



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD
ECOLOGÍA

**COMPOSICIÓN, ESTRUCTURA Y DIVERSIDAD DE UNA HECTÁREA DE
BOSQUE TROPICAL HÚMEDO EN LA ESTACIÓN DE BIOLOGÍA TROPICAL
LOS TUXTLAS, VERACRUZ, MÉXICO**

TESIS

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**PRESENTA:
IVÁN LEONARDO EK RODRÍGUEZ**

**TUTOR PRINCIPAL:
DR. GUILLERMO IBARRA MANRÍQUEZ
Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, UNAM**

**COMITÉ TUTOR:
DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO
Facultad de Ciencias, UNAM**

**DR. RAMÓN CUEVAS GUZMÁN
Centro Universitario de la Costa Sur, UdG**

MORELIA, MICHOACÁN, MÉXICO. JULIO 2019



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD
ECOLOGÍA

**COMPOSICIÓN, ESTRUCTURA Y DIVERSIDAD DE UNA HECTÁREA DE
BOSQUE TROPICAL HÚMEDO EN LA ESTACIÓN DE BIOLOGÍA TROPICAL
LOS TUXTLAS, VERACRUZ, MÉXICO**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:
IVÁN LEONARDO EK RODRÍGUEZ

TUTOR PRINCIPAL:
DR. GUILLERMO IBARRA MANRÍQUEZ
Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, UNAM

COMITÉ TUTOR:
DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO
Facultad de Ciencias, UNAM

DR. RAMÓN CUEVAS GUZMÁN
Centro Universitario de la Costa Sur, UdG

MORELIA, MICHOACÁN, MÉXICO. JULIO 2019

Asunto: Oficio de Jurado para Examen de Grado.


M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted, que el Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas, en su sesión ordinaria del día 11 de marzo de 2019, aprobó el siguiente jurado para la presentación del examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** al alumno, **EK RODRÍGUEZ IVÁN LEONARDO**, con número de cuenta **517024928**, con la tesis titulada, "Composición, estructura y diversidad de una hectárea de bosque tropical húmedo en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz, México", realizada bajo la dirección del **Dr. Guillermo Ibarra Manríquez:**

Presidente: Dr. Víctor Arroyo Rodríguez
Vocal: Dra. Rosa Irma Trejo Vázquez
Secretario: Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo
Suplente: Dra. Nancy Raquel Mejía Domínguez
Suplente: Dr. Neptalí Ramírez Marcial

Sin otro particular, quedo de usted.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 18 de junio de 2019.



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



Agradecimientos institucionales

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas y al Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) UNAM, Campus Morelia por brindarme la oportunidad de obtener el grado de Maestro en Ciencias.

También agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por brindarme una beca con la que pude realizar mis estudios de maestría. Asimismo, agradezco al Programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado (PAEP) por el estímulo económico otorgado para asistir al curso internacional *Tropical Plant Systematics*, mismo que me permitió profundizar mis conocimientos en mi área de investigación.

Por último, un perpetuo y más sincero agradecimiento al Dr. Guillermo Ibarra Manríquez quien no sólo dirigió y fue cómplice de la elaboración de esta tesis, sino que también me ha brindado su apoyo incondicional en cada fase de este proceso. Con la misma franqueza, agradezco a los miembros de mi comité tutorial, el Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo y el Dr. Ramón Cuevas Guzmán, quienes me brindaron reiteradamente su retroalimentación y apoyo intelectual, contribuyendo de forma valiosa a la consumación de este documento.

Agradecimientos personales

Es difícil ser breve al haber tanto que agradecer. Sin embargo, quisiera empezar agradeciendo a mi familia, por su apoyo y cariño incondicional. Mis logros son suyos también.

A los integrantes de mi jurado por sus valiosos comentarios para que esta tesis mejorara. Asimismo, agradezco a mis profesores del posgrado por contribuir a formarme; en particular, quisiera agradecer a Francisco Mora Ardila y Ernesto Vega por su apoyo en el análisis y procesamiento de datos tanto en el aula como de forma personalizada y a Bianca Santini, Carolina Ureta, Elisa Domínguez Hüttinger, Mayra Gavito y Nadia Santini por compartirme sus conocimientos y sabios consejos para mejorar mis habilidades de presentación oral y escrita.

Agradezco también a mis profesores de licenciatura quienes siguen dejando marcas en mi formación: Juan Tun, Juan Javier Ortiz, Rocío Ruenes. A mis profesores y compañeros del curso *Tropical plant systematics 2018* así como a todo el personal de las estaciones Cuericí, Las Cruces, Palo verde y La Selva, con quienes compartí infinidad de conocimientos y momentos emotivos: Amanda Grusz, Laura Lagomarsino, Brock Mashburn, Chelsea Dvorak, Daniel Santamaria, Estefanía Fernández, Eva Coldberg, Giovana Figueroa, James Lucas, Jonas Méndez, Justin Williams, Mary VanDyke, Michelle D'Aguiello, Peter Stevens, Robin Moran, Salvador Guzmán, Tiina Sarkinen, Zacky Ezedin.

