., 2006 (Tanzania)
	500			40	2.7			
	750			38	2.7			Lovett et al., 2006 (Tanzania)
Bosque tropical (Tropical forest)	1000			40	2.4			
	1250			58	3.6			
	1500			65	3.8			
	1700			45	3.5			
Bosque tropical seco y caducifolio	313 a 483	28	14	49	2.7	44	24	Sagar et al., 2003 (India)
Bosques de hoja perenne	150 -200	1800		181		48		Brewer et al., 2003 (Belice)
Bosque tropical húmedo	800-1200	1420	40	196	111	49		Macía y Fuentes, 2008 (Bolivia)
Bosque montano	1240			87				Macía y Fuentes, 2008 (Bolivia)
	1290			95				
	1385			68				
	1560			44				
Selva tropical			69					Read et al., 2000. New Caledonia
Selva alta perennifolia	< 600	1,998	43	135	3.71			ANP Metzabok, Selva Lacandona
Selva alta perennifolia	600 -700	2,504	36	155	3.37			ANP Metzabok, Selva Lacandona
Selva alta perennifolia	700 - 800	2048	42.7	116	3.36			ANP Metzabok, Selva Lacandona

Tipo de selva	Al	D	AB	SP	Div	G	F	Referencia
Selva alta perennifolia	800 - 900	2200	42.8	96	3.3			ANP Metzabok, Selva Lacandona
Selva alta perennifolia	> 900	2180	80.8	87	3.27			ANP Metzabok, Selva Lacandona

Al = altitud, D = densidad, AB = área basal, SP = número de especie, Div = Diversidad (índice de Shannon), G = número de género y F = número de familia.

El valor de H' fue superior a lo reportado por Maldonado y Maldonado (2010) ($H' = 3.35$) en un superficie de 0.5 ha; valor similar a Vázquez-Negrín et al. (2011) ($H' = 3.58$) en 0.25 ha, valores que se muestran que el ANP Metzabok se encuentra entre las áreas mejores conservadas en México.

Cuadro 2. 5. Índices de diversidad de las especies arbóreas con $DN \geq 2.5$ cm, en cinco estratos altitudinales (EA) del área natural protegida Metzabok, Selva Lacandona, Chiapas.

	EA1 (< 600)	EA2 (600 -700)	EA3 (700 – 800)	EA4 (800 – 900)	EA5 (> 900)
R	135 abc	155 c	116 ab	96 b	87 b
F	42 ab	46 a	41 ab	37 ab	33 b
S	3.91 a	3.89 ab	3.85 ab	3.75 ab	3.72 c
α	39.06 a	46.15 b	36.44 a	29.97 ab	27.38 ab
H'	3.71 a	3.37 ab	3.36 ab	3.30 ab	3.27 b
E	0.80 a	0.77 a	0.81 a	0.82 a	0.83 a
Var H'	0.00167	0.00184	0.00202	0.00203	0.00194

R = riqueza de especies, F = Número de Familias, S = índice de Simpson, α = alfa de Fisher, H' = índice de Shannon, E = equidad y Var = varianza de H' .

2.5.6. Semejanza florística

Al comparar los valores del índice de Sorensen, se observa que los EA que fueron florísticamente más parecidos son EA2 y el EA3 ($IS = 58.7\%$) y los menores son el EA1 y EA5 ($IS = 39.5\%$) (Cuadro 2.6). La semejanza entre los EA fue media, indicando que se comparten alrededor del 50% de especies arbóreas, este valor está relacionado con los resultados de Levy et al. (2006), Ochoa et al. (2007) y Meave et al. (2008) donde mencionan que la SAP del sureste mexicano, coinciden con la mayoría de las especies arbóreas. El resultado de este estudio muestra que al aumentar el intervalo de la elevación disminuye la similitud, afirmando que algunas especies específicas se encuentran y se desarrollan mejor en determinadas altitudes. Que a mayor altitud existe mayor dominancia de pocas especies hasta llegar a formar un bosque homogéneo concordando con el resultado del índices de Simpson.

Cuadro 2.6. Valores del coeficiente de Sorensen entre cinco estratos altitudinales (EA) del área natural protegida Metzabok, Selva Lacandona, Chiapas.

Estratos altitudinales (m)	EA1	EA2	EA3	EA4	EA5
EA1	1				
EA2	0.526	1			
EA3	0.496	0.587	1		
EA4	0.428	0.444	0.507	1	
EA5	0.395	0.463	0.542	0.571	1

2.6. CONCLUSIONES

Existe una relación significativa y negativa ($p < 0.05$) entre la altitud y la diversidad de las especies arbóreas del área natural protegida Metzabok; esto es, a mayor altitud menor diversidad arbórea. La estructura arbórea entre los EA sí presenta diferencias significativas ($p < 0.05$). En los cinco estratos altitudinales se identificaron tres categorías de altura, presentando una buena repoblación de las especies arbóreas lo cual asegura la permanencia de la Selva Lacandona. Las especies con mayores valores de IVI e IVF no fueron las mismas, pero todas son parte de la vegetación primaria en la selva alta perennifolia, en donde hay dominancia de ciertas especies por cada EA.

2.7. LITERATURA CITADA

- Araujo-Murakami, A., Villarroel, D., Pardo, G., Vos, V. A., G.A. Parada, G. A., Arroyo, L. y Killeen, T. 2015. Diversidad arbórea de los bosques de tierra firme de la Amazonía Boliviana. *Kempffiana*, 11 (1): 1-28.
- Barreto-Silva, J. S., Cárdenas-López, D. y Duque-Montoya, Á. J. 2014. Patrones de distribución de especies arbóreas de dosel y sotobosque a escala local en bosques de tierra firme, Amazonia colombiana. *Revista de Biología Tropical*, 62 (1): 373-383.
- Basáñez, A. J., Alanís, J. L. y Badillo, E. 2008. Composición florística y estructura arbórea de la selva mediana subperennifolia del ejido El Remolino, Papantla, Veracruz. *Avances en Investigación Agropecuaria*, 12 (2): 3-21.
- Bradford, M. G., Metcalfe, D. J., Ford, A., Liddell, M. J. y Mckeown, A. 2014. Floristics, stand structure and aboveground biomass of a 25 ha rainforest plot in the wet Tropics of Australia. *Journal of Tropical Forest Science*, 26 (4): 543-553.

- Brewer, S. W., Rejmanek, M., Webb, M. A. H. y Fine, P. V. A. 2003. Relationships of phytogeography and diversity of tropical tree species with limestone topography in southern Belize. *Journal of Biogeography*, 30: 1669–1688.
- Brown, A. D., Grau, H. R., Malizia, L. R. y Grau, A. 2001. Argentina. In: M. Kapelle y A.D. Brown, eds. Bosques nublados del Neotropico (pp. 623–659). San José. INBio.
- Carreón-Santos, R.J., y Valdez-Hernández, J. I. 2014. Estructura y diversidad arbórea de vegetación secundaria derivada de una selva mediana subperennifolia en Quintana Roo. *Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 20 (1): 119-130.
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas [CONANP]. 2006. Programa de manejo del área de protección de flora y fauna Metzabok. 1ra.ed. CONANP, 176 p.
- Corral, R. J., Aguirre, C. O. A., Jiménez, P. J. y Návar, C. J. J. 2002. Muestreo de diversidad y observaciones ecológicas del estrato arbóreo del bosque mesófilo de montaña “El Cielo”, Tamaulipas. *Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 8: 125-131.
- Corella, J. F., Valdez, H. J. I., Cetina, A. V. M., González, C. F. V., Trinidad, S. A. y Aguirre, R. J. R. 2001. Estructura forestal de un bosque de mangles en el noreste del estado de Tabasco, México. *Revista Ciencias Forestales en México*, 26 (90): 73-102.
- Cuyckens, G. E., Malizia, L. R. y Blundo, C. 2015. Composición, diversidad y estructura de comunidades de árboles en un gradiente altitudinal de selvas subtropicales de montaña (Serranías de Zapla, Jujuy, Argentina). *Madera y Bosques*, 21 (3): 137-148.
- Ding, Y., Zang, R., Liu S., He F. y Letche, S. G. 2012. Recovery of woody plant diversity in tropical rain forests in southern China after logging and shifting cultivation. *Biological Conservation*, 145: 225-233.
- Egler, F. E. 1954. Vegetation science concepts i. initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development. *Vegetatio*, 4 (6): 412–417.
- Givnish, T. J. 1999. On the causes of gradients in tropical tree diversity. *J. Ecol.* 87: 193-210.
- Godínez, I. O. y López, M. L. 2002. Estructura, composición, riqueza y diversidad de árboles en tres muestras de selva mediana subperennifolia. *Anales del Instituto de Biología, UNAM, Serie Botánica*, 73 (2): 283-314.
- Gourlet-Fleury, S., Beina, D., Fayolle, A., Ouédraogo, D. Y., Mortier, F., Bénédet, F., Closset-Kopp, D. y Decocq, G. 2013. Silvicultural disturbance has little impact on

- tree species diversity in a Central African moist forest. *Forest Ecology and Management*, 304: 322-332.
- Granados-Sánchez, D., López-Ríos, G. F. y Hernández-Solano, J. 2000. Estudio integral de la Selva Lacandona, Chiapas. *Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 5(2): 97-106.
- Levy, T. S. I., Aguirre, R. J. R., Martínez, R. M. M. y Durán, F. A. 2002. Caracterización del uso tradicional de la flora espontánea en la comunidad lacandona de Lacanhá, Chiapas, México. *Interciencia*, 27 (10): 512-520.
- Levy, T. S. I., Aguirre, R. R. J., García, P. J. D. y Martínez, R. M. M. 2006. Aspectos florísticos de Lacanhá Chansayab, Selva Lacandona, Chiapas. *Acta Botánica Mexicana*, 77: 69-98.
- Lieberman, D., Lieberman, M., Peralta, R. y Hartshorn, G. S. 1996. Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology*, 84 (1): 137-152.
- Lobo, J. M. y Halfpter, G. 2000. Biogeographical and ecological factors affecting the altitudinal variation of mountainous communities of coprophagous beetles (Coleoptera, Scarabeoidea): a comparative study. *Annals of Entomological Society of America*, 39: 115-126.
- López-Pérez, D., Castillo-Acosta, O., Zavala-Cruz, J. y Hernández-Trejo, H. 2014. Estructura y composición florística de la vegetación secundaria en tres regiones de la Sierra Norte de Chiapas, México. *Polibotánica*, 37: 1-23.
- López-Toledo, J. F., Valdez-Hernández, J. I., Pérez-Farrera, M. A. y Cetina-Alcalá, V. M. 2012. Composición y estructura arbórea de un bosque tropical estacionalmente seco en la Reserva de la Biósfera la Sepultura, Chiapas. *Revista Ciencias Forestales en México*, 3 (2): 43-56.
- Lovett, J. C., Marshall, A. R. y Carr, J. 2006. Changes in tropical forest vegetation along an altitudinal gradient in the Udzungwa Mountains National Park, Tanzania. *Journal of Ecology*, 44: 478-490.
- Macía, M. J. y Fuentes, J. 2008. Composición florística y estructura de los árboles en un tropical montano de Cordillera Mosestenes, Bolivia. *Revista boliviana de ecología y conservación ambiental*, 23: 1-14.
- Magurran, A. E. 2003. Measuring biological diversity. Oxford, England: Blackwell Publishing, 215 p.

- Mcauliffe, J. R. 1994. Landscape evolution, soil formation, and ecological patterns and processes in Sonoran Desert Bajadas. *Ecological Monographs*, 64: 111-148.
- Maldonado, S. E. A. y Maldonado, M. F. 2010. Estructura y diversidad arbórea de una selva alta perennifolia en Tacotalpa, Tabasco, México. *Universidad y Ciencia*, 26 (3): 235-245.
- Martínez, R. M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 54: 179-224.
- Martínez, E., Ramos, C. y Chiang, F. 1994. Lista florística de la lacandona, Chiapas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 54: 99-177.
- Meave, C. J. A., Romero, R. M. A., Valle, D. A., Rincón, G. A., Martínez, E. y Ramos C. H. 2008. Plant diversity assessment in the Yaxchilán Natural Monument, Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 83: 53-76.
- Mora, C., Tittensor, D. P., Adl, S., Simpson, A. G. B. y Worm, B. 2011. How Many Species Are There on Earth and in the Ocean? *PLoS Biol.*, 9 (8): 1-8.
- Morales-Salazar, M., Vélchez-Alvarado, B., Chazdon, R. L., Ortega-Gutiérrez, M., Ortiz-Malavassi, E. y Guevara-Bonilla, M. 2012. Diversidad y estructura horizontal en los bosques tropicales del Corredor Biológico de Osa, Costa Rica. *Forestal Mesoamericana Kurú*, 9 (23): 19-28.
- Ochoa, G. S., Zamora, C. L. F., Cabrera, P. S., González, V. N. A., Pérez, H. I., y López, M. V. (2012). Flora leñosa útil de la sierra de Tenosique, Tabasco, México. El Colegio de la Frontera Sur. Proyecto FOMIX CONACYT, estado de Tabasco. 311 p.
- Pennington, T. D. y Sarukhán, J. 2005. Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies, 3a. ed. Universidad Nacional Autónoma de México-Fondo de Cultura Económica, México, 523 p.
- Sagar, R., Raghubanshi, A. S. y Singh, J. S. 2003. Tree species composition, dispersion and diversity along a disturbance gradient in a dry tropical forest region of India. *Forest Ecology and Management*, 186: 61-71.
- Sánchez-Gutiérrez, F., Valenzuela-Gómez, A., Valdez-Hernández, J. I. y González-González, C. A. 2017. Estructura y diversidad de especies arbóreas del sitio arqueológico “El Mirador”, Selva Lacandona, Chiapas. *Polibotánica*, 44: 79-94.
- Sulca, G. L. A. 2013. Distribución de *Rogadinae* (Hymenoptera: Braconidae) en un gradiente altitudinal en los Andes del sur del Perú. *Ecología Aplicada*, 12 (2): 141-145.

- ter Steege, H., Pitman, N. C. A., Killeen, T. J., Laurance, W. F., Peres, C. A., Guevara, J. E.,...Valenzuela G. L. 2015. Estimating the global conservation status of more than 15,000 Amazonian tree species. *Cience Advances*, 1: 1-10.
- Toledo, V. M. 1988. La diversidad biológica de Latinoamérica: un patrimonio amenazado. *Ambiente y Desarrollo*, 4 (3): 13-24.
- Tun-Dzul, F. J., Vester, H., Durán, G. R. y Schmook, B. 2008. Estructura arbórea y variabilidad temporal del NDVI en los “bajos inundables” de la Península de Yucatán, México. *Polibotánica*, 25: 69-90.
- Vázquez-Negrín, I., Castillo-Acosta, O., Valdez-Hernández, J. I., Zavala-Cruz, J. y Martínez-Sánchez, J. L. 2011. Estructura y composición florística de la selva alta perennifolia en el ejido Niños Héroes Tenosique, Tabasco, México. *Polibotánica*, 32: 41-61.
- Villaseñor, J. L. 2016. Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87: 559 - 902.
- Villavicencio-Enríquez, L. y Valdez-Hernández, J. I. 2003. Análisis de la estructura arbórea del sistema agroforestal rusticano de café en San Miguel, Veracruz, México. *Agrociencia*, 37: 413-423.
- Zamora, C. P., Domínguez, C. M. R., Villegas, P., Gutiérrez, B., Manzanero, A. L. A., Ortega, H. J. J., Hernández, M. S., Puc, G. E. C. y Puch C. R. 2011. Composición florística y estructura de la vegetación secundaria en el norte del estado de Campeche, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 89: 27-35.
- Zarco, E. V. M., Valdez, H. J. I., Ángeles, P. L. y Castillo, C. O. 2010. Estructura y diversidad de la vegetación arbórea del parque estatal Agua Blanca, Macuspana, Tabasco. *Universidad y Ciencia*, 26 (1): 1-17.

CAPÍTULO III. DISTRIBUCIÓN Y CORRELACIÓN ESPACIAL DE ESPECIES ARBÓREAS POR GRADIENTE ALTITUDINAL EN EL AREA NATURAL PROTEGIDA METZABOK, SELVA LACANDONA, CHIAPAS

3.1. RESUMEN

El presente trabajo tuvo como objetivo determinar el patrón de distribución y correlación espacial de las especies arbóreas por gradiente altitudinal y categorías de altura en el área natural protegida Metzabok, Selva Lacandona, Chiapas. En cada estrato altitudinal (EA) se instaló una unidad de muestreo (UM) de 20 x 50 m. Cada UM fue dividida en 10 subunidades de muestreo (SUM) de 10 x 10 m, donde se midieron los individuos de clase fustal ($DN \geq 2.5$), registrando su diámetro y sus coordenadas cartesianas. Dentro de cada SUM se instaló un cuadro de 5 x 5 m, para el registro de latizales ($DN < 2.5$ cm y altura > 1.5 m); en el interior de cada cuadro se establecieron dos cuadros de 2 x 2 m, para el reconocimiento de los brinzal (altura < 1.5 m). Para calcular la distribución espacial de los fustales, se utilizaron el índice de Morisita-Horn y de $K(t)$ de Ripley, para la clase latizal y brinzal se empleó Morisita-Horn y la correlación mediante la función $K_{12}(t)$ de Ripley. El patrón espacial de la clase fustal en los cinco EA, de acuerdo a Morisita-Horn, es entre uniforme ($I_\delta = 0.8$), aleatorio ($I_\delta = 1.0$) y agregado ($I_\delta = 1.3$), similar con el $K(t)$ de Ripley para las tres categorías de altura. La categoría inferior presenta un patrón aleatorio y agregado a menor y mayor altitud; respectivamente. La intermedia es aleatorio en todos los EA a distancias mayores de 3 m. La categoría de altura superior es agregada a menor altitud a distancias menores de 8 m y uniforme a mayor altitud. La clase latizal y brinzal presentan un patrón agregado. De acuerdo a la correlación de $K_{12}(t)$ de Ripley, los patrones de los EA2, 3 y 5 de la categoría de altura inferior-intermedia, indicaron repulsión espacial en distancias menores 2 m y atracción de 3 a 10 m. La inferior-superior presenta una correlación independiente y repulsión de la intermedia-superior. Los patrones espaciales de las especies arbóreas del ANP Metzabok están relacionados con la altitud, además con los procesos biológicos y con las actividades antropogénicas, con este resultado se puede implementar estrategias de conservación y reproducción de algunas especies de interés socio-ecológicos.

