



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO DE BOTÁNICA

REPOBLAMIENTO NATURAL DE TRES ESPECIES DE *Bursera* EN LA SIERRA DE HUAUTLA, MORELOS

ANGEL RIVERA RIOS

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

MAESTRO EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MÉXICO

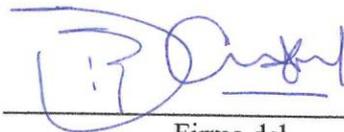
2017

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

En adición al beneficio ético, moral y académico que he obtenido durante mis estudios en el Colegio de Postgraduados, el que suscribe Angel Rivera Rios, Alumno (a) de esta Institución, estoy de acuerdo en ser participe de las regalías económicas y/o académicas, de procedencia nacional e internacional, que se deriven del trabajo de investigación que realicé en esta institución, bajo la dirección del Profesor Dr. Lauro López Mata, por lo que otorgo los derechos de autor de mi tesis Re poblamiento natural de tres especies de Bursera en la Sierra de Huautla, Morelos

y de los producto de dicha investigación al Colegio de Postgraduados. Las patentes y secretos industriales que se puedan derivar serán registrados a nombre el colegio de Postgraduados y las regalías económicas que se deriven serán distribuidas entre la Institución, El Consejero o Director de Tesis y el que suscribe, de acuerdo a las negociaciones entre las tres partes, por ello me comprometo a no realizar ninguna acción que dañe el proceso de explotación comercial de dichos productos a favor de esta Institución.

Montecillo, Mpio. de Texcoco, Edo. de México, a 19 de octubre de 2017



Firma del
Alumno (a)



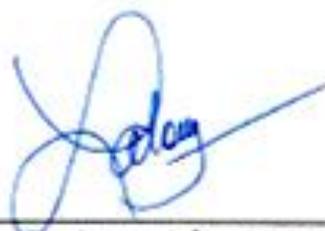
Vo. Bo. del Consejero o Director de Tesis

La presente tesis titulada: Repoblamiento natural de tres especies de *Bursera* en la Sierra de Huautla, Morelos, realizada por el alumno: Angel Rivera Rios bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS
BOTÁNICA

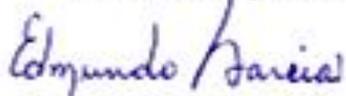
CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO



Dr. Lauro López Mata

ASESOR



Dr. Edmundo García Moya

ASESOR



Dr. Juan Antonio Cruz Rodríguez

Montecillo, Texcoco, Estado de México, octubre de 2017

REPOBLAMIENTO NATURAL DE TRES ESPECIES DE *Bursera* EN LA SIERRA DE HUAUTLA, MORELOS

Angel Rivera Rios, M. C.

Colegio de Postgraduados, 2017

RESUMEN

El género *Bursera* es abundante en la selva estacional seca de México, y aunque muy diverso, su conocimiento es incompleto, pues se conoce poco sobre sus factores de establecimiento y repoblamiento natural. En esta investigación se determinó el patrón de distribución espacial de tres especies: *Bursera bipinnata*, *Bursera copallifera* y *Bursera glabrifolia*, y los factores asociados a su repoblamiento y establecimiento. El trabajo se realizó en Tepalcingo, Morelos. Se censaron árboles adultos en 15 ha y en 30 transectos de 30 m², se censaron plántulas. Se registró sus coordenadas y asociación a nodrizas. El patrón de distribución espacial en adultos, se analizó con la función $K(t)$ de Ripley, en el programa ArcGis, y las plántulas con el índice estandarizado de Morisita. Con una prueba de Ji-Cuadrada χ^2 se determinó si los individuos que se encuentran en las diferentes condiciones eran similares y si la asociación era diferente al pasar del estadio de plántula a adulto. Los resultados en adultos muestran que, las tres especies en conjunto tienen un patrón de distribución agrupado a cualquier distancia, al igual que *B. copallifera* y *B. glabrifolia* a nivel individual. *B. bipinnata* presentó un patrón de distribución aleatorio. Los resultados en plántulas muestran que las tres especies tienen un patrón de distribución espacial aleatorio. La prueba de Ji-Cuadrada χ^2 , muestra que la proporción de individuos asociados a una nodriza fue significativa ($p < 0.05$) al pasar de plántula a adulto.

Palabras clave: factores de establecimiento, nodrizas, patrón de distribución espacial, $K(t)$ de Ripley. ArcGis.

**NATURAL REPOPULATION OF THREE SPECIES OF *Bursera* IN THE SIERRA DE
HUAUTLA, MORELOS**

Angel Rivera Rios, M. C.

Colegio de Postgraduados, 2017

ABSTRACT

The genus *Bursera* is abundant in the seasonal dry forest of Mexico, and although very diverse, its knowledge is incomplete, as little is known about its establishment factors and natural repopulation. In this investigation the spatial distribution pattern of three species: *Bursera bipinnata*, *Bursera copallifera* and *Bursera glabrifolia*, and the factors associated to its repopulation and establishment were determined. The work was done in Tepalcingo, Morelos. Adult trees were census in 15 ha and in 30 transects of 30 m², seedlings were census. Their coordinates and their association with nurse plants were recorded. The spatial distribution pattern in adults, was analyzed with the Ripley $K(t)$ function in the ArcGis program, and the seedlings with the Morisita standardized index. With a Chi-Square test χ^2 , it was determined whether the individuals found in the different conditions were similar and whether the association was different from the stage of the seedlings to adult. The results in adults show that, the three species together have a distribution pattern grouped at any distance, as well as *B. copallifera* and *B. glabrifolia* at the individual level. *B. bipinnata* presented a pattern of random distribution. Seedling results show that all three species have a random spatial distribution pattern. The Chi-Square test χ^2 , shows that the proportion of individuals associated with a nurse plants was significant ($p < 0.05$) when passing from seedlings to adult.

Key words: establishment factors, nurse plants, spatial distribution pattern, $K(t)$ of Ripley. ArcGis.

DEDICATORIA

A la vida...que hasta el momento me ha permitido abrir los ojos cada mañana, brindándome así, la oportunidad de seguir adelante.

A mi familia... por amarme, porque todo lo soy es por ustedes.

Eliseo Rivera Valderrama; mi padre, hombre incansable del cual solo he recibido amor. Esto es para ti que me enseñaste que todo lo puedo lograr con trabajo y esfuerzo. Te amo.

Olivia Rios Bustamante; mi madre, mujer amorosa y comprensiva que en todo momento está dispuesta a ayudarme. Esto es para ti con todo mi amor, porque siempre has creído en mí. Te amo.

Juan Manuel Rivera Rios; mi hermano, hombre inteligente y muy capaz. Esto es para ti porque eres mi mayor ejemplo, porque me has cuidado y has sido mi mejor compañero a lo largo de tantos años. Te amo.

A Flor Arango Perales; el amor de mi vida, mujer maravillosa que llegó a darle sentido a todo lo que hago. Para ti que eres mi compañera y mi confidente, para ti que con tu sonrisa iluminas mi vida, para ti que eres tan diferente a mí y de esa forma nos complementamos, para ti que te conocí en el momento justo y preciso y me has apoyado incondicionalmente. Para ti, porque sin ti, nada de esto tendría sentido. “te veo me sonrojo y tiemblo” Te amo.

A la familia Rivera Valderrama y a la familia Rios Bustamante, a todos y cada uno de ustedes que siempre han estado pendientes de mí, deseándome lo mejor. Esto también es para ustedes.

Con todo mi amor. Angel Rivera

AGRADECIMIENTOS

Al Colegio de Postgraduados por la preparación académica que me ha brindado a lo largo de estos dos años.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca que me otorgaron para la realización de esta Maestría.

Al Postgrado en Botánica, que me brindó la oportunidad de pertenecer a esta maravillosa comunidad. Gracias a cada uno de los profesores con los que tuve la fortuna de tomar cursos. También gracias al personal administrativo que siempre tuvo la mejor disposición de ayudarme.

A los miembros de mi Consejo Particular, gracias por compartir conmigo sus conocimientos. Al Dr. Lauro López Mata, por creer en el potencial de esta investigación y por la dirección de la misma; al Dr. Edmundo García Moya, por las enseñanzas compartidas y por los atinados comentarios para el mejoramiento de éste trabajo; al Dr. Juan Antonio Cruz Rodríguez, por confiar en mí y siempre tener la mejor disposición para ayudarme.

Al ejido Los Sauces en Tepalcingo, Morelos, en especial al Sr. Celestino Pliego quien me permitió trabajar en su predio y me brindó todas las facilidades para realizar esta investigación.

Al M.C. Alejandro Hernández Tapia, quien me presentó este maravilloso mundo de las Burseras.

A Juan Carlos Hernández y Consuelo Acuayte por ser más que mis amigos y por ayudarme en todo momento; sepan que fueron parte fundamental para terminar este proceso.

A Diana Salinas, Natalia Durán, Mario Reul y Gabriela Gómez, porque siempre han estado a mi lado para apoyarme y porque al paso de los años seguimos adelante como una verdadera familia, ya que son más que mis amigos...son mis hermanos.

A Alexis Andrei Villegas, por tu apoyo absoluto y ser como un hermano para mí.

A Alejandro Medina, por creer en mí, y por tu hermandad conmigo.

A la familia Arango Perales, porque me han apoyado en todo momento, porque han creído en mí y porque me han hecho parte de su familia.

A la familia Reul Linares, por el apoyo recibido durante tantos años. Gracias por abrirme las puertas de su casa y de su corazón.

A mis compañeros del postgrado; Gerardo Eleuterio Valdez y Alfredo Esteban Tadeo Noble por su apoyo y compañerismo en este tiempo.

Sinceramente. Angel Rivera

CONTENIDO

RESUMEN	iv
ABSTRACT.....	v
LISTA DE CUADROS.....	xi
LISTA DE FIGURAS.....	xii
CAPITULO 1. EL GÉNERO <i>Bursera</i> COMO ELEMENTO CLAVE EN LA SELVA ESTACIONAL SECA DE MÉXICO.....	1
1.1. Introducción	1
1.2. Las selvas estacionales secas en México.....	1
1.3. Distribución en México.....	3
1.4. Estructura, composición y diversidad	5
1.5. Aprovechamiento de la selva estacional seca	6
1.6. Estado actual de las selvas estacionalmente secas en México	7
1.7. La selva estacional seca en el estado de Morelos.....	8
1.8. Amenazas de la selva estacionalmente seca en el estado de Morelos.....	8
1.9. Género <i>Bursera</i>	9
1.10. <i>Burseras</i> productoras de resina de copal en el estado de Morelos	10
1.11. Descripción de <i>Bursera bipinnata</i> (Moc. & Sessé ex DC.) Engl.....	11
1.12. Descripción de <i>Bursera copallifera</i> (Moc. & Sessé ex DC.) Bullock.	12
1.13. Descripción de <i>Bursera glabrifolia</i> (Kunth) Engl.	13
1.14. Distribución geográfica de <i>B. bipinnata</i> , <i>B. copallifera</i> y <i>B. glabrifolia</i>	14
1.15. Importancia económica de <i>B. bipinnata</i> , <i>B. copallifera</i> y <i>B. glabrifolia</i>	15
1.16. Conclusiones generales	16
1.17. Literatura citada.....	17
CAPITULO 2. ANÁLISIS DE LOS PATRONES DE DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE <i>Bursera bipinnata</i> (Sessé & Moc. ex DC.) Engl., <i>Bursera Copallifera</i> (Sessé & Moc. ex DC.) Bullock Y <i>Bursera glabrifolia</i> (H. B. K.) Engl., EN LA SIERRA DE HUAUTLA, MORELOS	22
Resumen.....	22
Abstract.....	23
2.1. Introducción	24

2.2. Materiales y métodos	28
2.2.1. Área de estudio	28
2.2.2. Patrón de distribución espacial.....	28
2.2.3. Condiciones de establecimiento	32
2.3. Resultados	37
2.3.1. Patrón de distribución espacial.....	37
2.3.2. Condiciones de establecimiento	37
2.4. Discusión.....	46
2.5. Conclusiones	49
2.6. Literatura citada.....	50

LISTA DE CUADROS

	Pag.
Cuadro 2. 1. Recuento de plántulas encontradas en las diferentes condiciones de análisis en la muestra de 30 transectos. La distribución de frecuencias, muestra que para el total de plántulas, la proporción de individuos asociados a una nodriza es estadísticamente mayor, al igual que para <i>B. copallifera</i> y <i>B. glabrifolia</i> . La condición de establecimiento de <i>B. bipinnata</i> es estadísticamente igual.....	40
Cuadro 2. 2. Recuento de árboles adultos (individuos con una altura > 1.30m) encontrados en las diferentes condiciones en 15 ha. de estudio. Tanto para el total de adultos, como para el caso específico de cada una de las especies, la distribución de frecuencias, muestra que la proporción de individuos asociados a una nodriza es estadísticamente mayor.....	40

LISTA DE FIGURAS

	Pag.
Figura 1. 1. Distribución de la selva seca en la República Mexicana. Fuente: Inventario Forestal Nacional 2000.	4
Figura 1. 2. Localización de la REBIOSH, en el estado de Morelos.....	7
Figura 1. 3. <i>Bursera bipinnata</i> , A) rama con infrutescencias; B) inflorescencia; C) flor masculina; D) hueso. Ilustrado por Elvia Esparza. En: Las especies de <i>Bursera</i> (Burseraceae) en la cuenca superior del río Papaloapan (Rzedowski <i>et al.</i> , 2004). ..	12
Figura 1. 4. <i>Bursera copallifera</i> , A) rama con infrutescencias; B) flor masculina; C) hueso visto por ambas caras. Ilustrado por Elvia Esparza. En: Las especies de <i>Bursera</i> (Burseraceae) en la cuenca superior del río Papaloapan (Rzedowski <i>et al.</i> , 2004). ..	13
Figura 1. 5. <i>Bursera glabrifolia</i> , A) rama con infrutescencias; B) flor masculina; C); D) fruto E) hueso visto de frente y de perfil. Ilustrado por Elvia Esparza. En: Las especies de <i>Bursera</i> (Burseraceae) en la cuenca superior del río Papaloapan (Rzedowski <i>et al.</i> , 2004).	14
Figura 2. 1. Establecimiento de A) Árboles adultos; y B) plántulas, en áreas abiertas.	33
Figura 2. 2. Establecimiento de A) Árboles adultos; y B) plántulas, bajo un dosel.	34
Figura 2. 3. Establecimiento de A) Árboles adultos; y B) plántulas, a un costado de rocas.	35
Figura 2. 4. Establecimiento de A) Árboles adultos; y B) plántulas, en grietas de rocas.	36
Figura 2. 5. A) Localización de 1514 individuos de las tres especies de estudio, B) patrón de distribución espacial de las tres especies de <i>Bursera</i> . Se exhibe un patrón agrupado de distribución a cualquier distancia dentro de la localidad de estudio.	41

Figura 2. 6. A) Localización de 867 individuos de *B. copallifera* y B) patrón de distribución espacial; se exhibe un patrón agrupado de distribución a cualquier distancia dentro de la localidad de estudio. 42

Figura 2. 7. A) Localización de 581 individuos de *B. glabrifolia*, y B) patrón de distribución espacial; se exhibe un patrón agrupado de distribución a cualquier distancia dentro de la localidad de estudio. 43

Figura 2. 8. A) Localización de 66 individuos de *B. bipinnata*, y B) patrón de distribución espacial; se exhibe un patrón aleatorio de distribución a cualquier distancia dentro de la localidad de estudio. 44

Figura 2. 9. Proporción de individuos sin nodriza (barras claras): A) *B. bipinnata*, 41% y 20%, B) *B. copallifera*, 41% y 31% y C) *B. glabrifolia* 38% y 18% en plántulas y adultos respectivamente. Proporción de individuos asociados a una nodriza (barras oscuras): A) *B. bipinnata*, 59% y 80%, B) *B. copallifera*, 59% y 69% y C) *B. glabrifolia* 62% y 82% en plántulas y adultos respectivamente. 45

CAPITULO 1. EL GÉNERO *Bursera* COMO ELEMENTO CLAVE EN LA SELVA ESTACIONAL SECA DE MÉXICO

1.1. Introducción

La diversidad biológica existente en México es inusitada. Esto se reconoce, por ejemplo, por el hecho de que un contingente de alrededor el diez por ciento de las especies del planeta, con base en varios grupos de organismos, se concentra en el territorio nacional, en un área de poco menos de dos millones de kilómetros cuadrados. La riqueza de especies no es la única medida que define la biodiversidad del país. Otras facetas son igualmente destacadas, como la diversidad de tipos de ecosistemas, la exuberante diversidad de formas de vida en las plantas, el hecho de que México es centro de origen y evolución de plantas, así como su gran agrobiodiversidad, reflejada en la enorme constelación de especies, subespecies, formas y variedades de plantas cultivadas (Dirzo y Ceballos, 2010). México da cabida a todos los grandes biomas existentes en el planeta, situación que, si acaso, es repetida en otras regiones de la Tierra, como en el subcontinente de la India y la región trópico-andina. Una relación a ello es el hecho de que en México se distribuye el gran bioma de selvas tropicales, las cuales alcanzan su distribución mundial más norteña en su territorio, a latitudes que desafían los modelos simplificados (basados en patrones bioclimáticos generales) de distribución esperada del bioma (Dirzo y Ceballos, 2010).

