



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo
Integral Regional Unidad-Oaxaca

Maestría en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de
Recursos Naturales
(Biodiversidad del Neotrópico)

**“Composición y Estructura del Bosque Templado de
Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca, a lo largo de un
Gradiente Altitudinal”**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA:

Biól. Yunuhé Zacarías Eslava

Director de Tesis

Dr. Rafael F. del Castillo Sánchez

Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca.

Enero, 2009



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL SECRETARIA DE INVESTIGACION Y POSGRADO

ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de Oaxaca de Juárez siendo las 13:00 horas del día 14 del mes de Enero del 2009 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación del **Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca (CIIDIR-OAXACA)** para examinar la tesis de grado titulada: "Composición y estructura del bosque templado de Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca, a lo largo de un gradiente altitudinal".

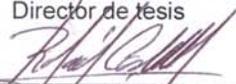
Presentada por la alumna:

Zacarias Apellido paterno	Eslava materno	Yunuhé nombre(s)
Con registro: B 0 6 1 4 3 5		

aspirante al grado de: **MAESTRÍA EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES**

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **SU APROBACION DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISION REVISORA
Director de tesis


Dr. Rafael Felipe del Castillo Sánchez

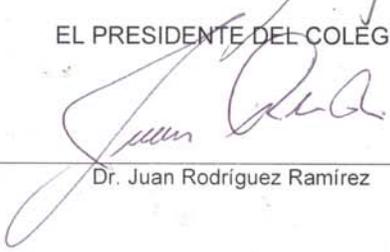

Dra. Demetria Mondragón Chaparro


Dr. Rodolfo Solano Gómez


M. en C. Sonia Trujillo Argueta


Dr. José Antonio Santos Moreno

EL PRESIDENTE DEL COLEGIO


Dr. Juan Rodríguez Ramírez





INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESION DE DERECHOS

En la Ciudad de Oaxaca de Juárez el día 14 del mes enero del año 2009, el (la) que suscribe Zacarías Eslava Yunuhé alumno (a) del Programa de **MAESTRÍA EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES** con número de registro **B061435**, adscrito al Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de Tesis bajo la dirección del Dr. Rafael del Castillo Sánchez. y cede los derechos del trabajo titulado: **“Composición y estructura del bosque templado de Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca, a lo largo de un gradiente altitudinal”**., al Instituto Politécnico Nacional para su difusión, con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección **Calle Hornos 1003, Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca**, e-mail: posgradoax@ipn.mx ó zaes_1@hotmail.com Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

ZACARÍAS ESLAVA YUNUHÉ



INSTITUTO POLITÉCNICO
NACIONAL
CIDIR-UNIDAD-OAXACA

RESUMEN

Este estudio describe la composición, estructura de las comunidades arbóreas y arbustivas del bosque templado de Santa Catarina Ixtepeji y su condición de superficie de suelo y dosel en altitudes diferentes (2145, 2200, 2900 y 3120 m). En cada altitud se establecieron parcelas de 0.1 ha para el muestreo de especies arbóreas y de 282m² para especies arbustivas. Para medir la condición de superficie de suelo se establecieron 10 transectos de 20 m de largo. Para estimar la cobertura del dosel se obtuvieron fotografías hemisféricas en cada sitio. Se encontraron 25 especies arbóreas y 42 arbustivas, siete especies se presentaron en ambas formas de vida. Las especies con valor de importancia más alto fueron distintas en cada punto altitudinal. La densidad y cobertura arbustiva disminuyeron con la altitud; los dos sitios altitudinalmente más bajos fueron los más diversos. La densidad y diversidad arbórea no mostró ninguna tendencia, pero el área basal de los árboles aumentó con la altitud. La diversidad gamma fue separada en sus componentes alfa y beta y se encontró que la diversidad beta contribuyó substancialmente a la diversidad total. De hecho, los sitios difirieron en promedio en un 92% en su composición florística. El sitio más bajo presentó la cobertura de dosel más baja y heterogénea. En el segundo sitio se registró una mortalidad natural de encinos jóvenes, probablemente causada por la sequía. La cobertura vegetal a nivel del suelo estuvo compuesta principalmente por gramíneas en el sitio más bajo y por mantillo en los sitios restantes. Los cambios en la temperatura y disponibilidad de agua asociados con la altitud aparentemente son las causas principales que influyen en la composición florística y la estructura de estas comunidades de plantas. Los esfuerzos de conservación en esta área montañosa requieren incluir un amplio intervalo altitudinal para proteger a la mayor diversidad posible.

ABSTRACT

This study describes the composition and structure of tree and shrub communities of the mountains of Santa Catarina Ixtepeji's, Oaxaca, Mexico, at four stands contrasting in altitude (2145, 2200, 2900, 3120 m). We also evaluated soil surface condition, and canopy cover at each stand. We detected 60 species (25 trees and 42 shrubs, 7 of which share both life forms). The species with the highest importance value was different at each altitudinal point. Shrub diversity was higher at the two lowest stands than at the stands with the highest altitude. Shrub basal area and shrub density diminished with altitude, but tree density and tree diversity did not show any clear pattern, and tree basal area increased with altitude. We additively partitioned total diversity (gamma) in its two components (beta and alpha) and found that beta diversity contributed substantially to the total diversity. Indeed, any pair of sites differed in 92 % in floristic composition for both life forms, on average. The lowest altitudinal stand had the lowest and more heterogeneous canopy cover of all the studied stands. In the second lowest site, a remarkable high natural mortality of young *Quercus* was found probably caused by drought. Soil surface was mostly covered by grasses at the lowest site, and by litter at the other studied sites. Soil surface covered by litter was positively correlated with canopy cover. In the lowest site canopy was more open than the other three sites. Changes in temperature and water availability associated with altitude apparently are the principal causes influencing the floristic composition and structure of these plant communities. Conservation efforts in this mountain area require including the highest altitudinal range achievable to protect as much species as possible.

Dedicatoria

A mis padres, porque siempre me esperan en cualquier circunstancia

A mi México, con la esperanza de que este trabajo contribuya a la conservación de su riqueza natural de la que es y será siempre dueño absoluto.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Rafael del Castillo por haber aceptado dirigir mi tesis, por su apoyo incondicional, confianza, y paciencia en todo este tiempo, muchas gracias.

A mi México, por la beca Conacyt

A la Unión Europea por el financiamiento de este estudio a través del proyecto "Restoration of forest landscapes for conservation and rural development in Latin América (REFORLAN)" FP6-2004-INCO-DEV-3.

Al Instituto Politécnico Nacional IPN, proyecto SIP-0638 por el apoyo brindado.

A la comunidad de Santa Catarina Ixtepeji por permitirme entrar a sus bosques a realizar este estudio.

A la Dra. Susana Valencia por su amable colaboración en la identificación de los encinos y a la Biól. Remedios Aguilar por su ayuda en la identificación de las especies.

A los revisores de tesis, M. C. Sonia Trujillo, Dr., Rodolfo Solano, Dr. Antonio Santos y Dra. Demetria Mondragón por sus comentarios y sugerencias que contribuyeron a mejorar la presentación de este trabajo.

A mis compañeros y amigos de laboratorio, Eder y Raúl, porque siempre estuvieron en la mejor disposición para ayudarme en cualquier circunstancia ya fuera en campo o en laboratorio y por la enorme paciencia que tuvieron conmigo.

A mis compañeros y amigos de la maestría Gabriela, Aremi, Santos, Dan, Yas, Vianey, Manuel, Alejandra, Mali, Eli, Toño, Juan y Nere por haberme permitido conocerlos y arriesgarse a conocerme; a todos gracias porque su afecto y compañía hicieron muy amena mi estancia en la bella Oaxaca.

INDICE

I. INTRODUCCIÓN	1
II. OBJETIVOS	4
III. MARCO TEÓRICO	5
3.1. Diversidad de especies	5
3. 2. División aditiva de la diversidad	5
3.3. Gradientes altitudinales y comunidades vegetales	6
3.4. Bosques templados en México	9
3.4.1. Estructura y diversidad vegetal de los bosques de pino-encino.....	9
3.4.2. Importancia económica y ecológica.....	10
3.4.3 Los Bosques de pino-encino de Oaxaca.....	11
3.5. Estudios de gradientes en México	12
3.6. Estudios florísticos en Oaxaca	13
IV. MATERIALES Y MÉTODOS	14
4.1. Área de estudio	14
4.2. Establecimiento de parcelas	16
4.2.1. Muestreo de las especies arbóreas.....	17
4.2.2. Muestreo de las especies arbustivas.....	17
4.3. Colecta e identificación de especies	18
4.4. Análisis de la Estructura	18
4.5. Condición de superficie de suelo	19
4.6. Estimación de la cobertura vegetal total por sitio	19
4.7. Curvas y modelos de acumulación de especies	20
4.8. Análisis de Diversidad	20
4.8.1. Diversidad alfa.....	20
4.8.2. Equitatividad.....	20
4.8.3. Índice de complementariedad.....	21
4.8.4. Partición aditiva de la diversidad total (gamma) de especies.....	21
V. RESULTADOS	22
5.1 Curvas y modelos de acumulación de especies	22
5.2. Composición Florística	24
5.3. Análisis Estructural	30
5.3.2. Densidad y distribución de árboles y arbustos.....	31
5.3.3. Plántulas y mortalidad de árboles.....	33
5.4. Condición de superficie de suelo	33
5.5. Cobertura Vegetal	34
5.7. Índice de Complementariedad	39
5.8. División aditiva de la diversidad	39
VI. DISCUSIÓN	41
VII. CONCLUSIONES	53

INDICE DE FIGURAS

	Pág.
Fig. 1: Ubicación de las parcelas de estudio en el municipio de Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca	14
Fig.2: Patrón de humedad de suelo a lo largo de un gradiente altitudinal en Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca	15
Fig. 3. Curva de acumulación de especies arbóreas observadas y estimadas con el modelo de dependencia lineal en cuatro sitios de Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca.	22
Fig. 4. Curva de acumulación de especies arbustivas observadas y estimadas con el modelo de dependencia lineal en cuatro sitios de Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca.	23
Fig.5. Número de familias, géneros y especies encontrado en un gradiente altitudinal en Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca.	26
Fig.6a) Correlación entre el área basal de especies arbóreas y la altitud en Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca	30
Fig.6b) Correlación entre la cobertura de especies arbustivas y la altitud en Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca	30
Fig. 7. Correlación entre área basal de especies arbóreas y cobertura de especies arbustivas en un gradiente altitudinal en Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca	30
Fig.8(a). Densidad total arbórea en un gradiente altitudinal en Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca.	30
Fig.8b). Distribución de los individuos arbóreos dentro de los géneros en un gradiente altitudinal en Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca	31
Fig. 9. Densidad arbustiva a lo largo del gradiente altitudinal en Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca	32
Fig.10. Densidad total de plántulas e individuos arbóreos muertos en un gradiente altitudinal en Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca	33
Fig.11. Condición de superficie de suelo en un gradiente altitudinal en Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca	34
Fig.12.Comparación de la varianza de la cobertura del dosel en un gradiente altitudinal en Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca	34

Fig 13a). Correlación entre mantillo y suelo desnudo en un gradiente altitudinal en Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca	35
Fig.13 b). Correlación entre cobertura del dosel y suelo desnudo en un gradiente altitudinal en Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca	35
Fig.13c) Correlación entre cobertura del dosel y mantillo en un gradiente altitudinal en Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca	35
Fig. 14 a). Correlación entre la cobertura vegetal a nivel del suelo y cobertura del dosel (gramíneas incluidas) en un gradiente altitudinal en Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca	36
Fig. 14 b). Correlación encontrada entre la cobertura vegetal a nivel del suelo y suelo desnudo (gramíneas incluidas) en un gradiente altitudinal en Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca	36
Fig. 15 b). Correlación entre la cobertura vegetal a nivel del suelo y suelo desnudo (gramíneas excluidas) en un gradiente altitudinal en Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca	37
Fig.16. Diversidad alfa y equitatividad de las especies arbóreas de Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca a distintas altitudes.	38
Fig.17. Diversidad alfa y equitatividad de especies arbustivas de Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca a distintas altitudes.	38
Fig. 18. Porcentaje de la riqueza total de especies arbóreas y arbustivas explicada por los componentes de diversidad alfa y beta en el bosque templado de Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca	40
Fig. 19. Porcentaje de la diversidad total del Índice de Shannon-Weiner explicado por los componentes de diversidad alfa y beta en el bosque templado de Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca	40

INDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Especies y sus densidades absolutas encontradas en 4 sitios en altitudes diferentes del bosque templado de Santa Catarina Ixtepeji.	Pág. 24
Cuadro 2. Atributos estructurales de la vegetación arbórea en cuatro sitios de Santa Catarina Ixtepeji.	29
Cuadro 3. Atributos estructurales de la vegetación arbustiva en cuatro sitios de Santa Catarina Ixtepeji.	30
Cuadro 4. Valores del índice de complementariedad de las especies arbóreas en los sitios de estudio de Santa Catarina Ixtepeji.	39
Cuadro 5. Valores del índice de complementariedad de las especies arbustivas en los sitios de estudio de Santa Catarina Ixtepeji.	39

I. INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas montañosos cubren un 25% de la superficie de suelo terrestre, proveen de agua a la mitad de la población mundial y albergan aproximadamente la tercera parte de la diversidad de especies vegetales por lo que su conservación es indispensable (Korner, 2007).

Estos ecosistemas han sido de gran interés y utilidad para realizar estudios de la distribución altitudinal de las especies, con el objetivo de establecer una teoría general de diversidad, ya que un gradiente de elevación es un reflejo a menor escala de un gradiente latitudinal (Bhattarai y Vetaas, 2003). En la actualidad, los estudios de distribución de especies en gradientes altitudinales son una herramienta fundamental para poder predecir la migración de las especies como resultado del cambio climático que está experimentando el planeta (Fosaa, 2004).

Los estudios de las variaciones altitudinales de la vegetación son escasos y sus resultados son en ocasiones contradictorios; sobre todo con respecto a las tendencias de distribución (Rahbek, 1995). No obstante, la mayoría de ellos coinciden en dos aspectos. El primero es que la mayor diversidad de especies se concentra a altitudes intermedias, el segundo, es que los patrones de distribución de especies presentan diferencias de acuerdo con su forma de vida. Por ejemplo, las especies arbustivas disminuyen con la altitud a diferencia de las especies arbóreas no caducifolias que siguen un patrón opuesto (Vázquez y Givnish, 1998; Kharkwal *et al.*, 2005; Chang-Ming *et al.*, 2005, Hai-Bao *et al.*, 2006).

En México, país megadiverso, la riqueza de especies se ha atribuido a su ubicación geográfica, donde se superponen las regiones biogeográficas neártica y neotropical. Asimismo, la presencia de cadenas montañosas como la Sierra Madre Oriental, Sierra Madre Occidental y el Eje Neovolcánico Transversal ha beneficiado la existencia de una gran variación altitudinal y climática favoreciendo una gran heterogeneidad de hábitats (Toledo, 1988). Los estudios realizados sobre la distribución de la vegetación en gradientes altitudinales son escasos, en ellos se ha encontrado que la distribución de los tipos de vegetación está influenciada por factores asociados con la altitud como precipitación y temperatura (Sánchez-González y López-Mata, 2003).

También se ha encontrado que la diversidad de especies arbustivas y herbáceas disminuye con la altitud y que las zonas con mayor diversidad corresponden a zonas de transición de un tipo de vegetación a otro (Lorne, 1996; Vázquez y Givnish, 1998; Sánchez-González y López-Mata, 2003).

El estado de Oaxaca es considerado como uno de los estados florísticamente más diversos de México, con una riqueza entre 8000 y 10,000 plantas vasculares (García-Mendoza *et al.*, 1994). Esta diversidad se atribuye a su fisiografía ya que dos de las principales cordilleras de México, las Sierras Sur y la Sierra Oriental se unen en este estado creando una geografía única de terrenos montañosos, templados y con vegetación tropical (Ortiz *et al.*, 2004). En las zonas templadas, los bosques de *Quercus* y *Pinus* son el tipo de vegetación predominante constituyendo el 72% de la cobertura del estado (García, 2000). Los estudios florísticos en estos bosques son de suma importancia debido a que en Oaxaca, el aprovechamiento forestal es parte integral de la economía de las comunidades. Las especies de pino contribuyen con el 81.6% del volumen forestal maderable, las de encino con el 6.1% y el resto corresponde a especies tropicales (INEGI, 2007).

Una de las provincias fisiográficas de Oaxaca que contiene a los bosques de pino-encino es la Sierra Madre de Oaxaca. Existen estudios florísticos acerca de esta Sierra como el de Saynes (1989) quien caracterizó a los tipos de vegetación existentes en la porción meridional de la Sierra Norte y el de Velasco y Juárez (2003) quienes describieron la composición del bosque mesófilo de Santa Catarina Ixtepeji también en la Sierra Norte. No se tiene conocimiento de otros estudios en esta región y la información sigue siendo insuficiente, situación que se puede aplicar para todo el estado (Ortiz, *et al.*, 2004).

La ubicación de los bosques de pino-encino en zonas montañosas hace necesarios estudios cuantitativos que documenten los cambios florísticos y estructurales de la vegetación con respecto a la altitud. Ello debido a que las actividades como la extracción de productos maderables y no maderables y el pastoreo que se llevan a cabo en estos bosques modifican la diversidad y distribución de las especies. Además, también disminuyen o desaparecen la cobertura del dosel lo que afecta a la superficie del suelo al dejarlo desprotegido de la erosión (*e. g.* en cafetales ubicados en bosques

templados, la disminución de la cobertura arbórea ocasiona que la lluvia impacte directamente al suelo, acelerando la erosión por la topografía montañosa de las zonas (Rappole *et al.*, 2003) por lo que es importante estudiar la relación entre la cobertura del dosel y la condición de superficie del suelo ya que ésta ha sido poco abordada en estudios de vegetación en México (e. g., del Castillo 2000), y no se tiene conocimiento de que este tipo de estudios se haya realizado en bosques de pino-encino.

II. OBJETIVOS

2.7.1 OBJETIVO GENERAL

Describir la composición y estructura del bosque templado de Santa Catarina Ixtepeji a lo largo de un gradiente altitudinal.

2.7.2 OBJETIVOS PARTICULARES

- Contribuir al conocimiento de la composición florística de las comunidades vegetales.
- Caracterizar la estructura de la vegetación a través de su distribución, densidad cobertura o área basal de las especies registradas en los sitios de estudio.
- Analizar la condición de superficie de suelo y la cobertura del dosel en los sitios de estudio
- Evaluar los patrones de diversidad florística en un gradiente altitudinal

III. MARCO TEÓRICO

3.1. Diversidad de especies

La biodiversidad es el grado de variación entre los organismos vivos y los complejos ecológicos en los que ocurren. Se encuentra distribuida heterogéneamente entre paisajes, hábitats y regiones, por lo que su cuantificación a escalas distintas permite planear estrategias para su manejo y conservación (Crist y Veech, 2006).

En general se han reconocido tres componentes de la diversidad: la riqueza espacial ó diversidad alfa que es el número total de especies por sitio; la riqueza regional o diversidad gamma que se refiere al número de especies de una región y finalmente el reemplazamiento espacial o diferenciación de diversidad mejor conocido como diversidad beta, que se refiere a la variación en la composición de especies entre sitios (Koleff y Gaston, 2002; Chandy *et al.*, 2006).

La diversidad beta comúnmente se utiliza para detectar en una región determinada aquellas zonas o ecotonos en donde hay un cambio de la composición de especies, lo que sirve para delimitar comunidades, tipos de hábitats o de vegetación en el caso de las plantas (Jarri y Tina, 1995). Se estima por una variedad de índices, la mayoría de los cuales expresan las relaciones entre el número total de especies en un conjunto de sitios estudiados y el número promedio de especies en los sitios individuales (Vellend, 2001). A diferencia de la diversidad local (alfa) o regional (gamma), la diversidad beta comúnmente se estima con base en el inverso de las proporciones de especies comunes entre localidades. Sin embargo, uno de los inconvenientes de la estimación de la diversidad beta así calculada es que ésta no es una medida de diversidad sino sólo una proporción, que es adimensional y no puede ser directamente comparada con la diversidad alfa y la diversidad gamma (Lande *et al.* 2003).

3. 2. División aditiva de la diversidad

Recientemente se ha propuesto una estimación de diversidad regional alterna a la relación multiplicativa de diversidad alfa y beta enunciada por Whittaker (1972). Ello debido a que se considera que la propuesta de Whittaker tiene la desventaja de que los componentes no son ponderados equitativamente cuando son divididos en más de una

escala espacial. Por otra parte, el uso de una relación aditiva de los componentes de la diversidad permite calcular las contribuciones de la diversidad alfa y beta a la diversidad total a través de un rango de escalas espaciales. Bajo este contexto, la diversidad regional será igual a la suma de la diversidad alfa y beta cuando alfa es la diversidad promedio dentro de las unidades de muestreo en la región y beta es la diversidad entre las unidades de muestreo (Gering *et al.*, 2003).