Palabras clave: Patrón, categorías, fustal, latizal, brinzal, dominancia, Morisita-Horn, $K(t)$ de Ripley.

3.2. ABSTRACT

DISTRIBUTION AND SPATIAL CORRELATION OF TREE SPECIES BY ALTITUDINAL GRADIENT IN THE PROTECTED NATURAL AREA METZABOK, SELVA LACANDONA, CHIAPAS

The aim of this research was to determine the spatial distribution and correlation patterns of tree species by altitudinal gradient and height classes in the Protected Natural Area of Metzabok, Selva Lacandona, Chiapas. In each altitudinal strata (EA) one sampling unit (UM) of 20 x 50 m was installed. Each UM was divided into 10 sub-samplings (SUM) of 10 x 10 m, where all individuals of the tree class (≥ 2.5 cm) were targeted, recording its diameter and cartesian coordinates. Within each SUM, one 5 x 5 m plot was installed for saplings register (DN < 2.5 cm and height > 1.5 m); inside each plot, another two plots of 2 x 2 m were established for seedlings recognition (height < 1.5 m). To calculate the spatial distribution of tree class, the Morisita-Horn index and Ripley's $K(t)$ function were used, whereas saplings and seedlings were calculated with Morisita-Horn index and Ripley's $K_{12}(t)$ function. The spatial pattern of the tree classes in the five EA, according to Morisita-Horn, is between uniform ($I_{\delta} = 0.8$), random ($I_{\delta} = 1.0$) and aggregate ($I_{\delta} = 1.3$); similar to Ripley's $K(t)$ function for the three height classes. The lower class has a random and aggregated pattern at a lower and higher altitude; respectively. The intermediate class has a random pattern in all EA at distances greater than 3 m. The upper height class is added at lower altitude at distances less than 8 m and uniform at a higher altitude. Sapling and seedling classes have an aggregate pattern. According to Ripley's $K_{12}(t)$ function, EA2, 3 and 5 patterns of the lower-intermediate height classes pointed out spatial repulsion in distances less than 2 m, and attraction from 3 to 10 m. The lower-upper classes have an independent correlation pattern, whereas from the intermediate-upper classes the bivariate patterns is the repulsion. The spatial patterns of tree species of Metzabok are related to altitude, in addition to biological processes and anthropogenic activities. This information can be used to conservation and reproduction strategies of some socio-ecological interest species.

Keywords: Pattern, categories, tree, sapling, seedling, dominance, Morisita-Horn, Ripley's $K(t)$ function.

3.3. INTRODUCCIÓN

La estadística espacial ofrece diversas herramientas que evalúan el grado de agregación y permiten inferir la escala espacial de variabilidad de los parámetros ecológicos (Fortin et al., 2005). En general, se trata de métodos que descomponen la variabilidad de un parámetro, definiendo las escalas de análisis en función de distintos radios de acción donde establece distancias a vecinos más próximos, como en el índice $K(t)$ de Ripley (Fortin y Dale, 2005). Todos los métodos indican la estructura espacial de una variable en función de una determinada escala de observación. Además, determinan y describen los patrones de distribución espacial, permitiendo evaluar hipótesis sobre los procesos ecológicos que han causado el patrón observado (Rozas y Camarero, 2005). La heterogeneidad espacial derivada de perturbaciones que eliminan árboles dominantes en el dosel forestal, puede condicionar la regeneración, la estructura de las poblaciones y la coexistencia de las especies (Antos y Parish, 2002).

Existe una diversidad de métodos para la cuantificación del patrón espacial en forma de índices que proporcionan una estimación global del patrón. El índice de Morisita (1959) permite estimar la variación del tipo y la intensidad del patrón a lo largo de un gradiente de escalas espaciales. La función K de Ripley permite el análisis refinado de la distancia al vecino más próximo a una función de distribución acumulativa de la prueba de Clark y Evans (1954), que informa sobre el patrón espacial observado como una función de la distancia d (Ripley, 1977).

La respuesta de las especies a un gradiente se define en términos de abundancia, para un determinado grupo de condiciones ambientales solo un grupo de especies pueden sobrevivir, crecer y reproducirse a medida que se modifican, la abundancia de las especies cambia, modificando la estructura de las comunidades (Smith y Smith (2007). Las especies se distribuyen generalmente de acuerdo a jerarquías de abundancia donde lo común es que haya pocas especies raras, pocas especies abundantes y muchas con una abundancia intermedia (Magurran, 2004).

La distribución espacial está relacionada con el crecimiento de las especies arbóreas (Condés y Martínez, 1998), resultado de la interacción entre factores ambientales, perturbaciones, procesos ecológicos como la competencia inter e intraespecífica (Krebs, 2001; Barreto-Silva et al., 2014). A escala local las principales limitantes son la temperatura, la precipitación y la evapotranspiración (Guisan y Zimmermann, 2000), el tipo de suelo,

topografía, la pendiente (Clark, 2003), la competencia, la depredación, la altitud y la latitud (Naoky et al., 2006).

El análisis del patrón espacial es una descripción cuantitativa de la distribución horizontal de los individuos en una población. De acuerdo con Clark y Evans (1954) y Jiménez et al. (1999), existen tres patrones de distribución espacial: aleatoria, uniforme y agregada. En la primera los individuos están distribuidos al azar por la homogeneidad ambiental o un patrón no selectivo (Thomas, 1975); la uniforme se presenta a ciertas distancias, resultado de las interacciones negativas entre individuos como la competencia por los nutrientes y el espacio, así como una alta mortalidad de juveniles (Janzen, 1970); en la agregada los individuos de una especie están aislados de otras, por la limitación en dispersión (Hubbell, 2001) o especialización de hábitat (Gentry, 1988).

Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla (1995) describen que los árboles en las selvas se distribuyen de manera agregada, presentan una baja dispersión y alta mortalidad en las etapas tempranas, similar a los estadios iniciales de sucesión (Nasi, 1993). Zarco et al. (2010) reportan una distribución aleatoria en la selva mediana subperennifolia de Tabasco, aunque en algunas unidades de muestreo encontraron un patrón agregado en el estrato inferior, esto puede ser atribuido a condiciones físicas; así como a las características biológicas de las especies.

Los estudios de distribución espacial de especies en gradientes altitudinales son una herramienta fundamental para predecir la migración como consecuencia del cambio climático (Fossa, 2004; Thuiller et al., 2005). Actualmente se sabe que las especies arbóreas están desplazando hacia mayores altitudes producto de las variaciones climáticas (cambio climático) (Parmesan, 2006). Las zonas altas de los trópicos son las que más han experimentado estos cambios debido a la reducción de su rango de distribución (Cuesta-Camacho et al., 2006). Las especies que no logren adaptarse desaparecerán por estrés fisiológico (Parmesan, 2006), y las que sí, afectará las relaciones interespecíficas actuales (Root et al., 2003).

Es por ello, la importancia de identificar los patrones que determinan la distribución de las especies, los cuales cobran una mayor relevancia en las selvas tropicales por su alta complejidad (Condit et al., 2000). Razón por la cual el presente trabajo tuvo la finalidad de determinar y evaluar el patrón de distribución espacial de las especies arbóreas de un gradiente altitudinal del ANP Metzabok Selva, Lacandona, Chiapas. Las preguntas

planteadas fueron: 1) ¿Los patrones de distribución espacial en las tres categorías de altura (baja, intermedia, superior) son semejantes?, 2) ¿Existen diferentes patrones de distribución espacial a lo largo del gradiente altitudinal?, 3) Las diferentes categorías de altura presentan alguna correlación espacial en relación con el gradiente altitudinal. El estudio de la distribución espacial es importante para el manejo sostenible de las selvas en la región Lacandona, permitiendo que en un futuro se tomen decisiones acordes con el estado natural de las especies de interés.

3.4. MATERIALES Y MÉTODOS

3.4.1. Área de estudio

El presente trabajo se realizó en el área natural protegida (ANP) Metzabok, establecida de acuerdo con la Ley General de Equilibrio Ecológico y Protección al Ambiente (LGEEPA), en la categoría de Área de Protección de Flora y Fauna, se localiza al noreste de la Selva Lacandona (17° 08' 36" latitud Norte y 91° 34' 42" longitud Oeste; 545-950 msnm), en la Subcomunidad Lacandona Puerto Bello Metzabok, Ocosingo, Chiapas, con una superficie de 3,368 ha (CONANP, 2006). El clima es Af (m) W" (i)g: cálido húmedo con lluvias todo el año, temperatura media anual de 24 °C y una precipitación media anual de 3,160 mm (según el registro de la estación Chajul); los tipos de suelo son redzinas, luvisoles, gleysoles, vertisoles, cambisoles y litosoles (Sánchez-Gutiérrez et al., 2017). De acuerdo con la clasificación de Miranda y Hernández (1963) el ANP está dominada por la selva alta perennifolia.

3.4.2. Estratificación altitudinal y muestreo

La ubicación del área de estudio se realizó mediante recorridos en campo, mapas topográficos, ortofotos utilizando el Software Arcgis 10.5. La estratificación altitudinal fue determinada mediante curvas de nivel, las cuales fueron trazadas con rutas en forma de zig-zag en el Software Google Earth Pro. El archivo generado se guardó en formato kml, para extraer las coordenadas geográficas (x, y) y la altitud con la ayuda del Software tcx converter. En total se registraron 21,000 puntos, con los cuales se elaboraron las curvas de nivel en intervalos de 100 m con el Software Global Mapper v15. Se determinaron cinco estratos altitudinales (EA), en cada uno se instaló una unidad de muestreo (UM) de 20 x 50 m (1000 m²) como se muestra en la Figura 3.1, trazadas con cinta métrica de orientación Norte y Sur

con la ayuda de brújula. Cada UM fue dividida en 10 subunidades de muestreo (SUM) de 10 x 10 m (100 m²) para facilitar el levantamiento de los datos en campo (Sánchez-Gutiérrez et al., 2017).

En cada SUM, todos los individuos arbóreos de la clase fustal con diámetro normal (DN) ≥ 2.5 cm fueron medidos y ubicados mediante sus coordenadas cartesianas (x, y) (Linzaga-Román et al., 2011; Velasco-García et al., 2016).

En un cuadro de 5 x 5 m se instalaron al azar dentro de cada SUM (N = 10 cuadros por UM) se estimó la abundancia de todos los individuos de la clase latizal (DN < 2.5 cm y altura > 1.5 m); mientras que en dos cuadros de 2 x 2 m ubicados al interior de cada cuadro de 5 x 5 m se contabilizaron todos los individuos de la clase brinzal (altura < 1.5 m) (Zarco et al., 2010).

La identidad taxonómica de los individuos se determinó con ayuda de manuales y guías de campo (Pennington y Sarukhán, 2005; Ochoa et al., 2012). Para aquellos individuos no reconocidos taxonómicamente durante el trabajo de campo, se colectó material botánico (corteza, fruto, semillas, ramas y flor) que se herborizó e identificó en el herbario ECOSC-H del ECOSUR en San Cristóbal de las Casas, Chiapas. La nomenclatura se validó en el sitio web Trópicos.org (2008).

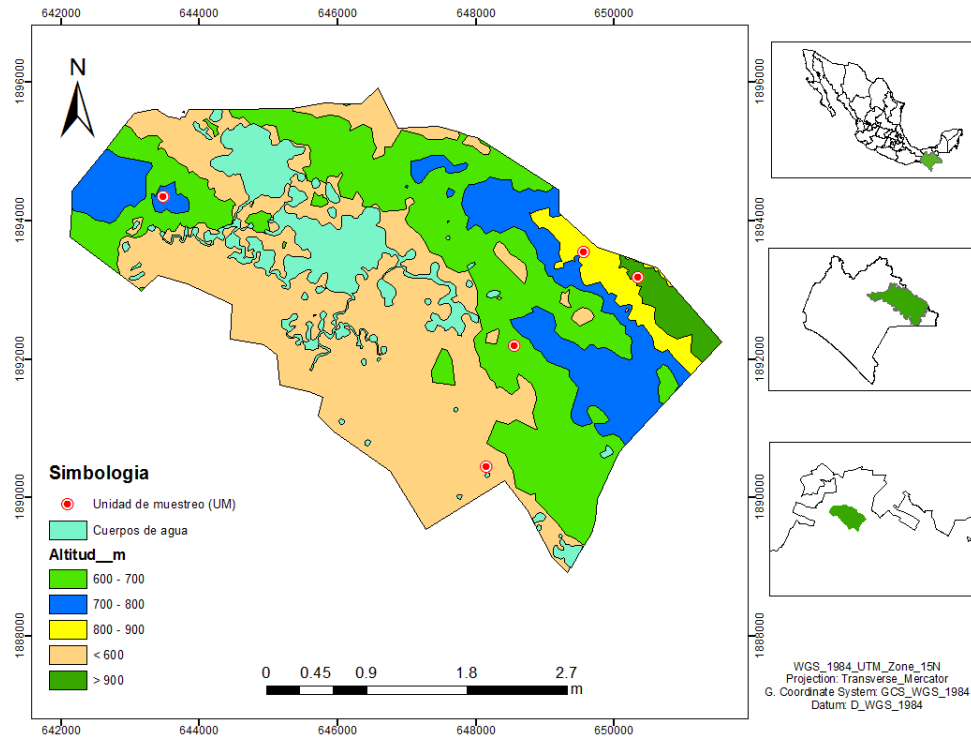


Figura 3.1. Ubicación de las unidades de muestreo (UM) en cinco estratos altitudinales

3.4.3. Análisis de distribución espacial

Para calcular la distribución espacial de los fustales, se utilizaron las tres categorías de alturas (inferior, intermedia, superior) obtenidas en las curvas de inflexión de la Figura 2.3 del Capítulo II de este documento. Los intervalos de cada categoría se muestran en el Cuadro 3.1.

Cuadro 3.1. Categorías de altura de árboles en cinco estratos altitudinales (EA) del área natural protegida Metzabok, Selva Lacandona, Chiapas.

Estratos altitudinales (m)	Inferior (m)	Intermedio (m)	Superior (m)
EA1 (< 600)	< 6	6 – 18	> 18
EA2 (600 – 700)	< 6	6 – 13	> 13
EA3 (700 – 800)	≤ 5	5.1 – 17	> 17
EA 4 (800 – 900)	< 6	6 – 16	> 16
EA5 (> 900)	≤ 5	5.1 – 17	> 17

La distribución espacial de los estados de desarrollo brinzales, latizales y las categorías de altura (inferior, intermedia, superior) de los fustales se analizaron con el índice de Morisita-Horn (Morisita, 1959), mediante la expresión:

$$I_{\delta} = q \sum_{i=1}^q ni \frac{(ni - 1)}{N(N - 1)}$$

donde: I_{δ} = Índice de distribución espacial, q = Número de cuadros, ni = Número de individuos en el i -ésimo cuadro, N = Número total de individuos en todos los q cuadros. Cuando este índice es igual a 1 la distribución es aleatoria, mayor que 1 es agregado, y menor que 1 es uniforme (Morisita, 1959; Zarco et al., 2010; Rivera-Fernández, 2012).

Sin embargo, para tener mayor confiabilidad de los valores de distribución espacial de las categorías de altura de la clase fustal se utilizó la función $K(t)$ de Ripley (Ripley, 1977), a partir de la ecuación:

$$K(t) = n^{-2} |A| \sum_{i \neq j} W_{ij}^{-1} I_t(u_{ij})$$

donde: n es el número de individuos en la unidad de muestreo (UM-A); $|A|$ área de la UM-A (m^2); u_{ij} distancia entre i -ésimo y j -ésimo individuo en la UM-A; t = Distancia entre dos árboles (m). $I_t(u) = 1$ si $u \leq t$ y 0 si no lo es; W_{ij} es la proporción de la circunferencia de un círculo con centro en UM-A i -ésimo individuo y radio u_{ij} que está dentro de UM-A; y la sumatoria es de todos los pares de individuos no mayor que t (Ripley, 1977; Linzaga-Román et al., 2011; Ruiz-Aquino et al., 2015).

Se utilizó la transformación de la raíz cuadrada de $K(t)$ de Ripley, para determinar la significancia ($P \leq 0.01$) de la función $L(t)$ se estimaron simulaciones de Monte Carlo (Besag, 1977):

$$L(t) = \sqrt{\frac{K(t)}{\pi}} - t$$

donde: $K(t)$ es la función de Ripley y t la distancia. Un valor de $L(t) = 0$ indica que el patrón espacial es aleatorio, >0 agrupado y < 0 uniforme.

3.4.4. Correlación espacial

Se analizó la correlación espacial entre categorías de alturas (inferior-intermedia, inferior-superior e intermedia-superior) de las especies arbóreas de la clase fustal mediante la función bivariada $L_{12}(t)$, derivada de la $K_{12}(t)$ (Ripley, 1977):

$$L_{12}(t) = \sqrt{\frac{K_{12}(t)}{\pi}} - t$$

Un valor de $L_{12}(t) = 0$ indica que los dos grupos son espacialmente independientes; > 0 una asociación positiva (atracción), y < 0 asociación negativa (repulsión).

La significancia de $L(t)$ y $L_{12}(t)$ se determinó por simulaciones de Monte Carlo (Besag y Diggle, 1977; Linzaga-Román et al., 2011).