1.2. Las selvas estacionales secas en México

La existencia de este tipo de vegetación en México data desde el Cenozoico Temprano (hace 50 a 60 millones de años) (Becerra *et al.*, 2012). Su flora es el resultado del intercambio de diversas fuentes, junto con afinidades geográficas de Centro y Sudamérica, así como de largos e intensos procesos de especiación *in-situ* (Rzedowski y Calderón, 2013).

Las características propias de las selvas estacionales secas de por sí no ayudan, ya que presentan una doble fisonomía tan diferentes entre sí como el día y la noche. Verdes, exuberantes y vibrantes durante las lluvias, y gris/ocre, desoladas, muertas en apariencia y sofocantes durante la época de secas. Sin embargo, la bipolaridad funcional que presentan las selvas estacionales secas ha sido el motor evolutivo de una gran diversidad biológica, producto del extraordinario reto que ha representado para los organismos adaptarse a vivir en un ecosistema con ciclos anuales de vacas gordas en exceso y vacas flacas en extremo; tan es así que las selvas secas mexicanas contribuyen con cerca del 20% de especies del total de la flora de México y albergan una gran diversidad faunística, mayor a la esperada para zonas de este tipo (Dirzo y Ceballos, 2010).

El 42% de los bosques tropicales corresponden a comunidades de plantas en condiciones secas y estacionales (Murphy y Lugo, 1986). Sin embargo, hasta ahora, la mayor parte de los esfuerzos científicos se han enfocado a las selvas tropicales húmedas dando muy poca atención en las secas (Mooney *et al.*, 1995), a pesar de que la degradación a la que se enfrentan es similar en todos los tipos de selvas, y de acuerdo con algunos autores como Janzen (1988), Murphy y Lugo (1995) y Gentry (1995), sólo una pequeña proporción de la cobertura original de la selva baja caducifolia permanece relativamente intacta. El concepto de selvas estacionales secas es controversial debido a la confusión que induce el vocablo y a las diferencias en la concepción de los autores, de manera que, en ocasiones no se conocen con certeza cuáles comunidades se incluyen en este rubro. Las nominaciones más comunes para las selvas estacionales secas son, selva baja caducifolia (Miranda y Hernández X., 1963) o bosque tropical caducifolio (Rzedowski, 1978), incluyendo las de bosque tropical seco (Trejo, 2010).

Las selvas estacionales secas han sido descritas por Miranda y Hernández X. (1963) y por Rzedowski (1978), como aquellas comunidades dominadas por árboles de porte bajo con un

dosel más o menos continuo, que se desarrollan en sitios de lluvia con gran estacionalidad, menor a los 1600mm al año, concentrada en pocos meses y, al menos durante cinco, tienen lluvias menores a 100mm. La mayor parte de la vegetación pierde las hojas en la época seca. Se consideran, en general, con una estructura menos compleja y con menor diversidad que las húmedas, aunque en ocasiones, la riqueza de especies que albergan algunos sitios puede ser comparable (Trejo, 2010).

1.3. Distribución en México

Las selvas estacionales secas son el bastión más norteño de la distribución tropical en el continente americano y probablemente, de acuerdo con lo que consignan Sabogal (1992), Bullock *et al.* (1995) y Gentry (1995), también son las más extensas en Latinoamérica. Estas selvas tienen una amplia distribución en México, ya que se extienden desde el paralelo 29° Norte, hasta la frontera con Guatemala, en el sur del país. Se encuentran de preferencia en la vertiente del Pacífico, con incursiones importantes en las cuencas de los ríos Lerma-Santiago y Balsas, también están representadas en manchones discontinuos en la vertiente del Golfo y en la península de Yucatán (Búrquez *et al.*, 2002) (Figura 1.1). La amplitud en la distribución geográfica de las selvas estacionales secas en México, así como la heterogeneidad en las condiciones físicas en las que se establecen, dificulta, en gran medida, el reconocimiento de las variantes fisonómicas de estas comunidades vegetales (Trejo, 2005).

Las condiciones de establecimiento de este tipo de vegetación se dan de preferencia en lomeríos y laderas de las sierras, en sitios con pendientes moderadas a fuertes; se encuentran en altitudes que van desde el nivel del mar hasta casi 2000m, como en el caso del Bajío. Las condiciones climáticas en que se desarrolla son variables pero, en general, se les ubica en regiones donde las temperaturas son cálidas y es común que estén libres de heladas (Trejo, 1999). Su distribución

suele coincidir con el clima cálido subhúmedo (Aw_0), el cual presenta una temperatura media anual mayor a los 22°C y una marcada estacionalidad. Sin embargo, una proporción de las selvas secas se establece también en climas más secos como el cálido semiárido (BS_1), y en condiciones aún más húmedas representadas por el clima cálido subhúmedo (Aw_1). No obstante el aspecto más relevante del clima donde se encuentran las selvas secas, es la marcada estacionalidad de la precipitación ya que, en contraste con otros sitios neotropicales donde se distribuyen selvas similares, puede haber meses durante el estiaje en los que para efectos prácticos la precipitación es nula. Los suelos en los que se establecen las selvas secas son muy variables pero, en general, son someros y en ocasiones pedregosos; el mayor porcentaje se asienta en suelos de tipo regosol y litosol (Trejo, 1999).

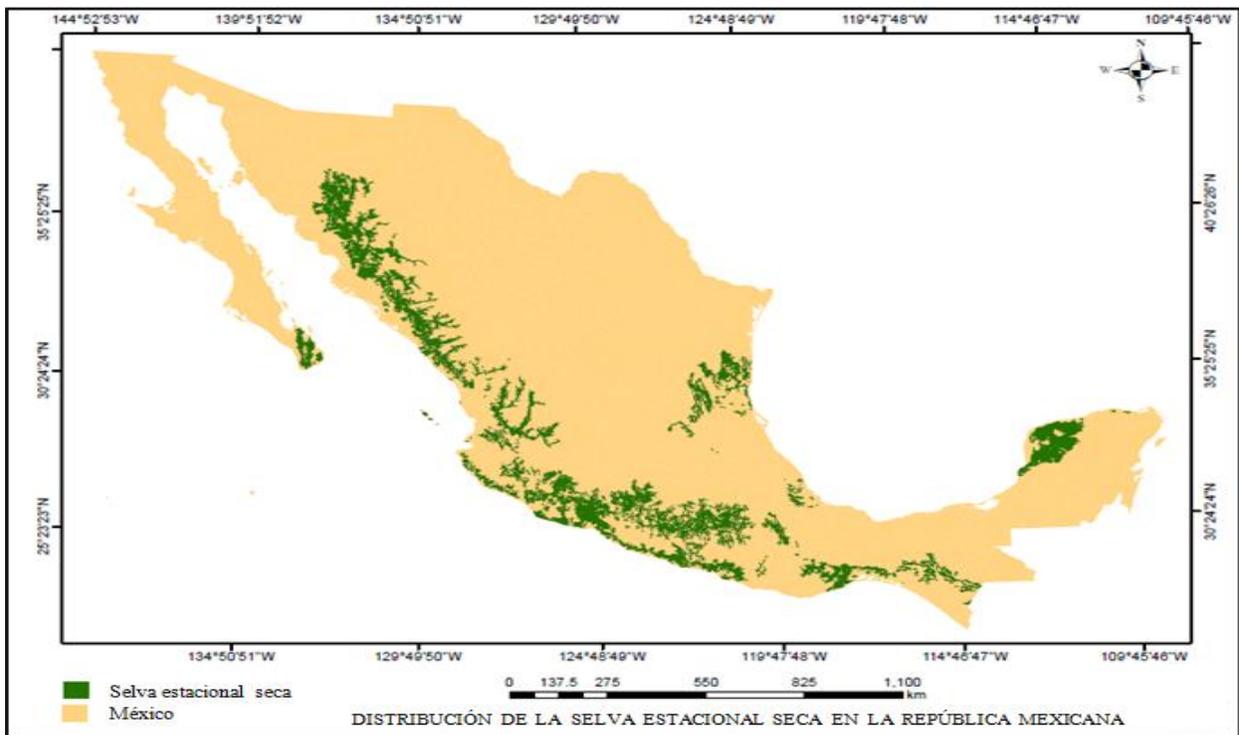


Figura 1. 1. Distribución de la selva seca en la República Mexicana. Fuente: Inventario Forestal Nacional 2000.

1.4. Estructura, composición y diversidad

Las selvas estacionales secas que se desarrollan en México presentan características estructurales y florísticas que las hacen únicas y las distinguen de otras selvas neotropicales similares. Su fisonomía está dada por asociaciones dominadas de árboles que ramifican a corta altura, de copas extendidas, cuyas alturas fluctúan alrededor de los ocho metros, aun cuando pueden encontrarse árboles aislados que, por lo general, no sobrepasan los 15 m. El estrato arbustivo es muy denso, de tal manera que en algunos sitios forman una maraña que dificulta, y en ocasiones impide el paso. De hecho, los elementos arbustivos constituyen una proporción muy importante en la composición de la estructura de la comunidad. Los individuos con diámetros menores a 2.5cm representan alrededor de la mitad de sus componentes. Las cactáceas columnarias y candelabrifórmes son parte de la fisonomía de ciertas variantes de estas selvas (Trejo, 2010).

Los elementos predominantes en la flora de este tipo de vegetación son especies de las familias Anacardiaceae, Asteraceae, Burseraceae, Cactaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Malpighiaceae, Rubiaceae. Las familias con afinidades xéricas, con adaptaciones para fotosintetizar y o crecer en la estación seca como Burseraceae, Cactaceae y Capparidaceae, al igual que con tejidos suculentos de las familias Anacardiaceae, Bombacaceae, Burseraceae, Caricaceae, Cochlospermaceae, Convolvulaceae, Euphorbiaceae y Fabaceae son las que predominan en las selvas estacionales secas. Una de las características interesantes de las selvas secas son las cortezas brillantes y exfoliantes de algunas de sus especies, en particular de las familias Anacardiaceae, Burseraceae y Euphorbiaceae. Las hojas compuestas predominan en estas selvas, así como la presencia de flores de colores llamativos. El estrato herbáceo es muy denso particularmente en la temporada lluviosa, pero prácticamente desaparece en la época de sequía (Trejo, 2005).

1.5. Aprovechamiento de la selva estacional seca

El bienestar de las poblaciones humanas de estos entornos, depende del potencial que tienen estos sistemas naturales para proveer a sus moradores, de alimentos, materiales de construcción, combustibles y otros productos. La capacidad de los ecosistemas para brindar servicios depende de las características particulares de cada uno de ellos y del estado en el que se encuentran sus distintos componentes bióticos y abióticos, así como el tipo y grado de interacción que se dé entre ellos. (Balvanera y Maass, 2010).

Los recursos y servicios que brindan estos ecosistemas, benefician tanto a las poblaciones que en ellas habitan, como a los pobladores de otras regiones del país (Maass *et al.*, 2005). Las selvas estacionales secas se caracterizan por tener una elevada densidad de árboles con diámetros pequeños y troncos retorcidos; en consecuencia, la disponibilidad de árboles con diámetros grandes de interés forestal ha sido históricamente insignificante en comparación con la que se tiene en las selvas húmedas. Sin embargo, la producción de leña como combustible, es de las más elevadas del país, aunque sólo corresponde a la mitad de la oferta que hacen los bosques templados (Balvanera y Maass, 2010).

El aprovechamiento de estos recursos naturales se ha realizado durante siglos, el 55% de las especies vegetales, en la Cuenca del Balsas, son aprovechadas (Challenger, 1998), lo cual ha permitido conservar, reproducir y mantener las condiciones de este tipo de vegetación, donde además de leña, dichos recursos se han utilizado para la construcción de viviendas, implementos agrícolas y artesanías, así como la obtención de gomas, alimento y medicinas (Bye, 1995). En particular las especies de la familia Burseraceae son ampliamente utilizadas para la extracción de resinas, aceites esenciales y elaboración de artesanías, pero pese a la amplitud de su distribución

y a sus abundantes poblaciones, se encuentra al borde de la extinción poblacional en varias localidades de México (Balvanera y Maass, 2010).

1.6. Estado actual de las selvas estacionalmente secas en México

Las selvas estacionales secas ocuparon alrededor del 27% de la superficie del país, de ellas cerca del 50% correspondían a las caducifolias y 11% a las subcaducifolias. Sin embargo, una serie de factores como la expansión de los asentamientos humanos, el crecimiento de la población o las actividades productivas, han derivado en procesos de deforestación, fragmentación y degradación de estas selvas. Así, la superficie de selva seca en México se ha visto reducida al paso de los años; para 1971 se consignaba el 14.9% de la superficie total del país y para el 2000 se redujo a solo 7.6% (Trejo, 2010). En el centro de México las selvas estacionales secas están representadas en la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla (REBIOSH) que incluye tres regiones contiguas de Morelos (Figura 1.2), Guerrero y Puebla; la parte del primero es la más importante por tener la mayor extensión. La REBIOSH, en Morelos, se incluye en un cuadrante entre las coordenadas 18°20' y 18°34' Norte y 98°51' y 99°210' Oeste (Dorado *et al.*, 2005).

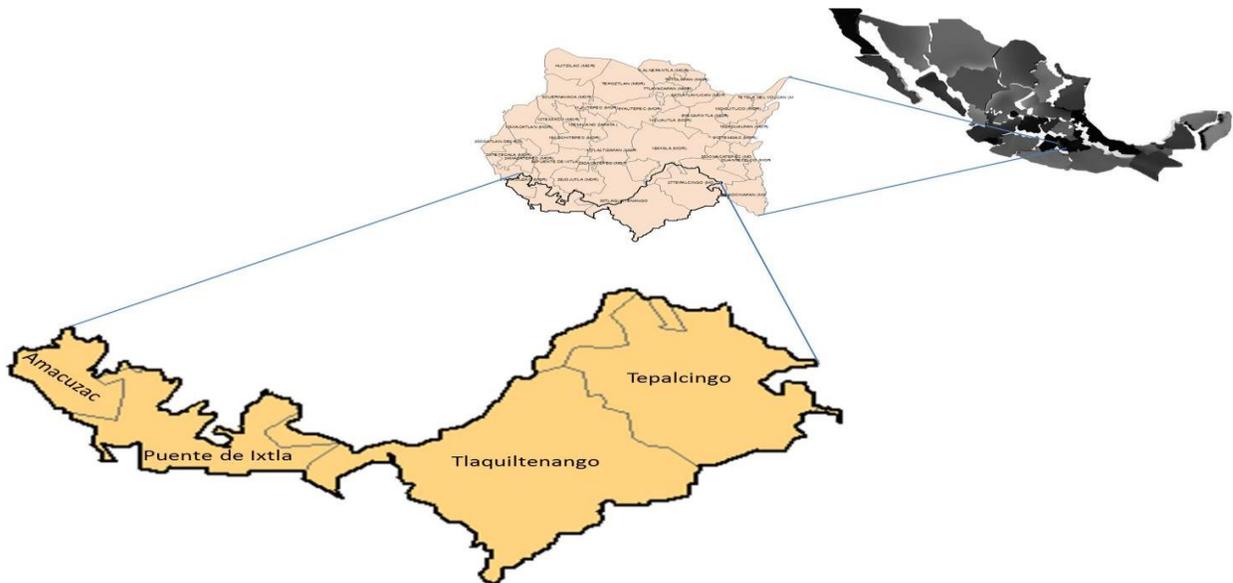


Figura 1. 2. Localización de la REBIOSH, en el estado de Morelos.