3.3. Gradientes altitudinales y comunidades vegetales

La estructura y composición de una comunidad vegetal es el resultado de las formas de crecimiento de las especies que la componen (Odum, 1985). Estas formas de crecimiento (herbácea, arbustiva y arbórea) son utilizadas para caracterizar a las comunidades vegetales por el hecho de que algunas son dominantes y otras menos conspicuas (Odum, 1985). En un gradiente, el cual se define como un cambio cuantitativo y susceptible de medir de un rango físico o ambiental en función de una variable dada, (e. g. cambio de temperatura con la altitud) las características de las comunidades irán cambiando, ya que las especies varían en el tipo y forma de su respuesta a los gradientes ocasionando cambios en las propiedades colectivas de la vegetación (Whittaker, 1972; Lomolino, 2001). Es por ello que se considera que el análisis de una comunidad en una región geográfica puede realizarse por medio del método de gradientes, el cual analiza la disposición de las poblaciones a lo largo de un gradiente o eje ambiental unidimensional o multidimensional (Odum, 1985).

En las comunidades vegetales, especialmente aquellas que se encuentran en regiones topográficamente accidentadas, la riqueza de especies y la composición florística se ha comparado a lo largo de gradientes altitudinales (Chang-Ming *et al.*, 2005; Hai-Bao *et al.*, 2006). Estos estudios han demostrado que la diversidad y la composición de especies pueden ser predecibles a lo largo de un gradiente ambiental debido a que los gradientes altitudinales involucran muchos factores diferentes covariantes, tales como topografía, temperatura y clima. Aunque la influencia de cada variable sobre la composición de especies es difícil de separar, las variables climáticas son generalmente las más importantes (Fosaa, 2004).

Los cambios en la riqueza de especies con la altitud están entre los aspectos más considerados en la estructura de las comunidades bióticas y han sido descritos como un patrón análogo al gradiente latitudinal de riqueza de especies (Kessler *et al.*, 2001). El estudio de los mismos es crítico para entender los patrones de distribución de la vegetación en condiciones ambientales variadas y en amplias extensiones geográficas (Sang, 2008), lo que resulta muy útil para entender el cambio climático que se está presentando actualmente el cual conduce a la migración de las especies (Fosaa, 2004).

La forma en la cual la composición de las especies cambia con respecto a la elevación es aún materia de discusión. A grandes rasgos se reconoce que la composición cambia continuamente con la elevación como una función de respuestas fisiológicas independientes de las especies a los factores ambientales relacionados con la altitud (Lorne, 1996). Conforme se incrementa la altitud, disminuye la temperatura media y la duración de las estaciones de crecimiento, las lluvias se incrementan al igual que la humedad y la velocidad del viento (Whittaker, 1965) aunque este último factor es discutido por Korner (2007), quien menciona que las zonas montañosas tropicales no son ventosas; aunado a todo lo anterior también se reduce la superficie del área de ocupación (Korner, 2000), todo ello ocasiona que haya una disminución de la riqueza de especies conforme se avanza a elevaciones más altas (Lomolino, 2001).

En los ecosistemas montañosos tropicales y neotropicales hay una mayor diversidad de especies en sus partes bajas (Lomolino, 2001). Originalmente se consideraba que la riqueza de especies disminuía monótonicamente conforme aumentaba la altitud; sin embargo, recientemente varios estudios han detectado una mayor concentración de la biodiversidad total en elevaciones intermedias (Kharkwal *et al.*, 2005). Este efecto es conocido como “protuberancia a altitud media” ó “*mid-altitude bulge*” (Chang-Ming *et al.*, 2005). Los patrones de riqueza también pueden variar dependiendo de la forma de vida de las especies (Fosaa, 2004). Por ejemplo, la proporción relativa de especies leñosas se incrementa a altas elevaciones con la humedad (Vázquez y Givnish, 1998), así como también se incrementa la diversidad de plantas no vasculares pero al mismo tiempo hay una disminución de herbáceas y arbustos (Chang-Ming *et al.*, 2005; Hai-Bao *et al.*, 2006).

Las diferencias en cuanto a patrones de distribución pueden atribuirse también al régimen de muestreo, ya que la influencia del tamaño del área ha sido frecuentemente ignorada (Fosaa, 2004), si la amplitud del gradiente estudiado es grande habrá más posibilidades de encontrar más de un tipo de vegetación y por lo tanto habrá mayores probabilidades de encontrar relaciones no monotónicas en caso de que existan.

Los factores que limitan la distribución de las comunidades también cambian conforme a la altitud. En las partes altas de las montañas, la estructura y distribución de las comunidades vegetales está principalmente relacionada con parámetros climáticos, mientras que en las partes bajas pueden estar determinadas por condiciones bióticas o abióticas más benignas, lo cual sugiere que los límites superiores e inferiores entre comunidades en un gradiente no están determinados por las mismas causas. Las diferencias entre composición y distribución de los tipos de vegetación son el reflejo de diferentes combinaciones de variables ambientales en cada paisaje particular (Sánchez-González y López-Mata, 2003).

En un gradiente de elevación también pueden observarse diferencias en el grado de disturbio y grado de aislamiento; estos factores también influyen en la distribución de las especies (Gould *et al.*, 2006). En general, se considera que las perturbaciones antropogénicas disminuyen conforme a la altitud, por consiguiente, algunos autores consideran importante distinguir si la diversidad encontrada corresponde a una acumulación de especies en el tiempo o a una perturbación reciente antes de comparar los patrones encontrados con otros estudios (Rahbek, 1995; Lomolino, 2001).

A grandes rasgos, las diferencias en cuanto a patrones de distribución se deben a que las especies vegetales están limitadas a una fracción del gradiente (Whittaker, 1965). La amplitud de sus distribuciones está determinada por la tolerancia fisiológica de las especies a las condiciones presentes o por sus relaciones bióticas como competencia, depredación, parasitismo y simbiosis; por lo que cada especie presentará un patrón de ocurrencia distinto en diferentes gradientes (Whittaker, 1965).

Estos cambios en cuanto a composición están ampliamente relacionados con la heterogeneidad ambiental. Se considera que en ambientes heterogéneos las especies difieren en sus amplitudes de tolerancia y tienden a presentar diferentes patrones de distribución espacial (Balvanera *et al.*, 2002). El entendimiento de estos cambios es

fundamental para los planes de conservación de la biodiversidad lo cuales para ser sustentados requieren de inventarios que incluyan datos referentes a la composición, abundancia y distribución de las especies (Balvanera *et al.*, 2002).

3.4. Bosques templados en México

La zona ecológica templada subhúmeda de México es propia de las regiones montañosas del país, incluye varios tipos de vegetación, los cuales al compartir características semejantes pueden ser agrupados y descritos conjuntamente, siendo los bosque de pino-encino los más importantes (Rzedowski, 1994). En total se calcula que la cobertura potencial de esta zona suma 20.5% de la superficie terrestre de México (Challenger, 1998). De esta cifra, 5.5% corresponde a los bosques de encino, 13.7% a los bosques de pino y a los de pino-encino, de modo que el 1.3% restante es para el bosque donde predominan otras coníferas, principalmente *Abies* y *Juniperus* (Luna *et al.*, 2003; Challenger, 1998).

Las especies arbóreas más representativas de esta zona ecológica son los pinos y los encinos. Actualmente se reconoce que México posee la mayor riqueza de especies del género *Pinus* y que la mayoría de éstas especies son endémicas. Se calcula que existen aproximadamente 72 especies, las cuales se clasifican en dos subgéneros, *Haploxylon* y *Diploxylon* con representatividad variable en el dosel de formaciones boscosas (Challenger, 1998; Luna *et al.*, 2003).

En el caso de los encinos, la situación es similar, se sabe que el género *Quercus* presenta su centro de diversificación en México (Luna *et al.*, 2003) y las especies se distribuyen principalmente en las zonas montañosas del centro y este del país (Encina y Villareal, 2002). De las 450 especies reconocidas a nivel mundial, entre 135 y 150 se encuentran en México y su madera ocupa el segundo lugar en aprovechamiento forestal (Challenger, 1998; Encina y Villareal, 2002; Luna *et al.*, 2003).

3.4.1. Estructura y diversidad vegetal de los bosques de pino-encino

Los bosques de pino-encino se encuentran en todos los tipos climáticos de México excepto en las zonas áridas, lo que hace que su composición varíe de un sitio a otro dificultando el establecer una estructura única (Rzedowski, 1994; Challenger, 1998).

Además del clima, existen otros factores que influyen en la estructura vegetacional, tales como la inclinación y orientación de las laderas, el tipo y profundidad del suelo y la historia biogeográfica de los ecosistemas (Encina-Domínguez *et al.*, 2007).

Todo ello contribuye a que existan diferencias marcadas en cuanto a estructura y composición entre bosques que se encuentran en distintas regiones o incluso en bosques que se encuentran dentro de una misma región (Challenger, 1998). Lo anterior ha ocasionado que los distintos tipos de vegetación de los bosques de pino-encino se diferencien en varias edades bióticas que integran un mosaico vegetacional complejo dentro de áreas relativamente pequeñas. Como consecuencia, la diversidad global de los bosques de pino-encino es muy elevada (Challenger, 1998).

A grandes rasgos, estos bosques están compuestos por uno o dos estratos arbóreos y uno o dos estratos arbustivos (Challenger, 1998). Entre los géneros más comunes del estrato arbustivo están *Agave*, *Berberis*, *Cercocarpus*, *Cestrum*, *Salix*, *Salvia* y *Senecio* (Rzedowski, 1994; Challenger, 1998). El estrato herbáceo, cuando se encuentra bien desarrollado, es rico en especies y a él se debe en buena medida la gran diversidad de esta zona ecológica. Por lo general dominan las especies de las familias Asteraceae, Lamiaceae y Apiaceae (Challenger, 1998).

3.4.2. Importancia económica y ecológica

Los bosques templados en México suministran insumos a la industria maderera; de hecho el 95% de la explotación forestal se concentra en ellos y el 90% de la producción está basada en especies de pino (Masera *et al.*, 1997). A pesar de que estas actividades se consideran como una fuente importante de ingresos económicos y que México ocupa el onceavo lugar en cuanto a superficie forestal comercial, la producción de madera y la industria forestal mexicana no son consideradas como internacionalmente competitivas, debido a que el Banco Mundial estima que los costos de producción son altos y que sólo el 30% de los bosques en los 6 estados de mayor producción de madera son accesibles para aprovecharse (Barton y Merino, 2005).

Sin embargo, a escala local estos bosques contribuyen a la economía de las comunidades que se encuentran asentadas en estas zonas, ya que además de la explotación forestal se extraen plantas, hongos y animales que se utilizan con fines

alimenticios o medicinales y también se extrae madera como fuente de combustible (Bray *et al.*, 2007; Padilla, 2007).

En los últimos años se han incrementado las actividades de aprovechamiento de especies forestales no maderables, así como también las actividades de ecoturismo y de aprovechamiento del agua (Bray *et al.*, 2007). Estas alternativas de uso de los bosques templados resultan de suma importancia en aquellas regiones cuya topografía no permite llevar a cabo actividades de extracción forestal exitosa (Bray *et al.*, 2007).

En términos ecológicos, los bosques de pino-encino favorecen la captura de carbono y la recarga de mantos acuíferos, contribuyen a regular el flujo de agua y favorecen la conservación de su calidad, son también refugio para una gran variedad de especies animales y vegetales; de hecho se estima que el 70% de la flora de estos bosques es endémica, lo que hace que estas zonas sean consideradas como importantes para la conservación (Challenger, 1998). El principal problema que enfrenta este tipo de bosque es la alta tasa de deforestación ocasionada por la tala clandestina, incendios forestales y la expansión de las fronteras agrícolas y urbana (Ceballos, 2007).

3.4.3 Los Bosques de pino-encino de Oaxaca

El bosque de pino-encino es el tipo de vegetación que predomina en este estado. Oaxaca ocupa el tercer lugar en cuanto a la riqueza de especies de *Quercus* con aproximadamente 32.5% de la diversidad nacional y con especies endémicas como *Q. muller*, *Q. macdougalii* y *Q. eugeniifolia* (Challenger, 1998). En el caso de las especies de *Pinus*, Oaxaca cuenta con 24 especies nativas y tres variedades y la mayor diversidad de las mismas se distribuye en la Sierra Juárez y Sierra Sur (del Castillo *et al.*, 2004).

El Parque Nacional Benito Juárez con una extensión de 27,000 ha y ubicado en la Sierra Juárez (también conocida como Sierra Norte) es la única área natural protegida que incluye a este tipo de vegetación. En este parque predominan los bosques de pino-encino y el de *Abies* sp. incluyendo también áreas pequeñas de bosque mesófilo de montaña y selva baja caducifolia en altitudes menores (Challenger, 1998) aunque en la

parte meridional de esta sierra, donde colinda con los valles centrales se ha reportado vegetación de cañada, riparia y secundaria (Saynes, 1989).

Una parte del Parque Nacional Benito Juárez pertenece al municipio de Santa Catarina Ixtepeji, este municipio tiene una superficie de 21,058-21,090 ha de las cuales 18,932 cuentan con un programa de manejo forestal y 1981 se encuentran en la categoría de área de conservación, protección o reserva comunal (Garnica *et al.*, 2006).

3.5. Estudios de gradientes en México

Sánchez-González y López-Mata (2003) encontraron en un estudio realizado en el cerro Tláloc, ubicado en el Eje Volcánico Transversal, un patrón de paisaje sobre un gradiente altitudinal que consistió en un mosaico de 6 tipos de vegetación sin límites discretos pero distinguibles por la asociación de especies con tolerancias ambientales similares: 1) bosque de pino 2) pastizal alpino 3) bosque de oyamel 4) bosque mixto 5) bosque de encino y 6) encinar arbustivo. Estos autores concluyen que el patrón de distribución está definido principalmente por la altitud a través de los cambios de temperatura y precipitación y que la estructura, composición y distribución de las especies en cada zona depende de las condiciones ambientales del sitio y de la amplitud del intervalo altitudinal que se estudie.

Vázquez y Givnish (1998) encontraron en un bosque tropical situado en Cerro Grande, dentro de la reserva de la biosfera de Manantlán que la riqueza de especies tiende a disminuir con el incremento de la altitud, atribuyéndolo a que las especies herbáceas también disminuyen. Por otra parte, la diversidad de árboles perennes se incrementaba y la de los árboles deciduos disminuía. Encontraron un reemplazamiento horizontal (diversidad beta) más elevado en altitudes bajas concluyendo que estas zonas no solo son más diversas localmente, sino también más heterogéneas.

Lorne (1996) realizó un estudio comparativo de la diversidad beta de las especies a lo largo de un gradiente altitudinal en tres áreas de bosque montañoso tropical localizadas en Ecuador, Costa Rica y México. La zona de estudio en México fue la Sierra Juárez, Oaxaca. Este autor encontró que el reemplazamiento difiere entre los 3 países de acuerdo a su altitud, por ejemplo, Ecuador tiene una diversidad beta mayor en el intervalo altitudinal de 500-2250 m, mientras que en México la mayor diversidad beta se encontró en el intervalo de 2250-2750 m. Este autor concluye que en México y

Ecuador el reemplazamiento no ocurre de manera uniforme con la elevación y, que en el caso específico de México las elevaciones con más alto reemplazamiento de especies correspondían a los límites entre diferentes tipos de bosque que marcaban la transición de bosque de pino-encino a bosque mesófilo de montaña.

3.6. Estudios florísticos en Oaxaca

Saynes (1989) realizó un estudio florístico y fitogeográfico en la vertiente sur de la Sierra de San Felipe, Oaxaca. Aunque no analizó directamente la distribución de las comunidades a lo largo de un gradiente altitudinal describió 6 tipos de vegetación que se distribuyen en un intervalo altitudinal que va de los 1600 m hasta los 3200 m. Las comunidades descritas fueron: 1) bosque de *Quercus* (1600-2500 m), 2) bosque de *Quercus-Pinus* (2500-2750), 3) bosque de *Pinus* (2750-3200 m) 4) vegetación de cañada (1700-2540 m), 5) vegetación riparia (1600-2400 m) y 6) vegetación secundaria (1700-2000 m). Estas comunidades descritas no se encontraban distribuidas uniformemente a lo largo de un gradiente altitudinal, pues hay algunas cuya distribución se traslapaba.

Los estudios florísticos en Oaxaca consisten en inventarios que no incluyen datos cuantitativos sobre la abundancia de las especies ni sobre su distribución o abordan estos temas de manera muy general, dificultando las comparaciones a escalas espaciales y/o temporales.

En el caso de los bosques de pino-encino que se encuentran ubicados en zonas montañosas, un estudio de la distribución de la vegetación en gradientes altitudinales que además incluya datos cuantitativos de las especies encontradas y del grado de disturbio presente puede proveer de indicios acerca de las asociaciones existentes entre especies y de los sitios donde se lleva a cabo un mayor recambio de las mismas. Esta información resultaría muy útil para mejorar el aprovechamiento y conservación de estos bosques.

IV. MATERIALES Y MÉTODOS

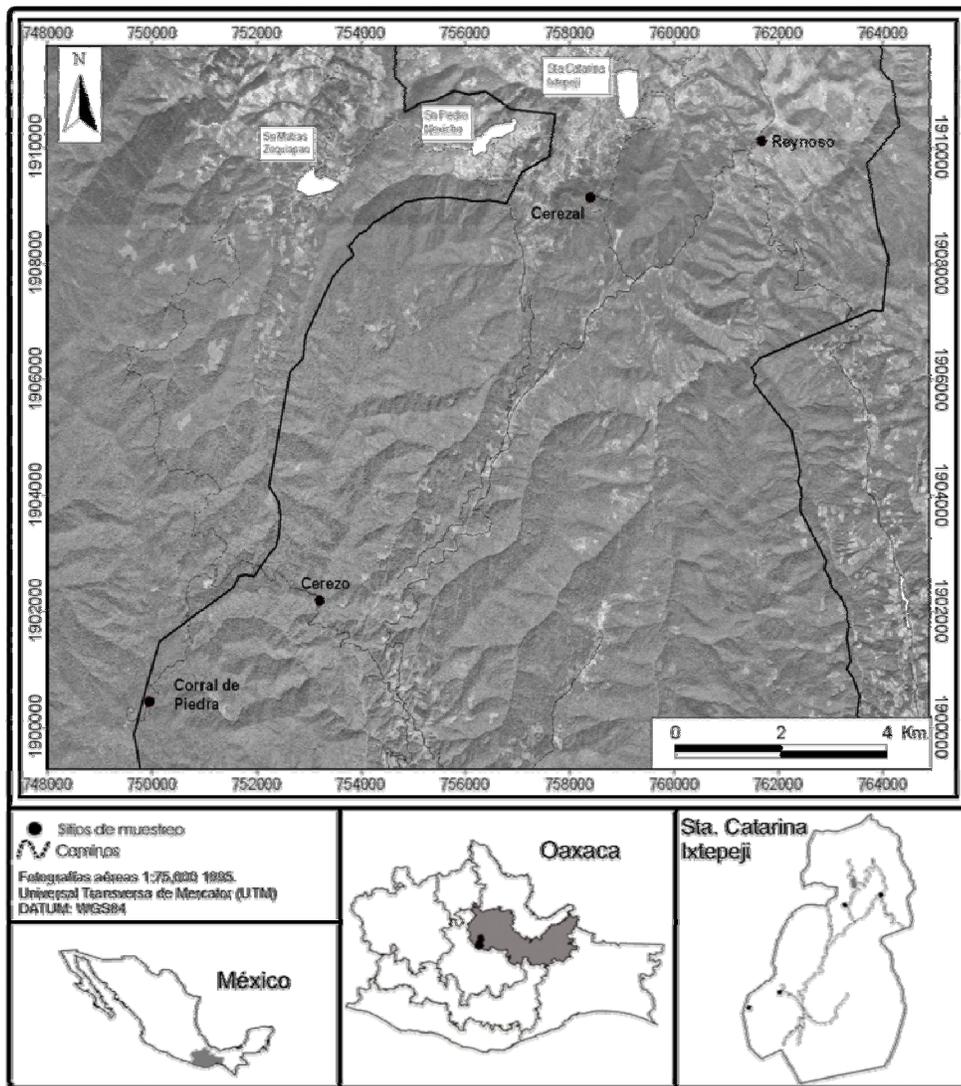


Figura 1. Ubicación de las parcelas de estudio en el Municipio de Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca.