Para las especies más abundantes de la clase fustal, se analizó su distribución de acuerdo al índice de Morisita-Horn, y los puntos (x, y) se dispersaron con el Software Arcgis 10.5 y el Slim 2.0 (Montañez et al., 2010).

3.5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

3.5.1. Distribución espacial de especies arbóreas con el índice Morisita-Horn

El patrón de distribución espacial de las especies arbóreas de la clase fustal en los cinco EA de acuerdo al índice de Morisita-Horn, presentan un comportamiento entre uniforme ($I_\delta = 0.8$), aleatorio ($I_\delta = 1.0$) y agregado ($I_\delta = 1.3$) para las tres categorías de altura (inferior, intermedia y superior) (Cuadro 3.1, Figura 3.2 y 3.3). La inferior presenta un patrón aleatorio a menor altitud y agregado a mayor elevación (EA4 y 5); esto posiblemente debido a los claros ocasionados por perturbaciones naturales (caída o muerte de los árboles, plagas y enfermedades) y son dominados por especies arbóreas cuya regeneración depende fuertemente de disturbios de grandes magnitud (Rao, 1990). Los patrones espaciales registrados en este estudio pueden ser el resultado de las actividades humanas que modifican el hábitat y afectan directamente la sobrevivencia, reproducción y establecimiento de la especie (Pavón-Hernández y Rico-Gray, 2004).

La categoría de altura intermedia muestra una distribución aleatoria a lo largo del gradiente altitudinal, con excepción del EA2, la cual exhibe un comportamiento agregado. Este último patrón se establece por la inclinación de la pendiente (30 a 70°), así como por los suelos pocos profundos que impiden el crecimiento del sistema radicular de los árboles (McAuliffe, 1994); lo cual favorece que en la temporada de lluvia y vientos fuertes éstos caigan, formando microclimas que propician la repoblación en grupos. Similar con los resultados de Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla (1995), quienes encontraron un patrón

agrupado relacionado con las características topográficas y edáficas; además por deficientes mecanismos de dispersión de semillas y baja depredación de las mismas.

Para la categoría de altura superior la distribución de las especies es uniforme a mayor altitud y agregada a menor altitud (Cuadro 3.1) este patrón se le atribuye a la cercanía de la comunidad, siendo áreas donde los comuneros extraen maderas para el uso doméstico (construcción de vivienda) que forman claros que son aprovechados por un grupo de especies que necesitan la luz directa para su desarrollo y crecimiento (Rivera-Fernández et al., 2012).

Los estados de desarrollo latizal y brinzal presentan un patrón agregado con excepción del último EA5 (> 900 msnm), que es de forma aleatorio, dato no suficiente para decir que esté relacionado con la altitud. Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla (1995) y Rivera-Fernández et al. (2012) reportaron que los árboles en las selvas se distribuyen de manera agregada, similar a los estadios iniciales de sucesión y hábitats fragmentados (Nasi, 1993). Este patrón está asociado a una baja dispersión y a una alta mortalidad dependiente en las etapas tempranas. También es posible que se generen condiciones adecuadas para la dominancia de alguna especie, cuando un ciclo semillero coincide con la liberación de espacio ante cualquier disturbio (Márquez-Linares et al., 1999; Ruiz-Aquino et al., 2016).

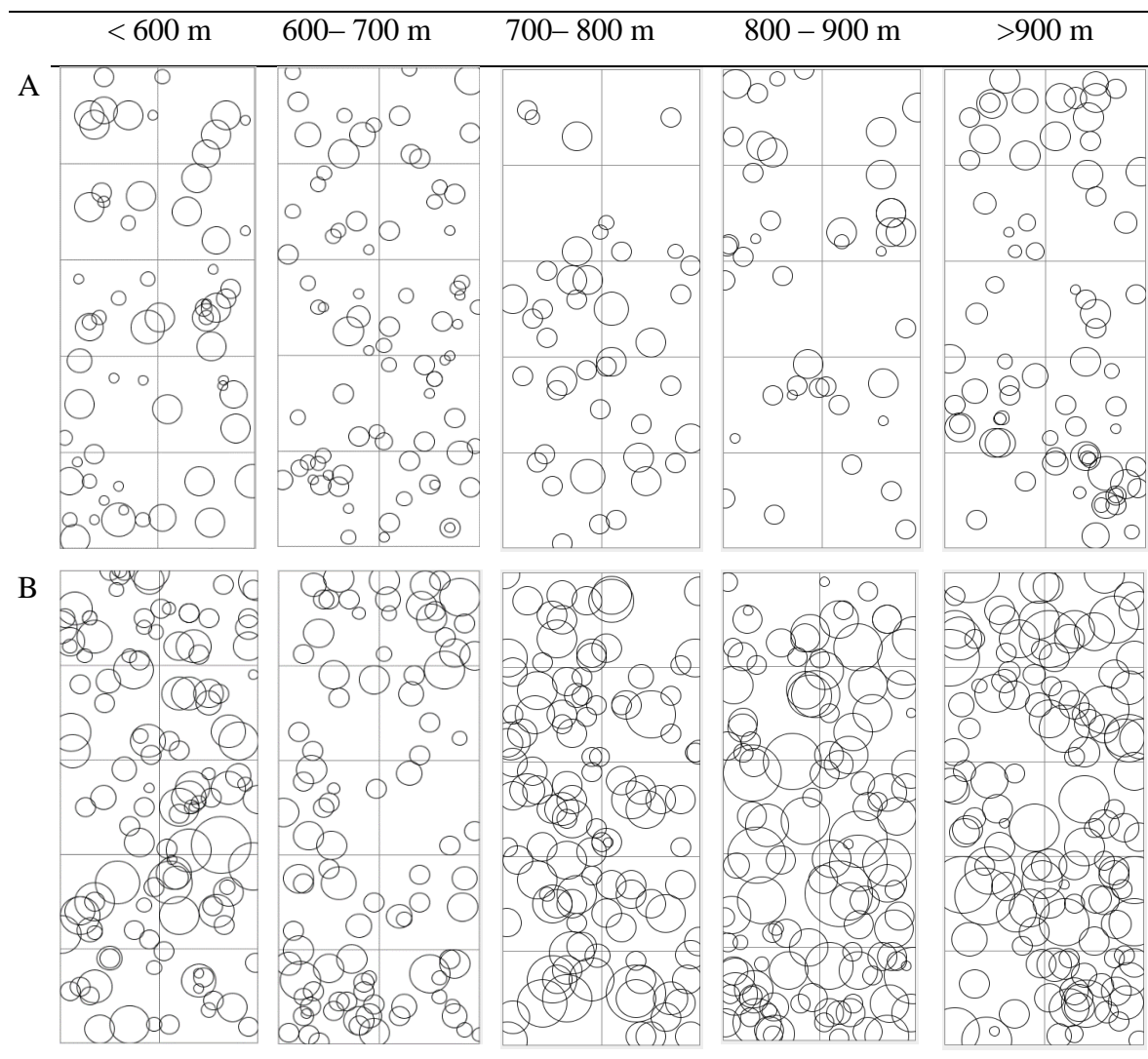
Los claros permiten la entrada de luz, la cual afecta la incorporación y crecimiento de las plantas del sotobosque, como el caso de los brinzales y latizales (Macario et al., 1995). Por lo tanto, cualquier alteración en las características del dosel afecta la germinación, la tasa de crecimiento, sobrevivencia y la distribución de las plantas (Brienen y Zuidema 2006). Algunas semillas pueden permanecer en dormancia hasta que existan las condiciones ambientales adecuadas, como es la cantidad de luz para germinar y emerger (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993).

En el patrón aleatorio los individuos son completamente independientes de la posición de cualquier otro en la población, se presenta en ciertas especies en los bosques templados (Brower et al., 1990), y en comparación con los de la selva, donde son comunes. Cruz (2010) en Costa Rica en altitudes de 400 a 900 m no encontró una relación en cuanto el patrón de distribución espacial y menciona que el intervalo de la elevación es relativamente pequeño y las condiciones como clima, precipitación son similares. En superficies pequeñas la distribución está correlacionada con los factores biológicos y ecológicos. El estudio de la vegetación en gradientes altitudinales debería realizarse en extensiones geográficas amplias (Fossa, 2004). Los resultados de este estudio presentan cierta tendencia con los gradientes

altitudinales, indicando que el ANP Metzabok existe una variación climática que modifica la estructura y la composición de la selva, concordando con el resultado del Capítulo II de este documento que a mayor altitud menor diversidad.

Cuadro 3.2. Valores del índice de Morisita para fustales (categorías de altura: inferior, intermedia, superior) latizales y brinzales en cinco estratos altitudinales (EA) del área natural protegida Metzabok.

Estrato Altitudinal (EA)	Fustales			Latizales	Brinzales
	Inferior	Intermedia	Superior		
< 600	1	1	1.1	1.3	1.1
600 -700	1	1.3	1.3	1.1	1.1
700-800	1	1	0.8	1.1	1.2
800-900	1.1	1	1	1.1	1.6
>900	1.3	1	0.8	1.0	1.0



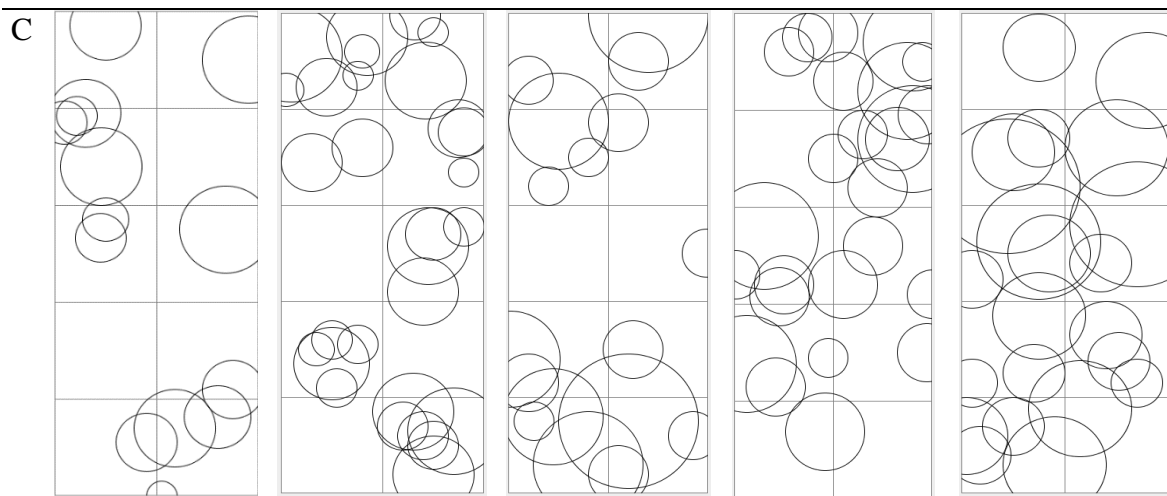


Figura 3.2. Matriz del patrón de dispersión espacial de tres categorías de altura de fustales (A: inferior, B: intermedia, C: superior) en cinco estratos altitudinales del área natural protegida Metzabok, selva Lacandona, Chiapas.

3.5.2. Distribución espacial de especies arbóreas con la función $K(t)$ de Ripley

La distribución espacial de las tres categorías de altura de la clase fustal de acuerdo el índice de $K(t)$ de Ripley, presentan un patrón significativo (0.05) entre agregado, aleatorio y uniforme a diferentes distancias como se muestra en la Figura 3.2. Similar con el patrón encontrado con el índice de Morisita-Horn (Figura 3.3).

La categoría de altura inferior muestra un patrón agregado de acuerdo la $K(t)$ de Ripley en la Figura 3.2. Los EA1 y 4 se distribuyen de forma agregada en distancias de 1 a 6 m y uniforme a más 7 m; el EA2 es de forma aleatorio; el EA3 a distancias de 1 a 2 m son uniformes y de 3 a 10 m agregado y en el EA5 una distribución agregada en todas las distancias. El patrón agregado en los diferentes EA está relacionado con los claros generados por las categorías intermedias y superiores al sufrir alguna perturbación (caída de ramas o el árbol completo, la tala, o la muerte por plagas y enfermedades), superficies repobladas por especies que se establecen en claros (especies que necesitan de mayor cantidad de luz) del dosel, en los cuales los procesos de mortalidad transforman el patrón inicial en agregados en un patrón final aleatorio (Ward et al., 1996; Aldrich et al., 2003). En el área de estudio los claros son colonizados por *Rinorea guatemalensis* (S. Watson) Bartlett, concordando con los resultados de Zarco et al. (2010) en selvas de Tabasco, que menciona que la especie se desarrolla y domina el estrato inferior de las selvas donde hay perturbación.

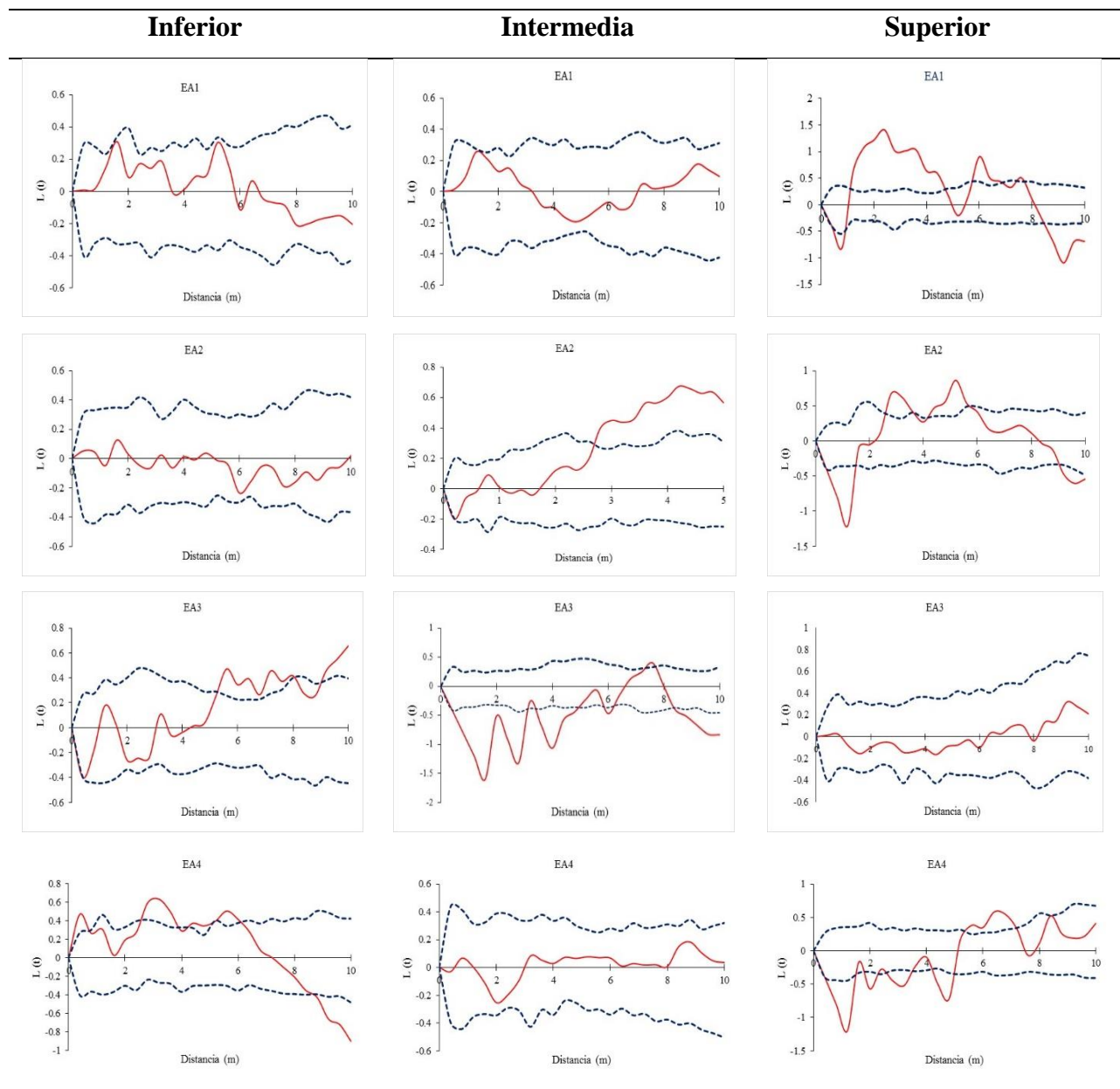
La categoría de altura intermedia presentó una distribución aleatoria, aunque en distancias menores los árboles se encuentran de manera uniforme y aleatoria a mayor

distancia, con excepción el EA2 que tiene una distribución agregada a distancias de 2 a 10 m. La distribución en esta categoría está en función de los procesos biológicos y de la extracción de madera en los años 1970, los individuos vivos pudo ser que encontraron las condiciones adecuadas o se adaptaron en comparación con los que no sobrevivieron. Los patrones agrupados podrían ser una respuesta a un ambiente heterogéneo; los patrones uniformes a menor distancia y agregados a mayor distancia, son comunes ecológicamente en individuos grandes (Dixon, 2012).