Un profundo agradecimiento a Rosamond Coates, jefa de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas” ya que su apoyo fue esencial para la realización de esta investigación. Al ingeniero topógrafo Pío Jacome y su flota, así como a Santiago Sinaca y colaboradores por su vital apoyo en campo. Igualmente, agradezco a todo el personal de la estación por hacer de mi estadía en la Estación una cálida y grada experiencia. Sin todos ustedes esto no hubiera sido posible.

Mi más sincero y eterno agradecimiento a la familia Juárez Gutiérrez quienes me abrieron las puertas de su casa y de su corazón en mis primeros meses de estancia en Morelia. Su apoyo fue crucial en esa etapa.

Agradezco a los integrantes del Laboratorio de Ecología y Sistemática Vegetal y asociados, quienes estuvieron un poco más cerca durante este proceso. Gracias por enseñarme tanto: Angy Rojas, Any Monterrosas, Army Navarrete, Evis Piedra, Fer Ramírez, Javier Rendón, Jorge Cortés, Karen Hernández, Lina Urrea, Lizzette Luna, Lupita Cornejo, Moy Méndez, Nanis Castro, Pau Vázquez, Pedro Chamu.

A todos mis compañeros del Posgrado en Ciencias Biológicas quienes me han acompañado en esta fase. En especial, agradezco a Germán Wies, Gonchis Álvarez, Israel Flores, Karen Noriega, Laura Cedillo, Leo Martínez, Rafa Camarillo, Ricardo Rivera y muchos más por echarme una mano cada vez que hizo falta.

Un agradecimiento muy especial a Ginna Fernández quien me acompañó en la recta final de este proceso y que con paciencia y cariño me ayudó a concluirlo.

A mis viejos amigos, que aun persisten y me ayudan a luchar: Cristopher Albor, Fernando Bates, Gerardo Carrillo, Irving Bates, Javier Bates, Luis Omar Jiménez, Miky Oliva, Ugo Ávila.

A mis profesores de taekwondo porque me han enseñado que las virtudes de ese deporte no sólo se ponen en práctica en el tatami, sino también en todos los aspectos de la vida.

Por último, me gustaría aprovechar estas líneas para agradecer a todos aquellos que han estado presentes en alguna etapa de este proceso, formando así parte de él.

Dedicatoria

A mi madre, pilar de mi vida y fuente eterna de amor, luz, fuerza y valentía.

A mi hermana quien me cuida y apoya siempre cual talismán.

A mi hermano, mi modelo de moralidad, paciencia, dignidad y decencia

Gracias por ser el núcleo de mi existir y el motor incansable de mis días.

“Whatever... the most important practical message is that we need far better data on the geographic ranges and abundances of tropical tree species to finally put the “how many species?” question to rest. It seems to me that our priorities are misplaced. We spend many billions of dollars to look for extraterrestrial life but far less to understand life and its distribution on our own planet”

Stephen H. Hubbell

CONTENIDO

Resumen	1
Abstract.....	3
1. INTRODUCCIÓN	5
1.1. Los bosques tropicales húmedos.....	5
1.2. Composición florística de los bosques tropicales húmedos	6
1.3. Estructura de los bosques tropicales húmedos.....	11
1.4. Diversidad de los bosques tropicales húmedos	17
1.5. El bosque tropical húmedo de Los Tuxtlas	17
2. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA.....	27
3. OBJETIVOS.....	28
3.1. Objetivo general	28
3.2. Objetivos específicos.....	28
4. ÁREA DE ESTUDIO	29
4.1. Localización geográfica.....	29
4.2. Aspectos climáticos.....	30
4.3. Geología y suelos.....	30
4.4. Flora y vegetación.....	30
5. MÉTODOS	33
5.1. Ubicación y características de la parcela de estudio.....	33
5.2. Censo de las plantas.....	35
5.3. Análisis de los datos.....	36
5.3.1. <i>Composición florística</i>	36
5.3.2. <i>Parámetros estructurales de la comunidad</i>	36

5.3.3. <i>Cuantificación de las familias y especies con mayor importancia estructural</i>	37
5.3.4. <i>Diversidad</i>	37
6. RESULTADOS	39
6.1. Composición florística	39
6.2. Estructura	41
6.2.1. <i>Valor de importancia relativa</i>	41
6.2.2. <i>Estructura diamétrica</i>	43
6.2.3. <i>Estructura vertical</i>	44
6.3. Diversidad	47
7. DISCUSIÓN	51
7.1. Familias con mayor riqueza de especies en Los Tuxtlas	52
7.2. Estructura	53
7.2.1. <i>Familias y especies con mayor importancia estructural</i>	53
7.2.2. <i>Patrones estructurales del bosque tropical húmedo de Los Tuxtlas</i>	59
7.2.3. <i>Estructura diamétrica y vertical</i>	61
7.3. La diversidad del bosque tropical húmedo de Los Tuxtlas	64
8. CONCLUSIONES	70
9. LITERATURA CITADA	72
ANEXOS	87