4.1. Área de estudio

El área de estudio se encuentra dentro de los terrenos comunales del municipio de Santa Catarina Ixtepeji (Figura 1), el cual se ubica en el distrito de Ixtlán de Juárez, del Estado de Oaxaca. Este distrito, a nivel nacional se encuentra dentro de la extensión sur de la Sierra Madre Oriental conocida en el estado como Sierra Madre de Oaxaca y a nivel regional en la Sierra Juárez también conocida como Sierra Norte (Ortiz *et al.*, 2004). La ubicación de los sitios de estudio correspondió a las laderas nororientales de

la Sierra Juárez, la cual es una región orográficamente accidentada, tiene un relieve irregular y variable con pendientes entre 5 y 80 % (INEGI, 2000).

Las rocas son metamórficas de origen jurásico y sedimentarias de origen pleistocénico, con pequeñas áreas de rocas ígneas extrusivas cenozoicas (Centeno-García, 2004). El suelo predominante en el distrito de Ixtlán es de tipo Acrisol (98%) el resto son Regosoles o Rendzinas (Alfaro-Sánchez, 2004).

El área de estudio se ubica en la cuenca hidrológica del Papaloapan, subcuenca del río Quiotepec. Las principales corrientes del municipio son los arroyos El Estudiante, Yoriyoco, Yobanelli y Río del Cebollal. Dentro del municipio existen unos manantiales que alimentan los arroyos el Otate y el Estudiante (INEGI, 2000).

El clima es templado subhúmedo (Cb (w1) (w)) con lluvias en verano. De acuerdo a la estación meteorológica más cercana ubicada a los 1900 m de altitud la temperatura promedio es de 17° C y la precipitación media anual es de 834.3mm (INEGI, 2000). Para los sitios de estudio no se cuenta con datos climatológicos ni edafológicos particulares, se tiene registrado un aumento de la humedad conforme a la altitud (Vázquez-Mendoza, 2008; Figura 2), sin embargo, considerando la topografía del lugar es posible que haya variaciones de temperatura y precipitación con el aumento de la altitud, en otros bosques de México se ha encontrado que la temperatura disminuye a una tasa de 0.4°C cada 100 m altitudinales (Vázquez y Givnish, 1998).

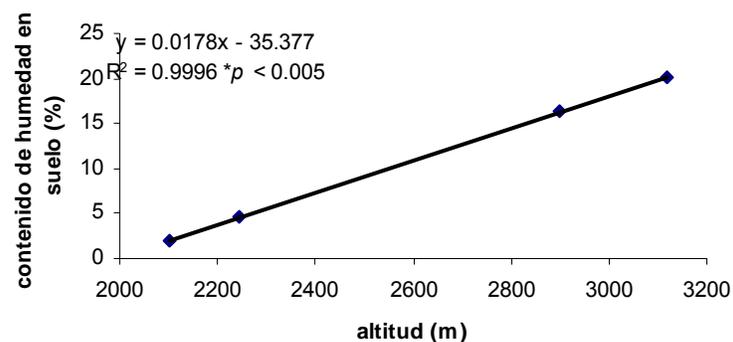


Figura 2. Patrón de humedad de suelo a lo largo de un gradiente altitudinal en Santa Catarina Ixtepeji (Vázquez-Mendoza, 2008)

La vegetación predominante es el bosque de pino-encino y bosque de encino, aunque es posible encontrar zonas de pastizal natural, no se cuenta con estudios florísticos recientes y los que existen son contribuciones sobre su flora (Saynes, 1989; Velasco y Juárez-García, 2003)

Los bosques de Santa Catarina Ixtepeji, al igual que los de las zonas aledañas a este municipio tienen antecedentes de explotación forestal intensa. En 1947 las reformas hechas a la legislación forestal autorizaron el aprovechamiento de los bosques de pino-encino a unidades de explotación forestal y cancelaron los derechos de las comunidades al uso de sus bosques (García, 2000; Garnica *et al.*, 2006). A mediados de la década de 1950 la empresa FAPATUX (Fábrica de Papel Tuxtepec) inició operaciones en la Sierra Norte, se le otorgaron derechos de explotación de 251,825 ha de bosque, lo que ocasionó un grave deterioro en la zona. Estos derechos fueron finalmente cancelados en 1983. A partir de esa fecha, el manejo de los bosques está bajo el régimen de propiedad comunal controlado y administrado por las autoridades de bienes comunales; la comunidad es la que ejerce el aprovechamiento de sus recursos forestales y no se permite el acceso individual y libre al aprovechamiento del mismo (Garnica *et al.*, 2006).

4.2. Establecimiento de parcelas

En el área de estudio, se eligieron cuatro sitios ubicados en las siguientes altitudes: Sitio 1; Reynoso, 2145 m, Sitio 2; El Cerezal, 2200 m, Sitio 3 El Cerezo, 2900 m y Sitio 4; Corral de Piedra, 3120 m (Figura 1) El gradiente estudiado fue de 1000 m de altitud.

Durante los meses de junio a septiembre del 2007 se llevó a cabo un muestreo sistemático de las especies vegetales de acuerdo a la metodología propuesta por Elzinga *et al.* (2001). En cada sitio, para las especies arbóreas se establecieron 10 parcelas circulares de 5.7 m de radio que cubrieron una superficie de 0.1 ha. Para especies arbustivas, las parcelas fueron de 3 m de radio y cubrieron en total 282 m² de superficie muestreada. La superficie de 0.1 ha a sido propuesta por Whittaker (1972) y considerada como estándar para muestreo de árboles, lo que va a permitir que los

resultados puedan ser comparativos con otros estudios. No se encontró referencia alguna acerca del tamaño del área adecuado para muestreo de arbustos.

Las parcelas se trazaron a una distancia de 18 m de separación entre los centros de dos parcelas contiguas. El árbol más cercano al centro se rotuló con una placa metálica que indicaba el número del sitio y de la parcela. Para facilitar el muestreo y la ubicación de las parcelas, éstas se trazaron de forma perpendicular a la pendiente, siguiendo una misma orientación, además de que fueron geo-referenciadas.

4.2.1. Muestreo de las especies arbóreas

Dentro de las parcelas se midió el diámetro a 1.30 m a partir de la base (diámetro a la altura del pecho, DAP), únicamente a los individuos con un DAP mayor o igual a 2.5 cm. Los individuos con diámetro menor a 2.5 cm fueron considerados como plántulas cuando pertenecían a especies arbóreas y de ellos sólo se registró su densidad; en consistencia con estudios similares donde los individuos con DAP de 2.5 cm o menos no son considerados como árboles (Vázquez y Givnish, 1998). Debido a que el área de muestreo presenta una topografía accidentada, el DAP se midió siempre en la parte alta de la pendiente. Si el tronco de algún árbol tocaba los límites de la parcela éste era incluido dentro del muestreo.

En ocasiones se encontraron tallos que se bifurcaban antes de 1.30 m. En este caso se midieron ambas ramas y se consideró la sumatoria de los valores individuales obtenidos; por otra parte, también se encontró que los encinos presentaban clones, estos se midieron y posteriormente se sumaron los diámetros de cada uno considerándose ese resultado como el diámetro total de un solo individuo. También se contaron las plántulas y los árboles muertos en cada sitio para hacer una estimación de la regeneración existente en cada sitio y del tipo de perturbación que afecta al estrato arbóreo (natural o antropogénica).

4.2.2. Muestreo de las especies arbustivas

Se consideró como arbusto a todo aquél individuo leñoso cuya altura fuera inferior a 1.30 m y que presentara tallos que se bifurcaran desde la base. Los arbustos se muestrearon en parcelas de 3 m de diámetro. Especies como *Calliandra grandifolia* y

Eysenhardtia polystachya llegaron a presentar individuos con formas arbustivas y arbórea cada uno de ellos se registro en la forma biológica correspondiente. Se midió la cobertura de los individuos arbustivos. En agregaciones muy compactas de individuos de una sola especie que presentaran traslapes en sus coberturas, como fue el caso de *Calliandra hirsuta*, se midió la cobertura de la agregación total y se consideró cada agregación como un solo individuo genético.

4.3. Colecta e identificación de especies

En la medida de lo posible se identificó a las especies durante las salidas de campo, además se realizaron colectas y se tomaron fotografías. Los ejemplares colectados fueron prensados, secados, fumigados y montados. Se identificaron mediante el uso de claves taxonómicas (McVaugh, 1974; Rzedowski, 1986; Bello y Labat, 1987; Smith, 2004 y Keller, 2004) y su cotejo con ejemplares del herbario y consulta con especialistas. Los ejemplares de respaldo fueron depositados en la colección del herbario del CIIDIR Oaxaca (OAX).

4.4. Análisis de la Estructura

La estructura de la vegetación se analizó con base en los valores relativos de área basal (para árboles), cobertura (para arbustos), densidad y frecuencia. Los valores relativos fueron combinados en el valor de importancia relativa, VIR, el cual es ampliamente utilizado ya que revela la importancia ecológica de cada especie en cada muestra mejor que sus componentes por separado (Mateucci y Colma, 1982).

$VIR = (\text{área basal relativa} + \text{frecuencia relativa} + \text{densidad relativa})/3$, donde el área basal AB fue calculada como $AB = \pi * (D/2)^2$; $\pi = 3.1416$ y D es el valor del diámetro del tronco de los árboles a la altura del pecho (1.30 m). En los arbustos se reemplazó el área basal por la cobertura la cual se definió como $C = \pi (1/4 (d_1+d_2))^2$ siendo d_1 y d_2 los dos valores de los diámetros de la cobertura. La densidad se calculó como el número de individuos presentes en cada sitio y posteriormente, los valores obtenidos se extrapolaron a una hectárea, la frecuencia se calculó como el número de las parcelas circulares (n =10) presentes en cada sitio en las que apareció una determinada especie.

4.5. Condición de superficie de suelo

De manera similar a la estimación de cobertura en la parte aérea de la vegetación, que estima la proporción cubierta por vegetación cuando ésta es observada de abajo hacia arriba, la condición de superficie del suelo estima el porcentaje de suelo cubierto por vegetación, mantillo, heces, rocas y suelo desnudo. En cada sitio se trazaron 10 líneas de 20 m cuyo centro se hizo coincidir con el centro de cada parcela, cubriendo en total 200 m por sitio. Los transectos se ubicaron de forma perpendicular a la orientación de las parcelas para evitar su traslape. En cada línea se midió la longitud ocupada por heces fecales, mantillo (materia vegetal muerta), cobertura vegetal a nivel del suelo (gramíneas, plantas rasantes, musgos, troncos de árboles, arbustos y plántulas vivos), rocas y suelo desnudo, los resultados se expresaron en porcentajes y posteriormente en proporciones para realizar los análisis estadísticos. Estos datos permitieron comparar el grado de perturbación entre sitios y brindaron una estimación de la carga animal presente en estos lugares.

4.6. Estimación de la cobertura vegetal total por sitio

Para estimar la cobertura vegetal total por sitio se emplearon fotografías hemisféricas de cada una de las 10 parcelas presentes en cada sitio. Las fotografías se obtuvieron por medio de una cámara digital Nikon D40 y una lente hemisférica de 180°. La cámara se colocó horizontalmente nivelándose con una burbuja sobre un tripié de aproximadamente 60 cm de altura y su parte superior se orientó hacia al norte. Las fotografías se tomaron durante la época de lluvias cuando todos los árboles presentan hojas, en el mes de octubre entre las 11 y 15 horas de la tarde, horario en el que hay una mayor cantidad de luz disponible que es necesario para garantizar una buena imagen.

Las imágenes fueron analizadas mediante el programa *Gap Ligth Analyzer* (Frazer *et al.*, 1999). Este programa obtiene una estimación de la cobertura del dosel. Se usó una resolución de 90 regiones azimutales y 45 regiones zenit que son los valores máximos permitidos por el programa lo que hace que el análisis de la imagen sea lo más fino posible. El plano de color utilizado fue el azul y el umbral de color fue de

126. Las medias y varianzas de cobertura entre sitios se compararon con la prueba no paramétrica de de Kruskal-Wallis y de Levene, respectivamente.

4.7. Curvas y modelos de acumulación de especies

Se utilizó el programa *EstimateS* (Colwell y Coddington, 1996) para determinar la curva de acumulación de especies por sitio y por forma de vida (especies arbustivas y. arbóreas). La información de cada parcela se aleatorizó 50 veces. Posteriormente, estos valores se ingresaron al programa *Statistica* y se utilizó el Modelo de Dependencia Lineal para estimar si se requería de un mayor esfuerzo de colecta. Este modelo es el recomendado para taxones que se encuentran bien identificados (Moreno, 2001).

4.8. Análisis de Diversidad

4.8.1. Diversidad alfa

La diversidad de especies se estimó con el programa *EstimateS* (Colwell ,1996). Se usó el índice de Shannon-Weiner (H'): $H' = -\sum p_i (\ln p_i)$, donde p_i es la densidad de las especies en cada sitio de muestreo (Moreno, 1994); y el índice α de Fisher (S); $S = \alpha \text{ LOG}_{10} (1+(N/\alpha))$ donde S es el número de especies total registradas en la muestra, N es el número de individuos en la muestra y α es una constante involucrada en la distribución de series geométricas. El índice de Fisher es considerado poco sensible al tamaño de muestra lo que permite que los resultados de diversidad alfa de un sitio puedan ser comparados con otro cuando sólo se conoce el número de especies y el número de individuos (Moreno, 2001).

4.8.2. Equitatividad

Para calcular la equitatividad se uso el índice de Pielou donde $J = H'/H_{\max} = H'/\ln S$ donde H' es la diversidad observada de la comunidad y H_{\max} es la diversidad máxima potencial, la cual se estima a través del logaritmo natural del número de especies. Este índice mide la proporción de la diversidad observada con relación a la máxima

diversidad esperada. Su valor varía entre 0 a 1, de forma que 1 corresponde a situaciones donde todas las especies son igualmente abundantes y 0 a situaciones donde la abundancia entre especies es muy variable (Moreno, 2001).

4.8.3. Índice de complementariedad

Las diferencias en composición entre pares de sitios para especies arbóreas y arbustivas por separado índice de complementariedad, el cual está basado en datos de incidencia: $C = ((S_j + S_k) - 2V_{jk}) / (S_j + S_k - V_{jk}) * 100$ donde S_j y S_k es el número de especies en los sitios j y k respectivamente y V_{jk} es el número de especies compartidas en los 2 sitios. La complementariedad varía entre 0 % cuando los 2 sitios son idénticos en cuanto a composición de especies a 100% cuando los dos sitios no comparten especies (Colwell y Coddington, 1994).

4.8.4. Partición aditiva de la diversidad total (gamma) de especies

La diversidad gamma estimada en el muestreo se dividió en sus componentes alfa y beta siguiendo el modelo aditivo de Veech y Crist (2007), a fin de estimar la contribución de cada uno de estos componentes en la diversidad total. Para ello se estimó el porcentaje de riqueza y diversidad de especies explicado por la diversidad alfa y beta para arbustos y árboles con base en la matriz de abundancias del total de especies encontradas en cada forma de vida con el programa *Partition* de Veech y Crist (2007). Se utilizó sólo un nivel de análisis, con un diseño de muestras balanceado y un método de aleatorización basado en los individuos.

V. RESULTADOS

5.1 Curvas y modelos de acumulación de especies

En cada uno de los muestreos realizados en las cuatro localidades el número de especies registradas coincide con el valor de la asíntota predicha por el modelo de dependencia lineal (Figuras 13 y 14).

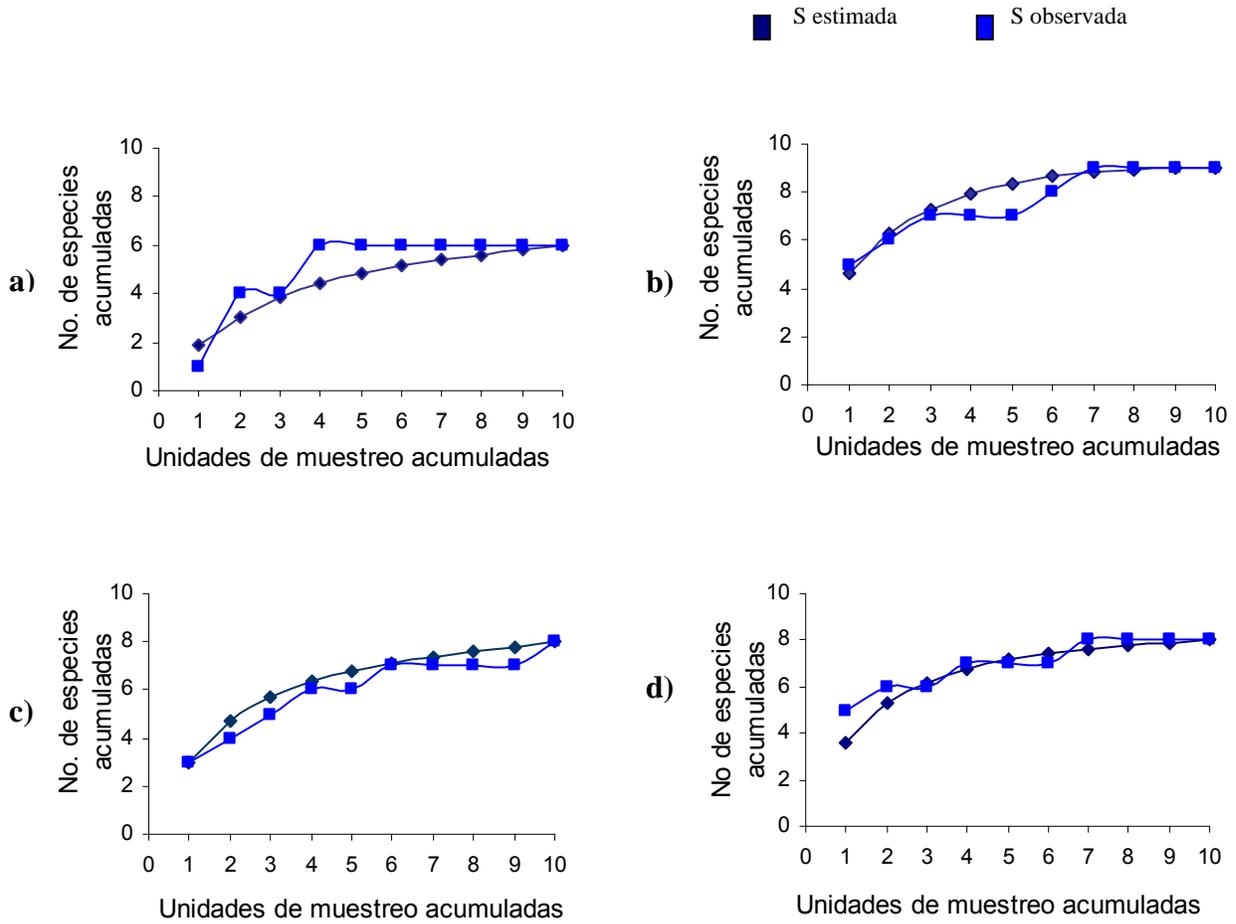


Figura 3. Curva de acumulación de especies arbóreas observadas y estimadas con el modelo de dependencia lineal para los sitios: a) Reynoso; b) El Cerezal, c) El Cerezo y d) Corral de Piedra ubicados en Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca.