En la categoría de altura superior del EA1 y 2, se presentó un patrón agregado a distancias menores de 8 m, relacionado con la muerte natural de algunos árboles viejos, y por la extracción selectiva de las maderas preciosas como la caoba (*Swietenia macrophylla* King) y el cedro (*Cedrela odorata* L.), además con una autorización de 55,000 m³ y 20,000 m³ de corrientes tropicales en los años 1975 y 1984 en la selva lacandona (Vásquez-Sánchez, 1992); también la extracción actual por los pobladores en ciertas zonas del ANP para el uso doméstico (construcción de viviendas), dejando en pie agrupaciones de *Manilkara zapota* (L.) Royen, *Manilkara chicle* (Pittier) Gilly, *Pouteria reticulata* (Engl.) Eyma, *Brosimum alicastrum* Sw, especies de menor valor por la complejidad del manejo de la madera (duras y densas). Esto coincide con lo reportado por Turner y Franz, (1985) y Ward et al. (1996), quienes indican que la evolución lógica del patrón espacial al aumentar la edad de los individuos, responde al efecto acumulado de las perturbaciones, la competencia, el ataque de patógenos, y un componente aleatorio, que producirían un cambio desde un patrón agregado hasta uno uniforme. Aunque este último es extraño en la naturaleza, observándose únicamente en ambientes muy estables en que apenas existen perturbaciones mínimas (Mast y Veblen, 1999; Antos y Parish, 2002). El patrón encontrado en los EA3, 4 y 5 (figura 3.2), se da posiblemente por el difícil acceso, ya que no hay registro de aprovechamiento de madera, reportando individuos hasta los 190 cm de diámetro y alturas superiores a los 50 m. El modelo Janzen-Connell, afirma que la mortalidad de los árboles tiene como consecuencia una distribución uniforme en los árboles adultos sobrevivientes; por su parte, Schupp (1992) y Duncan (1991) mencionan que donde hay múltiples especies éstas tienden a distribuirse de forma uniforme.

A mayor superficie presentan un patrón agregado correlacionado con los procesos biológicos (Rathbun y Cressie, 1994; Dixon, 2012), que indican las interacciones entre los individuos y el medio (Leirana-Alcocer y Parra-Tabla, 1999). Los picos secundarios en la

función K para los patrones agregados probablemente corresponden a las distancias entre grupos cercanos (Rozas y Camarero, 2005). Linzaga-Román et al. (2011) mencionan que un comportamiento tan variable en el patrón de distribución puede ser explicado por los factores topográficos del sitio. De manera que la distribución de las especies podría estar asociada con la heterogeneidad ambiental inducida por el relieve (Ezcurra et al., 1991; Méndez, 2004) a pesar de que el patrón espacial es dependiente de la distancia de dispersión de las semillas (Hubbell, 1979; Nanami et al., 1999).



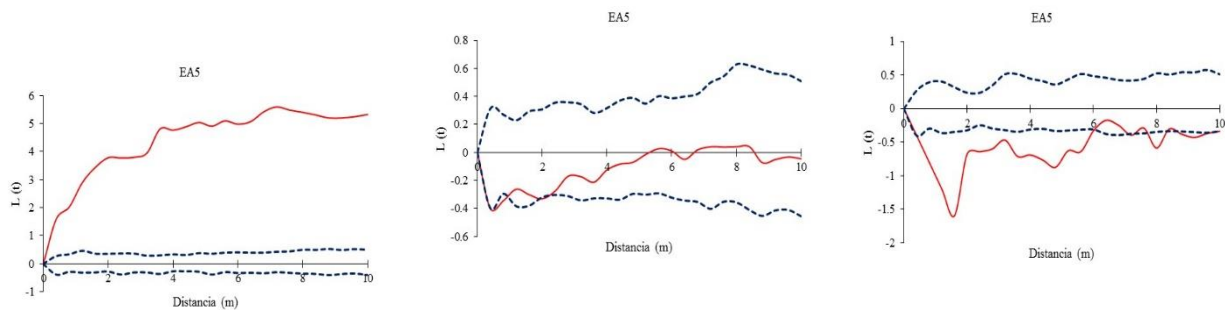


Figura 3.3. Valores $L(t)$ para las tres categorías de altura de fustales de especies arbóreas en el área natural protegida Metzabok, Selva Lacandona, Chiapas.

3.5.3. Patrones de correlación espacial

De acuerdo con la correlación espacial de $K_{12}(t)$ de Ripley, los patrones bivariados de los EA2, 3 y 5 de la categoría de altura inferior-intermedia de las especies arbóreas, indicaron repulsión espacial en distancias menores 2 m y atracción (asociación positiva) de 3 a 10 m. Esta interacción indica que las especies de ambas categorías son propias de las selvas, por lo que comparten el mismo nicho de regeneración solo que son de etapas de crecimiento diferente (Rozas y Camarero, 2005), demostrando que las categorías inferiores se relacionan después de los 2 m de distancia con los individuos de la categoría de altura intermedia, y que no todas las especies se desarrollan en el mismo ambiente.

La repulsión a pequeña escala entre ambas categorías podría ser también una consecuencia de la mortandad de las plántulas situadas bajo las copas de las categorías intermedias y superiores, por lo que las categorías inferiores colonizan los espacios disponibles excepto bajo la copa de las categorías superiores (Rozas y Camarero, 2005). Otro proceso podría darse por los depredadores de las semillas, es más probable que se eliminarían a los individuos que se encuentran más cerca del árbol semillero, lo cual implicarían la existencia de repulsión entre la categoría inferior-superior y la intermedia-superior a pequeña escala y atracción a gran escala (Hamill y Wright, 1986).

A diferencia del EA1 al EA4 donde el patrón de correlación es independiente, mismo comportamiento observado para todos los estratos de la categoría inferior-superior. En la intermedia-superior a diferentes distancias se presentan asociaciones negativas (repulsión), siendo más notable en EA4 (Figura 3.4). Este tipo de comportamiento puede ser por la alta mortalidad de semillas e individuos inferiores cerca de los árboles superiores, las enfermedades y la depredación se concentran cerca de individuos progenitores causando mortalidad vía denso-dependencia, ya que existe mayor probabilidad de supervivencia a

medida que aumenta la distancia entre la descendencia y los adultos productores de semillas (Janzen, 1970).

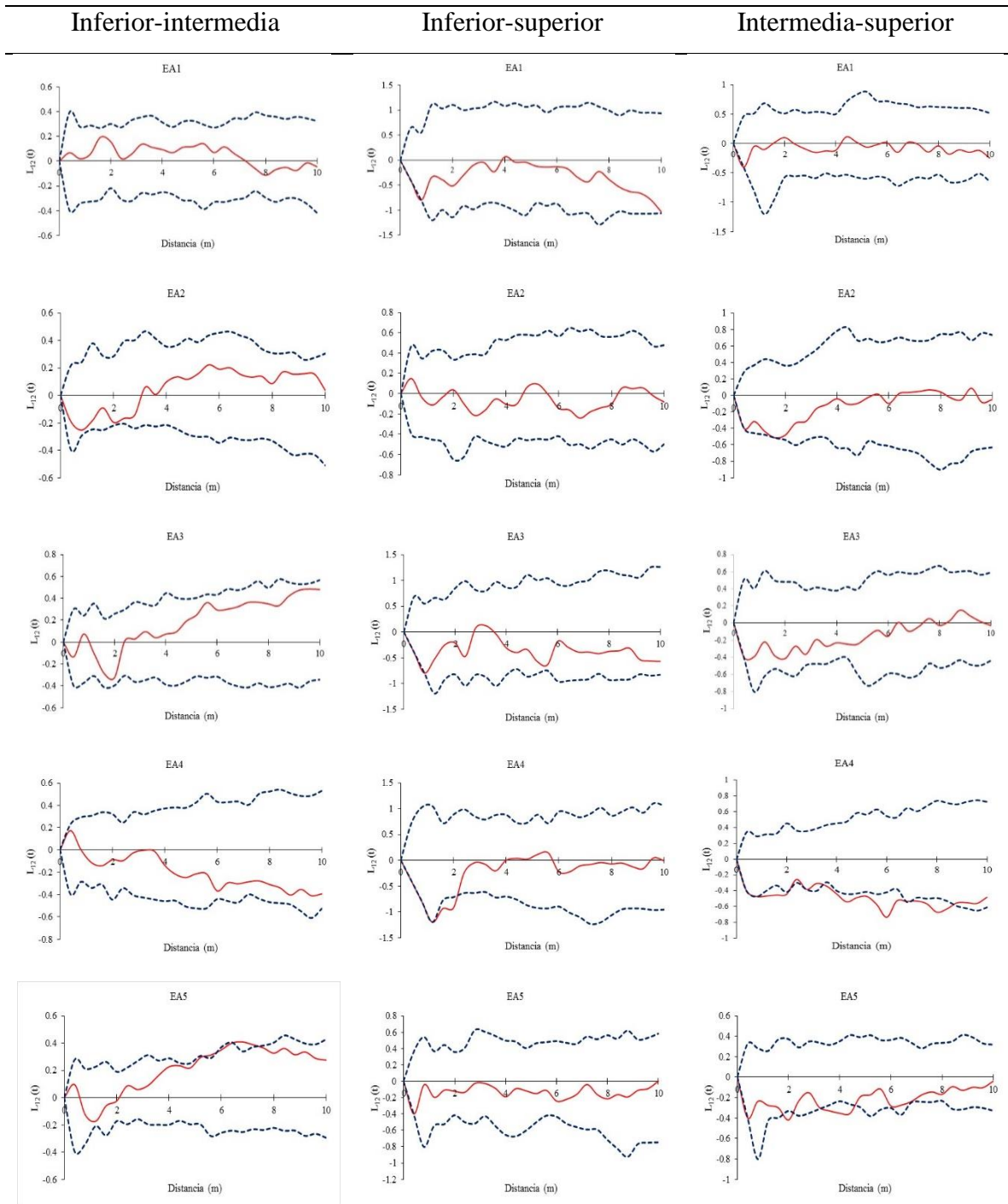


Figura 3.4. Matriz de relación de los valores de $L_{12}(t)$ de la distribución bivariada para las tres categorías de altura de fustales de especies arbóreas en el área natural protegida Metzabok, Selva Lacandona, Chiapas.

3.5.4. Distribución espacial de las especies con mayor abundancia

Las especies *Chionanthus oblancoolatus* (B.L.Rob.) P.S. Green, *Garcinia intermedia* (Pittier) Hammel, *Guarea grandifolia* A. DC, *Pouteria multiflora* (A. DC.) Eyma, *Trichilia pallida* SW y *Trophis mexicana* (Liebm.) Bureau, presentan un patrón de distribución aleatoria y comúnmente son dominantes en la categoría de altura intermedia (Cuadro 3.3). Las especies *Sebastiana longicuspis* Standl, *Pseudolmedia oxiphyllaria* Donn. Sm., *Pseudolmedia spuria* (Sw.) Griseb, *Manilkara zapota* (L.) Royen, *Pouteria reticulata* (Engl.) Eyma y *Dialium guianense* (Aubl.) Sandw, muestran una distribución espacial agregada y son dominantes en la categoría de altura superior, características de las selvas perennifolias en el sureste mexicano (Pennington y Sarukhán, 2005). En la categoría de altura inferior se encuentra *R. guatemalensis* con un patrón de distribución agregada. Las especies dominantes en la categoría superior se distribuyen aleatoriamente y son tolerantes a la sombra en las primeras etapas de desarrollo (Zarco et al., 2010).

Cuadro 3.3. Especies abundantes a menor y mayor altitud, y a los estratos altitudinales (EA) 2 y 3 (600 a 800 m) del área natural protegida Metzabok, Selva Lacandona, Chiapas.

A menor altitud	A mayor altitud	EA2 y 3
<i>Alchornea Latifolia</i> Swartz	<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess	<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.
<i>Ardisia fimbriifera</i> Lundell	<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandw.	<i>Manilkara chicle</i> (Pittier) Gilly.
<i>Astrocaryum mexicanum</i> (Liebm ex Mart) Burret.	<i>Faramea occidentalis</i> (L.) A. Rich.	<i>Piper psilorhachis</i> C. DC.
<i>Chionanthus oblancoolatus</i> (B.L.Rob.) P.S. Green	<i>Garcinia intermedia</i> (Pittier) Hammel	<i>Pseudolmedia oxiphyllaria</i> Donn. Sm.
<i>Chrysophyllum venezuelanense</i> (Pierre) T.D.Penn.	<i>Guarea grandifolia</i> A. DC.	<i>Psychotria costivenia</i> Griseb.
<i>Cryosophila stauracantha</i> (Heynh.) R. Evans	<i>Pouteria durlandii</i> (Standl.) Baehni	<i>Quararibea funebris</i> (Llave) Vischer
<i>Haematoxylum campechianum</i> L	<i>Pouteria multiflora</i> (A. DC.) Eyma	<i>Trichilia japurensis</i> C. DC.
<i>Heliocarpus appendiculatus</i> Turcz.	<i>Pseudolmedia spuria</i> (Sw.) Griseb.	<i>Trichilia pallida</i> SW.
<i>Licaria capitata</i> (Cham. & Schltdl.) Kosterm.	<i>Psychotria brachiata</i> Sw.	<i>Trichilia moschata</i> Sw.
<i>Manilkara zapota</i> (L.) Royen	<i>Psychotria trichotoma</i>	<i>Simira salvadorensis</i> (Standl.) Steyerm
<i>Miconia impetiolaris</i> (Sw.) D. Don ex DC.	<i>Tabernaemontana donnell-smithii</i> Rose ex J.D.Sm.	
<i>Myriocarpa longipes</i> Liebm.	<i>Ternstroemia tepezapote</i> Cham.& Schltdl.	
<i>Nectandra ambigens</i> (S.F. Blake) C.K.Allen	<i>Virola guatemalensis</i> (Hemsl.) Warb.	
<i>Pouteria reticulata</i> (Engl.) Eyma,		
<i>Protium copal</i> (Schltdl. & Cham.) Engl.		
<i>Pseudobombax ellipticum</i> (Kunth) Dugand		
<i>Ruprechtia fusca</i> Fernald		

Cruz (2103), pronostica que las especies abundantes a mayor altitud presentaran un rango de distribución más estrecho, bajo escenarios de cambio climático de los años 2020 y 2080. En el caso de las de menor altitud aumentan sus áreas de distribución. Además, se pueden utilizar como indicadores de la adaptación al nicho (Preston, 1962) o marcadores de la adaptación del hábitat en las selvas donde pocas especies están representadas por un alto porcentaje de individuos, mientras que la mayoría tienden a ser raras (Zillio y Condit, 2007). En la amazonia el 70% de las especies están representadas por pocos individuos (Pitman et al., 2001), debido al carácter generalista de la mayoría de las especies arbóreas (Pitman et al., 1999).

La distribución aleatoria y agregada de las diferentes especies puede deberse a múltiples factores biológicos relacionados con la dispersión de semillas y factores físico-ambientales (Montañez et al., 2010). Con los resultados de este estudio se puede decir que las especies arbóreas, coexisten entre sí, en conjunto forman micro-hábitats para la sobrevivencia y crecimiento de nuevos individuos, razón por la que es considerada una de las regiones más diversas en México. Estudios de Hubbell, (1979); Condit et al., (2000) mencionan que los bosques tropicales en tierras bajas presentan una dominancia en la distribución agregada, por la existencia de un patrón de mortalidad controlado por procesos determinísticos que evitan la distribución aleatoria de las especies dentro de los bosques tropicales (Montañez, Escudero y Duque, 2010). La limitación en dispersión (Hubbell, 2001) o la especialización de hábitat (Tilman, 1982), aparecen como los mecanismos determinantes de la distribución de las especies. Esto significa que a mayor altitud existe más probabilidad de agrupamiento de individuos de una misma especie (Montañez et al., 2010). El autor referido, sugiere una mayor densidad-dependencia a mayor altitud, aunque en el ANP Metzabok no fue el caso, ya que los individuos de cada especie son más independientes, su dependencia está más asociada con los disturbios en cada sitio y no por el gradiente altitudinal.

Para la distribución espacial y abundancia de las especies los factores más importantes son la luz, temperatura, características de suelo, precipitación, topografía, altitud y latitud (Gebrehiwot, 2003; Poulsen et al., 2006). Krebs (2001) señala a los elementos ambientales, las perturbaciones y los procesos ecológicos como la competencia inter e intraespecífica como los más significativos. Además de patrones de la regeneración (Chazdon et al., 1996),

procesos de mortalidad (Batista y Maguire 1998), características genéticas a escala local (Law et al., 2001; Poulsen et al., 2006). Egler (1954), menciona que todas las especies características de una comunidad que dominan las diferentes etapas pueden encontrarse presentes desde el inicio del proceso de la sucesión en forma de semillas o propágulos.

3.6. CONCLUSIONES

El patrón de distribución espacial de las especies arbóreas está relacionado con la altitud, además con las perturbaciones naturales y antropogénicas, los cuales condicionan los patrones espaciales por los claros que crean al ser aprovechadas por ciertas especies que necesitan mayor intensidad luz solar para su desarrollo y crecimiento.

En las tres categorías de altura existe una correlación espacial, en la categoría inferior-intermedia e intermedia-superior exhiben una repulsión a menor distancia, por la sombra que proyecta los individuos de mayor tamaño que impiden la entrada de luz y una atracción a mayor distancia ya que existe mayor probabilidad de supervivencia.

Las especies de los estados de desarrollo latizal y brinzal se encuentran en forma agregada, debido a que la mayoría se desarrolla en áreas perturbadas, razón por la cual se encuentran en grupos donde encontraron el ambiente propicio para la sobrevivencia y crecimiento.

3.7. LITERATURA CITADA

- Aldrich, P. R., Parker, G. R., Ward, J. S., Michler, C. H. 2003. Spatial dispersion of trees in an old-growth temperate hardwood forest over 60 years of succession. *Forest Ecology and Management*, 180: 475-491.
- Antos, J. A. y Parish, R. 2002. Structure and dynamics of a nearly steady-state subalpine forest in south-central British Columbia, Canada. *Oecologia*, 130: 126-135.
- Barreto-Silva, J. S., Cárdenas-López, D. y Duque-Montoya, Á. J. 2014. Patrones de distribución de especies arbóreas de dosel y sotobosque a escala local en bosques de tierra firme, Amazonia colombiana. *Revista de Biología Tropical*, 62 (1): 373-383.
- Batista, J. L. F. y Maguire, D. A. 1998. Modeling the spatial structure of tropical forests. *Forest Ecology and Management*, 110: 293-314.