Índice de Figuras

Figura 1.	Contribución relativa a la riqueza de especies de árboles diámetro a la altura del pecho ≥ 1 cm de las familias más diversas en diferentes bosques tropicales húmedos del mundo.	7
Figura 2.	Comparación del número de especies acumulado en función del área muestreada en diferentes sitios de 1 ha en África, América y Asia.	11
Figura 3.	Distribución de la densidad de individuos y área basal promedio por hectárea de árboles entre diferentes categorías diamétricas en diferentes localidades del mundo.	16
Figura 4.	Relación entre la precipitación y la latitud con la riqueza de especies en parcelas de 1 ha en el mundo.	19
Figura 5.	Curvas de rango-abundancia en diferentes parcelas en bosques tropicales húmedos del mundo.	20
Figura 6.	Ubicación del área de estudio y la parcela estudiada.	29
Figura 7.	Diagramas ombrotérmicos para la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas y las localidades de Coyame y Sontecomapan, Veracruz.	32
Figura 8.	Esquema tridimensional del relieve de la parcela censada.	34
Figura 9.	Esquema bidimensional de la parcela censada con sus respectivas curvas de nivel y la cuadrícula en que fue dividida.	34
Figura 10.	Contribución relativa del área basal, la densidad y la frecuencia al valor de importancia relativa para las 10 especies con mayor importancia estructural de la parcela estudiada.	43
Figura 11.	Distribución del área basal y la densidad entre categorías diamétricas.	45
Figura 12.	Importancia de algunas familias por clases de altura en la parcela estudiada.	45
Figura 13.	Distribución vertical acumulada del área basal y la densidad total en la hectárea.	46
Figura 14.	Curva de rango-abundancia de las especies registradas en la hectárea por formas de crecimiento. ..	47

Figura 15.	Distribución vertical de la diversidad de orden 0, 1 y 2.	49
Figura 16.	Diversidad alfa promedio y total en función del orden q considerando las diferentes formas de crecimiento registradas en la parcela.	50
Figura 17.	Número de individuos y área basal acumulada por subcuadro de 100 m ² en los que fue dividida la parcela de 1 ha comparada con la de otros estudios en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas.	61
Figura 18.	Comparación del área basal y la densidad de otros estudios de 1 ha en el mundo con el presente trabajo.	62
Figura 19.	Análisis de rarefacción por área y por número de individuos del presente trabajo con diferentes censos de vegetación en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas.	66
Figura 20.	Comparación de la riqueza de especies de otros estudios de 1 ha en el mundo con el presente trabajo.	68

Índice de cuadros

Cuadro 1.	Las tres familias con mayor número de especies de árboles con diámetro a la altura del pecho ≥ 10 cm en parcelas de 1 ha en los continentes donde se presenta el bosque tropical húmedo.	8
Cuadro 2.	Especies más importantes de acuerdo con el valor de importancia y familias con más especies de árboles con diámetro a la altura del pecho ≥ 10 en parcelas de 1 ha en diferentes regiones del mundo donde se presenta el bosque tropical húmedo.	10
Cuadro 3.	Área basal y densidad por hectárea en diferentes estudios en los que se han censado árboles y lianas con diámetro ≥ 10 cm ubicadas en distintos bosques tropicales húmedos del mundo.	14
Cuadro 4.	Índice de Shannon, Simpson y diversidad de orden 0, 1 y 2 en estudios basados en parcelas de 1 ha con diferentes diámetros y formas de crecimiento incluídos.	22
Cuadro 5.	Área basal, densidad, especies raras y diversidad de orden 0, 1 y 2 en diferentes censos de vegetación en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, en la región de Los Tuxtlas, en otras áreas de Veracruz y otros estados de México.	26

Cuadro 6.	Familias con número de especies y géneros en la parcela estudiada.	40
Cuadro 7.	Las 15 familias más importantes subordinadas de acuerdo con el Valor de Importancia Relativa y su contribución absoluta y relativa área basal, densidad y riqueza.	42
Cuadro 8.	Número de taxa, tallos, individuos y para basal de la hectárea censada utilizando diferentes diámetros mínimos.	44
Cuadro 9.	Diversidad de orden 0, 1 y 2 y factor de equitatividad para diferentes formas de crecimiento y diámetros mínimos.	48
Cuadro 10.	Familias con mayor valor de importancia relativa en diferentes censos de vegetación en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, en México y en Sudamérica.	56
Cuadro 11.	Comparación de las tres especies arbóreas con mayor abundancia en este estudio con diferentes censos de vegetación en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, la región de Los Tuxtlas, otras áreas de los estados de Veracruz, Tabasco, Chiapas y Campeche.	57
Cuadro 12.	Número de especies por formas de crecimiento registradas en este estudio, complementadas con las registradas en Bongers <i>et al.</i> (1988), indicando el número de especies compartidas y el porcentaje de especies que acumulan con respecto a las registradas en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas.	64
Cuadro 13.	Diversidad de orden 0, 1 y 2 de estudios de 1 ha para distintas localidades del mundo y su valor respectivo para la hectárea censada en el presente estudio.	69