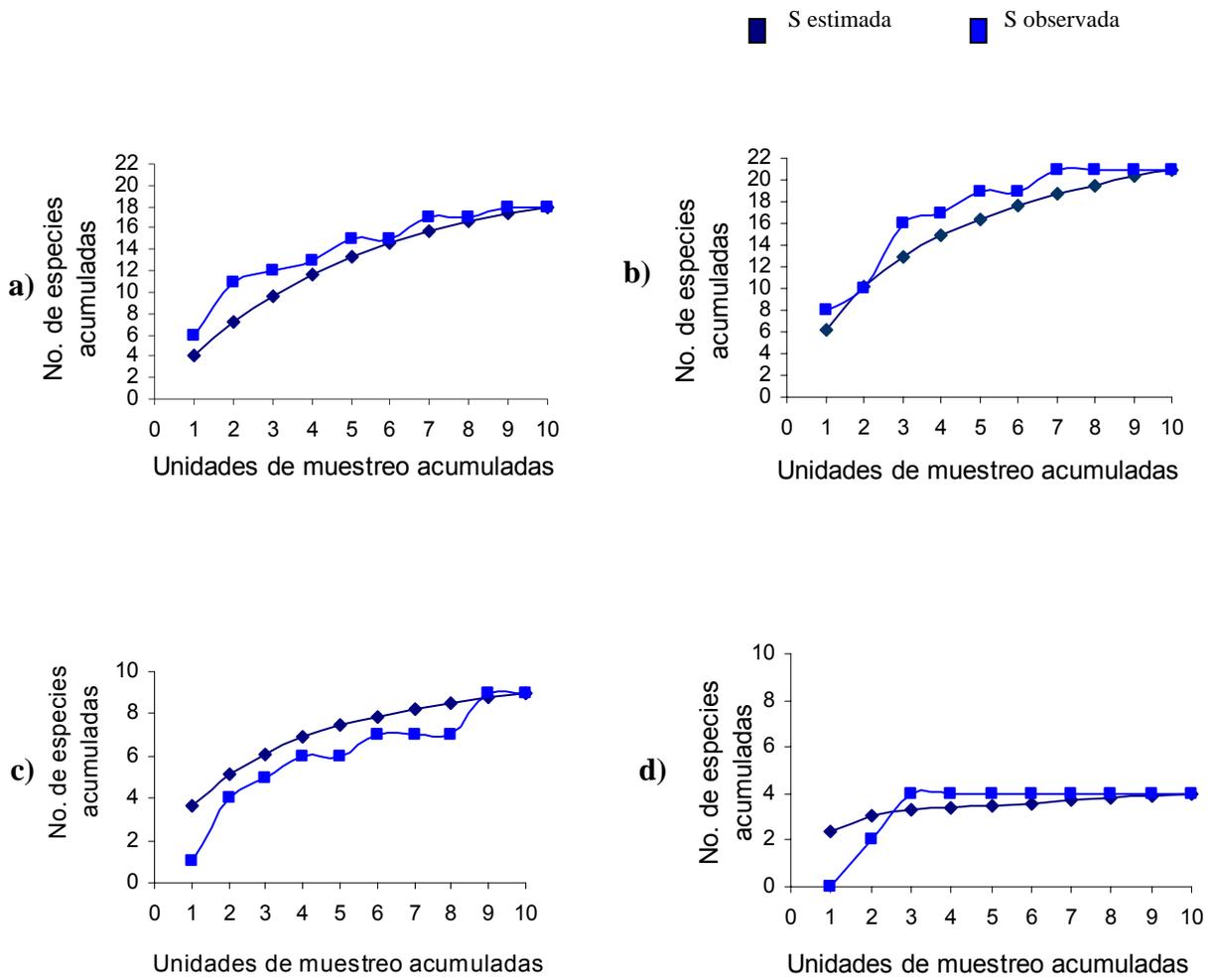


Figura 4. Curva de acumulación de especies arbustivas observadas y estimadas con el modelo de dependencia lineal para los sitios a) Reynoso; b) El Cerezal, c) El Cerezo y d) Corral de Piedra ubicados en Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca.

5.2. Composición Florística

En toda el área muestreada, se registraron 60 especies; 25 arbóreas y 42 arbustivas pertenecientes a 35 géneros y 19 familias (Cuadro 1). Las familias con mayor diversidad de especies fueron Fagaceae (13 especies) Asteraceae (12), Fabaceae (7) Ericaceae (6) y Pinaceae (5). Se encontraron 13 familias representadas únicamente por una especie, tres de éstas especies fueron arbóreas.

Cuadro 1. Especies y sus densidades absolutas (0.1ha) encontradas en 4 sitios en altitudes diferentes del bosque templado de Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca. FV= Forma de vida: A, árbol; S, arbusto.

FV	Especie	Reynoso (2145 m)	Cerezal (2200 m)	El Cerezo (2900 m)	Corral de Piedra (3120 m)	Total
AGAVACEAE						
S	<i>Agave potatorum</i> Zucc.	3	-	-	-	3
ASTERACEAE						
S	<i>Baccharis heterophylla</i> Kunth	-	25	-	-	25
S	<i>Calea ternifolia</i> Kunth	202	-	-	-	202
S	<i>Eupatorium collinum</i> DC.	-	18	-	-	18
S	<i>Eupatorium mairetianum</i> DC.	-	-	64	-	64
S	<i>Pipthotrix</i> sp.	-	18	-	-	18
S	<i>Piqueria trinervia</i> Cav.	-	-	3	103	106
S	<i>Senecio oaxacanus</i> Hemsl.	-	14	103	85	202
S	<i>Senecio barba-johannis</i> DC.	-	3	39	-	42
S	<i>Stevia nepetifolia</i> Kunth.	53	-	-	-	53
S	<i>Tagetes lucida</i> Cav.	-	3	-	-	3
S	<i>Gnaphalium</i> sp.	53	-	-	-	53
S	<i>Verbesina virgata</i> Cav.	-	78	-	-	78
CACTACEAE						
S	<i>Opuntia guatemalensis</i> Briton & Rose	3	18	-	-	21
S	<i>Ferocactus recurvus</i> (Mill.) Borg	3	-	-	-	3
CORNACEAE						
S	<i>Cornus disciflora</i> DC.	-	14	-	-	14
ERICACEAE						
A	<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth	-	3	4	-	7
S	<i>Arctostaphylos arbutoides</i> (Lindl.) Helms.	-	-	53	-	53
S	<i>Arctostaphylos arguta</i> (Zucc.) DC.	-	-	14	-	14
S	<i>Arctostaphylos konzattii</i> Fernald	-	113	-	-	113
S	<i>Arctostaphylos pungens</i> Kunth	28	-	-	-	28
S	<i>Gaultheria hirsuta</i> M. Martens. & Galeotti	-	-	109	-	109
EUPHORBIACEAE						
A	<i>Alchornea</i> sp.	-	-	1	-	1
FABACEAE						
S	<i>Acacia pennatula</i> (Schltdl. & Cham.) Benth.	21	-	-	-	21
S	<i>Calliandra hirsuta</i> (G. Don.) Benth.	-	202	-	-	202
A	<i>Calliandra grandifolia</i> (L. Her.) Benth.	-	6	-	-	6
S	<i>Calliandra grandifolia</i> (L. Her.) Benth.	-	14	-	-	14
S	<i>Desmodium konzattii</i> Greenm.	-	21	-	-	21
A	<i>Eysenhardtia polystachya</i> (Ort.) Sarg	4	-	-	-	4
S	<i>Eysenhardtia polystachya</i> (Ort.) Sarg	18	35	-	-	53
A	<i>Leucaena diversifolia</i> (Schltdl.) Benth.	1	-	-	-	1
S	<i>Leucaena diversifolia</i> (Schltdl.) Benth.	7	-	-	-	7
S	Fabaceae 1	3	-	-	-	3
FAGACEAE						
A	* <i>Quercus castanea</i> Neé	7	37	-	-	44
A	<i>Quercus konzattii</i> Trel.	-	3	-	-	3
A	* <i>Quercus crassifolia</i> Humb. & Bonpl.	-	16	11	21	48

A	** <i>Quercus glabrescens</i> Benth.	-	-	-	4	4
A	<i>Quercus glaucooides</i> M. Martens & Galeotti	17	-	-	-	17
S	<i>Quercus glaucooides</i> M. Martens & Galeotti	10	-	-	-	-
A	** <i>Quercus obtusata</i> Bonpl.	8	71	-	-	79
A	<i>Quercus aff. obtusata</i>	-	24	-	-	24
A	* <i>Quercus laurina</i> Bonpl.	-	-	-	5	5
A	<i>Quercus liebmanii</i> Oerst.	-	4	-	-	4
A	<i>Quercus aff. laurina</i>	-	-	24	-	24
A	** <i>Quercus rugosa</i> Née	-	-	3	-	3
S	** <i>Quercus rugosa</i> Née	-	-	3	-	3
A	* <i>Quercus depressa</i> Humb. & Bonpl.	-	-	1	1	2
A	<i>Quercus</i> sp	-	-	-	3	3
LAURACEAE						
S	<i>Litsea glaucescens</i> Kunth.	-	-	-	39	39
A	<i>Litsea glaucescens</i> Kunth	-	-	10	-	10
ONAGRACEAE						
S	<i>Fuchsia microphylla</i> Kunth	60	3	-	-	63
PINACEAE						
A	<i>Abies hickelii</i> Flouss & Gausson	-	-	-	5	5
A	<i>Pinus hartwegii</i> Lindl.	-	-	-	6	6
A	<i>Pinus patula</i> Schldtl. & Cham.	-	-	8	-	8
A	<i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl.	-	-	-	31	31
A	<i>Pinus teocote</i> Schldtl. & Cham.	-	4	-	-	4
LABIATAE						
S	<i>Salvia</i> sp.	18	-	-	-	-
LAMIACEAE						
S	<i>Satureja macrostema</i> (Moc. & Sessé. ex Benth.) Briq.	-	-	-	3	3
POLEMONIACEAE						
S	<i>Loeselia mexicana</i> (Lam.) Brand	156	3	-	-	159
ROSACEAE						
A	<i>Amelanchier denticulada</i> (Kunth) K. Koch	1	-	-	-	1
S	<i>Amelanchier denticulada</i> (Kunth) K. Koch	-	3	-	-	3
SAPINDACEAE						
S	<i>Dodonaea viscosa</i> (L.) Jacq.	50	3	-	-	53
SOLANACEAE						
S	<i>Solanum pubigerum</i> Dunal	-	-	3	-	3
RUBIACEAE						
S	<i>Bouvardia ternifolia</i> (Cav.) Schldtl.	3	-	-	-	3
S	Rubiácea 1	-	3	-	-	3
VERBENACEAE						
S	<i>Lantana hirta</i> Graham	53	63	-	-	116
S	Desconocida 1	-	7	-	-	7

*Encinos rojos (Sección Quercus) **Encinos blancos (Sección Lobatae)

La forma de vida más diversa fue la arbustiva. Siete especies presentaron individuos con forma arbórea y arbustiva, ya fuera en sitios diferentes como *Eysenhardtia polystachya*, que se presentó como árbol en Reynoso y como arbusto en El Cerezal o incluso dentro de un mismo sitio, como fue el caso de *Quercus rugosa* (Cerezo) y *Quercus glaucooides* (Reynoso).

La distribución de la riqueza con respecto a la altitud de los tres niveles taxonómicos analizados (familia, género y especie) sigue un patrón unimodal con un pico a los 2200 m (Figura 5) a partir de los cuales la riqueza de los tres niveles taxonómicos disminuye con la altitud. Hubo familias que se restringieron a un solo piso altitudinal; por ejemplo Agavaceae y Labiatae se distribuyeron únicamente en Reynoso;

Cornaceae en El Cerezal; Euphorbiaceae en El Cerezo y Lamiaceae, en Corral de Piedra (Cuadro 1). Las familias con distribución altitudinal más amplia fueron Asteraceae, Fagaceae y Pinaceae que se encontraron en todo el gradiente y la familia Ericaceae que se encontró en los tres primeros puntos altitudinales.

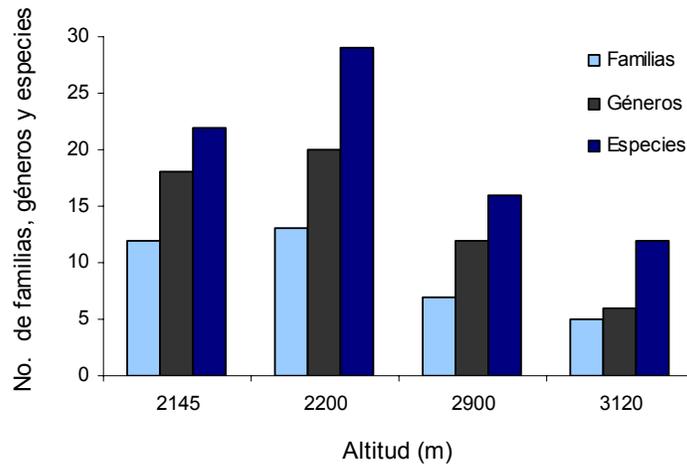


Figura 5. Número de familias géneros y especies encontrados en un gradiente altitudinal en Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca.

Las siete familias de especies arbóreas presentaron dos géneros como máximo. Las Fagáceas (13 especies) seguida de las Pináceas (5) y las Fabáceas (3) fueron las familias con mayor número de especies arbóreas. Las especies más abundantes fueron de los géneros *Quercus* y *Pinus*, las cuales coexisten con otras presentes en menor densidad como *Clethra* sp, *Abies hickelii*, *Arbutus xalapensis*, *Calliandra grandifolia* y *Litsea glaucescens*, características también de los bosques templados (Rzedowski, 1994; Challenger, 1998).

En arbustos, las familias que contribuyeron con un mayor número de géneros fueron Asteraceae (12), Fabaceae (7) y Ericaceae (5). El género *Quercus* fue el único que se distribuyó en todo el gradiente.

Los géneros exclusivos para Reynoso (2145 m) fueron *Calea*, *Stevia*, *Salvia*, *Gnaphalium* y *Acacia* que se presentaron en forma arbustiva, y suculentas de los géneros *Agave* y *Ferocactus*; para El Cerezal fueron *Pipthotrix*, *Tagetes*, *Verbesina*,

Cornus, *Calliandra* y *Desmodium*; para El Cerezo fueron *Alchornea* y *Solanum* y para Corral de Piedra fueron *Satureja* (arbusto) y *Abies* (árbol). Todos los géneros anteriores excepto *Calliandra* estuvieron representados por una sola especie.

El género *Quercus* se distribuyó en todo el gradiente altitudinal. En arbustos, *Senecio* y *Arctostaphylos* fueron los géneros con distribución más amplia al estar presentes en 3 de los 4 sitios estudiados. No se encontró ninguna especie arbórea o arbustiva que se distribuyera en todo el gradiente (Cuadro 1). Las especies arbóreas y arbustivas con el VIR más alto fueron diferentes en cada sitio (Cuadro 2 y 3).

Del listado de especies encontradas *Abies hickelii* se encuentra dentro de la Norma Oficial Mexicana (NOM-059-ECOL-2001) como especie en peligro de extinción. De hecho, *Abies hickelii* es una especie endémica. Por otra parte, de acuerdo con la lista roja de I.U.C.N. (*Internacional Union for Conservation of Nature*, 2008) *Pinus patula*, *P. teocote*, *P. pseudostrobus* *Quercus depressa* y *Arbutus xalapensis* son consideradas como especies bajo riesgo. *Cornus disciflora* y *Abies hickelii* están en la categoría de vulnerables; lo que significa que para algunas de sus poblaciones existe un riesgo de extinción en la vida silvestre.

Con base en las densidades registradas de especies arbóreas (Cuadro 2) y de acuerdo con la clasificación de Rzedowski (1994) se identificaron 3 tipos de vegetación: encinar arbustivo en Reynoso (74% encinos, 26 % otras especies) con *Quercus glaucooides*, *Q. obtusata* y *Q. castanea* como especies dominantes; bosque de encino en El Cerezal (2200 m) con *Q. obtusata* como especie dominante y en El Cerezo (2900 m) con *Quercus* aff. *laurina* como especie dominante y finalmente bosque de pino-encino con asociación de *P. pseudostrobus* y *Q. crassifolia* (58% y 41.9%) en Corral de Piedra.

Cuadro 2. Atributos estructurales de la vegetación arbórea en cuatro sitios de 0.1 ha de Santa Catarina Ixtepeji. D= Densidad, DR=Densidad relativa; F=Frecuencia, FR=Frecuencia relativa; AB=Área basal (m²), ABR=Área basal relativa y VIR= Valor de Importancia Relativa.

ESPECIE	Reynoso 2145 m							El Cerezal 2200 m							El Cerezo 2900 m							Corral de Piedra 3120 m						
	D	DR	F	FR	AB	ABR	VIR	D	DR	F	FR	AB	ABR	VIR	D	DR	F	FR	AB	ABR	VIR	D	DR	F	FR	AB	ABR	VIR
<i>Quercus glaucooides</i>	17	0.44	7	0.7	0.26	0.58	0.5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Quercus castanea</i>	7	0.18	3	0.3	0.12	0.26	0.2	37	0.21	3	0.3	0.79	0.22	0.47	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Quercus obtusata</i>	8	0.21	4	0.4	0.052	0.11	0.2	71	0.41	4	0.4	1.38	0.38	0.59	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Quercus crassifolia</i>	-	-	-	-	-	-	-	16	0.093	5	0.5	0.16	0.045	0.21	11	0.18	6	0.6	2.11	0.350	0.38	21	0.25	8	0.8	1.49	0.25	0.43
<i>Quercus aff obtusata</i>	-	-	-	-	-	-	-	24	0.139	6	0.61	0.52	0.147	0.29	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Quercus conzattii</i>	-	-	-	-	-	-	-	3	0.017	2	0.2	0.27	0.075	0.09	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Quercus liebmanii</i>	-	-	-	-	-	-	-	4	0.023	4	0.4	0.09	0.027	0.15	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Quercus laurina</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	0.061	4	0.4	0.233	0.039	0.1	
<i>Quercus aff laurina</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	23	0.37	7	0.7	2.62	0.418	0.51	-	-	-	-	-	-	
<i>Quercus rugosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	0.049	3	0.3	0.58	0.096	0.15	-	-	-	-	-	-	
<i>Quercus depressa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.016	1	0.1	0.082	0.137	0.04	2	0.012	1	0.1	0.037	0.006	0.07
<i>Quercus glabrescens</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	0.049	5	0.5	0.269	0.045	0.1	
<i>Quercus sp</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	0.037	4	0.4	0.039	0.039	0.1	
<i>Amelanchier denticulata</i>	1	0.026	1	0.1	0.001	0.003	.04	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Eysenhardtia polystachya</i>	4	0.105	3	0.3	0.009	.0196	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Leucaena diversifolia</i>	1	0.026	1	0.1	0.004	0.009	0.04	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Calliandra grandifolia</i>	-	-	-	-	-	-	-	6	0.034	3	0.3	0.008	0.024	0.11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Arbutus xalapensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	3	0.017	3	0.3	0.11	0.032	0.11	4	0.06	3	0.3	0.177	0.029	0.13	-	-	-	-	-	-	
<i>Pinus hartwegii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11	0.135	6	0.6	1.435	0.240	0.3	
<i>Pinus teocote</i>	-	-	-	-	-	-	-	8	0.046	4	0.4	0.22	.062	0.16	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Pinus patula</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8	0.131	4	0.4	0.029	0.004	0.17	-	-	-	-	-	-	
<i>Pinus pseudostrobus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	31	0.382	8	0.8	1.86	0.312	0.49	
<i>Abies hickelii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	0.061	2	0.2	0.39	0.066	0.1	
<i>Litsea glaucescens</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	0.163	5	0.5	0.041	0.006	0.1	-	-	-	-	-	-	
<i>Alchornea sp</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.016	1	0.1	0.008	0.0013	0.03	-	-	-	-	-	-	

Cuadro 3. Atributos estructurales de la vegetación arbustiva en cuatro sitios de 0.1 ha de Santa Catarina Ixtepeji. Se muestran sólo las primeras 5 especies con los valores mayores de importancia relativa (VIR) para cada una de las parcelas. D=Densidad; DR=Densidad relativa; F=Frecuencia; FR=Frecuencia relativa; AB=Área basal (m²) y ABR=Área basal relativa.