- Besag, J. 1977. Contribution to the discussion on Dr. Ripley's paper. *Journal of the Royal Statistical Society B*, 39: 193-195.
- Besag, J. y Diggle, P. J. 1977. Simple Monte Carlo Tests for Spatial Pattern. *Applied Statistics*, 26: 327-333.
- Benítez-Malvido, J. y Lemus-Albor, A. 2005. The seedling community of tropical rainforest edges and its interaction with herbivores and pathogens. *Biotropica*, 37 (2): 301-313.
- Brienen, R. J. W. y Zuidema, P. A. 2006. Lifetime growth patterns and ages of Bolivian rain forest trees obtained by tree ring analysis. *Journal of Ecology*, 94: 481-493.
- Brower, E., Zar, H. y Von Ende, N. 1990. General Ecology: Field and laboratory methods. Wm. C. Brown Publisher. Third Edition.
- Chazdon, R. L., Pearcy, R. W., Lee, D. W. y Fetcher, N. 1996. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. *In Tropical forest plant ecophysiology* (S.S. Mulkey, R.L. Chazdon y A.P. Smith, eds.). Chapman y Hall, New York, p.5-55.
- Clark, P. J. y Evans, F. C. 1954. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology*, 35: 445-453.
- Clark, D. B. 2003. Los factores edáficos en la distribución de las plantas. Ecología y conservación de bosques neotropicales. Guariguata MR; Gustavo HK. Comps. 1 ed. 45-54. Pp.
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas [CONANP]. (2006). Programa de manejo del área de protección de flora y fauna Metzabok. 1ra.ed. CONANP, 176 p.
- Condés, S. y Martínez, M. J. 1998. Comparación entre los índices de distribución espacial de árboles más usados en el ámbito forestal. *Investigación agraria. Sistemas y recursos forestales*, 7: 173-187.
- Condit, R., Pitman, N., Leigh, E., Chave, J., Terborgh, J., Foster, R. B., Núñez, P., Aguilar, S., Valencia, R., Villa, G., Muller-Laundau, H., Losos, E. y Hubbell, S. P. 2002. Beta diversity in tropical forest trees. *Science*, 295: 666-668.
- Cruz, B. F. 2013. Distribución espacial de la regeneración natural de especies arbóreas dentro del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills, Costa Rica y su relación con variables bioclimáticas- Tesis para obtener el grado *Magister Scientiae* en CATIE, Turrialba, Costa Rica, 130 p.

- Cuesta-Camacho, F., Ganzenmüller, A., Peralvo, M.F., Sáenz, M., Novoa, J., Riofrío, G. 2006. Predicting specie's niche distribution shifts and biodiversity change within climate change scenarios. A regional assessment for bird and plant species in the Northern Tropical Andes. National Institute for Public Health and the Environment (RIVM-NEAA). EcoCiencia/MNP_Andes. 1-36 pp.
- Dixon, P. M. 2012. Ripley's K function. For the Encyclopedia of Environmetrics, 2nd ed. 1-11 pp.
- Duncan, R. P. 1991. Competition and the coexistence of species in a mixed podocarp stand. *Journal of Ecology*, 79:1073-1084.
- Ezcurra, E., Montaña, C. y Arizaga, S. 1991. Architecture, light interception, and distribution of Larrea species in the Monte Desert, Argentina. *Ecology*, 72: 23-34.
- Fortin, M. J., Keitt, T. H., Maurer, B. A., Taper, M. L., Kaufman, D. M. y Blackburn, T. M. 2005. Species geographic ranges and distributional limits: pattern analysis and statistical issues. *Oikos*, 108: 7-17.
- Fossa, A. M. 2004. Biodiversity patterns of vascular plant species in mountain vegetation in the Faroe Islands. *Diversity and Distributions*, 10: 217-223.
- Fortin, M. J. y Dale, M. R. T. 2005. *Spatial Analysis: A Guide for Ecologists*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gebrehiwot, M. 2003. Assessment of natural regeneration diversity and distribution of forest tree species. A case study Wondo- Wessa Catchment Awassa Watershed Southern Ethiopia. Thesis of Master of Science in Geo-information Science and Earth Observation. ITC, Enschede, the Netherlands, 82 p.
- Gentry, A. H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on climate and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75:1-34.
- Guisan, A. y Zimmermann, N. E. 2000. Predictive habitat distribution models in Ecology. *Ecological Modelling*, 135: 147-186.
- Hamill, D. y Wright, S. J. 1986. Testing the dispersion of juveniles relative to adults: a new analytic method. *Ecology*, 67: 952-957.
- Hubbell, S. P. 1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science*, 203: 1299-1309.
- Hubbell, S. P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, Estados Unidos.

- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*, 104: 501-528.
- Jiménez, J., Torres, L. y Baca, J. 1999. Descripción estructural de un ecosistema de Pinus-Quercus en la Sierra Madre Oriental. IV Congreso Mexicano Sobre Recursos Forestales. Durango, Dgo. México, 9 p.
- Krebs, C. J. 1999. *Ecological Methodology*. 2nd Edition, Benjamin Cummings, Menlo Park, 620 p.
- Krebs, C. 2001. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. San Francisco, California: Benjamin Cummings.
- Law, R., Purves, D. W., Murrell, D. J. y Dieckman, U. 2001. Causes and effects of small-scale spatial structure in plant populations. In: J. Silvertown y J. Antonovics (eds.), *Integrating Ecology and Evolution in a Spatial Context* pp. 21-44. Blackwell Science, Oxford.
- Leirana-Alcocer, J. y Parra-Tabla, V. 1999. Factors affecting the distribution, abundance and seedling survival of *Mammillaria gaumeri*, an endemic cactus of coastal Yucatán, México. *Journal of Arid Environments*, 41: 421-428.
- Levy-Tacher S. I., Aguirre-Rivera, J. R., Martínez-Romero, M. M. y Durán-Fernández, A. 2002. Caracterización del uso tradicional de la flora espontánea en la comunidad lacandona de Lacanhá, Chiapas, México. *Interciencia*, 27 (10): 512-520.
- Linzaga-Román¹, B. E., Ángeles-Pérez, G., Catalán-Heverástico, C., Hernández de la Rosa, P. 2011. Estructura espacial de *Pachycereus weberi* (Coul.) Backeb., en la Cañada del Zopilote, Guerrero. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 17 (2): 189-198.
- Macario, M. P. A., García, M. E., Aguirre, J. R. y Hernández-Xolocotzi, E. 1995. Regeneración natural de especies arbóreas en una selva mediana subperennifolia perturbado por extracción forestal. *Acta Botánica Mexicana*, 32: 11-23.
- Márquez-Linares, M. A., González-Elizondo, S. y Álvarez-Zagoya, R. 1999. Componentes de la diversidad arbórea en bosques de pino encino de Durango, México. *Madera y Bosques*, 5 (2): 67-78.
- Martínez-Ramos, M. y Álvarez-Buylla, E. 1995. Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 56: 121-153.

- Mast, J. N. y Veblen, T. T. 1999. Tree spatial patterns and stand development along the pine-grassland ecotone in the Colorado Front Range. *Canadian Journal of Forest Research*, 29: 575-584.
- Mcauliffe, J. R. 1994. Landscape evolution, soil formation, and ecological patterns and processes in Sonoran Desert Bajadas. *Ecological Monographs*, 64: 111-148.
- Méndez, E. 2004. La vegetación de los Altos Andes I. Pisos de vegetación del flanco oriental del Cordón del Plata (Mendoza, Argentina). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 39: 227-253.
- Miranda, F. y E. Hernández- X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 28:29-179.
- Montañez, V. R. A., Escudero, V. C. Y. y Duque M. A. J. 2010. Patrones de Distribución Espacial de Especies Arbóreas en Bosques de Alta Montaña del Departamento de Antioquia, Colombia. *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín*, 63 (2): 5629-5638.
- Morisita, M. 1959. Measuring of the dispersion and analysis of distribution patterns. *Memoires of the Faculty of Science, Kyushu University. Series E Biology*, 2: 215-235.
- Nanami, S., Kawaguchi H. and Yamakura, T. 1999. Dioecy-induced spatial patterns of two codominant tree species, *Podocarpus nagi* and *Neolitsea aciculate*. *Journal of Ecology*, 87: 678-687.
- Naoky, K., Gómez, M., López, R. P., Meneses, R. I. y Vargas, J. 2006. Comparación de modelos de distribución de especies para predecir la distribución potencial de vida silvestre en Bolivia. *Ecología en Bolivia*, 41 (1): 65-78.
- Nasi, R. 1993. Analysis of the spatial structure of a rattan population in a mixed dipterocarp forest of Sabah (Malaysia). *Acta Oecologica*, 34:73-85.
- Ochoa, G. S., Zamora, C. L. F., Cabrera, P. S., González, V. N. A., Pérez, H. I. y López, M. V. 2012. Flora leñosa útil de la sierra de Tenosique, Tabasco, México. El Colegio de la Frontera Sur. Proyecto FOMIX CONACYT, estado de Tabasco. 311 p.
- Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37: 637-669.
- Pavón-Hernández, N. P. y Rico-Gray, V. 2004. Distribución espacial de *Tilia mexicana* schlecht. (Tiliaceae) en el paisaje del centro del estado de Veracruz, México. *Universidad y Ciencia*, 20 (39): 29-32.

- Pennington, T. D. y Sarukhán, J. 2005. Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies, 3a. ed. Universidad Nacional Autónoma de México-Fondo de Cultura Económica, México, 523 p.
- Pitman, N. C. A., Terborgh, J., Silman, M. R. y Núñez, P. 1999. Tree species distributions in an upper Amazonian forest. *Ecology*, 80 (8): 2651-2661.
- Pitman, N. C. A., Terborgh, J., Silman, M. R., Núñez, P., Neill, D. A., Cerón C. E., Palacios, W. A. y Aulestia, M. 2001. Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian tierra firme forest. *Ecology*, 82: 2101-2117.
- Poulsen, A. D., Tuomisto, H. y Baslev, H. 2006. Edaphic and Floristic Variation a 1-ha Plot of Lowland Amazonian Rain Forest. *Biotropica*, 38: 468-478.
- Preston, F. W. 1962. The Canonical Distribution of Commonness and Rarity: Part I. *Ecology*, 43 (2): 185-215.
- Rao, P., Barik, S. K., Pandey, H. N. y Tripathi, R. S. 1990. Community Composition and Tree Population Structure in a Sub-Tropical Broad-Leaved Forest along a Disturbance Gradient. *Vegetatio*, 88: 151-162.
- Ripley, B. D. 1977. Modelling spatial patterns. *Journal of the Royal Statistical Society, Series B (Methodological)*, 39:172-212.
- Rivera-Fernández, A., Octavio-Aguilar, P., Sánchez-Coello, N. G., Sánchez-Velásquez, L. R., Vázquez-Torres, S. M., Iglesias-Andreu, L. G. 2012. Estructura poblacional y distribución espacial de *Ceratozamia mexicana* Brongn. (Zamiaceae) en un ambiente conservado y en uno perturbado. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 15 (2):110-117.
- Root, T. L., Price, J. T., Hall, K. R., Schneider, S. H., Rosenzweig, C. y Pounds, J. A. 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, 421: 57-60.
- Rozas, V. y Camarero, J. J. 2005. Técnicas de análisis espacial de patrones de puntos aplicadas en ecología forestal. *Investigación agraria. Sistemas y recursos forestales*, 14 (1): 79-97.
- Ruiz-Aquino, F., Valdez-Hernández, J. I., Romero-Manzanares, A., Manzano-Méndez, F. y Fuentes-López, M. E. 2015. Spatial distribution of two oak species and ecological attributes of pine-oak woodlands from Ixtlán de Juárez, Oaxaca. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 21 (1): 67-80.

- Rathbun, S. L. y Cressie, N. 1994. A space-time survival point process for a longleaf pine forest in southern Georgia. *Journal of the American Statistical Association*, 89: 1164-1174.
- Sánchez-Gutiérrez, F., Valenzuela-Gómez, A., Valdez-Hernández, J. I. y González-González, C. A. 2017. Estructura y diversidad de especies arbóreas del sitio arqueológico “El Mirador”, Selva Lacandona, Chiapas. *Polibotánica*, 44: 79-94
- Schupp, E. W. 1992. The Janzen-Connell Model for Tropical Tree Diversity: Population Implications and the Importance of Spatial Scale. *The American Naturalist*, 140 (3): 526-530.
- Thuiller, W., Lavorel, S., Araujo, M. B., Sykes, M. T. y Prentice, C. I. 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102 (23): 8245-8250.
- Tilman, D. 1982. Resource competition and community structure. Monographs in Population Biology (MPB-17), Princeton University Press. 296 p.
- Thomas, C. 1975. Ecología y biología de las poblaciones. Ed. Nueva editorial internacional S. A. C. V. México, 59-66.
- Turner, D. P. y Franz, E. H. 1985. Size class structure and tree dispersion patterns in old-growth cedar-hemlock forest of the northern Rocky Mountains (USA). *Oecologia*, 68: 52-56.
- Vásquez-Sánchez, M. A., March, I. J. y Lazcano-Barrero, M. A. 1992. Características socioeconómicas de la Selva Lacandona. *Ecosfera*, 1: 287-323.
- Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia, A. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 24: 69-87.
- Velasco-García, M. V., Valdez-Hernández, J. I., Ramírez-Herrera, C., Hernández-Hernández, M. L., López-Upton, J., López-Mata, L. y López-Sánchez, H. 2016. Estructura, heterogeneidad de estadios y patrón de dispersión espacial de *Dioon holmgrenii* (zamiaceae). *Botanical Sciences*, 94 (1): 75-87.
- Ward, J. S., Parker, G. R. y Ferrandino, F. J. 1996. Long-term spatial dynamics in an old-growth deciduous forest. *Forest Ecology and Management*, 83: 189-202.

- Zarco, E. V. M., Valdez, H. J. I., Ángeles, P. L. y Castillo, C. O. 2010. Estructura y diversidad de la vegetación arbórea del parque estatal Agua Blanca, Macuspana, Tabasco. *Universidad y Ciencia*, 26 (1): 1-17.
- Zillio, T. y Condit, R. 2007. The impact of neutrality, niche differentiation and species input on diversity and abundance distributions. *Oikos*, 116: 931-940.

CAPÍTULO IV. DISCUSIÓN GENERAL

La región Selva Lacandona es considerada como una de las áreas de mayor prioridad para su conservación en el país (Durán-Fernández et al., 2016), por la gran diversidad de especies que posee. Concentrándose el 79% (3,400 especies) de las plantas vasculares del estado de Chiapas (Levy et al., 2002). En el presente trabajo se registraron 6,542 individuos distribuidos en 252 especies arbóreas en una superficie de 2.1 ha; 10 de las especies se encuentra en la NOM-059-SEMARNAT-2010. La riqueza registrada es superior en comparación con otros trabajos realizados en selvas de la región tropical como las de China por Ding et al. (2012) con 171 especies en 7 ha, de Australia por Bradford et al. (2014) con 208 en 25 ha, de Tanzania por Lovett et al. (2006) con 204 en 1.5 ha, de India por Sagar et al. (2003) con 49 en 15 ha, de Belice por Brewer et al. (2003) con 181 en 0.1 ha, así como de México por Zarco et al. (2010) con 71 especies en 1 ha, Maldonado y Maldonado (2010) con 51 en 0.5 ha y Vázquez-Negrín et al. (2011) con 196 en 1 ha, de Veracruz por Godínez y López (2002) con 131 en 3 ha, en Chiapas por López-Toledo et al. (2012) con 58 en 0.54 ha. En contraste, se reporta una mayor riqueza en Nigeria por Gourlet-Fleury et al. (2013) con 295 especies en 28 ha y en relación con los de la región Selva Lacandona Durán-Fernández et al. (2016) registra 504 y Levy-Tacher et al. (2006) con 485. Las diferencias registraron individuos con DN de un cm, además consideraron todas las formas de vida de las especies vascular y este trabajo solo a las especies arbóreas de clase brinzal, latizal y fustal. Estos resultados demuestran que el área natural protegida Metzabok, se encuentra entre las selvas con mayor riqueza de especies arbóreas en el mundo, favorecido por su ubicación geográfica, altitud; además de los factores climáticos (temperatura y precipitación), hidrológicos, topográficos, edafológicos y el estado de conservación.

Las especies más abundantes en los cinco EA son *Rinorea guatemalensis* (S. Watson) Bartlett, *Chionanthus oblanceolatus* (B.L.Rob.) P.S. Green, *Pseudolmedia spuria* (Sw.) Griseb, *Dialium guianense* (Aubl.) Sandw, *Pouteria multiflora* (A. DC.) Eyma, *Pouteria reticulata* (Engl.) Eyma, *Pseudolmedia oxiphyllaria* Donn. Sm., *Guarea glabra* Vahl, *Quararibea funebris* (La Llave) Vischer y *Pouteria durlandii* (Standl.) Baehni. Coinciden con las reportadas por Levy et al. (2006), Ochoa et al. (2007), Meave et al. (2008) y Sánchez-Gutiérrez et al. (2017) reconocidas como parte de la vegetación primaria en las selvas perennifolia del trópico mexicano (Pennington y Sarukhán, 2005); las cuales son consideradas como tolerantes a la sombra en las primeras etapas de desarrollo (Levy-Tacher

et al., 2002) y semillas que son dispersadas por animales (Benítez-Malvido y Lemus-Albor 2005). En excepción de *R. guatemalensis* que se desarrolla donde hay apertura de claros causados por la caída natural de las ramas y/o árboles completos y la mortandad por plagas y enfermedades (Clark, 1990, Vázquez-Negrín et al., 2011). Los claros juegan un papel importante en el desarrollo de los nuevos individuos y son parte del ciclo de la regeneración natural, a través de la cual la estructura y la composición se renuevan a través del tiempo y espacio (Whitmore, 1984). Además influyen en la distribución espacial de las especies arbóreas (Zarco et al., 2010).