1.7. La selva estacional seca en el estado de Morelos

Los diversos estudios realizados en el estado de Morelos muestran que la selva estacional seca ocupaba 2843km², es decir, 60% de su superficie, pero en 1973 solo se contabilizaron 1384km², incluida la vegetación secundaria. En 1989 se había perdido 21% de esa superficie y permanecían con vegetación sólo 1096km², los cuales representaban 38.5% de la cobertura inicial. Para esas fechas sólo el 19% de esta superficie permanecía en cierto nivel de conservación, mientras que 17% estaba alterada, 31% se encontraba degradada y el resto (33%) había sido convertido en terrenos agropecuarios. En el periodo de 1973 a 1989 la tasa anual de deforestación en el estado fue de 1.4% (Trejo y Dirzo, 2000).

El área de la REBIOSH se encuentra en la Cuenca del Balsas y debido a su topografía y a las condiciones climáticas presentes en este lugar, es la porción más representativa de las selvas estacionales secas en el centro de México. El número de especies consignado hasta 2005, fue de 937 especies de plantas vasculares, incluidas en 449 géneros y 130 familias, de las cuales Asteraceae, Burseraceae, Fabaceae y Poaceae son las que tienen mayor riqueza de especies (Dorado *et al.*, 2005). Es necesario destacar que la familia Burseraceae encuentra en las selvas estacionales secas de la Cuenca del Balsas, su mayor riqueza, en particular en la Sierra de Huautla se han registrado 15 especies, todas ellas de gran importancia ecológica y económica (Valenzuela *et al.*, 2010).

1.8. Amenazas de la selva estacionalmente seca en el estado de Morelos

Los ecosistemas en general no son estáticos; tanto sus componentes bióticos como abióticos mantienen o cambian de estadio en función de las interacciones que se dan entre ellos. Los humanos, en el proceso de apropiarse de los recursos y servicios que brindan las selvas estacionales secas, las transforman y ocasionan diferentes grados de deterioro o degradación,

generando entre otros fenómenos, una disminución de su diversidad biológica y una alteración en los patrones de interacción entre sus especies. En la Sierra de Huautla, las dos amenazas más importantes son la ganadería extensiva de vacunos y el establecimiento de potreros de temporal, seguidas de un grupo de amenazas que en conjunto generan un impacto importante, entre ellas: la ganadería extensiva de caprinos, la extracción de leña, la construcción de caminos, presas y bordos y la apertura de sitios para la agricultura de temporal. Otras amenazas detectadas, aunque en menor magnitud, incluyen la basura y su manejo, la extracción no maderable, y extracción de fauna e introducción de especies (González *et al.*, 2010). Por ello, a diferencia de lo que pasa en la Costa del Pacífico, en la región de Sierra de Huautla la explotación de la selva estacional seca ha sido más intensa y se ha mantenido constante (Leonard, 2001). Ya que si bien el aprovechamiento forestal en la selva estacional seca permite la obtención de combustible, postes para la construcción de cercos y materiales de construcción de viviendas, existe también otra actividad muy significativa en estos ecosistemas: la recolección de productos forestales no maderables, cuyo aprovechamiento es importante en la vida de las comunidades, por ser frecuentemente fuente única de ingresos.

1.9. Género *Bursera*

Los árboles de este género son de porte bajo o medio (5-15m); el color de su corteza varía de gris a amarillo o rojo, es delgada y con frecuencia exfoliante. La gran mayoría de las especies del género son caducifolias que pierden sus hojas en la temporada seca del año y, en general, florecen al final de la misma (Hernández *et al.*, 2011).

El género *Bursera* agrupa más de un centenar de especies de plantas leñosas, cuya distribución se restringe al continente americano, en particular a la mitad septentrional de su porción intertropical. Se distribuye desde los extremos suroeste y sureste de los Estados Unidos hasta el

norte de Perú y de Brasil, incluyendo las Antillas y las Islas Galápagos. Su centro de diversificación se localiza en México, y hasta la fecha se conocen unas 80 especies más o menos definidas, aunque todavía queda un amplio contingente por descubrir, de suerte que el total real del grupo, en nuestro país, tiene la posibilidad de sobrepasar las 100 especies (Rzedowski *et al.*, 2004). Aunque este género es muy diverso y característico de la flora tropical de México, su conocimiento es incompleto, pues además de su sistemática complicada no se conocen bien la distribución de algunas de sus especies ni los factores que la determinan (Rzedowski *et al.*, 2005).

La mayor diversidad de las especies mexicanas de *Bursera* se establece en la vertiente del Pacífico, teniendo su máxima concentración en la cuenca del río Balsas (Rzedowski *et al.*, 2004). Los diferentes listados de las especies de *Bursera* para el estado de Morelos muestran algunas diferencias. De acuerdo con Rzedowski *et al.* (2005), en Morelos se encuentran 15 especies de *Bursera*, mientras que Bonilla y Villaseñor (2003) enlistan en su catálogo de la flora de Morelos 23 especies.

1.10. Burseras productoras de resina de copal en el estado de Morelos

La resina de copal se obtiene de árboles clasificados por los botánicos dentro del género *Bursera* que pertenece a la familia Burseraceae; una familia de plantas que producen aceites y resinas aromáticas. En México y algunos países de Centroamérica, estas resinas se usa como incienso, los cuales son mezclas o a veces ingredientes puros que al quemarse desprenden un olor fragante y que desde hace miles de años se utilizan con fines rituales y religiosos (Purata, 2008).

El estado de Morelos tiene varias especies del género *Bursera*, pero las que se emplean para la obtención de resina son *Bursera bipinnata* (Moc. & Sessé ex DC.) Engl, conocida en dicha

región como copal chino, y *Bursera copallifera* (Moc. & Sessé ex DC.) Bullock llamada copal ancho. Los campesinos que se dedican a la extracción de resina reconocen variantes dentro de estas dos especies. Por ejemplo, distinguen árboles de *B. bipinnata* que producen resina con acentuado olor a limón, al cual denominan con el nombre local de “chino limón”; también encuentran árboles productores de resina con olor desagradable al que denominan “chino hediondo”, el cual, además, presenta hojas de mayor tamaño y más lisas, en comparación con las típicas de la especie. Dentro de *B. copallifera* igual está el copal ancho limón conocido por el olor a limón de su resina, y el llamado copal ancho aguado, cuya resina no se solidifica. *B. copallifera* produce una resina más pesada y más temprana que los árboles de *B. bipinnata* (Linares y Bye, 2008).

1.11. Descripción de *Bursera bipinnata* (Moc. & Sessé ex DC.) Engl.

Los árboles son dioicos, de 8 a 12m de alto, muy resinoso y con aroma agradable al estrujarse; tronco de 35 a 50cm de diámetro, de corteza gris, por lo general lisa, no exfoliante, ramillas laterales cortas, agudas, a menudo semejando espinas. Hojas fasciculadas en los extremos de ramillas cortas, o bien, alternas sobre ramillas vigorosas de crecimiento nuevo, precedidas en su aparición por una roseta de catafilos anchamente triangulares a lanceolados, de 2 a 4mm de largo, moreno-rojizos. Hojas que simulan las frondas de algunos helechos, en ocasiones pinnadas, con más frecuencia parcialmente bipinnadas y a veces con tendencia a tripinnadas, peciolo de 1.5 a 2cm de largo, lámina ovada a oblonga en contorno general, de 2.5 a 7.5cm de largo y de 1 a 6.5cm de ancho. Flores masculinas tetrámeras, lóbulos del cáliz angosto triangular, de 1.5 a 2.5mm de largo, pétalos blanquecinos a amarillentos o verdosos, de 1.8 a 2.5mm de largo, estambres 8, filamentos de 0.8 a 1mm de largo. Flores femeninas tetrámeras, similares en forma y tamaño a las masculinas, también a veces con los pétalos un poco más cortos que los

lóbulos del cáliz. Infrutescencias hasta de 6 cm de largo, con uno o varios frutos bivalvados, ovoides, de 6 a 8mm de largo y 4 a 5mm de diámetro (Rzedowski *et al.*, 2004) (Figura 1.3).

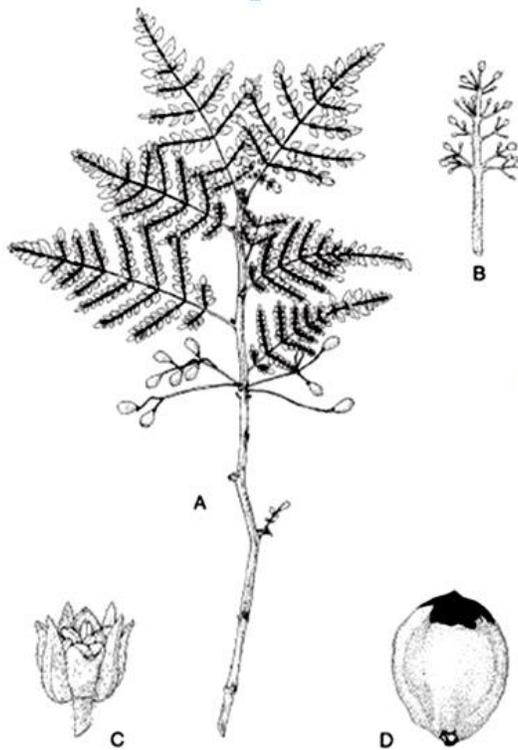


Figura 1. 3. *Bursera bipinnata*, A) rama con infrutescencias; B) inflorescencia; C) flor masculina; D) hueso. Ilustrado por Elvia Esparza. En: Las especies de *Bursera* (Burseraceae) en la cuenca superior del río Papaloapan (Rzedowski *et al.*, 2004).

1.12. Descripción de *Bursera copallifera* (Moc. & Sessé ex DC.) Bullock.

Los árboles son de entre 3 a 6m de altura, dioicos, con troncos hasta 30cm de diámetro, el cual tiene una corteza no exfoliante lisa y gris, con resina aromática, ramas maduras lisas, grisáceas y glabras, ramas jóvenes lisas, rojizas y algo pilosas. Sus hojas son imparipinnadas, en rosetas alternas en ramas de nuevo crecimiento; tiene pecíolos de entre 1 a 3cm de largo, sus folíolos son sésiles, elípticos a oblongos, que llegan a medir entre 1.5 y 3.5cm de largo, y de 1 a 1.2cm de ancho, con una base redondeada, el haz con pubescencia dispersa, verde oscuro, y el envés es

verde-amarillento, nervadura principal, secundarias y terciarias prominentes. Las inflorescencias son en forma de panículas. Tiene flores numerosas, densamente lanosas, de color verde, y las flores masculinas son muy parecidas a las femeninas. Los frutos son esféricos y llegan a medir de 7 a 9mm de diámetro, son glabros, pardo-rojizos; con una semilla que mide entre 5 a 7mm de diámetro, esféricos a elipsoidales, total o casi en su totalidad cubiertos por un pseudoarilo amarillo o anaranjado (Rzedowski *et al.*, 2004) (Figura 1.4).

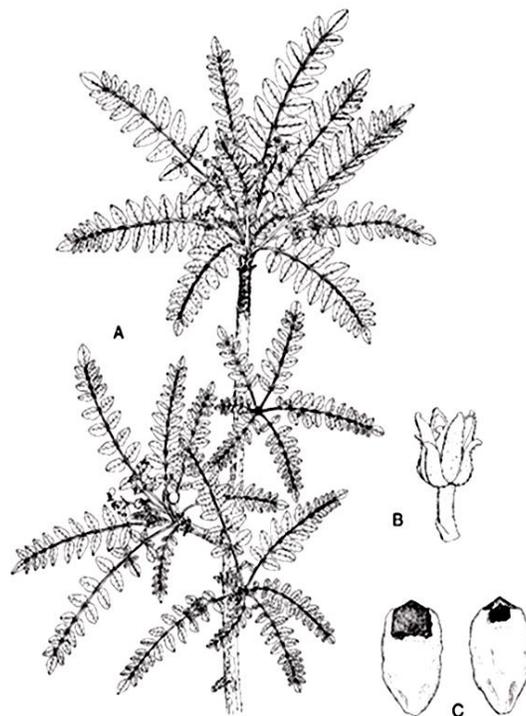


Figura 1. 4. *Bursera copallifera*, A) rama con infrutescencias; B) flor masculina; C) hueso visto por ambas caras. Ilustrado por Elvia Esparza. En: Las especies de *Bursera* (Burseraceae) en la cuenca superior del río Papaloapan (Rzedowski *et al.*, 2004).

1.13. Descripción de *Bursera glabrifolia* (Kunth) Engl.

Los árboles de esta especie pueden tener hasta 12m de alto, dioicos. Con troncos de hasta 35cm de diámetro, con corteza externa no exfoliante lisa y gris, con resina aromática, sus hojas son

imparipinnadas, alternas en las ramas de nuevo crecimiento; con un pecíolos hasta 2.5cm de largo; los folíolos son anchos y elípticos con el ápice redondeado, coriáceos y brillantes en la haz. Las flores tienen un color blanquecino o amarillento; las femeninas son similares a las masculinas, y los frutos son elipsoidales u obovoidales, glabros, con semillas de entre, 5 a 7mm de diámetro, cubiertos por un pseudoarilo amarillo o rojo-anaranjado (Rzedowski *et al.*, 2004) (Figura 1. 5).

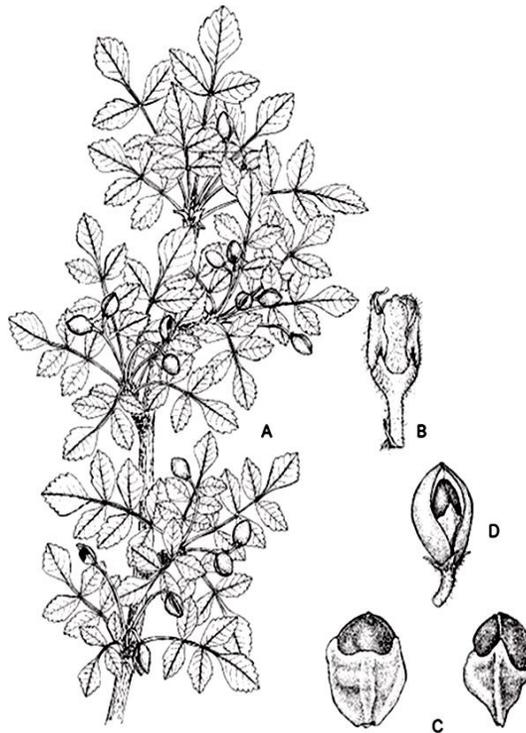


Figura 1. 5. *Bursera glabrifolia*, A) rama con infrutescencias; B) flor masculina; C); D) fruto E) hueso visto de frente y de perfil. Ilustrado por Elvia Esparza. En: Las especies de *Bursera* (Burseraceae) en la cuenca superior del río Papaloapan (Rzedowski *et al.*, 2004).

1.14. Distribución geográfica de *B. bipinnata*, *B. copallifera* y *B. glabrifolia*

Los árboles de estas especies son abundantes e incluso dominantes en las selvas estacionales secas de México y su distribución es bien conocida, sobre todo en la vertiente del Pacífico y en la

cuenca del Balsas. Rzedoswki *et al.* (2005) mencionan que *B. bipinnata* es una de las especies con una de las distribuciones más amplias del género, pues su área conocida se extiende desde Durango hasta Honduras y El Salvador. En nuestro país su distribución se encuentra repartida en Oaxaca, Guerrero, Puebla y Morelos. Mientras que *B. copallifera* es endémica de México, y se encuentra en los estados de Colima, Guerrero, Jalisco, México, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla y Zacatecas. Respecto a las otras dos especies mencionadas, *B. glabrifolia* tiene una distribución mucho más limitada, ya que solo se encuentra en los estados de México, Michoacán, Morelos, Guerrero, Oaxaca y Puebla.