ESPECIE	Reynoso 2145 m							El Cerezal 2200 m					El Cerezo 2900 m					Corral de Piedra 3120 m										
	D	DR	F	FR	AB	ABR	VIR	D	DR	F	FR	AB	ABR	VIR	D	DR	F	FR	AB	ABR	VIR	D	DR	F	FR	AB	ABR	VIR
<i>Quercus glaucooides</i>	42	0.05	5	0.5	139	0.651	0.40	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Calea ternifolia</i>	202	0.25	5	0.5	4.7	0.022	0.26	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Loeselia mexicana</i>	156	0.20	3	0.3	5.8	0.027	0.17	3	0.00	1	0.1	0.11	0.0018	0.03	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Dodonaea viscosa</i>	50	0.06	3	0.3	10.6	0.049	0.13	3	0.00	1	0.1	0.047	0.0007	0.03	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Gnaphalium sp</i>	53	0.06	3	0.3	3.5	0.016	0.12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Calliandra hirsuta</i>	-	-	-	-	-	-	-	202	0.29	8	0.8	10.46	0.1740	0.42	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Verbesina virgata</i>	-	-	-	-	-	-	-	22	0.11	7	0.7	2.43	0.0405	0.28	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Arctostaphylos conzattii</i>	-	-	-	-	-	-	-	78	0.16	4	0.4	17.04	0.2834	0.28	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Lantana hirta</i>	-	-	-	-	-	-	-	64	0.09	6	0.6	1.60	0.0266	0.24	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Baccharis heterophylla</i>	-	-	-	-	-	-	-	25	0.03	4	0.4	8.03	0.1336	0.19	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Eupatorium mainteranum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	64	0.07	1	1	18.5	0.299	0.45	-	-	-	-	-	-	
<i>Senecio oaxacanus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	103	0.12	8	0.8	9.89	0.159	0.36	65	0.36	8	0.8	30.76	0.48	0.55
<i>Arctostaphylos arbutoides</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	53	0.06	2	0.2	23.66	0.381	0.21	-	-	-	-	-	-	
<i>Gaultheria hirsuta</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	110	0.13	5	0.5	0.190	0.003	0.21	-	-	-	-	-	-	
<i>Senecio barba-johannis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	39	0.04	4	0.4	0.437	0.007	0.15	-	-	-	-	-	-	
<i>Arctostaphylos arguta</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	14	0.01	3	0.3	3.11	0.050	0.12	-	-	-	-	-	-	
<i>Piqueria trinervia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	29	0.44	8	0.8	20.43	0.32	0.52
<i>Litsea glaucescens</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11	0.16	7	0.7	4.46	0.07	0.31
<i>Satureja macrostema</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.01	1	0.1	7.16	0.11	0.07

5.3. Análisis Estructural

5.3.1. Área basal

El área basal arbórea aumentó con la altitud ($r=0.65$ $p=0.001$) (Figura 6a) pero la cobertura arbustiva disminuyó ($r= -0.3$, $p=0.04$) (Figura 6b). Se encontró una correlación negativa significativa ($r = -0.42$) entre el área basal arbórea y la cobertura arbustiva a lo largo del gradiente ($p=0.006$, Figura 7)

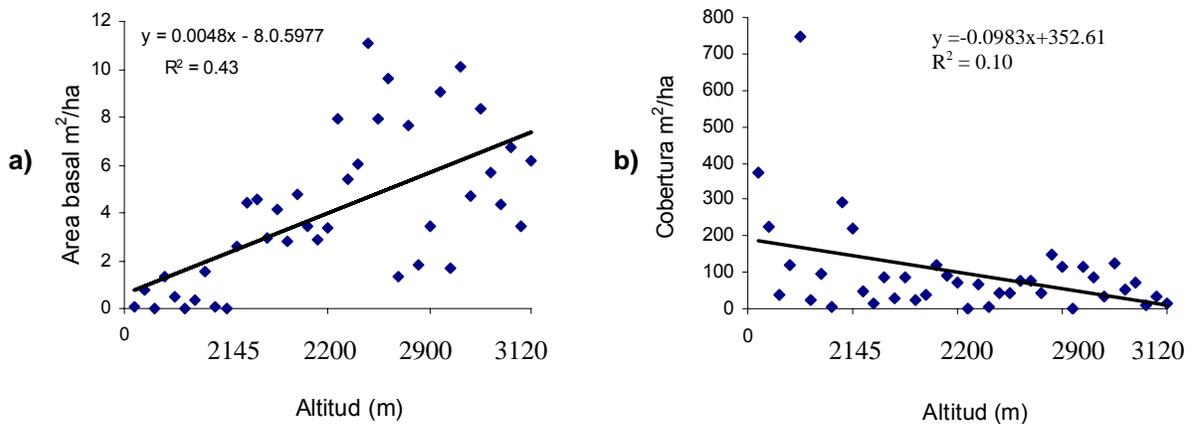


Figura 6. Correlaciones entre: a) área basal arbórea y b) cobertura arbustiva con la altitud en Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca.

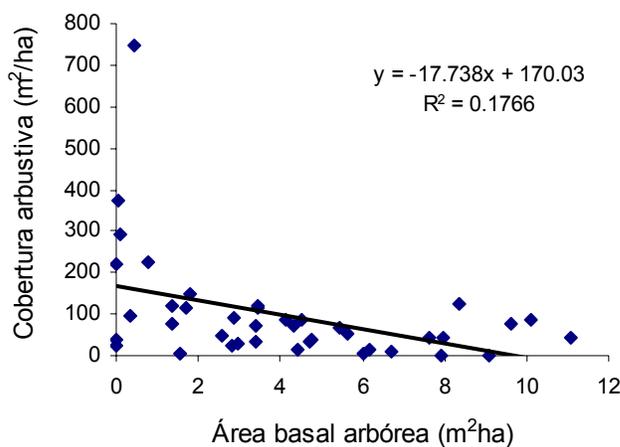


Figura 7. Correlación entre área basal arbórea y la cobertura arbustiva de 4 sitios en Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca

5.3.2. Densidad y distribución de árboles y arbustos.

Las densidades de individuos arbóreos /ha fluctuaron desde 380 en Reynoso (2145 m) hasta 760 en Corral de Piedra (3120 m) (Figura 8a). Cuando los individuos arbóreos se separan por géneros se observa que la densidad de *Quercus* disminuye y la de *Pinus* aumenta conforme al gradiente altitudinal, aunque no se encontró una correlación significativa (Figura 8b). En arbustos, la densidad de individuos/ha fue desde 2750 en Reynoso (2145 m) hasta 650 en Corral de Piedra (3120 m) mostrando una disminución de los mismos conforme se avanzaba en el gradiente altitudinal (Figura 9).

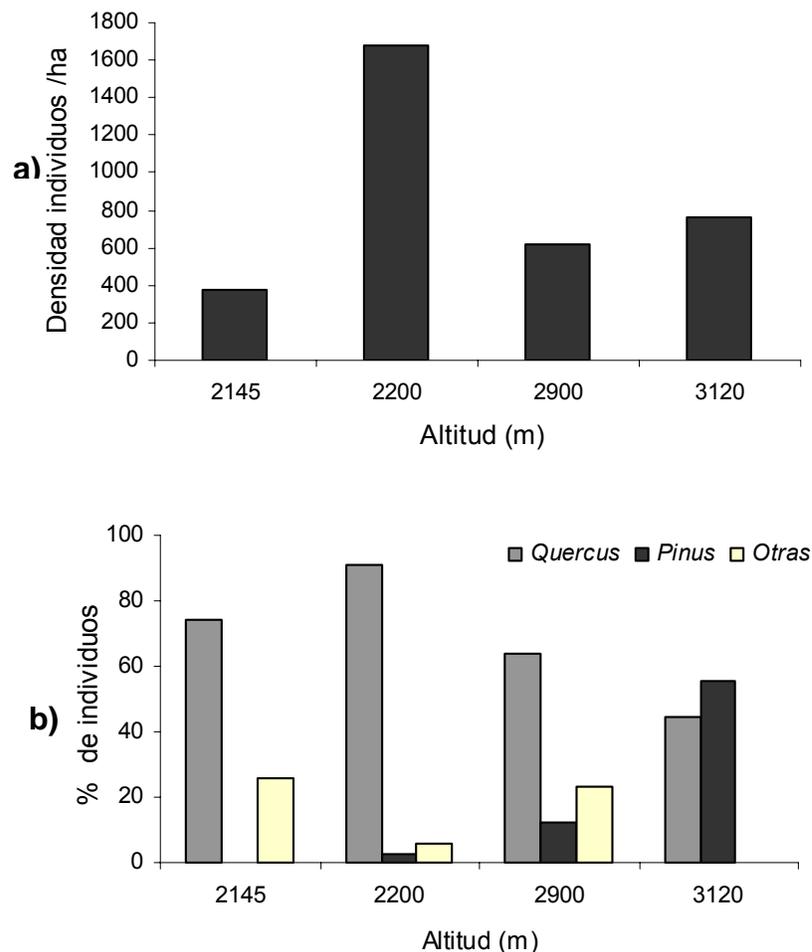


Figura 8. a) Densidad total arbórea; b) Distribución de los individuos arbóreos dentro de los géneros en un gradiente altitudinal en Santa Catarina, Ixtepeji, Oaxaca

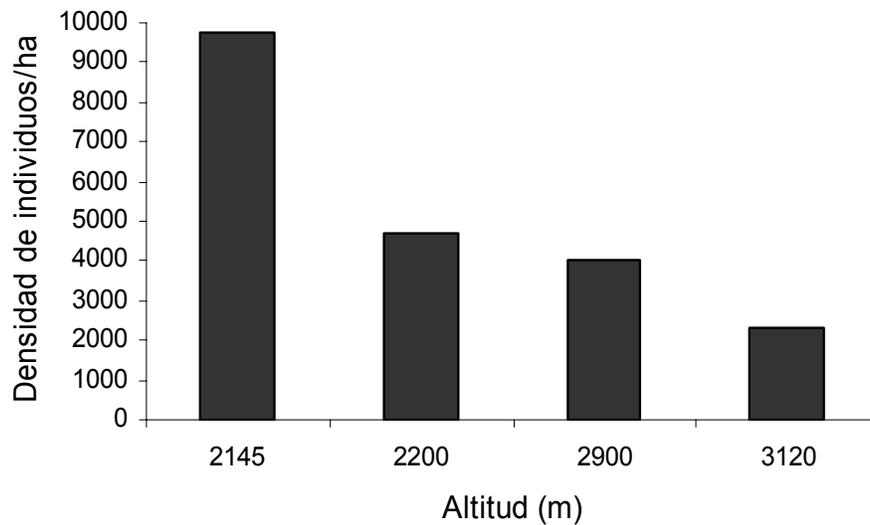


Figura 9. Densidad arbustiva en un gradiente altitudinal en Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca

Las especies arbóreas y arbustivas más abundantes en cada punto altitudinal fueron distintas. En Reynoso *Q. glaucoides*, en El Cerezal *Quercus obtusata*, en El Cerezo *Q. aff. laurina* y en Corral de Piedra *Pinus pseudostrobus* (Cuadro 1). Por otra parte, las especies arbustivas más abundantes fueron: en Reynoso *Calea ternifolia*; en El Cerezal, *Calliandra hirsuta*; en El Cerezo, *Gaultheria hirsuta* y en Corral de Piedra *Piqueria trinervia* (Cuadro 1). Únicamente las especies *Senecio oaxacanus* y *Quercus crassifolia* se distribuyeron en tres de los sitios estudiados.

5.3.3. Plántulas y mortalidad de árboles

Los sitios ubicados en los extremos del gradiente estudiado presentaron los valores más bajos de densidad de plántulas/ha. El Cerezal (2200 m) presentó la mayor mortalidad natural de árboles (Figura 10).

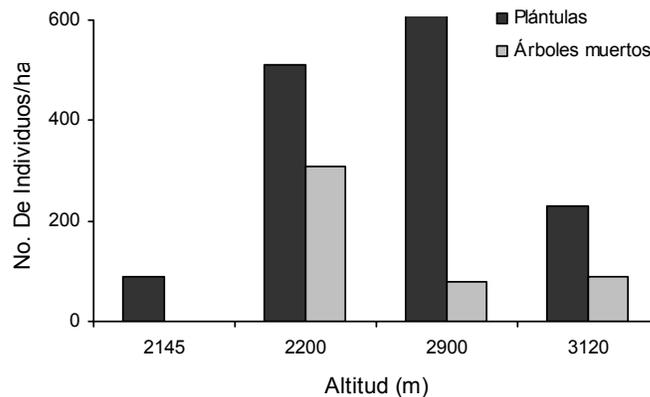


Figura 10. Densidad total de plántulas y de individuos arbóreos muertos en un gradiente altitudinal en Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca.

5.4. Condición de superficie de suelo

En todos los sitios dominó la categoría de mantillo; seguida por la cobertura vegetal a nivel del suelo. En Reynoso, se consideró conveniente separar a la cobertura vegetal a nivel del suelo compuesta por plantas rasantes y musgos de aquella formada por gramíneas, ya que ambas formas de vida responden de manera distinta a la cobertura del dosel. La categoría suelo desnudo, se presentó en los 3 primeros sitios y la de rocas y heces fecales únicamente en Reynoso (Figura 11).

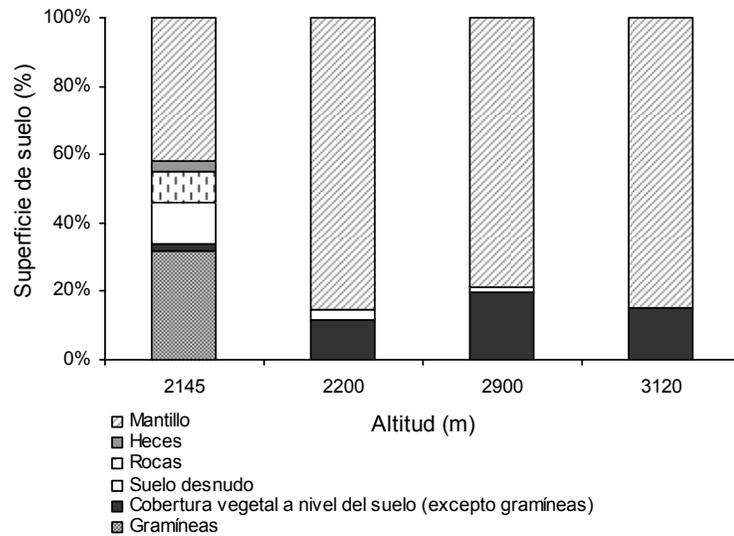


Figura 11. Condición de superficie de suelo de los sitios en Santa Catarina Ixtepeji. Los valores se expresan en porcentajes y corresponden a 200 m lineares por sitio.

5.5. Cobertura Vegetal

Se presentaron diferencias significativas en el valor medio (Prueba de Kruskal Wallis, $H = 13.6$, $p = 0.003$,) y la varianza (Prueba de Levene) de cobertura arbórea de los sitios estudiados. Reynoso fue el sitio que presentó la varianza más alta (Figura 12)

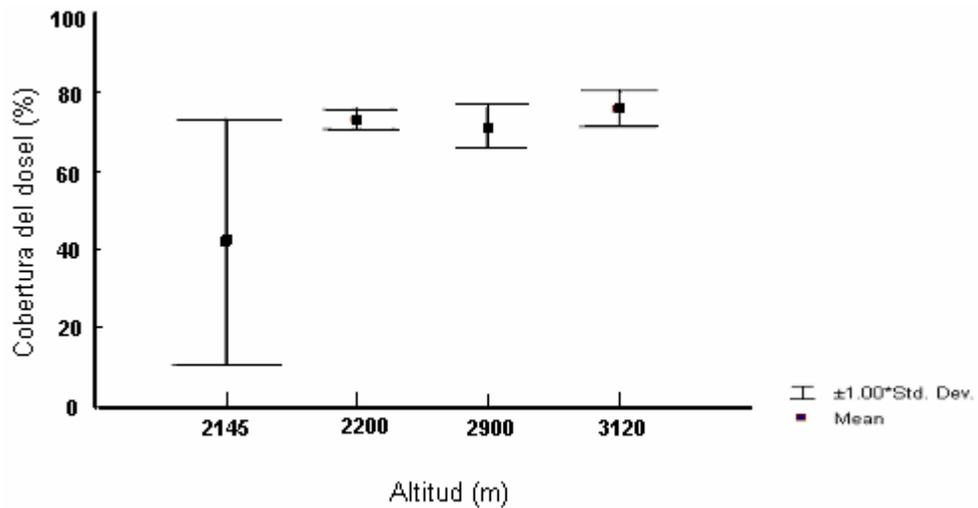


Figura 12. Comparación de la varianza de la cobertura del dosel en un gradiente altitudinal en Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca

Los porcentajes de mantillo y suelo desnudo estuvieron negativamente correlacionados ($r = -0.76$, $p < 0.001$) (Figura 13 a). También lo estuvieron el porcentaje de cobertura de dosel y de suelo desnudo ($r = -0.73$, $p < 0.001$) (Figura 13 b). El porcentaje de cobertura de dosel y mantillo estuvieron positivamente correlacionados ($r = 0.87$, $p < 0.05$) (Figura 13 c).

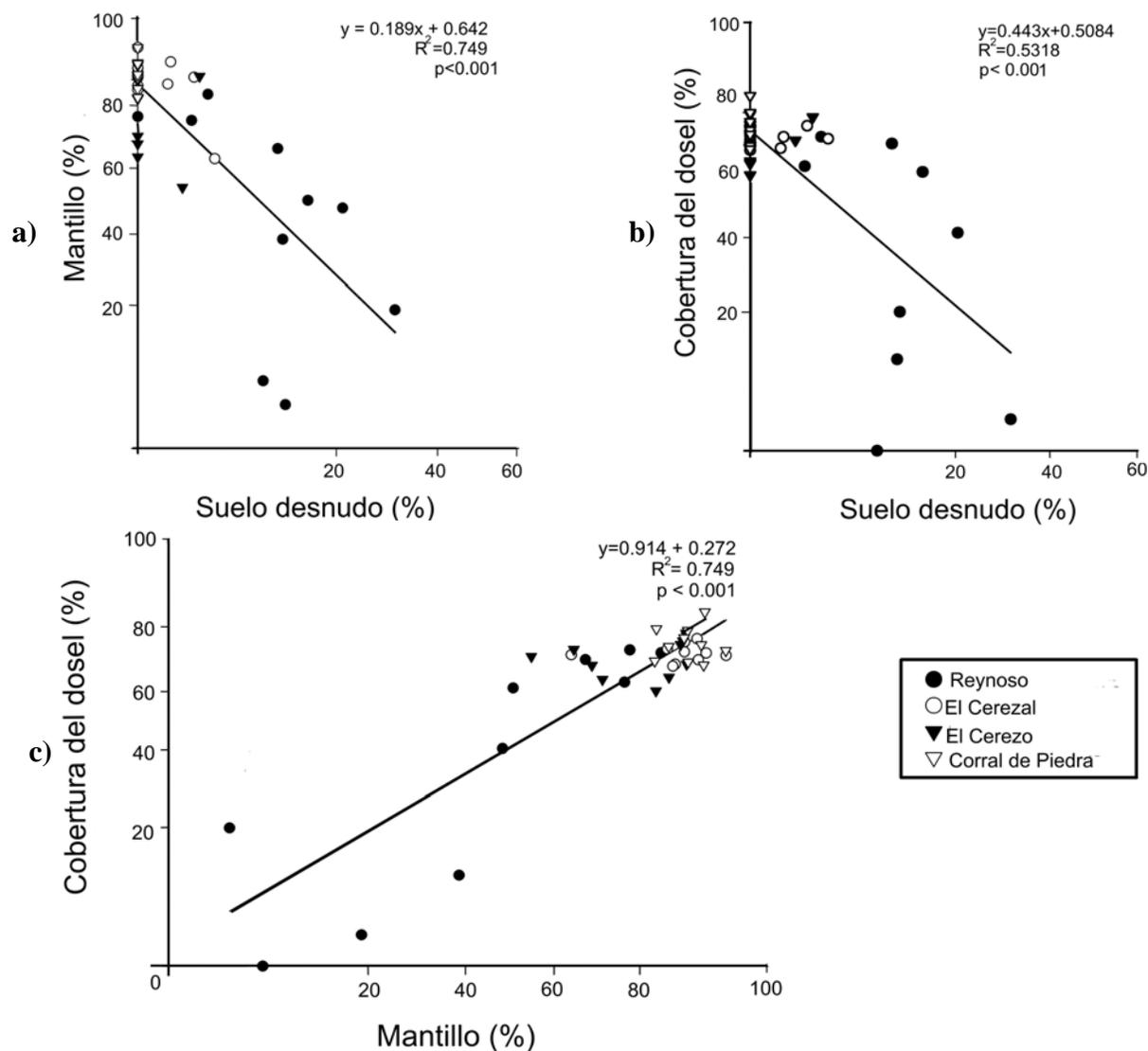


Figura 13. Correlaciones encontradas entre a) mantillo y suelo desnudo; b) cobertura de dosel y suelo desnudo y c) cobertura del dosel y mantillo en las parcelas de Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca. Los valores porcentuales se presentan en una escala retransformada de la función ArcSen \sqrt{x} utilizada para homogeneizar varianzas.

El porcentaje de la cobertura vegetal a nivel del suelo (incluyendo gramíneas) y el de la cobertura del dosel se correlacionaron negativamente ($r = -0.64$ $p < 0.001$) y hubo una correlación positiva entre la cobertura vegetal (incluyendo gramíneas) con el suelo desnudo ($r = 0.46$ y $p = 0.002$) (Figura 14a y 14b).