Los géneros *Dialium*, *Pouteria*, *Pseudolmedia* y *Guarea* son las mismas reportados en la selva del amazonas en Bolivia (Araujo-Murakami et al., 2015; Macía y Fuentes, 2008); *Cedrela* y *Swietenia* en Belice (Brewer et al., 2003); *Terminalia* en Nigeria (Gourlet-Fleury et al., 2013) e India (Sagar et al., 2003); *Randia*, *Bauhinia*, *Casearia* y *Mimosa* en India (Sagar et al., 2003); *Chrysophyllum*, *Miconia*, *Ormosia*, *Protium*, *Virola*, *Psychotria*, *Alchornea*, *Faramea*, *Palicourea* y *Piper* en Colombia (Montañez et al., 2010). Las familias de Malvaceae, Meliaceae, Ulmaceae, Sapotaceae también se distribuyen en las selvas de Nigeria (Gourlet-Fleury et al., 2013) y de Belice (Brewer et al., 2003); la Bombacaceae, Celastraceae, Euphorbiaceae, Apocynaceae, Ulmaceae, Anacardiaceae, Anonaceae, Fabaceae, Rubiaceae, Moraceae de India (Sagar et al., 2003) y Colombia (Barreto-Silva et al., 2014); Lauraceae, Rutaceae, Sapindaceae, Myrtaceae, Anacardiaceae de Australia (Bradford et al., 2014). Las mismas encontradas en las selvas del sureste mexicano (Zarco et al., 2010; Vázquez-Negrín et al., 2011; Sánchez-Gutiérrez et al., 2017). Se ha estimado que el origen de la flora de las selvas húmedas se tuvo hace 100 a 110 millones de años, en la parte occidental (área ecuatorial actual de África) del macrocontinente llamado Gondwana (Cronquist, 1981). Estas angiospermas ancestrales se extendieron hacia el otro macrocontinente desprendido de Pangea: Lauracia. De esta flora inicial surgieron linajes que actualmente conforman muchos taxos de árboles encontrados en las selvas húmedas.

Se ha establecido que muchas de las especies encontradas en las selvas húmedas de México tienen linajes de ambos macrocontinentes. Wendt (1993) propuso que las especies arbóreas que alcanzan al menos 18 m de altura, encontrada en la mayoría de las selvas del país, tienen tres orígenes: i) Lauracia, ii) Gondwana pero que arribaron a Norteamérica vía conexión entre Lauracia (en la actualidad Europa) y Gondwana (actualmente África) y iii) América del Sur (Amazonia). Este último representa la fuente de inmigración más reciente

de taxa tropical a México. Tal linaje puede explicar el por qué la mayoría de las selvas neotropicales se encuentran dominadas taxonómicamente por pocas familias. Los cambios dinámicos de las placas tectónicas, clima, topografía, geología y evolución de suelos han propiciado un proceso de especiación importante en México y otras regiones tropicales (Gentry y Ortiz, 1993).

Las UM del EA1 (< 600 m) que fueron instaladas cerca de las lagunas (50 a 100 m), son habitadas por *Haematoxylum campechianum* L y *Pachira aquatica* Aubl., reconocidas como especies abundantes en planicies inundables de la Península de Yucatán (Tun-Dzul et al., 2008) y de Tabasco, además pueden estar bajo inundación hasta seis meses al año en el área de estudio, con una lámina de agua promedio de 50 cm y hasta los 2 m de profundidad en algunas zonas. Las UM que se situaron en áreas perturbadas son representadas por *Heliocarpus appendiculatus* Turcz., y *Bursera simaruba* (L.) Sarg., consideradas como plantas pioneras en áreas perturbadas (Vázquez-Negrín et al., 2011), comunes de la vegetación secundaria (acahual) en el trópico, concordando con lo mencionado en Veracruz por Godínez y López (2002) y Basáñez et al. (2008), en Quintana Roo por Carreón-Santos y Valdez-Hernández (2014) y en Chiapas por López-Pérez et al. (2014).

En los cinco EA se encontraron tres categorías de altura de la clase fustal. La categoría inferior está dominada por *Myriocarpa longipes* Liebm, *Piper psilorhachis* C. DC., *R. guatemalensis* y *Trichilia pallida* SW., las cuales coinciden con las reportadas en el estado de Tabasco por Maldonado y Maldonado (2010), Zarco et al. (2010) y Vázquez- Negrín et al. (2011). Se caracterizan por tener individuos con copas piramidales y alargadas con DN promedio de 3 a 15 cm (Pennington y Sarukhán, 1968). En el intermedio está habitada por *Garcinia intermedia* (Pittier) Hammel, *P. spuria*, *P. oxiphyllaria*, *Pouteria multiflora* (A. DC.) Eyma, *Q. funebris* y *Trophis mexicana* (Liebm.) Bureau. En el superior son *Calophyllum brasiliense* Cambess, *D. guianense*, *Guatteria anomala* R.E. Fr, *Manilkara chicle* (Pittier) Gilly, *Manilkara zapota* (L.) Royen y *Terminalia amazonia* (J. F. Gmel.) Ecell, por lo general tienen contrafuertes (Pennington y Sarukhán, 2005). Todas las especies dominantes en cada categoría son característicos de las selvas perennifolias en México (Pennington y Sarukhan, 2005). La estratificación de las selvas está relacionada con la profundidad del suelo, la humedad, la radiación solar, la temperatura y el flujo fotosintético. Llegan a formar hasta cinco categorías de altura al considerar los diferentes clases de tamaño (brinzal, latizal y fustal) y formas de vida (Pennintogn y Sarukhan, 2005). La primera

categoría está dominada por especies que necesitan luz directa, presentan hojas pequeñas de color menos verdoso, el fuste es limpio hasta los 20 m de altura y tiene frutos pequeños; en la segunda categoría son individuos de menor porte; en la tercera se encuentran árboles y arbustos; en la cuarta se tienen palmas tolerantes a la sombra, las hojas son anchas, de color verde oscuro; en la quinta categoría de altura se encuentran enredaderas y la repoblación (regeneración) de las especies presentes.

Todo los EA reportaron un mayor número de individuos en la primer categoría diamétrica con una disminución progresiva en las siguientes, indicando una distribución de “J” invertida, lo cual coincide con Vázquez-Negrín et al. (2011) y López-Toledo et al. (2012), sugiriendo una buena repoblación de las especies arbóreas y asegurando la permanencia de la selva.

Las especies con más altos valores estructurales para los *IVI* e *IVF*, presentan los valores más altos en densidad, área basal, frecuencia, altura y área de copa, y son las más importantes ecológicamente en esta área natural. Coincidiendo con las reportadas por Levy et al. (2006), Meave et al. (2008), Maldonado y Maldonado (2010), que son parte de la vegetación primaria en la SAP, concordando con los géneros de *Brosimum*, *Lacistema*, *Pseudolmedia*, *Pouteria* reportadas en la selva amazona por Araujo-Murakami et al. (2015), en acepción *H. campechianum* y *E. gaumeri* que son características de la selva baja subperennifolia o inundable (Tun-Dzul et al., 2008).

La diversidad de las especies arbóreas presenta un patrón de distribución inverso a la altitud, al realizar comparaciones con la prueba de t modificada de Hutcheson ($P < 0.05$), corroborando con los valores de índices de Shannon, concordando con lo reportado en las selvas de Argentina por Cuyckens et al. (2015), en Colombia por Lobo y Halffter (2000), en China por Ding et al. (2012), Lieberman et al. (1996), Givnish, (1999), Lovett et al. (2006) y Slik et al. (2009). Esta relación posiblemente porque la altitud actúa como barrera geográfica en la distribución de las especies (Sulca, 2013) o por el número de especies exclusivas (Araujo-Murakami et al., 2015). Esto se ajusta a la teoría ecológica de que al aumentar la elevación disminuye la temperatura ocasionando una baja productividad en biomasa (Lovett et al., 2006). También puede explicar por la cercanía a que se encuentra la comunidad, ya que a menor distancia existe mayor extracción de madera favoreciendo la repoblación de nuevas especies e individuos, lo cual coincide con la teorías de Cannon et al. (1998) y Chazdon (2003) que la diversidad está relacionada con la perturbación al realizar cortas

selectivas proporcionan nichos de regeneración para que los árboles puedan establecerse, un estudio realizado en China por Ding et al. (2012) encontraron mayor densidad y diversidad en bosques perturbados, lo cual se relaciona con factores del paisaje tales como la proximidad de poblaciones y la dispersión de semillas en las fases iniciales (Chazdon, 2003).

La diversidad alfa disminuye con la altitud (Lomolino, 2001; Korner, 2007), al contrario de la diversidad beta que aumenta a mayor altitud (Kattan, Álvarez y Giraldo, 1994). Este patrón coincide con los valores del índice de Simpson e indica la dominancia de pocas especies a una mayor altitud, hasta llegar a formar un bosque homogéneo. La composición y diversidad cambia de acuerdo a la elevación en función de las respuestas fisiológicas de las especies y a los factores ambientales relacionados a la altitud (Vázquez y Givnish, 1998). Conforme aumenta la altitud la temperatura media disminuye por lo tanto influye en la disminución de la riqueza (Whittaker, 1968; Lomolino, 2001). Taft et al. (2011) encontraron que la mayor riqueza se localiza en altitudes intermedias (< 1000 msnm). De esta manera, lo que se esperaría a lo largo de un gradiente altitudinal es que el grado de gregarismo de las especies, aumente proporcionalmente con el incremento en la elevación.

Las especies arbóreas de la categoría de altura inferior presentan un patrón espacial de forma agregado, posiblemente por los claros creados por las categorías superiores al sufrir alguna perturbación, y que son repoblados por especies cuya regeneración ésta dependiente de claros (Rao, 1990), en los cuales los procesos de mortalidad transforman el patrón inicial en agregados en un aleatorio al final (Ward et al., 1996; Aldrich et al., 2003). Los patrones espaciales identificados en este estudio pueden ser también el resultado de las actividades humanas que modifican el hábitat y afectan directamente la repoblación, la sobrevivencia y la reproducción de las especies (Pavón-Hernández y Rico-Gray, 2004). En el área de estudio los claros son colonizados por *R. guatemalensis* con una distribución espacial agregado, similar con el resultado de Zarco et al. (2010) en la selva de Tabasco.

La altura intermedia presenta una distribución aleatoria a lo largo del gradiente altitudinal, este patrón es condicionado por los procesos de mortalidad en las primeras etapas de desarrollo: brinzal, latizal (Ward et al., 1996); con excepción del EA2, la cual exhibe un comportamiento agregado. Este patrón se establece por la inclinación de la pendiente (30 a 70 C), así como por los suelos pocos profundos que impiden el crecimiento del sistema radicular de los árboles (McAuliffe, 1994); lo cual favorece que en la temporada de lluvia y vientos fuertes éstos caigan, formando microclimas que propician la repoblación en grupos.

Similar con los resultados de Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla (1995), quienes encontraron un patrón agregado relacionado con las características topográficas y edáficas.

La categoría superior presenta un patrón uniforme a mayor altitud y agregado a menor altitud a distancias menores de 8 m, este patrón se le atribuye a la muerte natural de algunos árboles viejos, y por la extracción selectiva de maderas preciosas caoba (*Swietenia macrophylla* King) y cedro (*Cedrela odorata* L.) y corrientes tropicales en los años 1975 y 1984 (Vásquez-Sánchez, 1992); además por de la cercanía de la comunidad, siendo áreas donde los comuneros extraen maderas para el uso doméstico, dejando en pie agrupaciones de especies de menor valor. Esto coincide con lo reportado por Turner y Franz, (1985) y Ward et al. (1996), quienes indican que la evolución lógica del patrón espacial al aumentar la edad de los individuos, responde al efecto acumulado de las perturbaciones, la competencia, el ataque de patógenos, y un componente aleatorio, que producirían un cambio desde un patrón agregado hasta uno uniforme. Aunque este último es extraño en la naturaleza, observándose únicamente en ambientes muy estables en que apenas existen perturbaciones mínimas (Mast y Veblen, 1999; Antos y Parish, 2002). Patrón encontrado en los EA3, 4 y 5, por su difícil acceso no hay registro de aprovechamiento de madera, reportando individuos hasta los 190 cm de diámetro y 50 m de altura. El modelo Janzen-Connell, afirma que la mortalidad de los árboles tiene como consecuencia una distribución uniforme en los árboles adultos sobrevivientes; por su parte, Schupp (1992) y Duncan (1991) mencionan que donde hay múltiples especies éstas tienden a distribuirse de forma uniforme.

Los estados de desarrollo latizal y brinzal presentan un patrón agregado con excepción el EA5 (> 900 msnm). Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla (1995) y Rivera-Fernández et al. (2012) reportaron que los árboles en las selvas se distribuyen de manera agregada, similar a los estadios iniciales de sucesión y hábitats fragmentados (Nasi, 1993). Este patrón está asociado a una baja dispersión y a una alta mortalidad dependiente en las etapas tempranas. También es posible que se generen condiciones adecuadas para la dominancia de alguna especie, cuando un ciclo semillero coincide con la liberación de espacio ante cualquier disturbio (Márquez-Linares et al., 1999; Ruiz-Aquino et al., 2016).

La categoría de altura inferior-intermedia, indicaron repulsión espacial en distancias menores de 2 m y atracción de 3 a 10 m. En ambas categorías presentan especies propias de la selva, por lo que comparten el mismo nicho de regeneración solo que son de etapas de desarrollo diferentes (Rozas y Camarero, 2005), demostrando que las categorías inferiores se

relacionan después de los 2 m de distancias con los individuos de la categoría intermedia. La repulsión a pequeña escala entre ambas categorías podría ser consecuencia de la mortandad de las plántulas situadas bajo las copas de las categorías intermedias y superiores (Rozas y Camarero, 2005). Otro proceso podría ser por los depredadores de las semillas es más probable que eliminarían a las que se encuentran más cerca del árbol semillero, ya que existe mayor probabilidad de supervivencia a medida que aumenta la distancia entre la descendencia y los adultos productores de semillas (Janzen, 1970). Lo cual implica la existencia de una repulsión entre la categoría inferior-superior y la intermedia-superior a pequeña escala y atracción a gran escala (Hamill y Wright, 1986).

Ante las variaciones climáticas, se prevé una pérdida de especies a mayores altitudes, algunas llegan a enfrentar extinciones locales; asimismo reclutan nuevas especies para sustituir a las que ascienden, en áreas fragmentadas este recambio no podría darse, al no haber ecosistemas cercanos (Colwell et al. 2008). Las implicaciones de estos cambios, influirá en la composición y funcionamiento de las comunidades (Foster, 2001). Locatelli et al. (2009) sugiere para la adaptación de los bosques y selvas al cambio climático son evitar las perturbaciones, favorecer la conectividad del paisaje y reducir la fragmentación, lo que aumenta la capacidad de migración de las especies (Bennett 2004). Noss (2001) menciona que la creación de corredores que favorezca el gradiente climático puede ayudar a las especies a adaptarse al cambio climático. Por su parte Guariguata et al. (2008), proponen el manejo de los bosques basados en aprovechamiento selectivo.

4.1. LITERATURA CITADA

- Barreto-Silva, J. S., Cárdenas-López, D., Duque-Montoya, Á. J., 2014. Patrones de distribución de especies arbóreas de dosel y sotobosque a escala local en bosques de tierra firme, Amazonia colombiana. *Revista de Biología Tropical*, 62, (1), 373-383.
- Batista, J. L. F. y Maguire, D. A. 1998. Modeling the spatial structure of tropical forests. *Forest Ecology and Management*, 110: 293-314.
- Bennett, A. 2004. Enlazando el paisaje: el papel de los corredores y la conectividad en la conservación de la vida silvestre. Trad. JM Blanch. San José, CR, UICN. 276 p.

- Bradford, M. G., Metcalfe, D. J., Ford, A., Liddell, M. J. y Mckeown, A. 2014. Floristics, stand structure and aboveground biomass of a 25 ha rainforest plot in the wet Tropics of Australia. *Journal of Tropical Forest Science*, 26 (4): 543-553.
- Brewer, S. W., Rejmanek, M., Webb, M. A. H., y Fine, P. V.A., 2003. Relationships of phytogeography and diversity of tropical tree species with limestone topography in southern Belize. *Journal of Biogeography*, 30: 1669–1688.
- Ding, Y., Zang, R., Liu S., Hiy te F. y Letche, S. G. 2012. Recovery of woody plant diversity in tropical rain forests in southern China after logging and shifting cultivation. *Biological Conservation*, 145: 225–233.
- Dixon, P. M. 2012. Ripley's K function. For the Encyclopedia of Environmetrics, 2nd ed. 1-11 pp.
- Duncan, R. P. 1991. Competition and the coexistence of species in a mixed podocarp stand. *Journal of Ecology*, 79:1073–1084.
- Durán-Fernández, A., Aguirre-Rivera, J. R., García-Pérez, J., Levy-Tacher, S y Nova-Vázquez, J. A. 2016. Inventario florístico de la comunidad Lacandona de Nahá, Chiapas, México. *Botanical Sciences*, 94 (1): 157-184.
- Ezcurra, E., Montaña, C. y Arizaga, S. 1991. Architecture, light interception, and distribution of *Larrea* species in the Monte Desert, Argentina. *Ecology*, 72: 23-34.
- Givnish, T. J. 1999. On the causes of gradients in tropical tree diversity. *Journal of Ecology*, 87: 193-210.
- Godínez, I. O. y López, M. L. 2002. Estructura, composición, riqueza y diversidad de árboles en tres muestras de selva mediana subperennifolia, Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. *Serie Botánica*, 73 (2): 283-314.
- Gourlet-Fleury, S., Beina, D., Fayolle, A., Ouédraogo, D. Y., Mortier, F., Bénédet, F., Closset-Kopp, D. y Decocq, G. 2013. Silvicultural disturbance has little impact on tree species diversity in a Central African moist forest. *Forest Ecology and Management*, 304: 322-332.
- Guariguata, M. R., Cornelius, J. P., Locatelli, B., Forner, C. y Sánchez-Azofeifa, G. A. 2008. Mitigation needs adaptation: tropical forestry and climate change. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, 13: 793–808.
- Hamill, D. y Wright, S. J. 1986. Testing the dispersion of juveniles relative to adults: a new analytic method. *Ecology*, 67: 952-957.