1.15. Importancia económica de *B. bipinnata*, *B. copallifera* y *B. glabrifolia*

Las especies *B. bipinnata* y *B. copallifera* juegan un papel importante en el desarrollo socioeconómico y cultural de muchas regiones, debido a la resina que se extrae de ellas. Para muchos miembros de las comunidades donde cuentan con este recurso, incluyendo mujeres y jóvenes, la extracción de dicha resina provee de empleo e ingresos complementarios a las actividades agropecuarias en momentos difíciles (Marshall *et al.*, 2006). En este contexto la venta de resina de copal ha servido como un aporte al desarrollo rural en las áreas donde cuentan con este recurso, pero su ingreso varía de forma notoria año con año; es así que esta actividad aporta un porcentaje importante al ingreso anual de los hogares dedicados a la extracción de resina y de forma regular proporcionan una red de seguridad en la que se puede confiar cuando los resultados esperados, de otras actividades tales como la agricultura, no son favorables. La madera *B. glabrifolia* se utiliza para elaborar artesanías (alebrijes), de los frutos, hojas y ramillas se obtienen aceites esenciales, utilizados en la industria farmacéutica y agronómica, así como en la elaboración de cosméticos y perfumes (Purata, 2008).

1.16. Conclusiones generales

El estudio de las selvas húmedas ha sido mayor respecto al estudio las selvas estacionales secas. Tal vez una de las razones de ésta falta de atención, se debe a su “poco carisma”, aspecto que está relacionado con su marcada estacionalidad climática, caracterizada por una época de lluvias en la cual la vegetación luce verde. Contrastando con la época seca, en la cual la mayor parte de las especies vegetales se desprenden de sus hojas, y el aspecto en esta época del año es grisáceo y para muchos “desolador”. Enfrentarse a una severa sequía después de la temporada de lluvias impone estrictas reglas para la sobrevivencia. Se trata de un sistema biológico que es mucho menos atractivo a primera vista., pero aun cuando se pudiera pensar que la selva estacional seca no es “carismática”, su relevancia biológica es excepcional, ya que contiene un porcentaje mucho mayor de las plantas endémicas de México (más de 40%) que la selva tropical húmeda (5%) (Rzedowski, 1991a, 1991b).

La distribución de estas selvas en México, presenta características estructurales y florísticas que las hacen únicas y las distinguen de otras selvas neotropicales similares, por lo que es importante redoblar esfuerzos para tener un conocimiento amplio de ellas y contribuir a su conservación (Trejo, 2010). Para muchos investigadores la selva estacional seca es considerada el tipo de vegetación tropical con mayor peligro de desaparecer. Gran parte de su superficie se ha transformado en comunidades secundarias, así como en parcelas agrícolas, potreros, desarrollos urbanos, etc. Esto desde luego, se traduce en un llamado a la conservación de este tipo de vegetación, donde habrá que analizar, cuál es realmente el estado de la composición, estructura y funcionamiento de las selvas que quedan en pie. El estudio de los procesos funcionales que regulan la productividad del ecosistema provee un marco teórico complementario a otros enfoques como el de la ecología de poblaciones, de comunidades o de paisaje que permiten

comprender las consecuencias del disturbio del ecosistema con una perspectiva que integra los procesos biológicos con los físicos y químicos.

La alta concentración de especies de *Bursera* con diferentes niveles de parentesco y variados patrones ecológico-geográficos ofrece buenas posibilidades para la búsqueda de explicaciones generales de eventos evolutivos del establecimiento de las especies, así como la explicación de los factores que han determinado la existencia de un alto número de especies en la depresión del Balsas. Por su importancia geográfica, biológica y cultural las selvas estacionales secas han recibido cada vez más atención desde una perspectiva ecológica. Sin embargo, los estudios que incorporan aspectos funcionales relacionados con la dinámica de la materia y la energía en el ecosistema son escasos (Bullock, *et al.*, 1995). Para llevar a cabo un estudio funcional completo se requiere un enfoque ecosistémico y un seguimiento a largo plazo de los procesos que controlan la dinámica del sistema.

1.17. Literatura citada

- Balvanera, P. y Maass, M. 2010. Los servicios ecosistémicos que proveen las selvas secas. En: G. Ceballos, L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury y R. Dirzo (Eds.), *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México* (pp: 250-269). Fondo de Cultura Económica. México, D. F.
- Becerra, J., Noge, K., Olivier, S. y Venable, D. 2012. The monophyly of *Bursera* and its impact for divergence times of Burseraceae. *Taxon* 61: 333-343.
- Bonilla, J. R. y Villaseñor, J. L. 2003. Catálogo de la flora del estado de Morelos. Centro de Investigaciones Biológicas. Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Cuernavaca. 129 p.

- Bullock, S., Mooney, H. y Medina, E. (Eds). 1995. Seasonally dry forests. Cambridge University Press, Cambridge.
- Búrquez, A., Martínez, A., Felger, R. S. y Yetman, D. 2002. Vegetation and hábitat diversity at the southern edge of the Sonoran desert. En: R. H. Robichaux, (Ed.), Ecology of Sonoran Desert Plants and Plant Communities (pp: 36-67). University of Arizona Press. Tucson Az.
- Bye, R. 1995. Ethnobotany of the Mexican Tropical Dry Forest. En: S. H. Bullock, H. A. Mooney, y E. Medina, (Eds.). Seasonally Dry Tropical Forest (pp. 423-438). Cambridge University Press, U.K.
- 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. Universidad Nacional Autónoma de México. Agrupación Sierra Madre, S.C. México, D.F. pp. 375-442.
- Dirzo, R. y Ceballos, G. 2010. Las selvas secas de México: un reservorio de biodiversidad y laboratorio viviente. En: G. Ceballos, L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury y R. Dirzo (Eds.), Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México (pp: 13-17). Fondo de Cultura Económica. México, D. F.
- Dorado, O., Maldonado, B., Arias, D. M., Sorani, V., Leyva, E. y Valenzuela, D. 2005. Plan de manejo y conservación de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huatla. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas de la Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. México D.F.
- Gentry, A. H. 1995. Diversity and floristic composition of Neotropical dry forests. En: S. H. Bullock, H. A. Mooney y E. Medina (Eds.). Seasonally dry forests (pp. 146-194). Cambridge University Press, Nueva York.

- González, M. A., Mass, M., Búrquez, A., Trejo, I., Valenzuela, D., Rodríguez, M. y Arias, H. 2010. Amenazas. En: G. Ceballos, L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury y R. Dirzo (Eds.), *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México* (pp: 321-346). Fondo de Cultura Económica. México, D. F.
- Hernández, E., González, M., Trejo, I. y Bonfil, C. 2011. Distribución del género *Bursera* en el estado de Morelos, México y su relación con el clima. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 82: 964-976.
- Janzen, D. H. 1988. Tropical dry forests: The most endangered major tropical ecosystem.. En: E. O. Wilson, y F. M. Peters (Eds.), *Biodiversity* (pp. 130-137). National Academy Press, Washington, D.C.
- Leonard, E. 2001. Ganadería y construcción territorial en el trópico seco mexicano. Raíces y fracasos de una reforma agraria. Hernández (Ed.), Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, México. 209 p.
- Linares, E. y Bye, R. 2008. El copal en México. *Biodiversitas* 78: 8-11.
- Maass, J. M., Balvanera, P., Castillo, A., Daily, G. C., Mooney, H. A., Ehrlich, P., Quesada, M., Miranda, A., Jaramillo, V. J., García, F., Martínez, A., Cotler, H., López, J., Pérez, J. A., Burquez, A., Tinoco, C., Ceballos, G., Barraza, L., Ayala, R. y Sarukhán, J. 2005. Ecosystem services of tropical dry forest: insights from longterm ecological and social research on the Pacific Coast of Mexico. *Ecology and Society* 10: 17-26.
- Marshall, E., Schreckenberg, K. y Newton, A. C. 2006. Comercialización de Productos Forestales No Maderables: Factores que Influyen en el Éxito. Conclusiones del Estudio de México. Centro Mundial de Vigilancia de la Conservación del Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente, Cambridge, Reino Unido. 148 p.

- Miranda, F. y Hernández X., E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Boletín de la Sociedad Botánica de México 29: 29-179.
- Mooney, H. A., Bullock, S. H. y Medina, E. 1995. Introduction. En: S.H. Bullock, H.A. Mooney y E. Medina (Eds.), Seasonally Dry Tropical Forests (pp. 1-8). Cambridge University Press, Cambridge.
- Murphy, P. G. y Lugo, A. E. 1986. Ecology of tropical dry forest. Annual Review of Ecology and Systematics 17: 67-88.
- Purata, S. E. 2008. Uso y manejo de los copales aromáticos: resinas y aceites. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F. 60 p.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Editorial Limusa. pp. 189-203.
- Rzedowski, J. 1991a. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. Acta Botánica Mexicana 14: 3-21.
- Rzedowski, J. 1991b. El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. Acta Botánica Mexicana 15: 47-64.
- Rzedowski, J. y Calderón, G. 2013. Datos para la apreciación de la flora fanerogámica del bosque tropical caducifolio de México. Acta Botánica Mexicana 102: 1-23.
- Rzedowski, J., Medina, R. y Calderón, G. 2004. Las especies de bursera (Burseraceae) en la cuenca superior del río Papaloapan (México). Instituto de Ecología, A.C. Acta Botánica Mexicana 66: 23-151.
- Rzedowski, J., Medina, R. y Calderón, G. 2005. Inventario del conocimiento taxonómico de la diversidad y del endemismo regionales de las especies mexicanas de *Bursera* (Burseraceae). Acta Botánica Mexicana 70: 85-111.

- Sabogal, C. 1992. Regeneration of tropical dry forest in Central America, with examples from Nicaragua. *Journal of Vegetation Science* 3:407-416.
- Trejo, I. 1999. El clima de la selva baja caducifolia en México. *Investigaciones Geográficas. Boletín Instituto de Geografía*. 39: 40-52.
- Trejo, I. 2005. Análisis de la diversidad de la selva baja caducifolia en México. En: G. Halffter, J. Soberón, P. Koleček y A. Melic (Eds.), *Sobre diversidad: el significado de las diversidades alfa, beta, gamma* (pp: 111-122). *Monografías Tercer Milenio Vol. 4*. Zaragoza, España.
- Trejo, I. 2010. Las selvas secas del Pacífico mexicano. En: G. Ceballos, L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury y R. Dirzo (Eds.), *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México* (pp: 41-51). Fondo de Cultura Económica. México, D. F.
- Trejo, I. y Dirzo, R. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national analysis in Mexico. *Biological Conservation* 94: 133-142.
- Valenzuela, D., Dorado, O. y Ramírez, R. 2010. Sierra de Huautla, Morelos, Guerrero y Puebla. En: G. Ceballos, L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury y R. Dirzo (Eds.), *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México* (pp: 477-481). Fondo de Cultura Económica. México, D. F.

**CAPITULO 2. ANÁLISIS DE LOS PATRONES DE DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE
Bursera bipinnata (Sessé & Moc. ex DC.) Engl., *Bursera Copallifera* (Sessé & Moc. ex DC.)**

Bullock Y *Bursera glabrifolia* (H. B. K.) Engl., EN LA SIERRA DE HUAUTLA,

MORELOS

Resumen

El análisis de la distribución espacial y la comprensión de cómo la heterogeneidad del terreno afecta el establecimiento del género *Bursera*, permite conocer cuáles son los factores que favorecen o limitan este proceso. De esta forma, se determinó el patrón de distribución espacial y factores de establecimiento de tres especies: *Bursera bipinnata*, *Bursera copallifera* y *Bursera glabrifolia*. En un predio de 15 ha se censaron árboles adultos y en 30 transectos de 30 m², se censaron plántulas. Se registró sus coordenadas y si estaban en áreas abiertas, o si tenían una nodriza (plantas o rocas). En adultos el patrón de distribución espacial se analizó con la función $K(t)$ de Ripley, en el programa ArcGis y en plántulas el patrón de distribución se determinó con el índice estandarizado de Morisita. Mediante una prueba de Ji-Cuadrada χ^2 se determinó si la proporción de individuos en las diferentes condiciones eran similares y si la asociación era diferente al pasar del estadio de plántula a adulto. Los resultados en adultos, muestran que el total de las tres especies, tienen una distribución agrupada a cualquier distancia, al igual que *B. copallifera* y *B. glabrifolia* a nivel individual. *B. bipinnata*; presentó una distribución aleatoria. Mientras que las plántulas de las tres especies de estudio presentan una distribución aleatoria. La prueba de Ji-Cuadrada χ^2 , muestra que la proporción de individuos asociados a una nodriza fue significativa ($p < 0.05$) al pasar de la condición de plántula a adulto.

Palabras clave: factores de establecimiento, nodrizas, patrón de distribución espacial $K(t)$ de Ripley, ArcGis.

Abstract

The analysis of the spatial distribution and the understanding of how the heterogeneity of the terrain affects the establishment factors of the specie *Bursera*, allows knowing which the factors that stimulate or limit this process are. In this way, it was defining spatial distribution pattern and establishment factors of three species: *Bursera bipinnata*, *Bursera copallifera* y *Bursera glabrifolia*. In the property of 15 ha adult trees were census and in 30 transects of 30 m², seedlings were census. Their coordinates were registered and if they were in open areas, or if they had a nurse plant (plants or rocks). In adults the spatial distribution pattern was analyzed with the $K(t)$ Ripley function, in the program ArcGis and in seedlings the distribution pattern was determined using the Morisita standardized index. By means of a Chi-Square test χ^2 it was determined whether the proportion of individuals in the different circumstances was similar and whether the association was different from the stage of the seedling to adult. The results in adults, show that the total of three species, have a grouped distribution at any distance, as well as *B. copallifera* and *B. glabrifolia* at the individual level. *B. bipinnata*, presented a random distribution. While seedlings of the three species of study have a random distribution. The Chi-Square test χ^2 , shows that the proportion of individuals associated with a nurse plant was significant when changing from seedling to adult.

Key words: establishment factors, nurse plants, spatial distribution pattern, $K(t)$ of Ripley, ArcGis.

2.1. Introducción

El género *Bursera* (Jacq. ex L.), es un elemento característico de las selvas estacionales secas en México (Fernández *et al.*, 1998) y por su número de especies, este género encuentra en la Cuenca del Balsas su mayor riqueza (Dorado *et al.*, 2005). Estas especies deben enfrentar la marcada estacionalidad de este tipo de ecosistemas, por lo que sus procesos de germinación crecimiento y establecimiento de plántulas, se encuentra restringido a la temporada de lluvias (Vieira y Scariot, 2006). Al igual que muchas otras especies de este tipo de vegetación, en la temporada seca pierden sus hojas y su crecimiento se limita de manera significativa (Murphy y Lugo, 1986).

Las plantas jóvenes son sensibles al estrés hídrico de la temporada seca, debido, en parte, al poco tiempo para desarrollar su sistema radical (Condit *et al.*, 1995). Es por ello que algunos micrositios resultan en “sitios seguros” (*sensu* Harper *et al.*, 1961) más favorables que otros para el establecimiento de las plántulas (Rivera, 2016). Los sitios sombreados bajo el dosel de los árboles (nodrizaje biológico) pueden funcionar como sitios seguros (Fowler, 1988). En ellos las temperaturas del aire y del suelo son menores que en sitios abiertos, se conserva la humedad del suelo y se reduce la evapotranspiración (Hernández y Valverde, 2007). Además, elementos de la microtopografía como las rocas, también pueden funcionar como sitios seguros (Fowler, 1988), ya que al reflejar una parte de la radiación solar y disipar el calor que absorben hacia capas más profundas del suelo (nodrizaje físico) reducen o aumentan la temperatura del mismo (Nobel y Zutta, 2007), disminuyendo la evaporación del agua (nodrizaje hídrico) permitiendo que la humedad se mantenga por más tiempo (Katra *et al.*, 2008), generando microambientes favorables (Peters *et al.*, 2008).

La comprensión de cómo la heterogeneidad espacial afecta el repoblamiento natural de las especies del género *Bursera*, permite delimitar condiciones en las cuales este proceso se ve favorecido o limitado, y evidencian relaciones de los individuos con su ambiente (Miranda *et al.*, 2016). Una aproximación al proceso de repoblamiento natural consiste en determinar las interacciones espaciales entre los individuos de una población o comunidad (Gómez, 2008). La distancia entre individuos, puede ser reflejo de los procesos de dispersión de semillas, facilitación, competencia, depredación, entre otros, o resultado de las limitaciones del ambiente, lo cual definirá la estructura espacial de la población. Es común que el repoblamiento natural en ecosistemas estacionales secos, esté dado por la interacción planta-planta. Ejemplo de ello es el efecto nodriza, donde un individuo genera las condiciones apropiadas para la germinación y establecimiento de otro, coespecífico o heteroespecífico (Gómez, 2008).