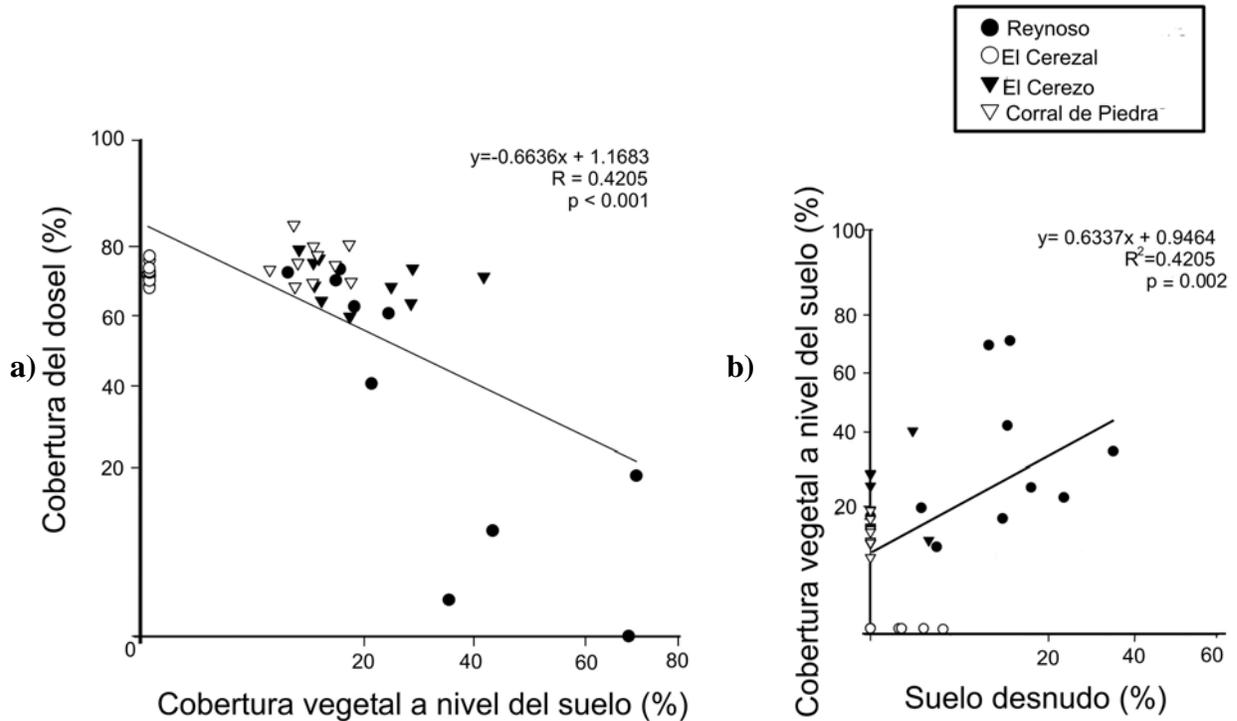


Figura 14. Correlaciones encontradas entre la cobertura vegetal a nivel del suelo y cobertura del dosel (a) y suelo desnudo (b) cuando se incluía a las gramíneas en las parcelas de Santa Catarina, Ixtepeji, Oaxaca. Los valores porcentuales se presentan en una escala retransformada de la función ArcSen \sqrt{x} utilizada para homogeneizar las varianzas

Por otra parte, cuando se excluyó a las gramíneas del análisis, se encontraron las tendencias opuestas. Hubo correlación positiva entre cobertura del dosel y cobertura vegetal a nivel del suelo ($r = 0.33$ y $p = 0.03$) y una correlación negativa entre suelo desnudo y cobertura vegetal a nivel del suelo ($r = 0.33$ y $p < 0.004$) (Figura 15a y 15b).

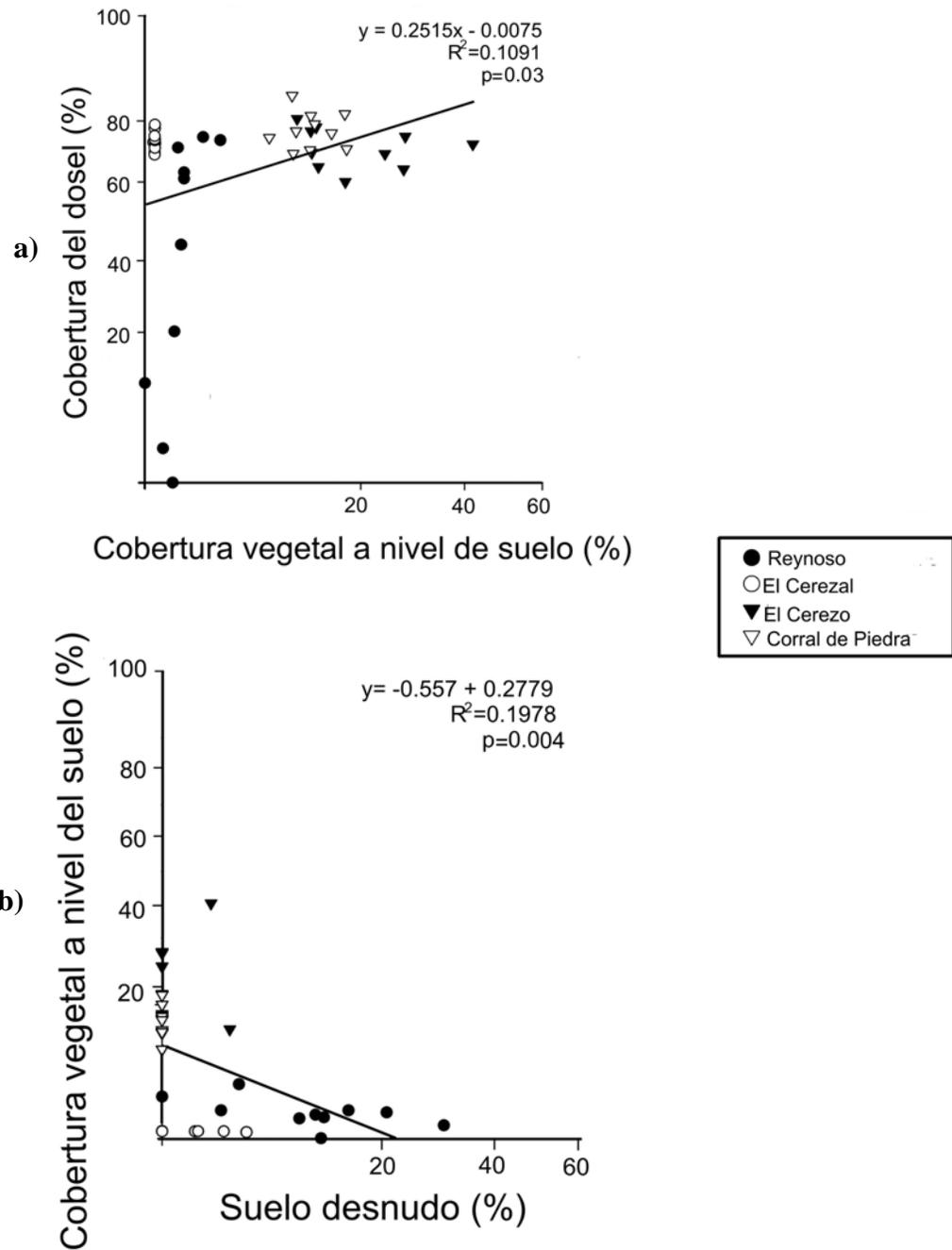


Figura 15. Correlaciones entre la cobertura vegetal a nivel del suelo y cobertura del dosel (a) y Suelo desnudo (b) cuando se excluían a las gramíneas en Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca. Los valores porcentuales se presentan en una escala retransformada de la función ArcSen \sqrt{x} utilizada para homogeneizar las varianzas.

5.6. Diversidad Alfa

La diversidad arbórea no muestra ninguna tendencia con la altitud. De acuerdo a los índices de diversidad utilizados, El Cerezo (2900 m) presentó una mayor diversidad de especies. El valor más alto de equitatividad en especies arbóreas se encontró en Corral de Piedra (Figura 16)

La diversidad arbustiva estimada con el índice de Fisher fue mayor en los dos sitios de menor altitud. El sitio El Cerezal (2200 m) presentó el valor de diversidad más alto (Figura 17). Se encontró una correlación negativa ($r=-0.95$; $p=0.04$) entre diversidad arbustiva y altitud. La mayor equitatividad se encontró en El Cerezo (Figura 15 y 16).

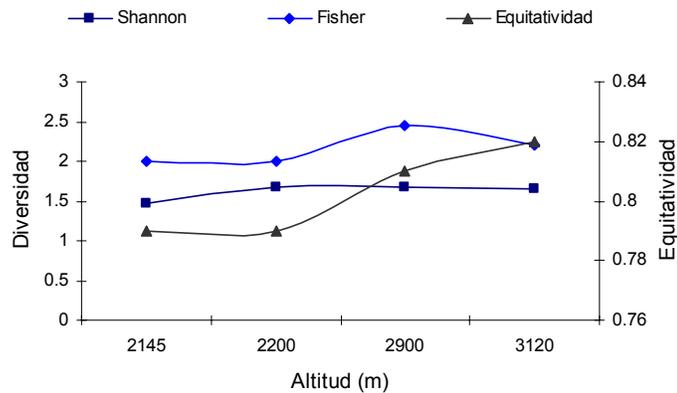


Figura 16. Diversidad alfa y Equitatividad de las especies arbóreas de Santa Catarina Ixtepeji en altitudes diferentes.

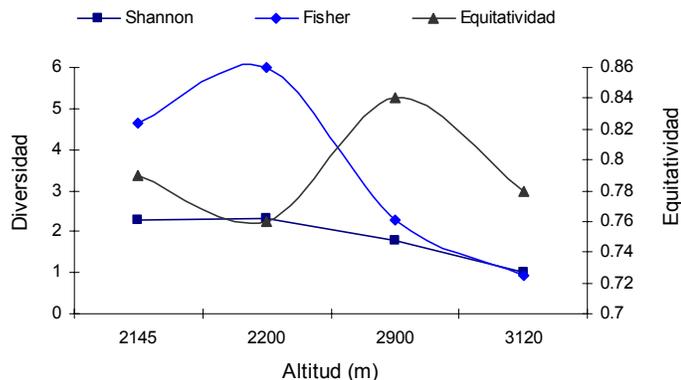


Figura 17. Diversidad alfa y equitatividad de especies arbustivas de Santa Catarina Ixtepeji en altitudes diferentes.

5.7. Índice de Complementariedad

De acuerdo con el Índice de Complementariedad, la diferenciación florística entre sitios fue muy alta tanto para especies arbóreas como arbustivas. Por ejemplo, la composición de ambas formas de vida en Reynoso fue distinta a la de El Cerezo y a la de Corral de Piedra (Índice de complementariedad de 100%, Cuadros 4 y 5). Incluso los sitios con menor diferencia de altitud, Reynoso- El Cerezal y El Cerezo-Corral de Piedra comparten menos del 15 % de las especies, tanto arbóreas como arbustivas (Cuadro 4 y 5).

Cuadro 4. Valores del índice de complementariedad de las especies arbóreas en los sitios de estudio de Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca.

	Reynoso 2145 m	El Cerezal 2200 m	El Cerezo 2900 m
El Cerezal	84	-	-
El Cerezo	100	93	-
Corral de Piedra	100	93	85

Cuadro5. Valores del índice de complementariedad de las especies arbustivas en los sitios de estudio de Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca.

	Reynoso	El Cerezal	El Cerezo
El Cerezal	88	-	-
El Cerezo	100	92	-
Corral de Piedra	100	95	91

5.8. División aditiva de la diversidad

Tanto en especies arbóreas como en especies arbustivas la diversidad beta fue el mayor componente de la diversidad gamma estimada, tanto en términos de riqueza de especies como en términos de diversidad ecológica de Shannon-Weiner. El componente de diversidad alfa observado fue inferior al esperado para ambas categorías y el de diversidad beta fue superior al esperado (Figuras 18 y 19).

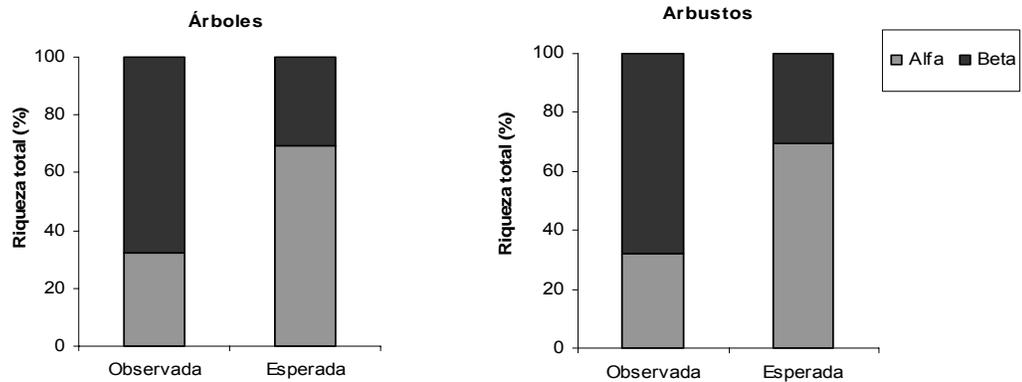


Figura 18. Porcentaje de la riqueza total de especies arbóreas y arbustivas explicada por los componentes de diversidad alfa y beta del bosque templado de Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca

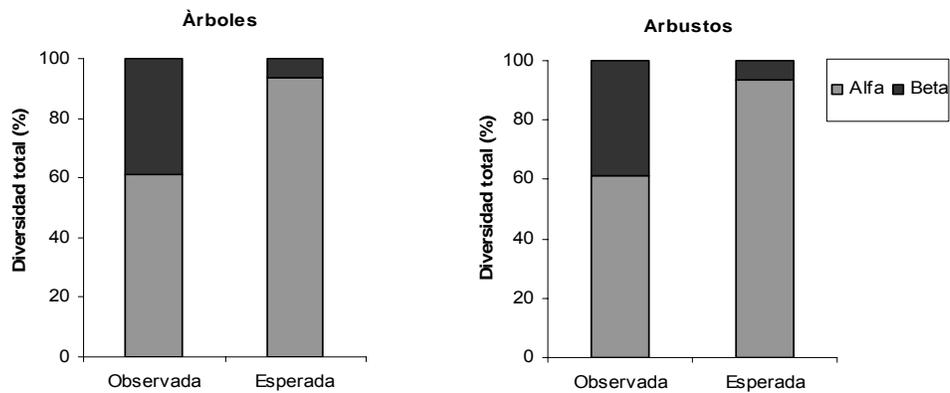


Figura 19. Porcentaje de la diversidad total del Índice de Shannon-Weiner explicado por los componentes de diversidad alfa y beta del bosque templado de Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca

VI. DISCUSIÓN

Composición florística

El presente estudio muestra que en la composición florística de los cuatro sitios (Reynoso, El Cerezal, El Cerezo y Corral de Piedra) la familia Fagaceae tiene una mayor contribución de especies arbóreas mientras que la familia Asteraceae la tiene en especies arbustivas. Lo anterior coincide con lo encontrado en otros bosques templados mexicanos donde estas familias fueron las más representativas (Saynes, 1989; Cruz y Téllez-Valdez, 2004; Encina-Domínguez *et al.* 2007; Martínez-Meléndez *et al.* 2008). Posiblemente se debe a que México es el centro de diversificación de las especies del género *Quercus* pertenecientes a la familia Fagaceae (Luna *et al.* 2003) y las zonas templadas son el hábitat preferencial de estas especies por lo que constituyen uno de los elementos fisonómicos más importantes de estos bosques, junto con el género *Pinus* aunque la dominancia de ambos géneros varía con la altitud. Algo similar sucede con la familia Asteraceae, cuyo centro de diversificación es México con un nivel de endemismo que llega al 63%. Además en el estado de Oaxaca la familia Asteraceae presenta su mayor riqueza en bosques de encino y de pino-encino por lo que alcanza una mayor representatividad en estos tipos de vegetación (Villaseñor *et al.*, 2004).

En el estrato arbóreo, las especies del género *Quercus* ocuparon el 52% del dosel arbóreo, las coníferas (géneros *Pinus* y *Abies*) el 20% y el resto de las especies el 28%. Resultados similares se han encontrado en Zapalinamé, Coahuila donde las especies del género *Quercus* ocuparon el 55% del dosel arbóreo, las de *Pinus* el 24% y el resto correspondió a otras especies latifoliadas (Encina-Domínguez *et al.*, 2007). En el estrato arbustivo de la zona de estudio no se encontró un género ni especie dominante en todo el gradiente ni en dos o más de los sitios muestreados, lo cual difiere de lo encontrado en un bosque de *Abies- Quercus* de Hidalgo donde se encontró que en puntos altitudinales con separación máxima de 100 m dominaba la misma especie arbustiva (Rodríguez-Cordero, *et al.* 2008); posiblemente ello se deba a que los puntos

altitudinales muestreados en el bosque de *Abies-Quercus* de Hidalgo estaban sobre la misma pendiente y en el presente estudio los puntos altitudinales estaban ubicados en pendientes con distinta orientación.

La composición florística del estrato arbóreo difiere en las especies de *Quercus* dominantes encontradas en otros estudios realizados en la Sierra Norte de Oaxaca. En el presente estudio, los bosques de *Quercus* encontrados en altitudes de 2200 m y 2900 m están dominados por *Q. obtusata* y *Q. aff. laurina*, respectivamente (Cuadro 2); en la Sierra de San Felipe las especies dominantes son *Q. dysophylla* y *Q. laurina* (Saynes, 1989) y en el bosque de *Quercus-Pinus* del municipio de Calpulalpam de Méndez situado en la Sierra Norte de Oaxaca se presenta una asociación de *Q. crassifolia* y *Q. scytophylla* (Hernández, 2007). Las diferencias en cuanto a las especies de encino encontradas demuestran una gran diversidad regional de este género lo que la hace importante para su conservación.

El número de familias y géneros disminuyó con la altitud a partir de los 2200 m (Figura 4), pero de los 2145 a los 2200 hubo un incremento. La familia Asteraceae al igual que Fagaceae se distribuyó en todo el gradiente estudiado, aunque el número de especies declinó para la primera (Cuadro 1), lo que coincide con lo encontrado en los bosques de la Sierra de Manantlán donde Asteraceae se presentó en todas las altitudes estudiadas (Vázquez y Givnish, 1998). Además, el hecho de que hubiese familias, géneros y especies restringidas a un solo piso altitudinal es consistente con la idea de que diferentes linajes se adaptan a diferentes condiciones ecológicas (Vázquez y Givnish, 1998) por ejemplo, las Fabáceas se presentaron en los sitios más bajos que son los más secos y las Pináceas tuvieron su máxima abundancia en la parte alta del gradiente que es la más fría. La disminución de familias, géneros y especies con la altitud probablemente también se relaciona con los cambios en la temperatura, luz, precipitación y humedad además de que en ecosistemas montañosos la fertilidad el suelo también actúa como una limitante, ya que a mayor altitud disminuye la productividad. Todos estos factores en conjunto influyen en la distribución de la vegetación (Sang, 2008; Chang-Ming *et al.* 2005).

Tipos de vegetación y sus distribuciones altitudinales

Se encontraron tres tipos de bosque; 1) encinar arbustivo, 2) bosque de *Quercus* y 3) bosque de *Pinus-Quercus*. Estos bosques fueron definidos en base a la densidad de los individuos arbóreos y coinciden con los tipos de vegetación descritos para los bosques templados por Rzedowski (1994); quien menciona que en las zonas templadas, los bosques estarán dominados por especies de pinos y de encinos cuya dominancia varía de acuerdo a las condiciones ambientales y etapas sucesionales que se estén presentando en la zona (Challenger, 1998).

La secuencia de reemplazamiento de los tipos de bosque encontrados a lo largo del gradiente coincide con la encontrada en los bosques templados del eje neovolcánico transversal (Sánchez-González y López-Mata, 2003) pero difiere en cuanto a las especies dominantes y la amplitud y ubicación del intervalo estudiado. En el eje neovolcánico, el intervalo fue de 2800 m hasta 4090 m de altitud por lo que además de los tipos de bosque ya mencionados también se encontraron bosque de oyamel, bosque de *Pinus* y pastizal alpino (Sánchez-González y López-Mata, 2003). En el caso de Santa Catarina Ixtepeji, el punto altitudinal más elevado es de 3200 m por lo que no fue posible continuar el muestreo.

El encinar arbustivo encontrado (2145 m) dominado por *Quercus glaucoides* se presenta a una altitud similar a la reportada por Padilla (2007) para un bosque de *Quercus* (2100 m) de San Pablo Etla, municipio ubicado también en la Sierra Norte de Oaxaca, aunque en el bosque encontrado por este autor es *Q. magnoliifolia* la especie más importante mientras que *Q. glaucoides*, a pesar de estar presente en este sitio no tiene valores altos de importancia y no se presenta de forma arbustiva. El encinar arbustivo (2145 m) y el bosque de *Quercus* situado a los 2200 m se encuentran dentro del intervalo altitudinal del bosque de *Quercus* de la Sierra de San Felipe (1600-2500 m) coinciden en cuanto a la identidad de los encinos pero difieren en cuanto a la forma de vida que presentan los mismos. En la Sierra de San Felipe *Q. castanea*, *Q. conzattii*, *Q. crassifolia* y *Q. laurina* tienen una altura inferior a 4 m mientras que *Q. glaucoides* se

presenta de forma arbórea; en los sitios de estudio de Reynoso y Cerezal *Q. glaucoides* se presenta de forma arbustiva y el resto de las especies en forma arbórea. El segundo bosque de *Quercus* dominado por *Q. aff. laurina* (2900m) y el bosque de *Pinus-Quercus* (3120 m) se encuentran dentro del intervalo altitudinal mencionado por Saynes (1989) para los bosques de pino (2750-3200 m) en la Sierra de San Felipe.