- Hubbell, S. P. 1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science*, 203: 1299-1309.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*, 104, 501-528.
- John, R., Dalling, J. W., Harms, K. E., Yavitt, J. B., Stallard, R. F., Mirabello, M., Hubbell, S. P., Valencia, R., Navarrete, H., Vallejo, M. y Foster, R. B. 2007. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104 (3): 864-869.
- Korner, C. 2007. The use of “altitude” in ecological research. *Trends in Ecology and Conservation. Oxford University Press. USA*. 22 (11): 569-574.
- Krebs, C. 2001. Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance. San Francisco, California: Benjamin Cummings.
- Law, R., Purves, D. W., Murrell, D. J. y Dieckman, U. 2001. Causes and effects of small-scale spatial structure in plant populations. In: J. Silvertown y J. Antonovics (eds.), *Integrating Ecology and Evolution in a Spatial Context* pp. 21-44. Blackwell Science, Oxford.
- Levy, T. S. I., Aguirre, R. J. R., Martínez, R. M. M., Durán, F. A. 2002. Caracterización del uso tradicional de la flora espontánea en la comunidad lacandona de Lacanhá, Chiapas, México. *Interciencia*, 27(10): 512-520.
- Levy, T. S. I., Aguirre, R. R. J., García, P. J. D., y Martínez, R. M. M. (2006). Aspectos florísticos de Lacanhá Chansayab, Selva Lacandona, Chiapas. *Acta Botánica Mexicana*, 77, 69-98.
- Lieberman, D., Lieberman, M., Peralta, R. y Hartshorn, G. S. 1996. Tropical forest structure and composition on a largescale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology*, 84: 137-152.
- Linzaga-Román, B.E., Ángeles-Pérez, G., Catalán-Heverástico, C. y Hernández de la Rosa, P. 2011. Estructura espacial de *Pachycereus weberi* (Coul.) Backeb., en la Cañada del Zopilote, Guerrero. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 17 (2): 189-198.
- Locatelli, B., Kanninen, M., Brockhaus, M., Pierce, C. C. J., Murdiyarso, D., Santoso, H. 2009. Ante un futuro incierto: cómo se pueden adaptar los bosques y las comunidades al cambio climático. *Perspectivas forestales No. CIFOR. Indonesia*. 92p.

- Lomolino, M. 2001. Elevation-gradient of species density: historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography*, 10:3-13.
- López-Toledo, J. F., Valdez-Hernández, J. I., Pérez-Farrera, M. A., y Cetina-Alcalá, V. M. 2012. Composición y estructura arbórea de un bosque tropical estacionalmente seco en la Reserva de la Biósfera la Sepultura, Chiapas. *Revista Ciencias Forestales en México*, 3(2), 43-56.
- Lovett, J. C., Marshall, A. R. y Carr, J. 2006. Changes in tropical forest vegetation along an altitudinal gradient in the Udzungwa Mountains National Park, Tanzania. *Journal of Ecology*, 44: 478-490.
- Macía, M. J. y Fuentes, J. 2008. Composición florística y estructura de los árboles en un tropical montano de Cordillera Mosestenes, Bolivia. *Revista boliviana de ecología y conservación ambiental*, 23: 1-14.
- Maldonado, S. E. A. y Maldonado M. F. 2010. Estructura y diversidad arbórea de una selva alta perennifolia en Tacotalpa, Tabasco, México. *Universidad y Ciencia*, 26 (3):235-245.
- Márquez-Linares, M. A., González-Elizondo, S. y Álvarez-Zagoya, R. 1999. Componentes de la diversidad arbórea en bosques de pino encino de Durango, México. *Madera y Bosques*, 5 (2): 67-78.
- Meave, C. J. A., Romero, R. M. A., Valle, D. A., Rincón, G. A., Martínez, E. y Ramos C. H. 2008. Plant diversity assessment in the Yaxchilán Natural Monument, Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 83, 53-76.
- Martínez-Ramos, M. y Álvarez-Buylla, E. 1995. Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 56:121-153.
- Mcauliffe, J. R. 1994. Landscape evolution, soil formation, and ecological patterns and processes in Sonoran Desert Bajadas. *Ecological Monographs*, 64: 111-148.
- Méndez, E. 2004. La vegetación de los Altos Andes I. Pisos de vegetación del flanco oriental del Cordón del Plata (Mendoza, Argentina). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 39, 227-253.
- Nasi, R. 1993. Analysis of the spatial structure of a rattan population in a mixed dipterocarp forest of Sabah (Malaysia). *Acta Oecologica*, 34:73-85.
- Noss, R. F. 2001. Beyond Kyoto: forest management in a time of rapid climate change. *Conservation Biology* 15(3): 578–590.

- Pennington, T. D. y Sarukhán, J. 2005. Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies, 3a. ed. Universidad Nacional Autónoma de México-Fondo de Cultura Económica, México, 523 p.
- Rao, P., Barik, S. K., Pandey, H. N. y Tripathi, R. S. 1990. Community Composition and Tree Population Structure in a Sub-Tropical Broad-Leaved Forest along a Disturbance Gradient. *Vegetatio*, 88: 151-162.
- Rathbun, S. L. y Cressie, N. 1994. A space-time survival point process for a longleaf pine forest in southern Georgia. *Journal of the American Statistical Association*, 89: 1164-1174.
- Rozas, V., y Camarero, J. J. 2005. Técnicas de análisis espacial de patrones de puntos aplicadas en ecología forestal. *Investigación agraria. Sistemas y recursos forestales*, 14 (1): 79-97.
- Sagar, R., Raghubanshi, A. S. y Singh, J. S. 2003. Tree species composition, dispersion and diversity along a disturbance gradient in a dry tropical forest region of India. *Forest Ecology and Management*, 186: 61-71.
- Sánchez-Gutiérrez, F., Valenzuela-Gómez, A., Valdez-Hernández, J. I. y González-González, C. A. 2017. Estructura y diversidad de especies arbóreas del sitio arqueológico “El Mirador”, Selva Lacandona, Chiapas. *Polibotánica*, 44: 79-94.
- Schupp, E. W. 1992. The Janzen-Connell Model for Tropical Tree Diversity: Population Implications and the Importance of Spatial Scale. *The American Naturalist*, 140 (3): 526-530.
- Taft, J., Loy, R. P., Dietrich, Ch. H. y Kenneth, R. 2011. Grassland composition, structure, and diversity patterns along major environmental gradients in the Central Tien Shan. *Plant Ecology*, 212: 1349-1361.
- Tun-Dzul, F. J., Vester, H., Durán, G. R. y Schmook, B. 2008. Estructura arbórea y variabilidad temporal del NDVI en los “bajos inundables” de la Península de Yucatán, México. *Polibotánica*, 25: 69-90.
- Vázquez, J. A. y Givnish T. J. 1998. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlán. *Journal of Ecology*, 86 (6): 999-1020.

- Vázquez, N. I., Castillo, A. O., Valdez, H. J. I., Zavala, C. J. y Martínez, S. J. L. 2011. Estructura y composición florística de la selva alta perennifolia en el ejido Niños Héroes Tenosique, Tabasco, México. *Polibotanica*, 32:41-61.
- Vásquez-Sánchez, M. A., March, I. J. y Lazcano-Barrero, M, A. 1992. Características socioeconómicas de la Selva Lacandona. *Ecosfera*, 1: 287-323.
- Ward, J. S., Parker, G. R. y Ferrandino, F. J. 1996. Long-term spatial dynamics in an old-growth deciduous forest. *Investigación agraria. Sistemas y recursos forestales*, 83: 189-202.
- Whittaker, R. H., Niering, W. A. 1968. Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona: IV. Limestone and Acid soils. *The Journal of Ecology*. 56 (2): 523-544.
- Zarco, E. V. M., Valdez, H. J. I., Ángeles, P. L. y Castillo, C. O. 2010. Estructura y diversidad de la vegetación arbórea del parque estatal Agua Blanca, Macuspana, Tabasco. *Universidad y Ciencia*, 26(1): 1-17.

V. CONCLUSIÓN GENERAL

Existe una relación significativa ($p < 0.05$) entre la altitud y la diversidad de las especies arbóreas; esto es, a mayor altitud menor diversidad arbórea. La estructura arbórea entre los EA sí presenta diferencias significativas ($p < 0.05$) y en todos los EA se identificaron tres categorías de altura, presentando una buena repoblación lo cual asegura la permanencia de la Selva Lacandona. Las especies con mayores valores de IVI e IVF no fueron las mismas, pero todas son parte de la vegetación primaria en la selva alta perennifolia, en donde hay dominancia de ciertas especies por cada EA.

El patrón de distribución espacial de las especies arbóreas está relacionado con la altitud, además con las perturbaciones naturales y antropogénicas, los cuales condicionan los patrones espaciales. En las tres categorías de altura existe una correlación espacial, una repulsión a menor distancia en las categorías inferior-intermedia e intermedia-superior, patrón puede ser dado por la sombra que proyecta a los individuos de mayor tamaño, que impiden la entrada de luz, factor esencial para el crecimiento y desarrollo de nuevos individuos, y una atracción a mayor distancia. Las especies de los estados de desarrollo latizal y brinzal se encuentran en forma agregada, porque la mayoría de los individuos se desarrollan en claros, razón por la cual se encuentran en grupos donde encontraron el ambiente propicio para la sobrevivencia y crecimiento.

La validación de estos resultados será de mucha utilidad para comprender mejor el funcionamiento de las selvas en el sureste mexicano, lo cual podría permitir implementar medidas de conservación más eficaces en estos ecosistemas, actualmente sometidos a altos niveles de amenaza y perturbación.

VI. ANEXO

Anexo 1. Lista de las especies arbóreas registradas en el área natural protegida Metzabok, Selva, Lacandona, Chiapas.

Núm	Familia	Nombre científico	Nombre en maya
1	Acanthaceae	<i>Aphelandra scabra</i> (Vahl) Sm.	chak-kank'il-xiu
2	Acanthaceae	<i>Justicia fimbriata</i> (Nees) V.A.W.Graham	Kan top che´
3	Acanthaceae	<i>Louteridium donnell-Smithii</i> S. Watson <i>Odontonema callistachyum</i> (Schltdl. & Cham.)	Okmal
4	Acanthaceae	Kuntze	Curan che
5	Actinidiaceae	<i>Saurauia yasicae</i> Loes	Pipi soche
6	Actinidiaceae	<i>Saurauia selerorum</i> Buscal.	Woron che
7	Anacardiaceae	<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	Tz´iba che
8	Anacardiaceae	<i>Mosquitoxylum jamaicense</i> Krug & Urb.	Nucuch k'an or
9	Anacardiaceae	<i>Rhus striata</i> Ruiz & Pav.	Kan or
10	Anacardiaceae	<i>Spondias mombin</i> L.	Jujub
11	Annonaceae	<i>Annona cherimola</i> Mill.	Opché
12	Annonaceae	<i>Cymbopetalum baillonii</i> R.E.Fr.	ton Ku´k
13	Annonaceae	<i>Guatteria anomala</i> R.E. Fr	Zopo
14	Annonaceae	<i>Mosannonna depressa</i> (Baill.) Chatrou	boox éelemuy
15	Annonaceae	<i>Rollinia membranaceae</i> Triana Planch.	
16	Annonaceae	<i>Rollinia mucosa</i> (Jacq.) Baill.	Op' chujum
17	Annonaceae	<i>Sapranthus microcarpus</i> (Donn.Sm.) R.E.Fr.	Sapranthus
18	Annonaceae	<i>Sapranthus</i> sp.	
19	Apocynaceae	<i>Aspidosperma megalocarpum</i> Müll. Arg.	Sá yok
20	Apocynaceae	<i>Stemmadenia donell-smithii</i> Rose ex J.D.Sm.	
21	Apocynaceae	<i>Tabernaemontana donnell-smithii</i> Rose ex J.D.Sm.	Ton simí
22	Apocynaceae	<i>Thevetia ahouai</i> (L.) A. DC.	Tuch de acahual
23	Aquifoliaceae	<i>Ilex costaricensis</i> Donn.Sm.	Yan che kap
24	Aquifoliaceae	<i>Ilex valerii</i> Standl.	Bayan che
25	Araliaceae	<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planch.	sak sak ché
26	Araliaceae	<i>Oreopanax capitatus</i> (Jacq.) Decne. & Planch.	K'otak'in
27	Araliaceae	<i>Oreopanax geminatus</i> Marchal	Coletó
28	Arecaceae	<i>Astrocaryum mexicanum</i> (Liebm ex Mart) Burret.	Chapay
29	Arecaceae	<i>Bactris baculifera</i> Karw. ex Mart.	Jahuacte
30	Arecaceae	<i>Chamaedorea elegans</i> Mart.	Cambray
31	Arecaceae	<i>Chamaedorea ernesti-augustii</i>	Xate
32	Arecaceae	<i>Chamaedorea nationsiana</i> Hodel & J.J.Castillo	bori witz
33	Arecaceae	<i>Chamaedorea oblongata</i> Mart.	jade
34	Arecaceae	<i>Chamaedorea pinnatifrons</i> (Jacq.) Oerst.	Sakvoy
35	Arecaceae	<i>Chamaedorea tepejilote</i> Liebm.	Chiv
36	Arecaceae	<i>Cryosophila stauracantha</i> (Heynh.) R. Evans	Escoba
37	Arecaceae	<i>Desmoncus orthacanthos</i> Mart.	Bayal
38	Arecaceae	<i>Geonoma membranacea</i> H. Wendl ex Spruce	Pajok

Núm	Familia	Nombre científico	Nombre en maya
39	Asparagaceae	<i>Dracaena americana</i> Donn.Sm.	Tz'am
40	Bignoniaceae	<i>Amphitecna apiculata</i> A.H. Gentry	Apiculata
41	Bignoniaceae	<i>Amphitecna silvicola</i> L.O.Williams	Luch max
42	Bignoniaceae	<i>Handroanthus guayacan</i> (Seem.) S. O. Grose	Guayacan
43	Bignoniaceae	<i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) Bertero ex A.DC.	Sak churoché
44	Bombacaceae	<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaerth.	yax ché
45	Bombacaceae	<i>Pachira aquatica</i> Aubl.	Cubu
46	Boraginaceae	<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz y Pav.) Oken	Bajom
47	Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	Chak'a
48	Burseraceae	<i>Protium copal</i> (Schltdl. & Cham.) Engl.	Pom
49	Cannabaceae	<i>Celtis caudata</i> Planch.	
50	Capparaceae	<i>Forchhammeria trifoliata</i> Radlk. ex Millsp.	k'olo'ma'ax
51	Cecropiaceae	<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.	C'ooch
52	Celastraceae	<i>Wimmeria bartlettii</i> Lundell	kan churun ché
53	Celastraceae	<i>Rossopetalum pavriviflora</i> (Hemsl.) Lundell	Kini baru,
54	Celastraceae	<i>Rossopetalum</i> sp	
55	Chrysobalanaceae	<i>Hirtella americana</i> L.	Moosté
56	Chrysobalanaceae	<i>Hirtella racemosa</i> Lam.	Hirtella
57	Clusiaceae	<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess	Babáj
58	Clusiaceae	<i>Clusia guatemalensis</i> Hemsl.	K'an k'anché 2
59	Clusiaceae	<i>Clusia salvinii</i> Donn.Sm.	K'an k'anché
60	Clusiaceae	<i>Garcinia intermedia</i> (Pittier) Hammel	Moakte
61	Combretaceae	<i>Terminalia amazonia</i> (J. F. Gmel.) Excell	Puk té
62	Ebenaceae	<i>Diospyros digyna</i> Jacq	Yuk
63	Elaeocarpaceae	<i>Sloanea tuerckheimii</i> Donn. Sm.	
64	Euphorbiaceae	<i>Acalypha skutchii</i> I.M.Johnst.	Chirituch che
65	Euphorbiaceae	<i>Acalypha diversifolia</i> Jacq.	Chirituch wits
66	Euphorbiaceae	<i>Alchornea latifolia</i> Swartz	Muxanché
67	Euphorbiaceae	<i>Aparisthmium cordatum</i> (A. Juss.) Balill.	
68	Euphorbiaceae	<i>Garcia nutans</i> Vahl ex Rohr	Kusunche
69	Euphorbiaceae	<i>Garcinia parviflora</i> (Miq.) Miq.	Sut k'ut che
70	Euphorbiaceae	<i>Pleradenophora longicuspis</i> (Standl.) Esser	Chechem
71	Euphorbiaceae	<i>Dalechampia spathulata</i> (Scheidw.) Baill.	Mumuché
72	Fabaceae	<i>Acacia cornigera</i> (L.) Willd.	Subí
73	Fabaceae	<i>Bauhinia dipetala</i> Hemsl.	hoja de mariposa
74	Fabaceae	<i>Bauhinia herrerae</i> (Britton & Rose) Standl. & Stey	hoja de mariposa
75	Fabaceae	<i>Bauhinia pansamalana</i> Donn.Sm.	Che
76	Fabaceae	<i>Bauhinia rubeleruziana</i> Donn.Sm.	hoja de mariposa
77	Fabaceae	<i>Calliandra tergemina</i> var. <i>Emarginata</i> (Willd.) Barneby	Kuiyan che
78	Fabaceae	<i>Cojoba arborea</i> (L.) Britton y Rose	Buché
79	Fabaceae	<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandw.	We'ch
80	Fabaceae	<i>Erythrina caribaea</i> Krukoff & Barneby	Meje k'anté