La totalidad de los organismos de la naturaleza de acuerdo con Begon *et al.* (2006) se encuentran donde los observamos porque se han desplazado hasta allí. En algunos casos, los miembros de una población se agrupan; en otros, se redistribuyen continuamente y cambian de posición relativa, pero también pueden dispersar y “diluir” su densidad. La estructura de un bosque se define con base en el patrón de distribución espacial de las plantas, resultado de la acción de fuerzas bióticas y abióticas (Hutchings, 1997). Los estudios sobre los patrones espaciales han incrementado su importancia en los últimos años, y han permitido estudiar procesos ecológicos que determinan la coexistencia de especies (Bagchi *et al.*, 2011; Ledo, 2013), además de conocer cómo se estructuran las comunidades (Wiegand *et al.*, 2007). También explican a qué escala ocurren o trabajan diferentes mecanismos (Illian *et al.*, 2006), o si existen relaciones entre especies y hábitats (Plotkin *et al.*, 2002; Ledo, 2013). Muchos de los procesos ecológicos, como los mencionados con anterioridad, no pueden ser objeto de experimentos. Para este tipo de

estudios se precisa plantear diferentes hipótesis nulas y analizar si se ajustan o no al patrón observado real, y confirmar o rechazar la hipótesis propuesta. En este punto, es importante señalar que no siempre es sencillo conocer el proceso que ha dado lugar a un patrón espacial sólo mediante su observación (Brown *et al.*, 2011).

El patrón de distribución espacial es un atributo que explica cómo se distribuyen las plantas en el espacio (Krebs, 1999). La distribución *aleatoria* se presenta cuando un organismo tiene la misma probabilidad de ocupar cualquier punto del espacio, y cuando la presencia de un individuo no influye sobre la presencia de otro. La distribución *regular o uniforme*, se produce cuando cada individuo muestra tendencia a evitar a todos los demás individuos. La distribución *agregada, agrupada o en conglomerados* ocurre cuando todos los individuos tienden a ser atraídos por determinadas partes del ambiente o tienen más probabilidades de sobrevivir en ellas, o cuando la presencia de un individuo atrae a otros individuos hacia el mismo sitio (Begon *et al.*, 2006).

Los patrones espaciales reflejan procesos ecológicos que se infieren y son comprendidos mediante la aplicación de análisis estadísticos apropiados (Perry *et al.*, 2002). Estos análisis sugieren los procesos ecológicos predominantes que determinan un patrón de distribución específico de las plantas. Por ejemplo un patrón regular podría indicar competencia, o por el contrario un patrón agrupado puede indicar facilitación. Sin embargo se debe tener cuidado en la interpretación de los resultados (Wiegand y Moloney, 2004). En las plantas, estos patrones pueden generarse a partir de procesos como la dispersión de las semillas, competencia intra e inter específica o solo ser consecuencia de la heterogeneidad ambiental (Wiegand *et al.*, 2007).

La forma más fiel de reflejar la estructura espacial de una población, comunidad, o de cualquier fenómeno ecológico (manchas de hábitat, perturbaciones, etc.) es la representación cartográfica

de sus elementos en una localidad o región geográfica concreta (Diggle, 2003). Estos elementos pueden describirse con cierto nivel de precisión mediante sus coordenadas cartesianas (De la Cruz, 2006), lo que deriva en un conjunto completo de localizaciones de objetos que, mediante técnicas de análisis estadístico, permiten inferir la existencia de interacciones ecológicas (Ripley, 1981; Diggle, 2003; Baddeley et al., 2015).

El empleo de estas técnicas suponen que el análisis de patrón espacial, podría explicar los mecanismos subyacentes a la construcción de la estructura y al funcionamiento de la dinámica de poblaciones y comunidades (Seabloom *et al.*, 2005). La teoría ecológica actual proporciona evidencia creciente de que el patrón espacial y los procesos que existen dentro del sistema, desempeñan un papel importante en el ensamblaje, de las comunidades vegetales y animales (May *et al.*, 2015; Velázquez *et al.*, 2015).

Los estudios de patrones puntuales, pueden conservar una huella de los procesos que afectaron la colocación de los objetos ecológicos y los valores de las marcas que los caracterizan, creando un "archivo ecológico" que puede contener información valiosa sobre la estructura del sistema (Wiegand *et al.*, 2003), donde el objetivo principal del análisis espacial de patrones puntuales es extraer esta información (Wiegand y Moloney, 2014). Si bien el análisis de éstas distribuciones no permite por si mismo, determinar qué proceso las establece, si proporciona valiosa información sobre dicho proceso y es un paso importante para proponer hipótesis concretas sobre cómo funcionan los ecosistemas y diseñar experimentos encaminados a evaluarlos (Maestre y Escudero, 2008).

La mayoría de investigaciones de análisis de patrón de distribución espacial se han realizado en bosques tropicales húmedos y subhúmedos. Se ha puesto poca atención en las selvas estacionales

secas, que advierten una falta de información en los procesos que determinan el establecimiento de plántulas y adultos sobre todo en el caso del género *Bursera* (Linares, 2005). El género *Bursera* en la Sierra de Huautla en el estado de Morelos, México, tiene 15 especies, todas ellas de gran importancia ecológica y económica (Dorado *et al.*, 2005). De ellas destacan *Bursera bipinnata* y *Bursera copallifera* con un gran aprovechamiento para la extracción de resinas (Trejo, 2005). En este trabajo se examinan las posibles condiciones que favorecen su establecimiento. Con este propósito se realizó un análisis de su patrón de distribución espacial y se determinaron las condiciones de micrositio en las que se encuentran las plántulas, y los adultos de estas especies. Además, de *B. bipinnata* y *B. copallifera* se trabajó con *Bursera glabrifolia*, que tiene un nivel de presencia similar o aún mayor que las otras dos especies.

2.2. Materiales y métodos

2.2.1. Área de estudio

El trabajo de campo se realizó en un predio de 15 ha en el ejido Los Sauces del municipio de Tepalcingo, enmarcado en la Sierra de Huautla, en el estado de Morelos (18°33' N, y 98°57' O). El clima de la región es Aw₀'(w) (i')g, que se describe como cálido subhúmedo con lluvias en verano, el más seco de los subhúmedos, con régimen de lluvias en verano y presencia de canícula (García, 1988). La temperatura media anual es de 24 °C y la precipitación anual oscila entre 600 y 900 mm. Los suelos predominantes son: Feozem háplico, Regosol éutrico y Litosol (INEGI, 2009).

2.2.2. Patrón de distribución espacial

Los datos de plántulas se obtuvieron a partir del recuento de individuos en una muestra de 30 transectos de 30 metros de largo por un metro de ancho, ubicados de forma aleatoria dentro del polígono de 15 ha. La categoría plántulas abarcó individuos que presentaban una hoja y hasta

25cm de altura. El análisis del patrón de distribución espacial se determinó con el Índice de Morisita (I_p) según la siguiente fórmula (Krebs, 1999):

$$I\delta = n \left[\frac{\sum x^2 - \sum x}{(\sum x)^2 - \sum x} \right]$$

Donde:

n es el número de cuadrantes

x es el número de individuos de la especie i

x^2 es el número de individuos de la especie i , en el cuadrante i , elevado al cuadrado.

Posteriormente se calcularon los dos valores críticos (μ , M_c) para el índice de Morisita y finalmente se calculó el índice de estandarización de Morisita (I_p) con valores entre rangos de -1 a +1 (con 95% de límites de confianza), donde un $I_p = 0$ muestra distribución aleatoria, $I_p > 0$ distribución agregada e $I_p < 0$ una distribución uniforme (Krebs, 1999).

Los datos de los árboles adultos (individuos con una altura $> 1.30m$) se obtuvieron con base en un censo dentro de las 15 ha. Cada individuo se georreferenció con un Sistema de Posicionamiento Global (GPS por sus siglas en inglés) (Garmin modelo: GPSMAP 64s) y sus valores se ingresaron en el sistema de información geográfica ArcGis (V. 10.0). Lo anterior permitió ubicar a cada individuo mediante un sistema de coordenadas cartesianas (x , y).

El censo de los árboles adultos y su ubicación mediante un sistema de coordenadas (x , y) permitió determinar su patrón de distribución espacial mediante la función $K(t)$ de Ripley (Ripley, 1977), que se define como:

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

Donde:

n = Número de individuos en la unidad de muestreo A (UM-A)

$|A|$ = Área de la UM-A (m^2)

u_{ij} = Distancia entre el i -ésimo y j -ésimo individuo en la UM-A (m)

t = Distancia entre dos árboles (m)

$I_t(u_{ij}) = 1$ si $u \leq t$ y 0 si $u > t$

W_{ij} = Proporción de la circunferencia con centro en UM-A (la sumatoria es de todos los pares de individuos no mayores que t).

La función $K(t)$ de Ripley, estima las relaciones entre pares de puntos (probabilidad de encontrar puntos cercanos), a diferentes escalas. Para este caso se utilizó la transformación de la raíz cuadrada de la función $K(t)$ de Ripley, para determinar la significancia estadística de la función $L(t)$, que determina el patrón de distribución de los individuos de una población con simulaciones de Monte Carlo (Besag, 1977):

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

La aplicación de la función $L(t)$ se hizo, con el módulo *Spatial Statistics Tools*, y la instrucción *Multi-Distance Spatial Cluster Analysis (Ripley's K Function)* de ArcGis (V. 10.0). Se llevo a cabo un análisis univariado y se aplicaron los siguientes parámetros:

Número de bandas de distancia. Se traza un círculo de radio r alrededor de un punto seleccionado, desde este punto se incrementa el número de bandas, para este caso se seleccionaron 20 bandas. Este parámetro determina el tamaño de la vecindad a la hora de

analizar el conjunto de puntos para su agrupamiento. Con esta información, se estima la cantidad promedio de puntos vecinos asociados a cada punto seleccionado y a partir del punto elegido se ilustra cómo cambia el patrón de distribución.

Confianza estadística. La aplicación de este parámetro, evalúa la distribución espacial de los puntos en relación con la aleatoriedad espacial completa (*CSR-complete spatial randomness*). Se ejecutaron un mínimo de 99 permutaciones. Con ello se distribuye aleatoriamente 99 veces el conjunto de puntos para cada iteración, lo que coincide con un nivel 0.05 en la prueba de significancia.

Campo de peso. El análisis no solo se logra realizar con la ubicación de los puntos, también se puede agregar un elemento de interés que sirva como factor de ponderación y que sea importante en la determinación del patrón de distribución espacial. Esta ponderación se dará en los puntos coincidentes con el factor de interés elegido. En este análisis se utilizó como campo de peso el factor “nodriza”; para determinar si dicho factor, influye o no, en el patrón de distribución de las especies de estudio.

Efecto de borde. Con este parámetro, se simula una serie de puntos fuera de la zona de estudio para que los puntos que estén cerca de los bordes, no sean subestimados; dichos puntos son duplicados como puntos “espejo”, para que el análisis se pueda realizar.

Definición del área de estudio. La Función $L(t)$; transformación de $K(t)$, es sensible al tamaño de la muestra, por eso en este parámetro se especifica una capa con el límite de la zona estudio. Si no se hace esta delimitación, la herramienta utiliza un rectángulo de “encuadre mínimo” que abarque el conjunto de puntos del área de estudio, interfiriendo así en el patrón de distribución real.

La estadística espacial menciona que es preciso comprender la noción de patrón aleatorio, según la cual, cualquier área del plano tiene la misma probabilidad de contener un punto, esta es una distribución de Poisson. La función $L(t)$ parte de la suposición de que el patrón de puntos presenta una distribución aleatoria, siendo ésta la hipótesis nula para el análisis, mientras que las hipótesis alternativas son la distribución agrupada y la distribución uniforme. Por lo tanto, si para una distancia dada t el valor de $L(t)$ es mayor que el valor superior del intervalo de confianza, se concluye que la estructura espacial corresponde a un patrón de distribución agrupado a la distancia t . Por el contrario, si el valor de $L(t)$ está por debajo del valor inferior del intervalo de confianza, se concluye que la estructura espacial es significativamente uniforme a la distancia t . Si el valor de $L(t)$ está dentro del intervalo de confianza, la hipótesis nula de aleatoriedad espacial completa no se rechaza (Besag, 1977).

2.2.3. Condiciones de establecimiento

Las condiciones de establecimiento de plántulas y adultos, se comprobaron en el momento de su registró. Se determinó sí se encontraban en una área abierta (Figura 2.1) o asociados a una nodriza (planta o roca). Un individuo tenía como nodriza una planta cuando se encontraba bajo un dosel (Figura 2.2). En el caso de las rocas, se consideró que existía nodrizaje si el individuo estaba a un costado (Figura 2.3), o entre las grietas de una o varias rocas (Figura 2.4). La frecuencia de establecimiento se comparó con una prueba de Ji-Cuadrada χ^2 , y se determinó, con un análisis de Tabla de contingencia, si la distribución de frecuencias de las condiciones de establecimiento fue independiente del estado de desarrollo de los individuos (plántulas o adultos).

A)



B)



Figura 2. 1. Establecimiento de A) Árboles adultos; y B) plántulas, en áreas abiertas.

A)

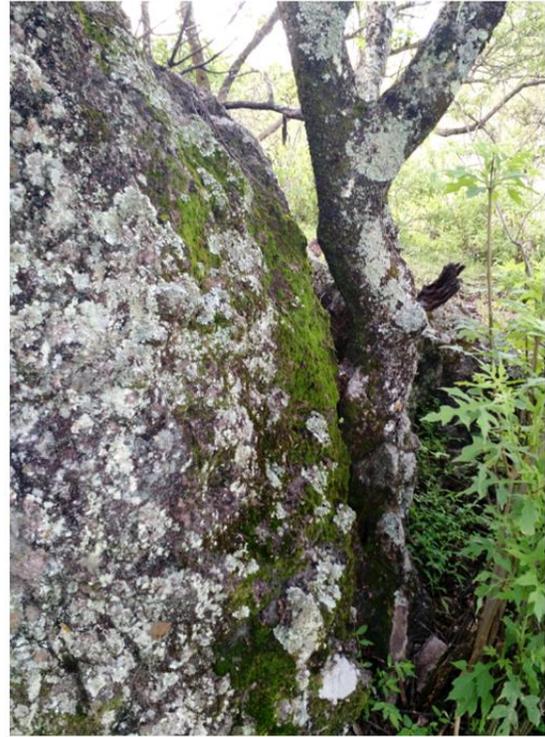


B)



Figura 2. 2. Establecimiento de A) Árboles adultos; y B) plántulas, bajo un dosel.

A)



B)



Figura 2. 3. Establecimiento de A) Árboles adultos; y B) plántulas, a un costado de rocas.

A)



B)



Figura 2. 4. Establecimiento de A) Árboles adultos; y B) plántulas, en grietas de rocas.

2.3. Resultados

2.3.1. Patrón de distribución espacial

El patrón de distribución de plántulas, como ya se indicó, se determinó con el índice estandarizado de Morisita. Se encontró que las plántulas de las tres especies tienen un patrón de distribución aleatorio, ya que en todos los casos el valor de I_p fue estadísticamente igual a cero (*B. bipinnata*, $I_p = 0.0642$; $p \geq 0.05$); *B. copallifera*, $I_p = 0.0101$; $p \geq 0.05$); y *B. glabrifolia*, $I_p = 0.000043$; $p \geq 0.05$).

Los patrones de distribución espacial en adultos para cada una de las especies de estudio y para las tres especies en conjunto, tienen un resultado estadístico confiable y una representación gráfica de fácil interpretación. Con base en la ubicación de cada uno de los individuos con el factor de ponderación “nodriza”, se muestra que las tres especies de estudio en conjunto, presentaron un patrón de distribución agrupado a cualquier distancia (Figura 2.5), dicho patrón de distribución se mantuvo en *B. copallifera* (Figura 2.6) y *B. glabrifolia* (Figura 2.7) a nivel individual, en el entendido que tuvieron una desviación significativa ($p < 0.05$) de la esperada de una distribución de Poisson. En cambio *B. bipinnata* presentó un patrón de distribución aleatorio (Figura 2.8).