Resumen

Los bosques tropicales húmedos (BTH) son comunidades vegetales que presentan una alta diversidad y complejidad estructural, por lo que es un reto caracterizar sus atributos comunitarios de forma adecuada. Para ello, se han realizado censos en parcelas de tamaño variable en diferentes sitios, pero hasta ahora las áreas que se han censado en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (EBT), una reserva localizada en el estado de Veracruz (México), son pequeñas si se comparan a las establecidas en otras localidades del mundo. El único estudio en el que censó una hectárea se encuentra sobre un terreno relativamente plano, que es una condición poco frecuente en esta reserva de 640 ha. En este sentido, el objetivo del presente trabajo fue complementar el conocimiento de la variación asociada a los atributos comunitarios del BTH presente en la EBT, mediante la realización del censo de una parcela de 1 hectárea, ubicada sobre un terreno con topografía más compleja.

En esta parcela se caracterizó y analizó la composición, la estructura y la diversidad de los árboles, arbustos, lianas y palmas con diámetros ≥ 1 cm. Los resultados de este trabajo se compararon con los de otros censos realizados en la EBT, tomando como referencia la misma superficie, que en la mayoría de los casos fue menor a la del presente censo. Se esperaba que las diferencias con dichos estudios fueran importantes debido a las condiciones contrastantes del relieve y la heterogeneidad que se ha reportado en otros BTH del mundo. También se comparó con censos de 1 ha en otras localidades del mundo, utilizando los mismos criterios de inclusión (diámetros mínimos y formas de crecimiento incluidas) de cada estudio.

Se registró un total de 189 especies pertenecientes a 137 géneros y 58 familias. Fabaceae (14 especies) fue la familia con el mayor número de especies, seguida de Bignoniaceae (10) y Piperaceae (10) mientras que los géneros que destacaron al respecto fueron *Piper* (Piperaceae, 10 especies), *Chamaedorea* (Arecaceae, 5) e *Inga* (Fabaceae, 5). Quince familias englobaron el 74 % del valor de importancia relativa de familias (VIRF), que en conjunto incluyeron el 86 % de los individuos, el 79 % del área basal y el 57 % de la riqueza. Las tres familias con mayor VIRF (Arecaceae, Moraceae y Meliaceae) tuvieron una especie que las

representa en el mismo orden con respecto al valor de importancia relativa (VIR); estas son *Astrocaryum mexicanum* (16.3 %), *Pseudolmedia glabrata* (4.6 %) y *Guarea glabra* (4.0 %); estas tres especies, en conjunto con otras siete, sumaron el 44 % del VIR. De los 4375 individuos censados, el 90 % tuvieron diámetros <10 cm y el 53 % pertenecieron sólo a cinco especies, de las cuales la más abundante fue *A. mexicanum* (34 % del total). El área basal total fue de 43.35 m² y el 31 % de esta variable se concentró en los individuos con diámetros ≥ 60 cm. La diversidad fue relativamente baja para todos los órdenes ($^0D = 189$, $^1D = 29.35$ y $^2D = 7.8$), si se compara con la de otros sitios en el mundo en los que se ha censado la misma área. En particular, 1D y 2D presentaron valores bajos debido a la fuerte dominancia de Arecaceae que se presentó en los individuos menores de 10 m de altura, aunque fue en esta misma categoría en la que se registraron la mayoría de las especies arbóreas (53 % del total). Los árboles y las lianas aportaron un porcentaje alto al contingente florístico total de la hectárea (69 % y 22 %, respectivamente), pero los primeros tuvieron un mayor número efectivo de especies raras (89) y su equitatividad también fue menor (FE = 0.1). Únicamente el 9 % de las especies restantes fueron arbustos (9) y palmas (7).

Este estudio complementa a los realizados anteriormente en la EBT y permite tener una medida de la variación de los atributos evaluados. La composición de especies y la estructura vertical presentaron mayores diferencias con lo descrito previamente, mientras que la composición de familias, la densidad de individuos, el área basal y el número de especies por hectárea presentaron una fuerte similitud con lo descrito, tanto en el área de estudio, como en otros BTH del mundo. Parte de la similitud con estudios previos en el área puede atribuirse a que la parcela estudiada se ubicó en la misma variante de vegetación que los demás, a pesar de presentar un relieve más complejo. Hasta la fecha, no existen estudios en los que se hayan descrito los atributos comunitarios del BTH que se desarrolla en las partes con mayor altitud o sobre suelos jóvenes de la EBT, a pesar de que se han reconocido como variantes de vegetación dadas sus diferencias fisionómicas. Por lo tanto, si los atributos evaluados contrastan cuando se comparan sitios cercanos,

es posible especular que estas diferencias serán mayores en otras variantes, lo que podría evaluarse únicamente en la medida en que se realicen nuevos estudios.