Es probable que estas diferencias en cuanto a tipos de vegetación con distribuciones altitudinales similares se deban a que además de la altitud, el tipo y orientación de las laderas también influye en la distribución y abundancia de las especies (Challenger, 1998). La orientación ocasiona cambios en la incidencia de la energía radiante lo que modifica la disponibilidad de luz fotosintéticamente activa y la humedad existente; estos cambios ya han sido observados en las nopaleras, donde los sitios con orientación sur estuvieron expuestos durante más tiempo a la luz solar directa, fueron más calientes y presentaron menor humedad que los sitios orientados hacia el norte, ocasionando cambios en la composición de las especies (del Castillo, 2000). Para los bosques de pino-encino no se tiene conocimiento de estudios similares pero sí se ha encontrado que hay una aparente selectividad de las especies de *Quercus* relacionada con la humedad. Los encinos blancos (Sección *Quercus*) por lo general se encuentran en ambientes más secos que los encinos rojos (sección *Lobatae*) (Zavala, 1998). Por ejemplo, en Coahuila donde las condiciones ambientales son xéricas hay un predominio de los encinos blancos (Encina y Villareal, 2007). En el presente estudio, en el encinar arbustivo (el sitio más seco) dos de las especies encontradas *Q. obtusata*, *Q. castanea* pertenecen a la sección de encinos blancos; en el resto de los sitios, coexistieron especies de encinos rojos y encinos blancos (Cuadro 1) pero presentaron diferencias en cuanto a sus densidades. En el Cerezal, las especies más abundantes fueron *Q. obtusata* y *Q. castanea* (encinos blancos) y en El Cerezo y Corral de Piedra que fueron los sitios más húmedos (Figura 2) *Q. laurina* y *Q. crassifolia* fueron las especies más abundantes y ambas están incluidas en las sección de encinos rojos lo que sugiere que la presencia y abundancia de algunas especies de encinos pueden ser utilizadas como indicadores de mayor o menor humedad de los sitios de estudio.

Estructura de la Vegetación

Área basal

El área basal arbórea aumentó con la altitud (Figura 7a). Probablemente este aumento está relacionado con el tipo de vegetación existente en cada piso altitudinal. En este estudio, el valor máximo de área basal ($57.6 \text{ m}^2/\text{ha}$) se encontró en el bosque mixto de *Pinus pseudostrobus-Quercus crassifolia* (3120 m) lo que coincide con lo encontrado en los bosques templados y húmedos tropicales donde el área basal de bosques mixtos es más grande que la de bosques puros; ello se debe a que la arquitectura diferente de las coníferas y de las latifoliadas facilita la utilización de la luz en forma distinta y esto permite una complementariedad de nicho (Aiba *et al.*, 2007). En bosques mixtos, la altura de las coníferas supera a la de otros árboles por lo que no compiten por espacio para sus copas, aumentando por lo tanto su área basal (Aiba *et al.*, 2007). La cantidad de agua también influye en el aumento del área basal. En Reynoso y El Cerezal hay una menor cantidad de agua disponible como lo sugiere el patrón de humedad encontrado por Vázquez-Mendoza (2008) por lo que la vegetación (encinar arbustivo y bosque de *Quercus*) está formada sobre todo por elementos caducifolios; en estos sitios, probablemente las especies arbóreas y arbustivas están compitiendo constantemente por este recurso lo que limita el aumento del área basal de las especies arbóreas.

En El Cerezal se encontró la más alta mortalidad natural de árboles jóvenes de encino (Figura 10). Una elevada mortalidad de árboles jóvenes también fue observada en los bosques de pino-encino de la reserva de la biosfera de la Michilía en Durango (Márquez *et al.*, 2006) y en los bosques de encino de Guanajuato, Aguascalientes y Nayarit (Alvarado-Rosales *et al.*, 2007). Los factores abióticos causantes más importantes podrían ser la sequía o las bajas temperaturas que ocasionan un estrés hídrico a las plantas y las hacen más vulnerables al ataque de plagas (Alvarado-Rosales *et al.*, 2007), como sucede en Reynoso y en El Cerezal que fueron los sitios con menor humedad (Figura 2) y las especies de *Quercus* presentaron agallas y malformaciones en las hojas. Por la ubicación altitudinal de El Cerezal, hay mayores

probabilidades que esta mortalidad de encinos se deba principalmente al estrés hídrico que a la temperatura la cual es más baja en El Cerezo y Corral de Piedra. El aumento creciente de la mortalidad de encinares se ha relacionado con el cambio climático, que ocasiona que las especies de encinos se empiecen a desplazar a altitudes cada vez mayores, dejando su espacio a especies tolerantes a la sequía; en consecuencia las áreas de chaparral están aumentando a costa de la superficie ocupada por los bosques de pino-encino que son más sensibles a este fenómeno (Márquez *et al.* 2006). Es probable que en Reynoso no se hayan encontrado encinos muertos debido a que las especies presentes en el sitio fueron arbustivas con una altura máxima de 4 m lo que probablemente favorezca su adaptación a las condiciones secas que existen en el sitio, aunque sí se detectó presencia de daños por plagas.

La cobertura arbustiva y la densidad arbustiva disminuyeron con la altitud (Figura 6b y 9). Estos cambios probablemente están relacionados con las condiciones de menor temperatura, mayor humedad y cobertura de dosel (Figuras 2, 7 y 12) que se presentan en altitudes más altas (Vázquez y Givnish, 1998). A pesar de que la cobertura del dosel fue similar en los tres sitios más elevados, en El Cerezo las especies arbóreas son caducifolias, lo que permite un mayor paso de la luz al sotobosque, y por lo tanto este sitio al igual que Reynoso presenta una mayor densidad arbustiva, la cual disminuye en los sitios restantes donde las especies arbóreas son perennes.

Las especies arbóreas y arbustivas con el más alto VIR fueron distintas en cada intervalo altitudinal (Cuadro 2 y 3), lo que aparentemente sustenta el principio de la individualidad de las especies, que sugiere que cada especie se distribuye de acuerdo a sus propias características, ciclo de vida y la manera en la que se relaciona con el ambiente (Whittaker, 1972). En el estrato arbóreo las especies del género *Quercus* son las más importantes hasta los 2900 m de altitud, a partir de ahí las especies de *Pinus* en este caso *P. pseudostrobus* presentan el VIR más alto. Probablemente ello se debe a que la distribución de los encinos alcanza su máxima diversificación antes de los 2800 m, después de los cuales comienza la dominancia de especies del género *Pinus* (Encina

y Villarreal, 2002; Zavala, 1998). Esto se ve sustentado en el porcentaje de encinos encontrados a lo largo del gradiente el cual disminuyó conforme aumentaba el porcentaje de *Pinus* aunque no se haya encontrado una correlación significativa (Figura 8b).

Diversidad alfa

La curva de acumulación de especies muestra que la riqueza observada en los muestreos alcanzó a la riqueza esperada tanto de especies arbustivas como de especies arbóreas en los cuatro puntos altitudinales (Figura 3 y 4) lo que sugiere que el muestreo estuvo completo.

La diversidad alfa de especies arbóreas no mostró ninguna tendencia con la altitud (Figura 15). Lo anterior difiere con lo encontrado en la Sierra de Manantlán y en un bosque de *Quercus* en Costa Rica donde se observó una disminución de la riqueza de árboles con la altitud (Kapelle y Zamora, 1995; Vázquez y Givnish, 1998). En el presente estudio, el máximo de diversidad encontrado correspondió a una zona de transición ubicada en El Cerezo (2900 m) donde el porcentaje de encinos disminuye y el porcentaje de pinos se incrementa (Figura 8 b) pasando de un bosque dominado por *Quercus aff. laurina* a uno dominado por una asociación de *Pinus pseudostrobus* y *Quercus crassifolia* lo que coincide con lo encontrado en los bosques de Manantlán donde los picos de diversidad arbórea correspondieron a zonas de transición de bosque de *Quercus rugosa* a bosques de *Quercus laurina* (Vázquez y Givnish 1998).

La diversidad de especies arbustivas fue más alta en los dos primeros sitios con un máximo de riqueza de especies a los 2200 m (Figura 17). La disminución de especies con la altitud coincide con la encontrada para especies arbustivas en los bosques tropicales montañosos (Vázquez y Givnish 1998; Chang-Ming *et al.*, 2005) y en los bosques de encino de Zapalinamé Coahuila (Encina *et al.*, 2007), lo cual se relaciona con el aumento de la humedad y de la cobertura del dosel a mayores altitudes (Vázquez y Givnish, 1998; Bhattarai y Veetas, 2003; Chang Ming *et al.*, 2005). Un dosel cerrado limita la cantidad de luz que pasa al sotobosque, modifica el micro hábitat y la composición de arbustos y herbáceas cambia pues son más sensibles a las variaciones

de las condiciones microclimáticas que las especies arbóreas cuyos cambios dependen de escalas más grandes (Decoq, 2002; Chang-Ming *et al.*, 2005). Además, con la disminución de la temperatura el proceso de descomposición se hace más lento y por lo tanto hay una menor disponibilidad de nutrientes, lo que también limita el establecimiento de algunas especies principalmente arbustivas en las partes altas del gradiente (Kitayama y Aiba, 2002). En el presente estudio el aumento de la humedad con la altitud (Figura 2), así como el incremento de la cobertura de dosel, el consecuente aumento en la cantidad de mantillo (Figura 12 y 13c) y la acumulación del mismo como resultado de la descomposición lenta, posiblemente sean las causas principales de que disminuya la diversidad de especies arbustivas con la altitud.

El sitio de menor altitud no fue el más diverso en especies arbustivas. Es posible que ello se deba a que es el que más seco (Figura 2), está sometido a perturbaciones antropogénicas principalmente en forma de pastoreo (Figura 11) y a que gran parte de la superficie de suelo esté cubierta por gramíneas. A pesar de que se ha encontrado que las especies herbáceas y arbustivas tienden a colonizar rápidamente sitios perturbados incrementando su diversidad, también se ha encontrado que la presencia de ganado afecta tanto la composición florística como la densidad de las especies; pues las especies menos apetecibles tienen una mayor probabilidad de supervivencia, incluso llegan a ser las que sustituyen a las especies más consumidas (Hernández *et al.*, 2000).

En el encinar arbustivo encontrado en el presente estudio (2145 m), probablemente el pastoreo y la escasez de agua han resultado en una disminución de la densidad de plántulas (Figura 10) y de arbustos apetecibles para el ganado como por ejemplo (Cuadro 1) *Eysenhardtia polystachya*, *Leucaena diversifolia* y *Opuntia guatemalensis* (Cuadro 1) lo que ocasiona que haya menor cobertura del dosel. El pastoreo y la escasez de agua pueden explicar que la cobertura vegetal a nivel del suelo esté compuesta principalmente por gramíneas (Figura 11). El ganado consume y dispersa a estas especies, cuyo sistema radicular más denso y profundo que el de los árboles por lo que en zonas con escasez de agua estas las gramíneas son más competitivas por

agua y nutrimentos que las plántulas de especies arbóreas (Casanova *et al.*, 2007) lo que facilita que predominen a pesar de ser consumidas por el ganado, como se observa en la cobertura vegetal a nivel del suelo encontrada en el presente estudio donde las gramíneas ocupan un mayor porcentaje que las especies rasantes en la cobertura vegetal a nivel del suelo (Figura 11). En Reynoso, la escasa cobertura de dosel (Figura 12) relacionada con la baja densidad arbórea (Figura 8) y su consecuente disminución de mantillo (Figura 13c) a dejado expuesta la superficie del suelo (Figura 13a y 13b) lo que a causado su erosión y probablemente disminuido la cantidad de agua que se infiltra y la disponibilidad de nutrientes (Rzedowski, 1994) fomentando la competencia interespecífica por estos recursos, lo que a favorecido aparte de las gramíneas, la existencia de arbustos como *Loeselia mexicana* y *Arctostaphylos pungens*, los cuales se pueden comportar como especies invasoras en sitios donde el dosel está degradado (Cruz y Téllez-Valdéz, 2004). En resumen, el pastoreo favorece a las gramíneas y a arbustos no apetecibles, estos a su vez limitan el establecimiento de plántulas, la escasez de plántulas limita el número de árboles establecidos, la escasez de árboles disminuye la cobertura del dosel, deja al suelo desprotegido del impacto de la lluvia , predomina el escurrimiento sobre la infiltración, el suelo se erosiona, disminuye la cantidad de agua y nutrientes y las especies más competitivas (gramíneas) son las que colonizan el sotobosque.

Es importante enfatizar que las gramíneas y las plantas rasantes responden de manera distinta a las condiciones de dosel. Un dosel abierto favorece la existencia de gramíneas (Figura 14 a) pero también deja expuesta la superficie del suelo a la intemperie es probable que ello explique el hecho de que la cobertura vegetal a nivel del suelo cuando incluía a las gramíneas estuviera correlacionada positivamente con el suelo desnudo (Figura 14b). Por otra parte, cuando el dosel fue más cerrado también hubo una mayor cobertura vegetal a nivel del suelo (Figura 15a) pero ésta vez la cobertura estuvo compuesta por plantas rasantes (plántulas, troncos de árboles, musgos).

El máximo de riqueza arbustiva encontrado a una altitud intermedia (2200m) posiblemente esté relacionado con que ahí hay mayores probabilidades de recibir migraciones de especies en ambas direcciones del gradiente; o con que los rangos de distribución de las especies se superponen en esta zona, como lo sugiere el hecho de que en esta altitud se hayan encontrado *Loeselia mexicana*, *Bouvardia terniifolia*, *Opuntia guatemalensis* y *Lantana hirta*, especies reportadas a los 2145 m de altitud y de *Senecio oaxacanus* y *Senecio barba-johannis* que están presentes a los 2900 m, además de que este sitio incluye un mayor número de familias y de géneros (Figura 5). En altitudes bajas aumentan las posibilidades de que las especies migren de ambos lados del gradiente altitudinal, pero conforme la elevación se incrementa la contribución potencial de las comunidades zonales disminuye (Lomolino 2001).

Índice de Complementariedad

En promedio, menos del 15 % de las especies arbóreas o arbustivas fueron comunes entre pares de sitios (Cuadro 4 y 5). De hecho existió una total ausencia de especies compartidas entre Reynoso, El Cerezo y Corral de Piedra en ambas formas de vida. Estos resultados indican que diferencia en la composición florística en el área de estudio es muy elevada y contrastan con lo encontrado por Vázquez y Givnish (1998) para bosques tropicales donde mencionan que ésta fue disminuyendo con la altitud, así como con otros estudios donde se menciona que la composición de especies varía más entre sitios ubicados a altitudes bajas que en los ubicados a altitudes elevadas debido a que están más fragmentadas (Wang *et al.*, 2002). Aun sitios con poca diferencia altitudinal (e. g. 55-220 m Reynoso y El Cerezo, El Cerezo y Corral respectivamente) comparten menos del 15 % de las especies (Cuadros 4 y 5). Lo anterior probablemente se relacione con una dispersión restringida de las semillas como la que hay en bosques mesófilos de la misma región (del Castillo y Pérez, 2008) o a diferencias en la germinabilidad o el establecimiento al incrementarse la altitud; por ejemplo en las zonas montañosas de Escocia la germinabilidad de *Calluna vulgaris* disminuye con el aumento de altitud (Cummins y Gordon, 2002). Es posible que una combinación de ambos fenómenos esté restringiendo la dispersión de especies a otros sitios incrementando la diferenciación florística entre los mismos.

La elevada tasa de recambio existente en los sitios coincide con lo observado para la Sierra Juárez de Oaxaca por Lorne (1996) quien menciona que el mayor reemplazamiento de especies se ubica entre 2250 m y 2750 m de altitud algo muy similar a lo observado en este trabajo (2145-3120 m), atribuyéndolo a los cambios de la vegetación de bosque de pino-encino a bosque mesófilo de montaña (Lorne, 1996). En este caso, las transiciones correspondieron de encinar arbustivo a bosque de *Quercus* y posteriormente a bosque de *Pinus-Quercus*. Aún cuando El Cerezal y El Cerezo presentaron el mismo tipo de bosque (bosque de encino) las especies dominantes no fueron las mismas. Este estudio muestra que aun dentro de un mismo tipo de vegetación la composición puede ser muy diferente. La diferenciación entre sitios no disminuyó con la elevación coincidiendo con Lomolino (2001) quien sugiere que el intercambio de especies y la densidad de las mismas no es uniforme de acuerdo a la elevación y que la magnitud del intercambio depende de la riqueza de las especies yuxtapuestas.

División aditiva de la diversidad

El análisis de la diversidad aditiva sugiere que la diversidad gamma depende en gran parte de la diversidad beta como indican los valores encontrados (Figuras 18 y 19). Es probable que la heterogeneidad ambiental presente en estos sitios favorezca la existencia de una mayor diversidad beta en comparación con la alfa ya que los cambios abióticos inherente a la altitud ejercen una influencia muy grande en la distribución de las especies.

La Conservación en zonas montañosas

Los resultados encontrados en este estudio, ejemplifican el hecho de que en las zonas montañosas, las zonas seleccionadas para su conservación deben incluir la mayor parte de los pisos altitudinales posibles para evitar el riesgo de que una parte importante de la diversidad quede desprotegida. Lo anterior se ve sustentado por el hecho de que la distribución de las especies arbóreas y arbustivas difieren en sus

tendencias de diversidad a lo largo del gradiente así como en el patrón de diversidad fúngica encontrado por Vázquez-Mendoza (2008) en la zona de estudio.

En el caso específico de Oaxaca, algunos criterios utilizados para la delimitación de un área comunitaria protegida son la presencia de manantiales, la inaccesibilidad de los sitios, el valor de uso futuro, zonas inundables o zonas en conflictos limítrofes (Durán *et al.*, 2008). Estos criterios de elección de áreas de conservación se contraponen con lo encontrado en este estudio como lo muestra el hecho de que en Santa Catarina Ixtepeji, el Corral de Piedra y El Cerezo están incluidos en la zona de conservación de la comunidad, sin embargo, la diferencia en cuanto a composición florística de los 4 sitios de estudio refleja que gran parte de la diversidad está quedando desprotegida, ya que los sitios más altos son los menos diversos en arbustos o su composición arbórea es completamente diferente de la de los sitios ubicados a menor altitud. *Abies hickelii* es una especie protegida por la NOM 059 ECOL 2001 presenta amplitudes de distribución estrechas (Cuadro 1) y densidades muy bajas, a pesar de que la comunidad de Santa Catarina Ixtepeji le tiene un cuidado especial al no permitir su extracción, lo que sustenta su denominación dentro de la norma ecológica mexicana. *Cornus disciflora* y *Quercus depressa* están dentro de la categoría de vulnerables (con riesgo de extinción en la vida silvestre) en la lista de IUCN, presentan bajas densidades por lo que es importante que sean integradas a la lista de especies que la comunidad protege para evitar su extinción local.

De acuerdo a los resultados del presente estudio al conservar únicamente la parte superior de la montaña gran parte de la diversidad florística del bosque de Santa Catarina Ixtepeji queda desprotegida. Considerando que el uso comunitario del bosque es inevitable y que los beneficios obtenidos de él son muy necesarios, se sugiere que se delimiten áreas de conservación que incluyan la mayor amplitud altitudinal posible, ya que ello aumentará las probabilidades de que las asociaciones entre especies se mantengan, se conservará una mayor parte de la diversidad y disminuirá en gran medida el empobrecimiento del bosque como resultado de actividades antropogénicas.

VII. CONCLUSIONES

- Las comunidades de árboles y arbustos del bosque templado de Santa Catarina Ixtepeji presentan cambios notables en su estructura y composición entre los 2100 y los 3120 m de altitud.
- En el gradiente altitudinal se encontraron tres tipos de vegetación; encinar arbustivo (2145 m, bosque de *Quercus* (2200 y 2900 m) y bosque de *Pinus-Quercus* (3120 m) cuya distribución altitudinal coincidió con la encontrada en otros estudios florísticos de la región pero difirió en las especies dominantes.
- Los cambios en la temperatura y disponibilidad de agua asociados con la altitud aparentemente son las causas principales que influyen en las diferencias en composición florística y en estructura de las comunidades de arbustos y árboles a lo largo del gradiente altitudinal estudiado
- Los sitios de estudio difirieron en su composición florística arbórea y arbustiva en más del 85%. La composición florística de los sitios ubicados en los extremos del gradiente fue completamente distinta y la diversidad beta fue el mayor componente de la diversidad gamma de la zona de estudio.
- La diversidad arbustiva estimada con el índice de Fisher muestra un máximo a los 2200 m de altitud a partir de los cuales comienza a descender. La diversidad arbórea fue relativamente constante con respecto a la altitud. La diversidad arbustiva fue mayor en los primeros dos sitios, con un máximo en el Cerezal (2200 m) donde se registró una mayor cantidad de familias y géneros.

La riqueza de familias, géneros y especies tuvieron una distribución unimodal con un máximo a los 2200 m. Las familias Asteraceae y Fagaceae y Fabaceae contribuyeron con el mayor número de especies en el primer punto altitudinal, en el segundo fueron Asteraceae y Fagaceae; en el tercero Asteraceae, Fagaceae y Ericaceae y en el cuarto dominó la familia Pinaceae junto con Fagaceae.