2.3.2. Condiciones de establecimiento

El número de plántulas censadas de las tres especies de estudio en los 30 transectos, fue de 269. *B. bipinnata* fue la especie con menos individuos, 27. *B. copallifera* fue la que tuvo mayor número de individuos, 130, y *B. glabrifolia* con 112 individuos. De los factores que facilitaron el establecimiento, se registró que 162 individuos (60.22%), están asociados a una nodriza y 107 individuos (39.78%), no tienen nodriza y se encuentran en áreas abiertas. La proporción de las plántulas asociadas a una nodriza fue estadísticamente mayor a la proporción de individuos

establecidos en áreas abiertas ($\chi^2 = 11.24$; gl = 1; $p \leq 0.05$). En los casos específicos de *B. copallifera* ($\chi^2 = 4.43$; gl = 1; $p = 0.035$) y *B. glabrifolia* ($\chi^2 = 6.03$; gl = 1; $p = 0.014$), la condición fue la misma, es decir que la mayoría de sus plántulas estuvieron asociadas a una nodriza, principalmente rocas. En el caso de *B. bipinnata* la proporción de individuos en las dos condiciones fue estadísticamente igual ($\chi^2 = 0.926$; gl = 1; $p = 0.336$) (Cuadro 2.1).

El censo de árboles adultos fue de 1514 individuos de las tres especies de estudio. Se registraron 66 individuos de *B. bipinnata*, siendo ésta, la especie con menos individuos, *B. glabrifolia* tuvo 581 individuos, mientras que *B. copallifera* fue la especie que tuvo mayor número de individuos con un total de 867. De los factores que facilitaron el establecimiento, se obtuvo que de los 1514 individuos, 1132 (74.77%) tienen una nodriza; ya sea una roca o una planta, y 384 individuos (25.23%) no tienen nodriza y se encuentran en áreas abiertas. La proporción de individuos con nodriza, fue estadísticamente mayor a la proporción de individuos establecidos en áreas abiertas ($\chi^2 = 743.06$; gl = 1; $p \leq 0.05$). El análisis mostró que para cada una de las especies la proporción de individuos con nodriza es estadísticamente mayor, respecto a los individuos que están en áreas abiertas. *B. bipinnata* ($\chi^2 = 24.24$; gl = 1; $p = 0.001$), *B. copallifera* ($\chi^2 = 127.9$; gl = 1; $p = 0.001$) y *B. glabrifolia* ($\chi^2 = 242.04$; gl = 1; $p = 0.001$) (Cuadro 2.2).

Los cambios en la proporción de individuos establecidos en las dos condiciones indican que al pasar de plántulas a adultos, *B. bipinnata* disminuyó un 51 % la proporción de individuos establecidos en áreas abiertas, y aumentó un 35 % la proporción de individuos asociados a una nodriza (Figura 2.9a), mientras que *B. copallifera* en la condición de área abierta disminuyó un 25 % y aumentó un 16 % la proporción asociados a una estructura (Figura 2.9b). Para el caso de *B. glabrifolia* la proporción de individuos en áreas abiertas disminuyó un 53 % y aumentó un 32

% la proporción de individuos asociados a una nodriza (Figura 2.9c). La distribución de frecuencias para cada una de las especies de estudio, muestra que la proporción de individuos establecidos en áreas abiertas o asociados a una nodriza (roca o planta) fue estadísticamente mayor al pasar de la condición de plántula a adulto; *B. bipinnata* ($\chi^2 = 4.43$; gl = 1; p = 0.035), *B. copallifera* ($\chi^2 = 5.15$; gl = 1; p = 0.023) y *B. glabrifolia* ($\chi^2 = 24.13$; gl = 1; p < 0.0001).

Cuadro 2. 1. Recuento de plántulas encontradas en las diferentes condiciones de análisis en la muestra de 30 transectos. La distribución de frecuencias, muestra que para el total de plántulas, la proporción de individuos asociados a una nodriza es estadísticamente mayor, al igual que para *B. copallifera* y *B. glabrifolia*. La condición de establecimiento de *B. bipinnata* es estadísticamente igual.

Plántulas					
Especie	Total	Con nodriza	Tipo de nodriza		
			Roca	Planta	Sin nodriza
<i>B. bipinnata</i>	27	16 a	15	1	11 a
<i>B. copallifera</i>	130	77 a	60	17	53 b
<i>B. glabrifolia</i>	112	69 a	59	10	43 b
Total	269	162 a	134	28	107 b

Cuadro 2. 2. Recuento de árboles adultos (individuos con una altura > 1.30m) encontrados en las diferentes condiciones en 15 ha. de estudio. Tanto para el total de adultos, como para el caso específico de cada una de las especies, la distribución de frecuencias, muestra que la proporción de individuos asociados a una nodriza es estadísticamente mayor.

Adultos					
Especie	Total	Con nodriza	Tipo de nodriza		
			Roca	Planta	Sin nodriza
<i>B. bipinnata</i>	66	53 a	52	1	13 b
<i>B. copallifera</i>	867	601 a	574	27	266 b
<i>B. glabrifolia</i>	581	478 a	469	9	103 b
Total	1514	1132 a	1095	37	382 b

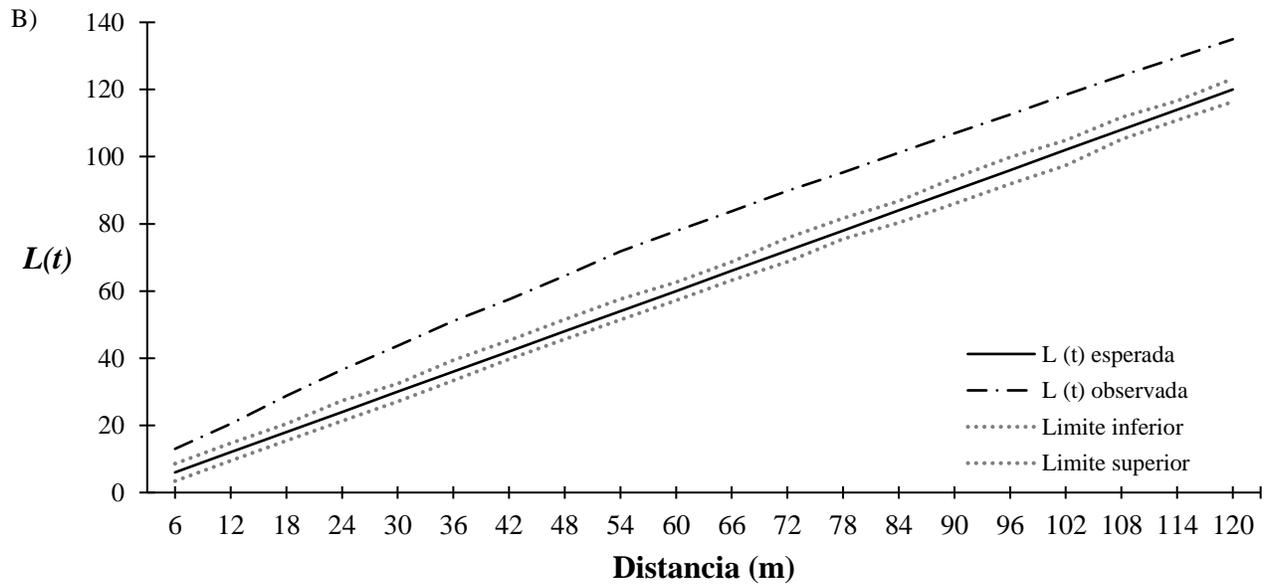
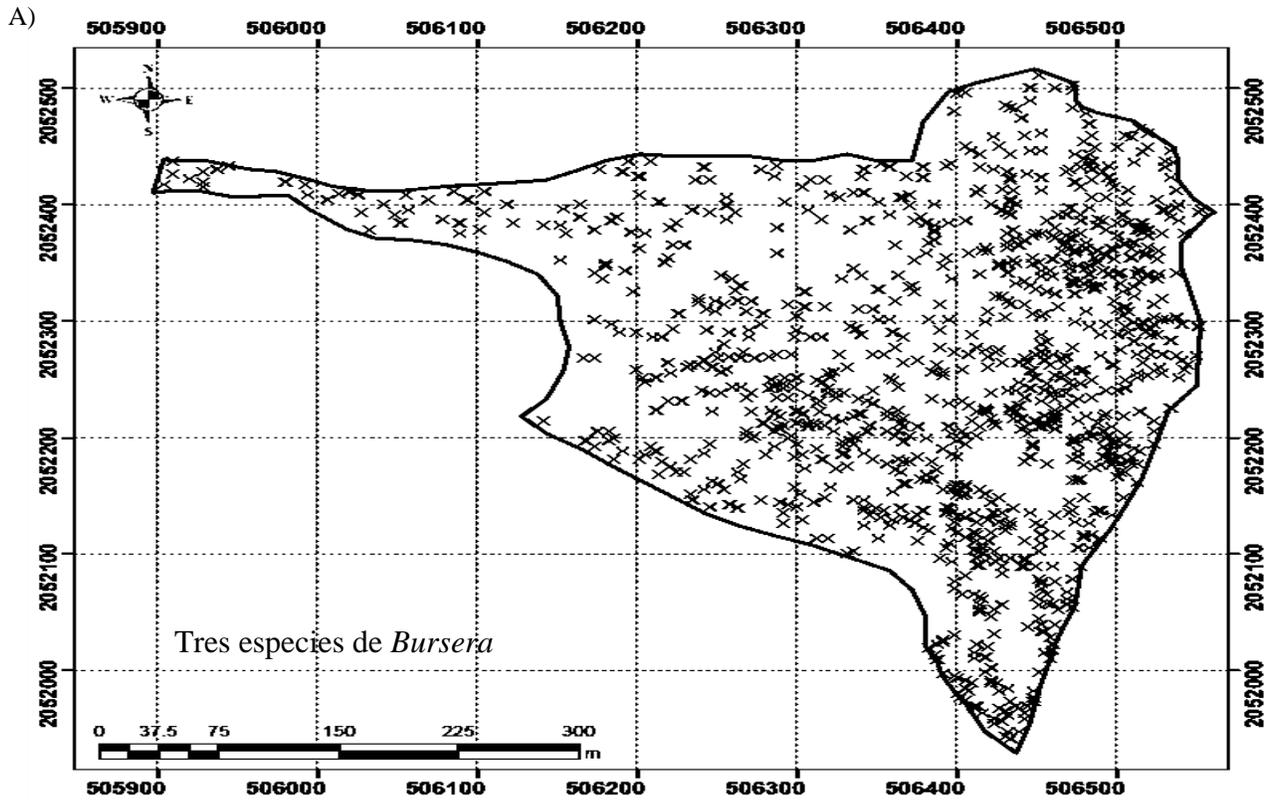


Figura 2. 5. A) Localización de 1514 individuos de las tres especies de estudio, B) patrón de distribución espacial de las tres especies de *Bursera*. Se exhibe un patrón agrupado de distribución a cualquier distancia dentro de la localidad de estudio.

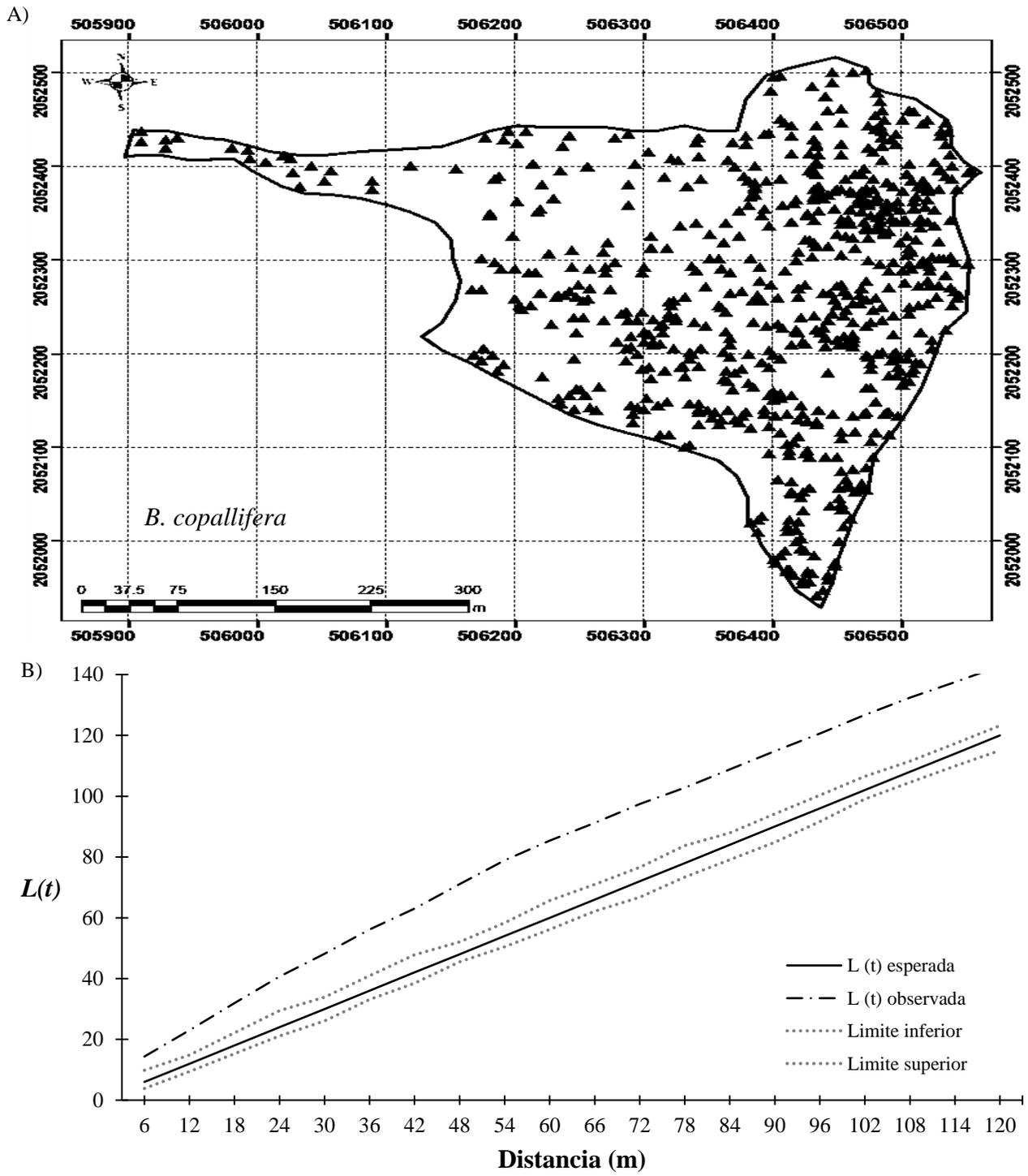


Figura 2. 6. A) Localización de 867 individuos de *B. copallifera* y B) patrón de distribución espacial; se exhibe un patrón agrupado de distribución a cualquier distancia dentro de la localidad de estudio.