Abstract

The tropical humid forests (THF) are plant communities that present a high diversity and structural complexity, so it is a challenge to describe their community attributes in an appropriate way. Censuses have been carried out in plots of variable sizes in different sites in order to characterize these attributes, but until now the areas that have been censused within the Los Tuxtlas Tropical Biology Station (TBE), a reserve located in the state of Veracruz (Mexico), are relatively small when compared with those established in other locations throughout the world. The only previous study in which it was censused one hectare is on relatively flat terrain, which is a very rare condition in this 640-ha reserve. In that sense, the objective of this study was to complement the knowledge about variation of the THF community attributes in the TBE, by conducting a census on a terrain with more complex topography.

In a 1 ha plot, the composition, structure and diversity of trees, shrubs, lianas and palms with diameters of ≥ 1 cm were characterized and analyzed. The results of this work were compared with those of other censuses conducted within the TBE, taking as reference the same area, which in all cases was less than that of the present study. It was expected that the differences between these studies would be important due to differences in the topography and the heterogeneity reported in other THFs of the world. The data was also compared with other censuses of 1 ha in different areas worldwide, using the same inclusion criteria (minimum diameters and growth forms included) in each study.

A total of 189 species belonging to 137 genera and 58 families were registered. The families with the highest number of species were Fabaceae (14), Bignoniaceae (10) and Piperaceae (10) while the genera were *Piper* (Piperaceae, 10 species), *Chamaedorea* (Arecaceae, 5) and the *Inga* (Fabaceae, 5). Fifteen families contributed to 74 % of the total family importance value index (FIVI), which combined included 86 % of the individuals, 79 % of the basal area and 57 % of the richness. Each of the three families with the highest FIVI (Arecaceae, Moraceae and

Meliaceae) had one species that represents it in the same order with respect to the relative importance value (RIV); these were *Astrocaryum mexicanum* (16.3 %), *Pseudolmedia glabrata* (4.6 %) and *Guarea glabra* (4.0 %); these three species, along with others seven, totaled 44 % of the RIV. Of the 4375 individuals surveyed, 90 % had diameters <10 cm and 53 % belonged to only five species, of which *A. mexicanum* was the most abundant (34 % of the total). The total basal area was 43.35 m² and 31 % of this variable was concentrated in individuals with diameters ≥ 60 cm. The diversity was relatively low for all orders (${}^0D = 189$, ${}^1D = 29.35$ and ${}^2D = 7.8$), when compared to other sites in the world in which the same area has been surveyed. In particular, 1D y 2D presented low values due to the strong dominance of Arecaceae that occurred in individuals less than 10 m high, although it was in this same category that most of the arboreal species were recorded (53 % of the total). Trees and lianas contributed to a high percentage of the total floristic component of the 1 ha plot (69 % and 22 %, respectively), but the first ones had a higher effective number of rare species (89), and their evenness was also lower (EF = 0.1). Only 9 % of the remaining species were shrubs (9) and palms (7).

This study complements those previously reported in the TBE and allows to have a measure of the variation of the attributes evaluated. The species composition and the vertical structure showed higher differences than those previously described, while the family composition, the individual density, the basal area and the number of species per hectare were very similar with the described in the study site, as well as in other THFs around the world. Part of this similarity can be attributed to the fact that the study plot was located within the same vegetation variant as the previous studies in the TBE, even though it presented a more complex topography. To date, there have been no studies describing the community attributes of the THFs that develops in areas with higher altitudes or on younger soils of the TBE, even though their physiognomic differences has been noted. Thus, if there are differences between the attributes evaluated in nearby sites, it is possible to speculate that these will be greater in other vegetation variants, which could be evaluated only as far as new studies are carried out.

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Los bosques tropicales húmedos

En un sentido amplio, los bosques tropicales húmedos (BTH) pueden definirse como aquellos que se distribuyen en la región intertropical, en sitios que presentan una elevación entre 0 y 1200 m, un régimen de lluvias generalmente superior a los 2000 mm anuales, una época seca de duración variable o ausente y una temperatura promedio anual que oscila entre 25 y 27 °C (Whitmore, 1998; Carson y Schnitzer, 2008; Corlett y Primack, 2011). Una de las características biológicas más sobresalientes de los BTH es el gran número de especies que los habitan, el cual representa alrededor del 50 % de la biodiversidad total del planeta, lo que permite catalogarlos como uno de los ecosistemas terrestres más importantes (Wilson, 1988; Richards, 1996; Montagnini y Jordan, 2005).