Núm	Familia	Nombre científico	Nombre en maya
81	Fabaceae	<i>Haematoxylum campechianum</i> L.	E'k
82	Fabaceae	<i>Inga belizensis</i> Standl	bits wits
83	Fabaceae	<i>Inga punctata</i> Willd.	Mejen tete bits
84	Fabaceae	<i>Lonchocarpus castilloi</i> Standl.	machiche
85	Fabaceae	<i>Lonchocarpus guatemalensis</i> Benth.	Xasvacheja
86	Fabaceae	<i>Lonchocarpus salvadorensis</i> pittier	Xasbache
87	Fabaceae	<i>Lonchocarpus</i> sp.	Xasbache-1
88	Fabaceae	<i>Mimosa pudica</i> L.	Mimosa
89	Fabaceae	<i>Myroxylon balsamum</i> (L.) Harms	Nabá
90	Fabaceae	<i>Ormosia schippii</i> ex Standl. Steyerm.	Am
91	Fabaceae	<i>Platymiscium dimorphandrum</i> Donn.Sm.	Jojo ché
92	Fabaceae	<i>Pterocarpus rohrii</i> vahl	llora sangre
93	Fabaceae	<i>Schizolobium parahyba</i> (Vell.) S. F. Blake.	Petskin
94	Fabaceae	<i>Vatairea lundellii</i> (Standl.) Killip ex Record	Nucuch k'anché
95	Flacourtiaceae	<i>Lunania</i> sp.	Lunania
96	Flacourtiaceae	<i>Casearia aculeata</i> Jacq.	
97	Icacinaceae	<i>Oecopetalum mexicanum</i> Grenm. & C. H. Thomps	ukun che
98	Lacistemataceae	<i>Lacistema aggregatum</i> (P.J. Bergius) Rusby	payok che'
99	Lauraceae	<i>Annamomun</i> sp.	
100	Lauraceae	<i>Cinnamomum triplinerve</i> (Ruiz & Pav.) Kosterm.	Cinnamomum
101	Lauraceae	<i>Licaria capitata</i> (Cham. & Schltdl.) Kosterm.	ek onté
102	Lauraceae	<i>Licaria caudata</i> (Lundell) Kosterm.	Isa che
103	Lauraceae	<i>Licaria peckii</i> (i. M. Johnst.) Kosterm.	paquech ak
104	Lauraceae	<i>Nectandra ambigens</i> (S.F. Blake) C.K.Allen	Sak onte
105	Lauraceae	<i>Nectandra angustifolia</i> (Schrad.) Nees & Mart.	aguacatillo
106	Lauraceae	<i>Nectandra coriacea</i> (Sw.) Griseb.	meje onté
107	Lauraceae	<i>Nectandra globosa</i> (Aubl.) Mez	Globosa
108	Lauraceae	<i>Nectandra membranacea</i> (Sw.) Griseb	Tzonun che
109	Lauraceae	<i>Nectandra coriacea</i> (Sw.) Griseb.	Kakiche
110	Lauraceae	<i>Nectandra saligna</i>	Nectandra
111	Lauraceae	<i>Licaria triandra</i> (Sw.) Kosterm.	nukuch isa ché
112	Lauraceae	<i>Ocotea cernua</i> (nees) Mez	Mejen onte
113	Lauraceae	<i>Ocotea dendrodaphne</i> Mez	
114	Lauraceae	<i>Ocotea oblonga</i> (Meisn.) Mez	Sosni
115	Lauraceae	<i>Ocotea sinuata</i> (Mez) Rohwer	Tza jak che
116	Lauraceae	<i>Ocotea</i> sp.	atrás mirador cenote
117	Lauraceae	<i>Nectandra reticulata</i> (Ruiz & Pav.) Mez	
118	Lauraceae	<i>Persea effusca</i> (Meisn) Hemsl	
119	Magnoliaceae	<i>Magnolia mexicana</i> DC.	kuti witz
120	Malpighiaceae	<i>Bunchosia lindeniana</i> A.Juss.	Sipche
121	Malvaceae	<i>Pseudobombax ellipticum</i> (Kunth) Dugand	Ch'ui té
122	Malvaceae	<i>Quararibea funebris</i> (La llave) Vischer	Majaz
123	Melastomataceae	<i>Bellucia pentamera</i> Naudin	Guayaba de mico

Núm	Familia	Nombre científico	Nombre en maya
124	Melastomataceae	<i>Miconia affinis</i> DC.	Yax jote che
125	Melastomataceae	<i>Miconia argentea</i> (Sw.) DC.	hoja de lata
126	Melastomataceae	<i>Miconia laevigata</i> (L.) D. Don	palo de costilla
127	Melastomataceae	<i>Miconia</i> sp.	miconia hoja chica
128	Melastomataceae	<i>Miconia impetiolearis</i> (Sw.) D. Don ex DC.	Sa sai che
129	Meliaceae	<i>Cedrela odorata</i> L.	Chac ku ché
130	Meliaceae	<i>Guarea glabra</i> Vahl	meje sakvache
131	Meliaceae	<i>Guarea grandifolia</i> A. DC.	Trompillo
132	Meliaceae	<i>Guarea</i> spp.	Sakvache
133	Meliaceae	<i>Swietenia macrophylla</i> King	puná
134	Meliaceae	<i>Swietenia</i> sp.	caoba de montaña
135	Meliaceae	<i>Trichilia havanensis</i> Jacq.	Limoncillo
136	Meliaceae	<i>Trichilia japurensis</i> C. DC.	Arachan
137	Meliaceae	<i>Trichilia moschata</i> Sw.	otro chovenche
138	Meliaceae	<i>Trichilia pallida</i> SW	Ch'ovenche
139	Menispermaceae	<i>Abuta panamensis</i> (Standl.) Krukoff & Barneby	Puk suk
140	Monimiaceae	<i>Mollinedia pallida</i> Lundell	Mollinedia
141	Moraceae	<i>Armata poulsonia</i> (Miq.) Standl.	Masamorro
142	Moraceae	<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	Ox
143	Moraceae	<i>Brosimum guianense</i> (Aubl.) Huber ex Ducke	Chak opche
144	Moraceae	<i>Ficus máxima</i> Mill.	Chimo´
145	Moraceae	<i>Ficus pertusa</i> L.f.	mejen kopo
146	Moraceae	<i>Ficus</i> spp.	mata palo
147	Moraceae	<i>Pseudolmedia oxiphyllaria</i> Donn. Sm.	Bamax
148	Moraceae	<i>Pseudolmedia spuria</i> (Sw.) Griseb.	Sosbamax
149	Moraceae	<i>Trophis mexicana</i> (Liebm.) Bureau	Uchey pa
150	Moraceae	<i>Trophis racemosa</i> (L.) Urb.	bayon che´
151	Myristicaceae	<i>Virola guatemalensis</i> (Hemsl.) Warb.	kikiche´
152	Myrtaceae	<i>Eugenia acapulcensis</i> Steud.	Nucuch shini´ch
153	Myrtaceae	<i>Eugenia capuli</i> (Schltdl. & Cham.) Hook. & Arn.	Axinch che
154	Myrtaceae	<i>Eugenia capuloides</i> Lundell	Chasá
155	Myrtaceae	<i>Eugenia gaumeri</i> Standl.	Meje shiri
156	Myrtaceae	<i>Eugenia rhombea</i> (Berg.) Krug & Urban	Pachakché
157	Myrtaceae	<i>Pimenta dioica</i> (L.) Merr.	Pej sáche
158	Myrtaceae	<i>Psidium guajava</i> L.	Pichi´k
159	Myrtaceae	<i>Psidium guineense</i> Sw.	
160	Nictaginaceae	<i>Nea</i> sp.	Ch'ixtunche
161	Ochnaceae	<i>Ouratea</i> sp.	
162	Olacaceae	<i>Agonandra</i> sp.	
163	Oleaceae	<i>Chionanthus oblanceolatus</i> (B.L.Rob.) P.S. Green	Sosiché
164	Oleaceae	<i>Fraxinus uhdei</i> (Wenz.) Lingelsh.	Sac churu che
165	Onagraceae	<i>Hauya elegans</i> DC.	Karan che
166	Opilaceae	<i>Ricinus communis</i>	Chak peché

Núm	Familia	Nombre científico	Nombre en maya
167	Pentaphragaceae	<i>Ternstroemia tepezapote</i> Cham.& Schldtl.	chak pach
168	Piperaceae	<i>Piper aduncum</i> L.	Cordoncillo
169	Piperaceae	<i>Piper aequale</i> Vahl	Piper
170	Piperaceae	<i>Piper auritum</i> Kunth	Jove
171	Piperaceae	<i>Piper hispidum</i> Sw.	Jurtin che´
172	Piperaceae	<i>Piper marginatum</i> Jacq.	
173	Piperaceae	<i>Piper psilorhachis</i> C. DC.	Mak uran
174	Piperaceae	<i>Piper umbellatum</i> L.	santa maria
175	Poligonaceae	<i>Ruprechtia fusca</i> Fernald	Uspip
176	Polygonaceae	<i>Coccoloba barbadensis</i> Jacq.	uvero
177	Polygonaceae	<i>Coccoloba hondurensis</i> Lundell	Bach´ich
178	Polygonaceae	<i>Coccoloba tuerckheimii</i> Donn.Sm.	Nucuch bach´ich
179	Primulaceae	<i>Ardisia densiflora</i> Krug & Urb.	
180	Primulaceae	<i>Ardisia fimbrillifera</i> Lundell	Shiri
181	Primulaceae	<i>Ardisia paschalis</i> Donn.Sm.	Paj xibi
182	Primulaceae	<i>Bonellia macrocarpa</i> (Cav.) B.Stáhl & Kállersjö	si´k
183	Primulaceae	<i>Parathesis donnell-smithii</i> Mez	Pipizo che, che
184	Putranjivaceae	<i>Drypetes brownii</i> Standl.	Ruinche ka´p
185	Putranjivaceae	<i>Drypetes lateriflora</i> (Sw.) Krug & Urb.	
186	Rondeletia	<i>Rondeletia</i> sp.	
187	Rosaceae	<i>Prunus brachybotrya</i> Zucc.	Prunus
188	Rubiaceae	<i>Alseis yucatanensis</i> Standl.	Yooch yuk
189	Rubiaceae	<i>Amaioua corymbosa</i> Kunth	huesillo
190	Rubiaceae	<i>Arachnothryx buddleioides</i> (Benth.) Planch.	
191	Rubiaceae	<i>Arachnothryx capitellata</i> (Hemsl.) Borhidi	Chac top che
192	Rubiaceae	<i>Chiococca phaenostemon</i> Schldtl.	Tsiba che´
193	Rubiaceae	<i>Exostema mexicanum</i> A.Gray	familia venenosa
194	Rubiaceae	<i>Faramea occidentalis</i> (L.) A. Rich.	Mojon che
195	Rubiaceae	<i>Guettarda combsii</i> Urb.	Sak babache
196	Rubiaceae	<i>Hamelia patens</i> Jacq.	Coralillo
197	Rubiaceae	<i>Morinda panamensis</i> Seem.	Xoyok
198	Rubiaceae	<i>Palicourea tetragona</i> (Donn.Sm.) C.M.Taylor	Abak che
199	Rubiaceae	<i>Psychotria brachiata</i> Sw.	
200	Rubiaceae	<i>Psychotria chiapanensis</i> Standl.	Psychotria
201	Rubiaceae	<i>Psychotria costivenia</i> Griseb.	Meje chei chánix
202	Rubiaceae	<i>Psychotria trichotoma</i>	
203	Rubiaceae	<i>Randia armata</i> (Sw.) DC	Randia
204	Rubiaceae	<i>Randia</i> sp.	
205	Rubiaceae	<i>Rogiera stenosiphon</i> (Hemsl.) Borhidi	Tzo jon che´
206	Rubiaceae	<i>Rondeletia stachyoidea</i> Donn. Sm.	Rondeletia
207	Rubiaceae	<i>Simira salvadorensis</i> (Standl.) Steyererm	Chan k´ax
208	Rubiaceae	<i>Zanthoxylum riedelianum</i> Engl.	Lakté
209	Rubiaceae	<i>Arachnothryx gonzaleoides</i> (Standl.) Borhidi	Yax isa che

Núm	Familia	Nombre científico	Nombre en maya
210	Rubiaceae	<i>Psychotria elata</i> (Sw.) Hammel	yax che´
211	Salicaceae	<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	Cafeillo
212	Salicaceae	<i>Casearia arguta</i> Kunth	Naranjito
213	Salicaceae	<i>Xylosma ciliatifolia</i> (Clos) Eichler	Joris che
214	Salicaceae	<i>Zuelania guidonia</i> (Sw) Britton	
215	Sapindaceae	<i>Critonia morifolia</i> (Mill.) R.M.King & H.Rob.	
216	Sapindaceae	<i>Cupania dentata</i> Moc. & Sesse ex DC.	Quiebra hacha
217	Sapindaceae	<i>Exothea paniculata</i> (Juss.) Radlk.	
218	Sapindaceae	<i>Matayba oppositifolia</i> (A.Rich.) Britton	Itzin che
219	Sapindaceae	<i>Meliococcus olivifolius</i> Kunth	
220	Sapindaceae	<i>Sapindus saponaria</i> L.	Jaboncillo
221	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum mexicanum</i> Brandegee ex Standl.	chi´kéej
222	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum oliviforme</i> L.	Caimitillo
223	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum venezuelanense</i> (Pierre) T.D.Penn.	Jaas che-yooch yuk
224	Sapotaceae	<i>Dipholis minutiflora</i> pittier	Dipholis
225	Sapotaceae	<i>Dipholis salicifolia</i> (L.) DC.	Waité
226	Sapotaceae	<i>Dipholis stevensonii</i> Standl.	Waite
227	Sapotaceae	<i>Manilkara chicle</i> (Pittier) Gilly	ot ya
228	Sapotaceae	<i>Manilkara zapota</i> (L.) Royen	Yá
229	Sapotaceae	<i>Palaquium</i> sp.	
230	Sapotaceae	<i>Pouteria campechiana</i> (Kunth) Baehmi	k´anisté
231	Sapotaceae	<i>Pouteria durlandii</i> (Standl.) Baehni	Chak ya
232	Sapotaceae	<i>Pouteria multiflora</i> (A. DC.) Eyma	Tuch de montaña
233	Sapotaceae	<i>Pouteria reticulata</i> (Engl.) Eyma	Tz´it ya
234	Sapotaceae	<i>Pouteria sapota</i> (Jacq.) H.E. Moore & Stearn	ha´az
235	Sapotaceae	<i>Sideroxylon stevensonii</i> (Standl. Standl. & Steyerdm.	
236	Sapotaceae	<i>Sideroxylon persimile</i> (Hemsl.) T.D.Penn	Chaschin
237	Selastraceae	<i>Heilocladium belicense</i> (Standl.) A.C.Sm.	Wochei
238	Simaroubaceae	<i>Simarouba glauca</i> DC.	Aceituna
239	Siparunaceae	<i>Siparuna andina</i> (Tul.) A. DC.	t´os
240	Siparunaceae	<i>Siparuna thecaphora</i> (Poepp. & Endl.) A. DC.	Xaschekap
241	Solanaceae	<i>Cestrum nocturnum</i> L.	Nucuch
242	Solanaceae	<i>Lycianthes cuchumatanaensis</i> J.L.Gentry	Yoch chaca
243	Tiliaceae	<i>Heliocarpus americanus</i> L.	Cha´ro
244	Tiliaceae	<i>Heliocarpus appendiculatus</i> Turcz.	tzu´tok
245	Tiliaceae	<i>Heliocarpus donnellsmithii</i> Rose	Jaló y wits
246	Tiliaceae	<i>Trichospermum mexicanum</i> (DC.) Baill.	tao
247	Ulmaceae	<i>Ampelocera hottlei</i> (Standl.) Standl.	luin
248	Ulmaceae	<i>Aphananthe monoica</i> (Hemsley) Leroy	kan che
249	Urticaceae	<i>Coussapoa oligocephala</i> Donn.Sm.	Tuk´u chei
250	Urticaceae	<i>Myriocarpa longipes</i> Liebm.	Mumuche
251	Verbenaceae	<i>Lippia myriocephala</i> Schlttdl. & Cham.	Chei chaka

Núm	Familia	Nombre científico	Nombre en maya
252	Violaceae	<i>Rinorea guatemalensis</i> (S.watson) Bartlett	Macanche´

Anexo 2. Especies arbóreas que se encuentran en alguna de las categorías en riesgo de acuerdo a la NOM-059-SEMARNAT-2010

Nombre científico	Distribución	Categoría
<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	No endemica	Amenazada (A)
<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess	No endemica	Amenazada (A)
<i>Chamaedorea ernesti-augustii</i>	No endemica	Amenazada (A)
<i>Chamaedorea pinnatifrons</i> (Jacq.) Oerst.	No endemica	Amenazada (A)
<i>Geonoma membranacea</i> H. Wendl ex Spruce	No endemica	Amenazada (A)
<i>Guatteria anomala</i> R.E. Fr	No endemica	Amenazada (A)
<i>Magnolia mexicana</i> DC.	No endemica	Amenazada (A)
<i>Loutheridium donnell-Smithii</i> S. Watson	No endemica	Peligro de extincion (P)
<i>Vatairea lundellii</i> (Standl.) Killip ex Record	No endemica	Peligro de extincion (P)
<i>Cedrela odorata</i> L.	No endemica	Sujeta a proteccion especial (Pr)