En la altitud más baja del gradiente, la proporción de suelo desnudo fue la más grande de todos los sitios y las gramíneas dominaron la cobertura vegetal a nivel del suelo. La cobertura del dosel fue la más abierta y heterogénea de todos los sitios. En los tres puntos altitudinales restantes, la condición de superficie de suelo estuvo compuesta por mantillo, la cobertura vegetal a nivel del suelo estuvo compuesta por plantas rasantes y el dosel fue más cerrado.

Desde el punto de vista de la conservación, la alta diferenciación florística entre sitios en distintos puntos altitudinales sugiere que se deben delimitar áreas de conservación que incluyan la mayor amplitud altitudinal posible para proteger a la mayor parte de la diversidad florística de esta zona.

VIII. LITERATURA CITADA

- Aiba S., Hanya G., Tsujino R. M. T., Seino T., Kimura K. y Kitayama K. 2007. Comparative study of additive basal area of conifers in forest ecosystems along elevational gradients. *Ecology Restoration* **22**:439-450
- Alba-López M. P., González-Espinosa M., Ramírez-Marcial N. y Castillo-Santiago M. A. 2003. Determinantes de la distribución de *Pinus* spp. en la Altiplanicie Central de Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **73**:7-15
- Alfaro-Sánchez G. 2004. Suelos. En: García-Mendoza A. J., Ordóñez M. J. y Briones-Salas M. A. Eds. *Biodiversidad de Oaxaca*, pp.55-65, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza, World Wildlife Fund, México.
- Alvarado-Rosales D., Saavedra-Romero L. de L., Almaraz-Sánchez A., Tlapal-Bolaños B., Trejo-Ramírez O., Davison J. M., Kliejunas J. T., Oak S., O'Brien J. G., Orozco-Torres F. y Quiroz-Reygadas D. 2007. Agentes asociados y su papel en la declinación y muerte de encinos (*Quercus*) Fagaceae en el centro oeste de México. *Polibotánica* **23**:1-21
- Balvanera P., Lott E., Segura G., Siebe C. y Islas A. 2002. Patterns of β -diversity in a Mexican Tropical Dry Forest. *Journal of Vegetation Science* **13**:145-158
- Barton B. D. y Merino L. 2005. *La experiencia de las comunidades forestales en México*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, Fundación Ford. México.
- Barradas V. L. 2000. Modificaciones del microclima con énfasis en la conservación y la restauración ecológica. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **65**:83-88
- Bello G. M. A. y Labat J. N. 1987. *Los encinos (Quercus) del Estado de Michoacán*. Centre d'Etudes Mexicaines et Centramericaines, Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias. México
- Bhattarai R. K. y Vetaas O. R. 2003. Variation in plant species richness of different life forms along a subtropical elevation gradient in the Himalayas, east, Nepal. *Global Ecology and Biogeography* **12**:327-340
- Bray B. D., Durán M. E., Merino P. L., Torres, R. S. M. y Velásquez M. A. 2007. Nueva Evidencia: Los bosques comunitarios de México protegen el ambiente, disminuyen la pobreza y promueven paz social. *Informe de Investigaciones*. Universidad Nacional Autónoma de México, Centro de Investigación y Docencia Económica, Instituto Politécnico Nacional, Universidad Internacional de Florida, Consejo Civil Mexicano para la Agricultura Sostenible y Ofset Santiago (eds). México. 90 pp.
- Cardelús C. R., Colwell R. K. y Watkins J. E. 2006. Vascular epiphyte distribution patterns: explaining the mid elevation richness peak. *Journal of Ecology* **94**:144-156
- Casanova F., Ramírez L. y Solorio F. 2007. Interacciones radiculares en sistemas agroforestales, mecanismos y opciones de manejo. *Avances en Investigación Agropecuaria*. Universidad Autónoma de Colima. **11**:41-52

- Ceballos S. 2007. El manejo comunitario de recursos forestales y la conservación de los bosques: El caso de las comunidades en la Sierra Norte de Oaxaca, México. Congreso Internacional sobre Desarrollo y Medio ambiente, Costa Rica.
http://www.una.accr/redibec-cisda/ponencias/Gestion_Municipal/Sergio.pdf
- Centeno-García E. 2004. Configuración geológica. En: García-Mendoza A. J., Ordóñez M. J. y Briones- Salas M. A. Eds. Biodiversidad de Oaxaca, pp.29-42. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza, World Wildlife Fund, México.
- Collwell R.K. y Coddington, J.A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical transaction of de Royal Society. (Series B)*. **345**:101-118
- Colwell R. K.1996. *EstimateS*, Statistical estimation of species richness and shared species from samples
<http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>
- Cuevas G. R., Martínez R. L. M., Cisneros L. A., Sánchez R. E. V. y Guzmán H. L. 2008. Ordenación y clasificación de los oyametales del estado de Jalisco, México. En: Sánchez-Velásquez L. R., Galindo-González J. y Díaz-Fleischer F. Eds. *Ecología, manejo y conservación de los ecosistemas de montaña en México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad*, Universidad Veracruzana, MundiPrensa, México.
- Cummins R.P. y Gordon R.M. 2002. Altitudinal gradients in seed dynamics of *Calluna vulgaris* in eastern Scotland. *Journal of Vegetation Science* **13**:859-866
- Challenger A.1998. *Utilización y Conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, Presente y Futuro*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Instituto de Biología, UNAM y Agrupación Sierra Madre S. C. México, D.F.
- Chandy S., Gibson D. J. y Robertson P. 2006. Additive partitioning of diversity across hierarchical spatial scales in a forested landscape. *Journal of Applied Ecology* **43** :792-801
- Chang-Ming Z., Wei-lie Ch., Zi-Q Tiang. y Zong-Quiang X. 2005. Altitudinal pattern of plant diversity in Shenongjia mountains Central China. *Journal of Integrative Plant Biology* **47**:1431-1449
- Crist T.O. y Veech A.J.2006. Additive partitioning of rarefaction curves and species area relationships unifying alfa and beta diversity with sample size and habitat area. *Ecology Letters* **9**:923-932
- Cruz M. J. Téllez-Valdéz O. 2004. Listado Florístico de la Sierra de Santa Rosa, Guanajuato. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. **74**:31-49
- Decoq G. 2002. Patterns of plant species and community diversity at different organization level in a forested riparian landscape. *Journal of Vegetation Science* **13**:91-106
- Del Castillo R. F. 2000. Composición y estructura de una nopalera bajo situaciones contrastantes de exposición de ladera y herbivoría. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **65**:5-22
- Del Castillo R. F. y Pérez R. A. 2008. Changes in seed rain during secondary succession in a tropical montane cloud forest region in Oaxaca, México. *Journal of Tropical Ecology*.**24**:433-444

- Del Castillo R. F., Pérez de la Rosa J. A., Vargas-Amado V. G. y Rivera-García R. 2004. Coníferas. En: García-Mendoza A. J., Ordóñez M. J. y Briones-Salas M. A. Eds. Biodiversidad de Oaxaca, pp.55-65, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza, World Wildlife Fund, México.
- Durán M. E., Prisciliano-Vázquez J. R., Bray D. y Figel J. 2008. *El Jaguar en la Chinantla, Oaxaca, Retos para su conservación*. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional; Universidad Internacional de Florida. 25 p.
- Elzinga C. L., Salzer D. W., Willoughby J. W. y Gibas J. P. 2001. *Monitoring Plant and Animal Populations*. Blackwell Science, USA.
- Encina D. J. E. y Villareal, Q. J. A. 2002. Distribución y aspectos ecológicos del género *Quercus* (Fagaceae) en el estado de Coahuila, México. *Revista Polibotánica* **13**:1-23
- Encina-Domínguez, J. A., Zárate-Lupercio A., Valdéz-Reyna J. y Villareal-Quintanilla J. A. 2007. Caracterización ecológica y diversidad de los bosques de encino de la sierra de Zapalinamé, Coahuila México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **81**:51-63
- Fosaa A. M. 2004. Biodiversity patterns of vascular plant species in mountain vegetation in the Faroe Islands. *Diversity and Distributions* **10**:217-223
- Frazer, G. W., Canham C. D., y Lenertzman, K. P. 1999. Gap Light Analyzer (GLA). Version 2.0: Imaging Software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-color hemispherical photographs. Eds. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia and the Institute of Ecosystem Studies, New York.
http://www.red.sfu.ca/forestry/downloads/gap_light_analyzer.htm.
- García-Mendoza A., Lezama T. y Reyes S. J. 1994. El endemismo en la flora fanerogámica de la Mixteca Alta, Oaxaca-Puebla, México. *Acta Botánica Mexicana* **27**:53-73
- García P. P. 2000. *La región de la Sierra Juárez, las propiedades comunales y el desarrollo sustentable*. Programa de desarrollo forestal comunitario, World Wildlife Fund, Secretaría del Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca. Oaxaca, México.
- Garnica S. Z. Martínez Ch. M., Fuentes P. T. 2006. Informe para la certificación del manejo forestal de la comunidad de Santa Catarina Ixtepeji en Oaxaca. SmartWood: Practical Conservation through certified forestry. México. 106 pp
- Gering J.C., Crist T. O. y Veech J. A. 2003. Additive partitioning of species diversity across multiple spatial scales: Implications for regional conservation of biodiversity. *Conservation Biology* **17**:488-499.
- Gould W. A., González G. y Carrero R. G. 2006. Structure and composition of vegetation along an elevational gradient in Puerto Rico. *Journal of Vegetation Science* **17**:653-664
- Hernández V., Sánchez V. L. R., Carmona-Valdovinos T. F., Pineda L. M. A. y Cuevas G. 2000. Efecto de la ganadería extensiva sobre la regeneración arbórea de los bosques de la Sierra de Manantlán. *Madera y Bosques* **6**:13-28
- Hernández L. I. 2007. Cambios en la estructura y composición del bosque bajo dos tratamientos silviculturales en la comunidad de Calpulalpam de Méndez, Ixtlán

- Oaxaca. Tesis de Maestría. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Turrialba, Costa Rica. 90 p.
- Hai-Bao R., Shu-Kui N. y Li-Yang Z. 2006. Distribution of vascular plants richness along an elevational gradient in the Dogling Mountains Beijing, China. *Journal of Integrative Plant Biology* **48**:143-16
- Hirst C. y Jackson D. 2007. Reconstructing community relationships: the impact of sampling error, ordination approach and gradient length. *Diversity and Distributions* **13**:361-371
- INEGI. 2000. Anuario Estadístico del estado de Oaxaca. Instituto Nacional de Geografía e Informática. México, D. F.
- INEGI. 2007. Anuario de estadísticas por unidad federativa. Instituto Nacional de Geografía e Informática. México, D. F.
- IUCN. 2008 Red list. International Union for Conservation Nature
<http://www.iucnredlist.org/>
- Jari O. y Tiina, T. 1995. Rate of compositional turnover along gradients and total gradient length *Journal of Vegetation Science* **6**:815-824
- Kapelle M. y Zamora N. 1995. Changes in woody species richness along an altitudinal gradient in Talamancan Montane *Quercus* Forest, Costa Rica En: Churchill S., Balslev H., Forero E. y Luteyn J.M. Eds. *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*, pp.135-148, The New York Botanical Garden USA
- Kharkwal G., Mehrotra P., Rawat Y. S. y Pangtey, Y. P. S. 2005. Phytodiversity and growth form in relation to altitudinal gradient in the central Himalayan (Kumaun) region of India. *Current Science* **89**:873-878
- Keeley J. E. y Fotheringham C.J. 2005. Plot Shape effects on plant species diversity measurements. *Journal of Vegetation Science* **16**:249:256.
- Keller, R. 2004. Identification of tropical woody plants in the absence of flowers. Birkhauser, Alemania.
- Kessler M., Herzog S.K. y Fjeldsa J. 2001. Species richness and endemism of plant and bird communities along two gradients elevation, humidity and land use in the Bolivian Andes. *Diversity and Distributions* **7**:61-67
- Kitayama K. y Aiba S. 2002. Ecosystem structure and productivity of tropical rain forest along altitudinal gradients with contrasting soil phosphorous pool on Mont Kinabalou Borneo. *Journal of Ecology* **90**:37-51
- Koleff P. Gaston A. J. 2002. The relationship between local and regional species richness and spatial turnover. *Global Ecology and Biogeography* **11**:363-375
- Korner C. 2000. Why are there global gradients in species richness? Mountains might hold the answer. *Trends in Ecology and Evolution* **15**:513-514
- Korner C. 2007. The use of "altitude" in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* **22**:669-574
- Lande R., Engen, S. Saether, B. 2003. *Stochastic Population Dynamics in Ecology and Conservation*. Oxford University Press. USA
- Levin N., Sumida A., Levanoni O., Tamari H. y Kark S. 2007. Predicting mountain plant richness and rarity from space using satellite-derived vegetation indices. *Diversity and Distributions* **13**:609-703
- Lomolino M. 2001. Elevation-Gradient of species density: historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography* **10**:3-13

- Lorne B. B. 1996. Changes on altitudinal and latitudinal gradients. Tesis Doctoral, School of Arts and Sciences, Washington University, Washington. 275 pp.
- Luna J. A., Montalvo E. L. y Rendón, A. B. 2003. Los usos no leñosos de los encinos en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **72**:107-147
- McVaugh. 1974. Flora Novogaliciana: Contributions from the University of Michigan Herbarium. USA.
- Márquez L. M. A., Jurado E. y González E. S. 2006. Algunos aspectos de la biología de la manzanita *Arctostaphylos pungens* HBK y su papel en el desplazamiento de bosques templados por chaparrales. *Ciencia, Universidad Autónoma de Nuevo León* **9**:57-64
- Martínez-Cruz J. y Téllez-Valdéz O. 2004. Listado florístico de la sierra de Santa Rosa, Guanajuato, México. *Boletín Sociedad Botánica de México* **74**:31-49
- Martínez-Meléndez J., Pérez-Farrera M. A., Farrera-Sarmiento O. 2008. Inventario florístico del cerro "El Cebú" y zonas adyacentes en la reserva de la biosfera El Triunfo (polígono V) Chiapas. México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. **82**:21-40
- Masera O., Ordóñez M. J. y Dirzo R. 1997. Carbon emissions from Mexican Forest: Current situation a long term scenarios. *Climat change* **35**: 265-295
- Mateucci S. D. y Colma A. 1982. *Metodología para el estudio de la vegetación*. Secretaría General para la Organización de los Estados Americanos. USA.
- Moreno C. 2001. *Métodos para medir la biodiversidad*. Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo, Oficina Regional de Ciencia y Tecnología para América Latina y el Caribe, UNESCO, Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA), Gorfí. España.
- NOM_059_ECOL_2001. Norma Oficial Mexicana que determina las especies y subespecies de flora y fauna silvestres terrestres y acuáticas en peligro de extinción, amenazadas, raras y las sujetas a protección especial y que establece especificaciones para su protección.
<http://www.Semarnat.gob.mx/Pages/inicio/asp>
- Ortiz-Pérez M. A., Hernández-Santana J. R. y Figueroa-Mah-Eng, J. M. 2004. Reconocimiento fisiográfico y geomorfológico. En: García-Mendoza A. J., Ordóñez M. J. y Briones-Salas M. A. Eds. *Biodiversidad de Oaxaca*, pp.141-158, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza, World Wildlife Fund, México.
- Odum E. P. 1985. *Ecología*. McGrawHill, Interamericana. México.
- Padilla, E. G. 2007. Estudio ecológico y etnobotánico de la vegetación del municipio de San Pablo Etla, Oaxaca. Tesis de Maestría, Centro de Investigación Interdisciplinaria para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional, Oaxaca. 162 pp.
- Rahbek C. 1995. The elevational gradient of species richness; a uniform pattern? *Ecography* **18**:200-205
- Rappole J. H. King D. I. y Vega R. J.H. 2003. Coffee and Conservation. *Conservation Biology* **17**:334-336
- Rzedowski J. 1986. Claves para la identificación de los géneros de la familia Compositae en México. Universidad Autónoma de San Luis Potosí, Consejo Nacional de la Flora de México A. C., Instituto de Investigaciones en Zonas Desérticas. México.

- Rzedowski J. 1994. *Vegetación de México*. Limusa. México
- Rodríguez-Cordero N. P., Mendoza A. Tovar S. E., Esteban J.M. Solís V. E. Mora, J. M. 2008. Efecto de la altitud sobre la estructura de la comunidad de un bosque de *Abies-Quercus* en El Chico, Hidalgo. México. Congreso Mexicano de Ecología. Memoria de resúmenes.
- Smith N., Mori S. A., Henderson A., Stevenson D. W. y Heald S. V. 2004. *Flowering plants of the Neotropics*. Princeton University Press. United Kingdom.
- Sánchez-González A. y López-Mata, L. 2003. Clasificación y ordenación de la vegetación del norte de la Sierra Nevada a lo largo de un gradiente altitudinal. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* **74**: 47-71
- Sánchez-Velásquez L. R., Pineda-López M. R. y Hernández-Martínez, A. 1991. Distribución y estructura de la población de *Abies religiosa* (HBK) Schl. Et. Cham., en el Cofre de Perote, estado de Veracruz, México. *Acta Botánica Mexicana* **16**: 45-55
- Sánchez-Velásquez L. R. y Pineda-López, M. R. 2008. Vacas y Bosques de la Sierra de Manantlán: Estrategias de restauración y manejo. En Sánchez-Velásquez L. R. Galindo-González J. Díaz-Fleischer F. Eds. *Ecología, manejo y conservación de los ecosistemas de montaña en México*, pp. 203
- Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la Biodiversidad, Universidad Veracruzana, MundiPrensa. México.
- Sang W. 2008. Plant diversity patterns and their relationships with soil and climatic factors along an altitudinal gradient in the middle Tianshan mountain area Xinjiang China *Ecol Res*. DOI 10.1007/s11284-008-0507-z
- Saynes V. A. 1989. Contribución al conocimiento florístico y fitogeográfico de la vertiente sur de la sierra de San Felipe, Distrito Centro, Oaxaca. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 106 pp.
- Toledo V. M. 1988. La diversidad biológica de México. *Ciencia y Desarrollo* **14**:17:29
- Valencia S. y Delgado S. A. 2003. Los tricomas foliares en la caracterización de un grupo de encinos del género *Quercus*, Sección Lobatae (Fagaceae). *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México* **74**:5-15
- Valencia A. S. y Nixon K. C. 2004. Encinos. En: García-Mendoza A. J., Ordóñez M. J. y Briones- Salas M. A. Eds. *Biodiversidad de Oaxaca*, pp.219-232, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza, World Wildlife Fund, México.
- Vázquez G. A. y Givnish J. T. 1998. Altitudinal gradients in tropical forest composition structure and diversity in the Sierra de Manantlán *Journal of Ecology* **86**:999-1020
- Vázquez-Mendoza, S. 2008. Ecología de comunidades de macromicetos a lo largo de un gradiente altitudinal en Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca. Tesis de Maestría, Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional Unidad Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional, México. 68 pp.
- Veech A. J. y Crist T.O. 2007. Partition: Software for hierarchical for additive partitioning of species diversity. versión 2.0.
<http://www.users.muohio.edu/cristto/partition.htm>.
- Vega-Aviña R., Aguiar-Hernández H., Gutiérrez-García J. A., Hernández-Vizcarra J. A., Vega-López F. I. y Villaseñor J. L. 2000. Endemismo regional presente en la flora del municipio de Culiacán, Sinaloa, México *Acta Botánica Mexicana* **53**:1-15

- Velasco G. K. y Juárez-García G. 2003. Contribución al conocimiento de la flora vascular del bosque mesófilo de montaña de Santa Catarina Ixtepeji, Ixtlán, Oaxaca. Memoria de residencia profesional, Instituto Tecnológico Agropecuario de Oaxaca, Oaxaca. 133 pp.
- Velásquez-Rosas N., Meave J. y Vázquez-Santana S. 2002. Elevational variation of leaf traits in Montane Rain Forest tree species at La Chinantla, Southern México *Biotrópica* **34**:534-546
- Vellend M. 2001. Do commonly used indices of β -diversity measure species turnover? *Journal of Vegetation Science* **12**:545-542
- Wang G., Zhou G., Yang L. y Zhenqing L. 2002. Distribution species diversity and life-form spectra of plant communities along an altitudinal gradient in the northern slopes of Qilianshan Mountains, Gansu, China *Plant Ecology* **165**:169-181
- Whittaker R.H. 1965. Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona: A gradient analysis of the South Slope. *Ecology* **46**: 429-450
- Whittaker R.H. 1972. Evolution and Measurement of species diversity *Taxón* **21**:213-251
- Zavala C. F. 1998. Observaciones sobre la distribución de encinos en México. *Polibotánica* **8**:47-64