Desde el punto de vista de las comunidades biológicas, los BTH presentan ciertos atributos, entre los que se destacan por ser el tema de este trabajo: (i) la composición, en la que se describe la identidad y el número de las familias, géneros y especies que conforman la comunidad, (ii) la estructura, que se refiere a los atributos que miden la biomasa (i.e. densidad de individuos y área basal) y el arreglo espacial de éstos en la comunidad (Müeller-Dombois y Ellenberg, 1974; Barkman, 1979; Bongers, 2001), y (iii) la diversidad, que es una medida de dos componentes: la riqueza de especies y la distribución relativa de sus abundancias (Halffter *et al.*, 2005; Magurran y McGill, 2011).

Los atributos comunitarios de los BTH pueden presentar una fuerte heterogeneidad a distintas escalas espaciales. Ante la necesidad de cuantificar la variación de los atributos comunitarios y detectar posibles patrones en estos, se ha realizado un considerable número de estudios enfocados en caracterizar la composición, la estructura y la diversidad del BTH en parcelas de tamaño variable (0.1 a 52 ha) en distintas partes del mundo (e.g., Gentry, 1982; Gentry, 1988a, 1988b; Condit, 1995, 1998; Losos y Leigh, 2004; Zent y Zent, 2004; Zimmerman *et al.* 2008; Lü *et al.*, 2010; Gonmadje *et al.* 2001). En las siguientes secciones se describen algunos de los principales patrones de la composición, estructura y diversidad de los BTH y la variación que pueden presentar.

1.2. Composición florística de los bosques tropicales húmedos

Un porcentaje importante de la riqueza de especies de los BTH se debe a pocas familias. Por ejemplo, a partir de censos en parcelas de 0.1 ha en los que se incluyeron todas las plantas leñosas (árboles, arbustos y lianas) con troncos con un diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 2.5 cm, Gentry (1988a) concluyó que alrededor del 50 % de la riqueza total de los bosques tropicales se concentra en 12 familias (Annonaceae, Apocynaceae, Arecaceae, Bignoniaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Lauraceae, Meliaceae, Moraceae, Myristicaceae, Rubiaceae y Sapotaceae). Este patrón es similar a lo que se ha encontrado en estudios a escala local en los que se han censado parcelas de mayor tamaño (16-52 ha), en las que se incluyeron árboles con DAP ≥ 1 cm (Figura 1).

Sin embargo, la contribución relativa de estas familias puede presentar una fuerte variación espacial (Chave, 2008). Por ejemplo, al comparar los estudios de 1 ha que se presentan el Cuadro 1 se puede observar que Fabaceae fue la primera y la segunda familia con más especies en cuatro sitios de América, pero no es importante en otras partes del mundo; por el contrario, otras familias como Lauraceae, Moraceae y Sapotaceae pueden encontrarse en el primer lugar con respecto a su riqueza de especies. En la Figura 1 también puede observarse que la contribución que hace cada familia a la riqueza de especies total no es la misma entre localidades.

Esta heterogeneidad puede presentarse entre parcelas relativamente cercanas. En un estudio basado en una parcela de 3 ha contiguas en el bosque amazónico de terra firme, en la región del Río Xingu (Brasil), Campbell *et al.* (1986) encontraron que Fabaceae fue la más importante, abarcando el 20 % de las especies registradas. Sin embargo, los mismos autores mencionan que en otras regiones del bosque amazónico han encontrado que Euphorbiaceae y Myristicaceae (Acre, Brasil), Myrtaceae (Bahia, Brasil), Moraceae (Beni, Bolivia) y Lecythidaceae (Amazonas, Brasil), destacan en este atributo comunitario (Prance *et al.*, 1976; Mori *et al.*, 1983). De igual forma, otros estudios han reportado una alta variación tanto a nivel de familia como de especies entre parcelas de 1 ha establecidas en las mismas localidades (Cuadro 2).