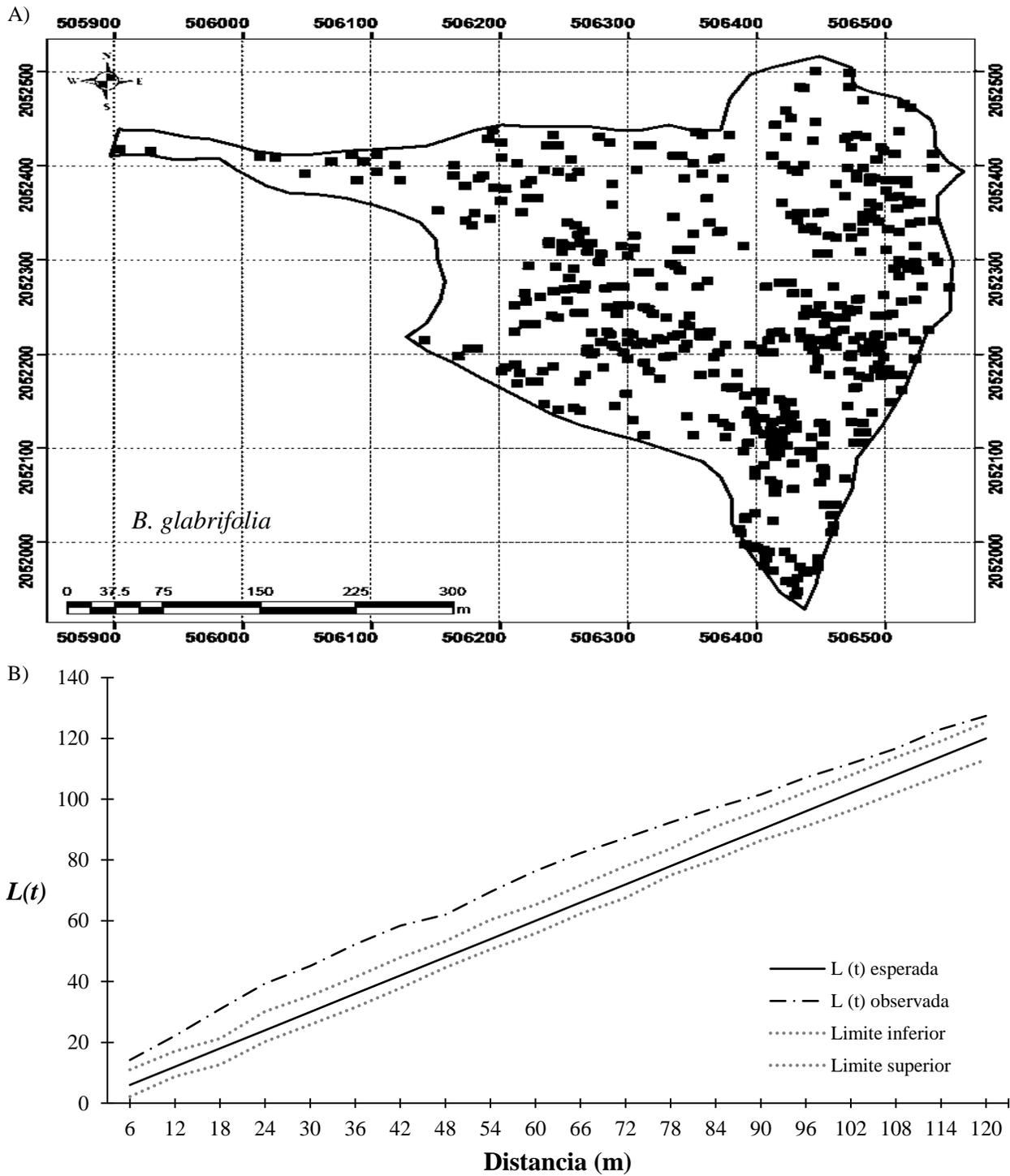


Figura 2. 7. A) Localización de 581 individuos de *B. glabrifolia*, y B) patrón de distribución espacial; se exhibe un patrón agrupado de distribución a cualquier distancia dentro de la localidad de estudio.

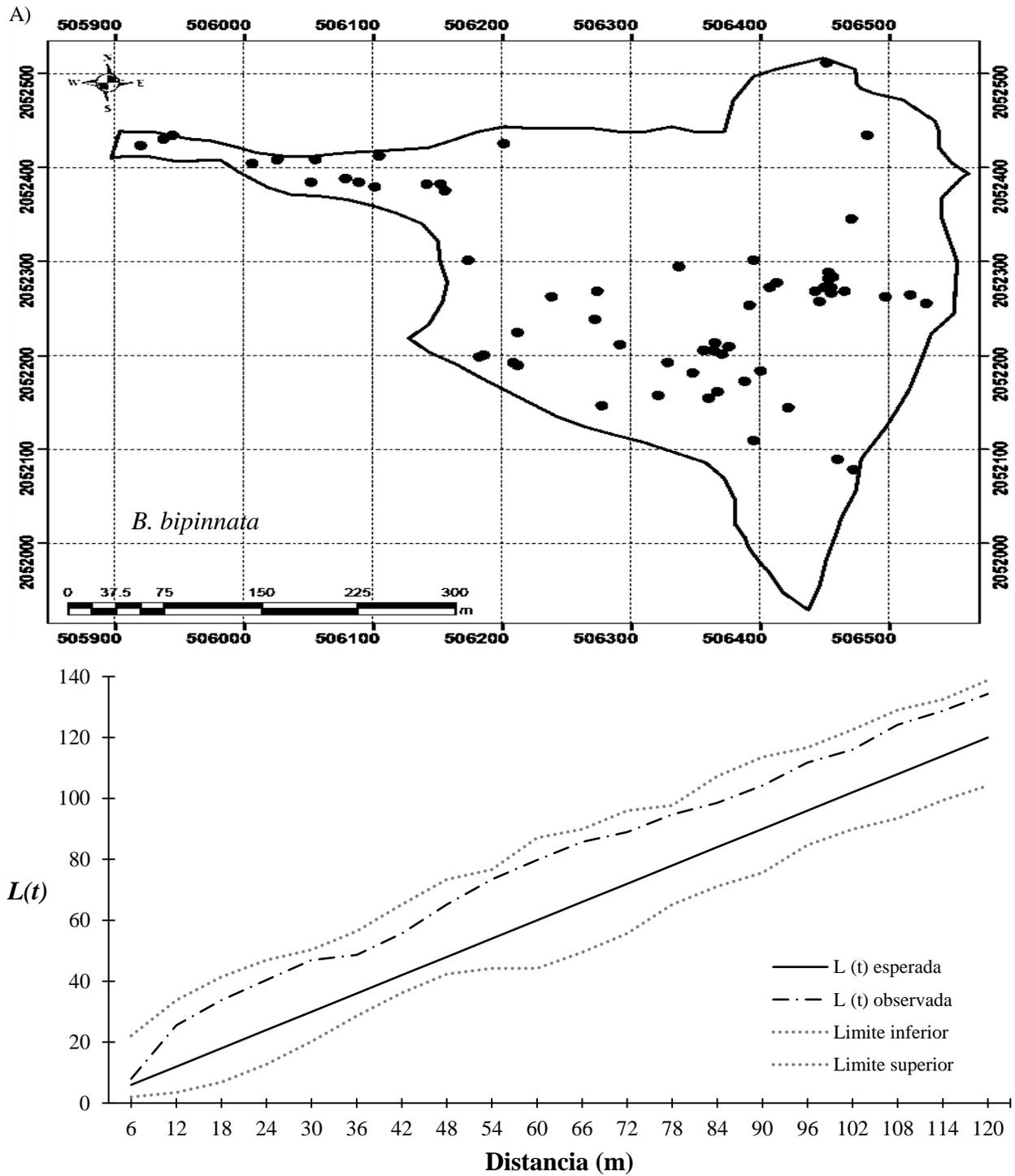


Figura 2. 8. A) Localización de 66 individuos de *B. bipinnata*, y B) patrón de distribución espacial; se exhibe un patrón aleatorio de distribución a cualquier distancia dentro de la localidad de estudio.

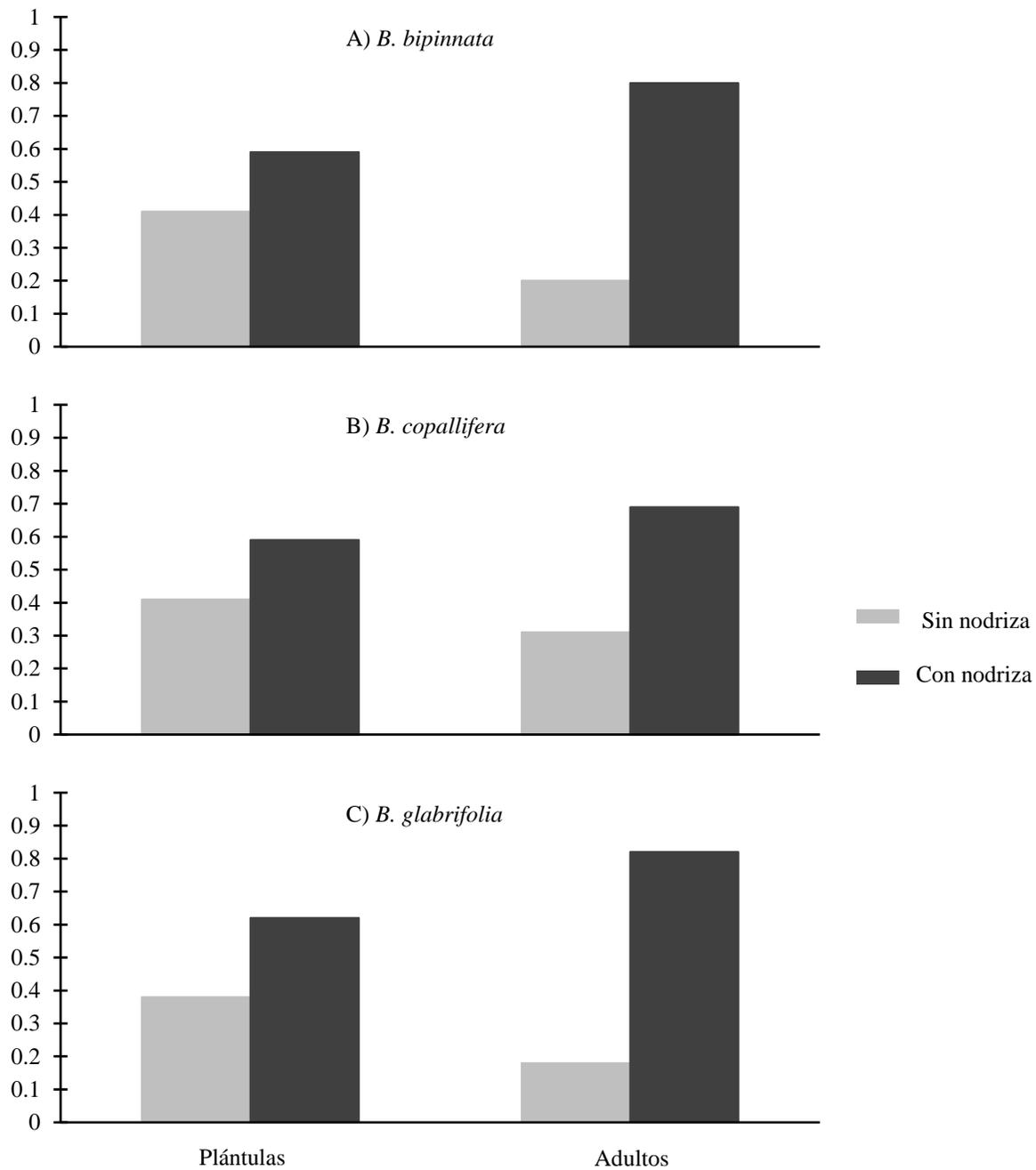


Figura 2. 9. Proporción de individuos sin nodriza (barras claras): A) *B. bipinnata*, 41% y 20%, B) *B. copallifera*, 41% y 31% y C) *B. glabrifolia* 38% y 18% en plántulas y adultos respectivamente. Proporción de individuos asociados a una nodriza (barras oscuras): A) *B. bipinnata*, 59% y 80%, B) *B. copallifera*, 59% y 69% y C) *B. glabrifolia* 62% y 82% en plántulas y adultos respectivamente.

2.4. Discusión

El estudio de los patrones de distribución espacial permite comprender cuáles son los factores que determinan la presencia o ausencia de las especies en áreas o ecosistemas particulares (Piñero, 1976). El repoblamiento natural es un proceso donde se deben superar diferentes barreras que condicionan la producción de flores y frutos, la dispersión, la germinación de semillas y supervivencia de plántulas, y el crecimiento hasta llegar al estado adulto (Jordano *et al.*, 2004). El conjunto de estos procesos ecológicos en su interacción con el medio tienen una expresión particular, que resulta en la distribución espacial de los individuos en diferentes estados de desarrollo (Law *et al.*, 2001). La incorporación en ese lapso de tiempo, se expresará en la medida que exista una concordancia con el hábitat favorable para el desarrollo de un nuevo individuo (Getzin *et al.*, 2014).

Wallace (1895), sugirió que los árboles en las selvas estacionales secas tienen una dispersión uniforme en densidades muy bajas. Las primeras pruebas contradictorias a esta afirmación provienen de estudios realizados por Hubbell (1979) quien descubrió que 44 de 61 especies estudiadas en un bosque seco costarricense, presentaban agrupaciones significativas entre adultos, y que las 17 especies restantes tenían patrones aleatorios. Sterner *et al.*, (1986), observaron los patrones de distribución por clases de edad y encontraron una distribución uniforme en árboles adultos. Ward *et al.*, (2006) encontraron en su investigación que en árboles con diámetros grandes predomina un patrón de distribución aleatorio, mientras que en plántulas predomina un patrón agrupado. El estudio de Linares (2005) informa de mas casos de aleatoriedad que de agregación; 11 de las 17 especies estudiadas mostraron patrones aleatorios. Estudios posteriores de Linares y Ponce (2009) estudian 12 especies en una selva estacional seca en Perú y encontraron que 10 especies tienen un patrón de distribución agrupado a distancias

cortas (1.4m a 5.5m), el que se pierde a mayores distancias (15.5m a 25m), y las otras dos especies tienen un patrón de distribución aleatorio. De aquí se deduce la noción ampliamente extendida, de que los árboles tropicales en general, muestran un patrón en su mayoría agrupado a pequeñas escalas espaciales (Condit *et al.*, 2000).

Los resultados de esta investigación, difieren con lo informado en las investigaciones antes mencionadas. El patrón de distribución espacial de plántulas y adultos es distinto. Las plántulas de las tres especies presentan un patrón de dispersión aleatorio analizadas con el índice de Morisita, mientras que los adultos presentan un patrón agrupado a cualquier distancia analizadas con la función $K(t)$ de Ripley. Estos resultados obtenidos son el reflejo de la alta variación en la distribución de los recursos ambientales y de la heterogeneidad del sitio a lo largo de su distribución como lo menciona Zenteno *et al.* (2009). Un patrón agrupado indica la presencia de interacciones entre individuos, y entre los individuos y el medio. Miranda *et al.* (2016) mencionan que es común encontrar al interior de una comunidad de plantas que habitan un área determinada, poblaciones de especies distribuidas de una manera aleatoria cuando el ambiente local es homogéneo. Krebs (2001), menciona que la distribución espacial está dada por una gran variedad de factores bióticos y abióticos que imperan dentro del ecosistema. El terreno donde se realizó el estudio es heterogéneo en cuanto a la cobertura vegetal y la presencia de rocas; estos factores pueden determinar el patrón de distribución espacial de las tres especies de estudio a través del tiempo. El hecho de que las plántulas tengan un patrón de distribución aleatorio, sugiere que las semillas son capaces de dispersarse y germinar en cualquier lugar del terreno. El patrón agrupado en adultos puede indicar que aquellos individuos asociados a una nodriza, logran escapar a la depredación de semillas y a la desecación en la temporada seca. Este último es uno de los principales factores de mortalidad en los primeros estadios de desarrollo (Marcelo

et al. 2006), solo *B. bipinnata*, mantiene su patrón distribución aleatorio en árboles adultos; lo cual podría estar asociado con su baja densidad, y es por eso que sería importante evaluar si este patrón de distribución espacial se mantiene al incrementar la superficie de estudio. El patrón de distribución espacial está definido por el ambiente local de cada individuo (Goreaud y Péliissier, 1999), existiendo una relación entre la especie y su ambiente (Krebs, 2001). El filtro ecológico que representa la asociación a objetos que funcionen como nodrizas, podría explicar, al menos en parte, las discrepancias observadas entre los patrones espaciales entre plántulas y adultos.