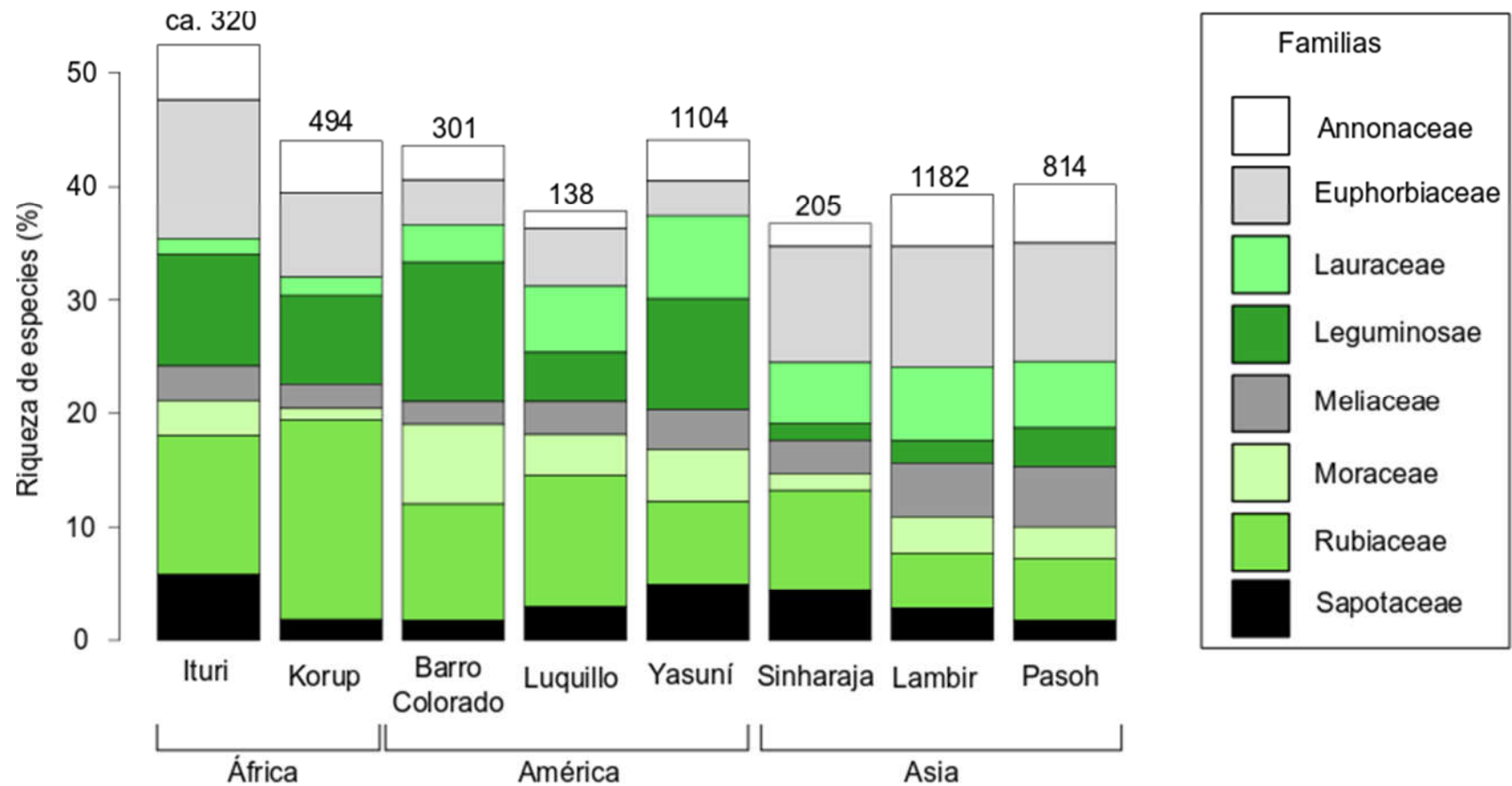


Figura 1. Contribución relativa a la riqueza de especies de árboles con diámetro a la altura del pecho ≥ 1 cm de las familias más diversas en diferentes bosques tropicales húmedos del mundo. La riqueza absoluta de cada parcela se indica en la parte superior de la barra. Las dimensiones de cada parcela son: 16 ha (Luquillo), 20 ha (Ituri), 25 ha (Sinharaja y Yasuní), 50 ha (Barro Colorado, Korup y Pasoh) y 52 ha (Lambir) (modificado de Ashton *et al.*, 2004).

Cuadro 1. Las tres familias con mayor número de especies de árboles* con diámetro a la altura del pecho ≥ 10 cm en parcelas de 1 ha en los continentes donde se presenta el bosque tropical húmedo. Los valores de las familias con el primero, segundo y tercer lugar en riqueza de especies en cada estudio se señalan en negritas-subrayado, negritas-cursivas y subrayado, respectivamente.

Familia	África	América		Asia		Oceanía	
	Scio, Costa de Marfil ¹	Cuyabeno, Ecuador ²	Madidi, Bolivia ³	Maré, Brasil ⁴	Isla Negros, Filipinas ⁵	Lore Lindu, Indonesia ⁶	Simbu, Papúa Nueva Guinea ⁷
Annonaceae	8	9	<u>6</u>	7	0	–	–
Arecaceae	0	6	<u>6</u>	3	0	–	–
Euphorbiaceae	4	13	5	4	8	12	–
Fabaceae**	<u>22</u>	33	<u>12</u>	22	1	–	–
Lauraceae	0	29	–	13	<u>6</u>	18	33
Malvaceae***	<u>7</u>	14	4	7	2	–	–
Meliaceae	3	9	–	8	2	15	<u>16</u>
Moraceae	2	21	7	<u>18</u>	13	<u>14</u>	24
Myrtaceae	0	10	1	4	4	–	<u>16</u>
Rubiaceae	4	7	7	3	5	4	10
Sapotaceae	5	<u>25</u>	7	<u>23</u>	3	–	3
Riqueza total	89	307	134	201	92	148	228

1. Nusbaumer *et al.* (2005)

2. Valencia *et al.* (1994)

3. de la Quintana (2005)