Odum y Barrett (2006), mencionan que el éxito de un organismo, grupo de organismos o de toda una comunidad biótica, depende de un sistema complejo de condiciones, en el cual, cualquier factor que mejore el establecimiento de las especies, será vital. La condición de nodrizaje es una respuesta, en principio dada entre plantas, pero también existen propágulos que se establecen bajo rocas (consideradas nodrizas), que derivan los beneficios de disminución de la temperatura, protección contra depredadores, daños mecánicos, radiación solar, heladas, etc. (Muro *et al.*, 2009). En las selvas estacionales secas, los principales factores del repoblamiento natural son la disponibilidad de humedad en el suelo y la radiación solar, factores que en conjunto pueden generar ambientes hídricos limitativos (Lebrija *et al.*, 2011). Estos factores ambientales parecen ser los reguladores del proceso de repoblamiento. Vieira y Scariot (2006) mencionan que bajo estas condiciones, se ha observado que la germinación, el establecimiento y el crecimiento de las plántulas están confinados, en principio a la estacionalidad de las lluvias. Por lo tanto, algunos estudios como el de Lebrija *et al.* (2011) precisan que en ambientes bajo estrés hídrico, es posible que el nodrizaje sea un mecanismo ecológico clave en el repoblamiento natural de las comunidades; debajo o cerca del dosel de una planta, las condiciones de radiación y temperatura son menores que en terreno abierto; tales condiciones pueden favorecer la supervivencia de

plantas pequeñas, sobre todo en la época seca del año. Bajo estas características ambientales y de acuerdo con los resultados obtenidos en esta investigación, donde los individuos de *B. bipinnata*, *B. copallifera* y *B. glabrifolia* están asociados a una nodriza, se determinó que un mecanismo importante de repoblamiento de las tres especies de estudio es el nodrizaje por rocas y plantas; siendo las rocas la nodriza más importante por el número de individuos asociados a estas estructuras, coincidiendo con Muro et al. (2009), y Ramírez (2011), quienes consignan en sus respectivos trabajos la importancia de las rocas como nodrizas por encima de las plantas.

2.5. Conclusiones

El patrón de dispersión espacial de las especies de plantas estudiadas, es útil debido a que sugiere hipótesis de los mecanismos y procesos ecológicos que regulan sus poblaciones. Se ha mencionado que los organismos sobreviven mejor en zonas específicas del medio. Por eso, los resultados de esta investigación permiten concluir que los cambios en la distribución de aleatoria a agrupada, al transitar de la fase de plántulas a la de adultos, no es fortuita; ocurre como respuesta a diferencias locales de hábitat (microhábitat) en donde los individuos encuentran la mejor combinación de factores ambientales que les permiten establecerse, sobrevivir, crecer y en su caso reproducirse por medios sexuales. La estacionalidad también juega un papel importante en la agregación de las tres especies estudiadas, ya que la transición de aleatorio a agrupado les permite resistir mejor los cambios de temperatura y humedad, por lo que las diferencias en el hábitat entre plántulas y adultos genera diferentes proporciones de establecimiento, lo cual produce una discontinuidad en el patrón de distribución, transitando de aleatorio en el estadio de plántula a agrupado en la fase de adultos. Si bien el patrón de agregación puede inducir competencia entre los individuos por los recursos, ésta se ve compensada por una mayor supervivencia del grupo. Los datos evidencian que el principal factor para el establecimiento de

B. bipinnata, *B. copallifera* y *B. glabrifolia*, es la asociación a objetos que cumplan el papel de nodriza, dicho factor se propone como explicación para el cambio en el patrón de dispersión espacial entre plántulas y adultos; solo para el caso de *B. copallifera* y *B. glabrifolia*, debido a que cada organismo está, en lo individual, asociado a un hábitat apropiado, y la consecuencia de ello es una población agregada, mientras que la explicación para que *B. bipinnata* mantuviera su patrón de distribución aleatorio, es la baja asociación a una nodriza.

Si bien se puede llegar a tener una idea de un patrón general al realizar la representación cartográfica de las entidades que lo representan mediante sus coordenadas cartesianas, es imprescindible el cálculo estadístico que cuantifique dicho patrón; ya que esto posibilita la comparación de patrones para distintas especies y para distintas distancias. Efectuar pruebas estadísticas de significancia para la función $K(t)$ es fácil cuando el área de estudio tiene una forma geométrica definida (rectángulo, círculo, etc), pero cuando el área de estudio es compleja, indefinida o irregular, como ocurre en la realidad, es un hecho que resulta complicado el análisis, de esta forma el uso del programa ArcGis permite realizar dicha representación cartográfica junto con el análisis estadístico y resulta muy conveniente, ya que permite hacer el análisis con la forma original del área de estudio (polígono irregular) a diferencia de otros programas estadísticos donde se necesita delimitar un polígono regular dentro del área de estudio para poder realizar las estimaciones.

2.6. Literatura citada

- Baddeley, A., Rubak, E. y Turner, R. 2015. Spatial point patterns: methodology and applications with R. Journal of statistical software. Chapman and Hall/CRC Press. Volumen 75.
- Bagchi, R., Henrys, P. A., Brown, P. E., Burslem, D. F., Diggle, P. J., Gunatilleke, C. V .S., Gunatilleke, I. A. U. N., Kassim, A. R., Law, R., Noor S. y Valencia, R. L. (2011). Spatial

- patterns reveal negative density dependence and habitat associations in tropical trees. *Ecology* 92: 1723-1729.
- Begon, M., Harper, J. y Townsend, C. 2006. *Ecology: from individuals, populations and communities*. 4ta edición. Oxford. UK. Blackwell.
- Brown, C., Law, R., Illian, J. B. y Burslem, D. F. R. P. 2011. Linking ecological processes with spatial and non-spatial patterns in plant communities. *Journal of Ecology* 99: 1402–1414.
- Besag, J. (1977). Contribution to the discussion on Dr. Ripley's paper. *Journal of the Royal Statistical Society* 39: 193–195.
- Cabrera, W. H. y Wallace., R. 2007. Densidad y distribución espacial de palmeras arborescentes en un bosque preandino-amazónico de Bolivia. *Ecología en Bolivia* 42 (2): 121-135.
- Condit, R., Ashton, P. S., Baker, P., Bunyavejchewin, S., Gunatilleke, S., Gunatilleke, N., Hubbell, S. P., Foster, R. B., Itoh, A., LaFrankie, J. V., Lee, H. S., Losos, E., Manokaran, N., Sukumar, R. y Yamakura, T. 2000. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science* 288: 1414-1418.
- Condit, R., Hubbell S. P. y Foster, R. B. 1995. Mortality rates of 205 Neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecological Monographs* 65: 419-439.
- De la Cruz R. M. 2006. Introducción al análisis de datos mapeados o algunas de las (muchas) cosas que puedo hacer si tengo coordenadas. *Ecosistemas* 15 (3): 19-39.
- Diggle, P. J. 2003. *Statistical Analysis of Spatial Point Patterns*. 2da edición. Arnold, London.
- Dorado, O., Maldonado, B., Arias, D. M., Sorani, V., Ramírez, R., Leyva, E. y Valenzuela, D. 2005. Plan de manejo y conservación de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas de la Semarnat. México, D.F.

- Fernández N. R., Rodríguez, C., Arreguín, M. L. y Rodríguez, A. 1998. Listado Florístico de la Cuenca del Río Balsas, México. *Polibotánica* 9: 1-151.
- Fowler, N. L. 1988. What is a Safe Site?: neighbor, litter, germination date, and patch effects. *Ecological Society of América*. 69 (4): 947-961.
- García E. 1988. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). México: Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. D.F.
- Gómez, A. L. 2008. Spatial patterns of recruitment in Mediterranean plant species: linking the fate of seeds, seedlings and saplings in heterogeneous landscapes at different scales. *Journal of Ecology* 96 (6): 1128-1140.
- Goreaud, F. y Pélissier, R. 1999. On explicit formulas of edge effect correction for Ripley's K-function. *Journal of Vegetation Science* 10: 433-438.
- Getzin, S., Wiegand, T. y Hubbell, S. P. 2014. Stochastically driven adult-recruit associations of tree species on Barro Colorado Island. *Proceeding of the Royal Society* 281: 9-22.
- Harper, J. L., Clatworthy, J. N., McNaughton, I. H. y Sagar, G. R. 1961. The evolution of closely related species living in the same area. *Evolution* 15: 209-227.
- Hernandez, A. M. y Valverde, T. 2007. Regeneration of *Bursera glabrifolia* in a dry tropical forest subject to anthropogenic disturbances: consequences for population dynamics. En: N. C. Verne (Ed.) *Forest Ecology Research Horizons* (pp. 167-190). Nova Science Publishers, Nueva York.
- Hubbell, S. P. 1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203: 1299-1309.

- Hutchings, M. J. 1997. The structure of plant populations. En: M. J. Crawley (Ed.), *Plant ecology* (pp. 325-358). Oxford, UK: Blackwell Science.
- Illian, J. B., Muller, J. y Waagepetersen, R. P. 2006. Spatial point process analysis for a plant community with high biodiversity. Department of Mathematical Sciences, Aalborg University. Aalborg, Denmark.
- INEGI. 2009. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos: Tepalcingo, Morelos. Recuperado el 11 de julio, 2017 de www.oeidrus-morelos.gob.mx
- Jordano, P., Pulido, P., Arroyo, J., García, J. L. y García, P. 2004. Procesos de limitación demográfica. En: F. Valladares (Ed.), *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante* (pp. 229-248). Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Katra, I., Lavee, H. y Sarah, P. 2008. The effect of rock fragment size and position on topsoil moisture on arid and semi-arid hillslopes. *Catena* 72: 49-55.
- Krebs, C. J. 1999. *Ecological Methodology*. 2da edición. Addison-Wesley Longman, Inc.
- Krebs C. J. 2001. *Ecología. Estudio de la distribución y abundancia*. 2da edición. Editorial Harla S. A. México.
- Law, R., Purves, D. W., Murrell, D. J. y Dieckman, U. 2001. Causes and effects of small-scale spatial structure in plant populations. En: J. Silvertown y J. Antonovics (Eds.), *Integrating Ecology and Evolution in a Spatial Context* (pp. 21-44). Blackwell Science, Oxford.
- Lebrija, E., Pérez, E., Meave, J., Poorter, L. y Bongers, F. 2011. Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 27: 477-489.

- Ledo, A. 2013. Tratado sobre la distribución espacial de las especies leñosas de un bosque de niebla tropical. *Ecosistemas* 22: 77-79.
- Linares, P. R. 2005. Spatial distribution patterns of trees in a seasonally dry forest in the Cerros de Amotape National Park, northwestern Peru. *Revista Perú de Biología* 12 (2): 317-326.
- Linares, P. y Ponce, S. 2009. Structural patterns and floristics of a seasonally dry forest in Reserva Ecológica Chaparri, Lambayeque, Peru. *Tropical Ecology* 50 (2): 305-314.
- Maestre F. T. y Escudero, A. 2008. Introducción. En: F. T. Maestre, A. Escudero y A. Bonet (Eds.), *Introducción al análisis espacial de datos en ecología y ciencias ambientales: métodos y aplicaciones* (pp. 1-32). Madrid.
- Marcelo, W., Bustamante, R. y Vásquez, R. 2006. Efectos de la herbivoría, el microhábitat y el tamaño de las semillas en la sobrevivencia y crecimiento de plántulas de la palma chilena. *Revista Ambiente y Desarrollo* 22 (2): 55-62.
- May, F., Hut, A. y Wiegand, T. 2015. Moving beyond abundance distributions: neutral theory and spatial patterns in a tropical forest. *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences* 282: 1-8.
- Miranda, A., Hernández, J., Bustamante, R., Díaz, M., González, A. y Altamirano, A. 2016. Regeneración natural y patrones de distribución espacial de la palma chilena *Jubaea chilensis* (Molina) Baillon en los bosques mediterráneos de Chile central. *Gayana Botánica*. 73 (1): 54-63.
- Muro, G., Romero, U., Flores, J. y Sánchez, J. 2009. Algunos aspectos sobre el nodrizaje en *Astrophytum myriostigma* LEM. (1839) (Cactae: Cactaceae), en la Sierra el Sarnoso, Durango, México. *Boletín Nakari* 20 (3): 43-48.

- Murphy, P. G. y Lugo, A. E. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 67-88.
- Nobel, P. S. y Zutta, B. R. 2007. Rock associations, root depth, and temperature tolerances for the “rock live-forever” *Dudleya saxosa*, at three elevations in the north-western Sonoran Desert. *Journal of Arid Enviroments* 69: 15-28.
- Odum, E. P. y Barrett, G. W. 2006. *Fundamentos de ecología*. 5a edición. Editorial Thomson, México.
- Perry, J. N., Liebhold, A. M., Rosenberg, M. S., Dungan, J., Miriti, M., Jacomulka, A. y Citronpousty, S. 2002. Illustrations and guidelines for selecting statistical methods for quantifying spatial pattern in ecological data. *Ecography* 25: 578-600.
- Peters, E. M., Martorell, C. y Ezcurra, E. 2008. Nurse rocks are more important than nurse plants in determining the distribution and establishment of globose cacti (*Mammillaria*) in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments* 72: 593-601.
- Piñero, D. 1976. La distribución de las plantas en el espacio y su importancia en los estudios de ecología vegetal. *Biología. Consejo Nacional para la Enseñanza de la Biología* 6: 19-24.
- Plotkin, J. B., Chave, J. y Ashton, P. S. 2002. Cluster analysis of spatial patterns in Malaysian tree species. *The American Naturalist* 160: 629–644.
- Ramírez, D. 2011. Los objetos como refugio y fuente de nutrientes: reflexiones sobre el establecimiento y restauración de cactáceas en zonas áridas de la vertiente occidental de los Andes. Departamento Académico de Biología, Universidad Nacional Agraria La Molina. Lima, Perú. *Ecología Aplicada* 10 (2): 83-86.
- Ripley, B. D. 1977. Modelling spatial patterns (with discussion). *Journal of the Royal Statistical Society* 39: 172–212.

- Ripley, B. D. (1981). Spatial statistics. John Wiley and Sons. New York.
- Rivera, A. 2016. Factores de establecimiento de *Bursera bipinnata* (Moc & Sessé ex DC.) Engl. en la Sierra de Huautla, Morelos. Memoria del XX Congreso Mexicano de Botánica. Recuperado el 10 de julio, 2017 de www.socbot.mx
- Seabloom, E. W., Bjornstad, O., Bolker, N. B. y Reichman, O. J. 2005. The spatial signature of dispersal and competition in successional grasslands. *Ecological Monographs* 75: 199-214.
- Sterner, R. W., Ribic, C.A. y G. Shatz, E. 1986. Testing for life historical changes in spatial patterns of four tropical tree species. *Journal of Ecology* 74: 621-633.
- Trejo, I. 2005. Análisis de la diversidad de la selva baja caducifolia en México. En: G. Halffter, J. Soberón, P. Koleft y A. Melic (Eds.), Sobre diversidad: el significado de las diversidades alfa, beta, gamma (pp. 111-122). Monografías Tercer Milenio Volumen 4. Zaragoza, España.
- Velazquez, E., Timoty, C. E. May, F. y Wiegand, T. 2015. Linking trait similarity to interspecific spatial associations in a moist tropical forest. *Journal of Vegetation Science* 26: 1068-1079.
- Vieira, D. y Scariot, A. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology* 14: 11-20.
- Wallace, A. R. 1895. Natural selection and tropical nature. London, Macmillan.
- Ward, J. S., Parker, G. R. y Ferrandino, F. J. 1996. Long-term spatial dynamics in an oldgrowth deciduous forest. *Forest Ecology and Management* 83: 189-202.
- Wiegand, T. 2003. Using pattern-oriented modeling for revealing hidden information: a key for reconciling ecological theory and application. *Oikos* 100: 209-222.
- Wiegand, T., Gunatilleke, C. V. S. Gunatilleke, I. A. U. N. y Huth, A. 2007. How individual species structure diversity in tropical forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 19029-19033.

- Wiegand, T. y Moloney, K. A. 2004. Rings, circles, and null models for point pattern analysis in ecology. *Oikos* 104: 209-229.
- Wiegand, T., Gunatilleke, C. V. S. y Gunatilleke, I. A. U. N. 2007. Species associations in a heterogeneous Sri Lankan Dipterocarp forest. *The American Naturalist* 170 (4): 77-95.
- Wiegand, T. y Moloney, K. A. 2014. Handbook of spatial point pattern analysis in ecology. Chapman and Hall/CRC Press.
- Zenteno, F. R., López, R. P. y Larrea, D. M. 2009. Patrones de distribución espacial de *Parodia maassii* (Heese) A. Berger (Cactaceae) en un semidesierto de los Andes subtropicales, La Prepuna. *Ecología en Bolivia* 44 (2): 17-26.