4. Milliken (1998)

5. Hamann *et al.* (1999)

6. Kessler *et al.* (2005)

7. Wright *et al.* (1997)

* Referencias 1, 3, 4 y 7 incluyen lianas

** Incluye Caesalpinoidae, Faboideae, Mimosoidae.

*** Incluye Bombacaceae, Sterculiaceae y Tiliaceae.

También es posible encontrar una similitud baja a nivel de especie entre sitios relativamente cercanos. Por ejemplo, en el estudio ya citado de Campbell *et al.* (1986) en el bosque amazónico de terra firme, de las 265 especies registradas en la parcela de 3 ha, sólo se compartieron el 15 % en las tres subparcelas de 1 ha, a pesar de encontrarse contiguas. No obstante, las dos especies con mayor número de individuos (dominantes) fueron las mismas: *Cenostigma macrophyllum* y *Orbignya* sp. Sin embargo, en otras localidades de la misma región, estas especies se han registrado con densidades bajas o se encuentran ausentes (de Oliveira y Mori, 1999; Pitman *et al.*, 2008; Ter Steege *et al.*, 2013). De igual forma, en un estudio en la región de la Sierra Maigualida, (Venezuela), Zent y Zent (2004) encontraron que en cuatro parcelas de 1 ha sólo se compartieron entre el 7.8 al 15.7 % de las especies, con un promedio del 11.7 % para las tres. Estos porcentajes de similitud coinciden con el estudio previamente mencionado de Lü *et al.* (2010) y el de Campbell *et al.* (1986), pero, contrario a este último estudio, las especies dominantes fueron diferentes en cada parcela (Cuadro 2).

La mayoría de los estudios más recientes en los que se ha caracterizado la composición florística de los BTH se han enfocado en parcelas de 1 o más hectáreas. Uno de sus resultados a destacar es que un porcentaje relevante de las especies censadas (~30–50 %) están representadas por pocos individuos, por lo que la probabilidad de detectarlas es baja en áreas menores de 1 ha (Ter Steege *et al.*, 2013; Slik *et al.*, 2015) y consecuentemente, no se obtiene una asíntota al relacionar el número de especies registradas con el área censada, tal como lo había señalado Gentry (1988b) (Figura 2). Sin embargo, también se ha señalado que en 1 ha es posible registrar cerca del 50 % de las especies de una parcela de 50 ha (Hubbell y Foster, 1983). De hecho, Duque *et al.* (2017) mencionan que 2 ha es una superficie adecuada para caracterizar la diversidad local de árboles con diámetro ≥ 1 cm y que 10 ha lo serían para los árboles de ≥ 10 cm en la región del Amazonas. Por lo tanto, 1 ha puede ser una superficie adecuada para caracterizar una parte importante de la composición florística del BTH y es posible complementar el conocimiento de este atributo en una localidad si se suma el esfuerzo de muestreo preexistente.

Cuadro 2. Especies más importantes, de acuerdo con el valor de importancia (excepto en Brasil, en el que se ponderó la abundancia) y familias con más especies de árboles (excepto el estudio de Venezuela, donde también se incluyeron palmas y lianas) con diámetro a la altura del pecho ≥ 10 cm en parcelas de 1 ha en diferentes regiones del mundo donde se presenta el BTH. En cada renglón se indica la especie y la familia dominante al respecto en cada parcela.

Localidad	Especie dominante	Familia con más especies
Ngovayang, Camerún (Africa)¹ (5 ha)		
1	<i>Guibourtia tessmannii</i>	Fabaceae*
2	<i>Oubanguia alata</i>	Euphorbiaceae*
3	<i>Allanblackia floribunda</i>	Fabaceae*
4	<i>Didelotia letouzeyi</i>	Fabaceae*
5	<i>Coelocaryon preussii</i>	Clusiaceae*
Sierra Maigualida, Venezuela (América)² (4 ha)		
1	<i>Brosimum alicastrum</i>	Sapotaceae (11)
2	<i>Attalea maripa</i>	Fabaceae (19)
3	<i>Micropholis egensis</i>	Burseraceae (14)
4	<i>Caraipa densifolia</i>	Burseraceae (13), Fabaceae (13)
Río Xingu, Brasil (América)³ (3 ha)		
1	<i>Cenostigma macrophyllum</i>	–
2	<i>C. macrophyllum</i>	–
3	<i>C. macrophyllum</i>	–
Xishuangbanna, China (Asia)⁴ (3 ha)		
1	<i>Barringtonia macrostachya</i>	Lauraceae (14)
2	<i>Terminalia myriocarpa</i>	Euphorbiaceae (10)
3	<i>Pomentia tomentosa</i>	Euphorbiaceae (13)

1. Gonmadje *et al.* (2011)

2. Zent y Zent (2004)

3. Campbell *et al.* (1986)

4. Lü *et al.* (2010).

* Familias con mayor valor de importancia

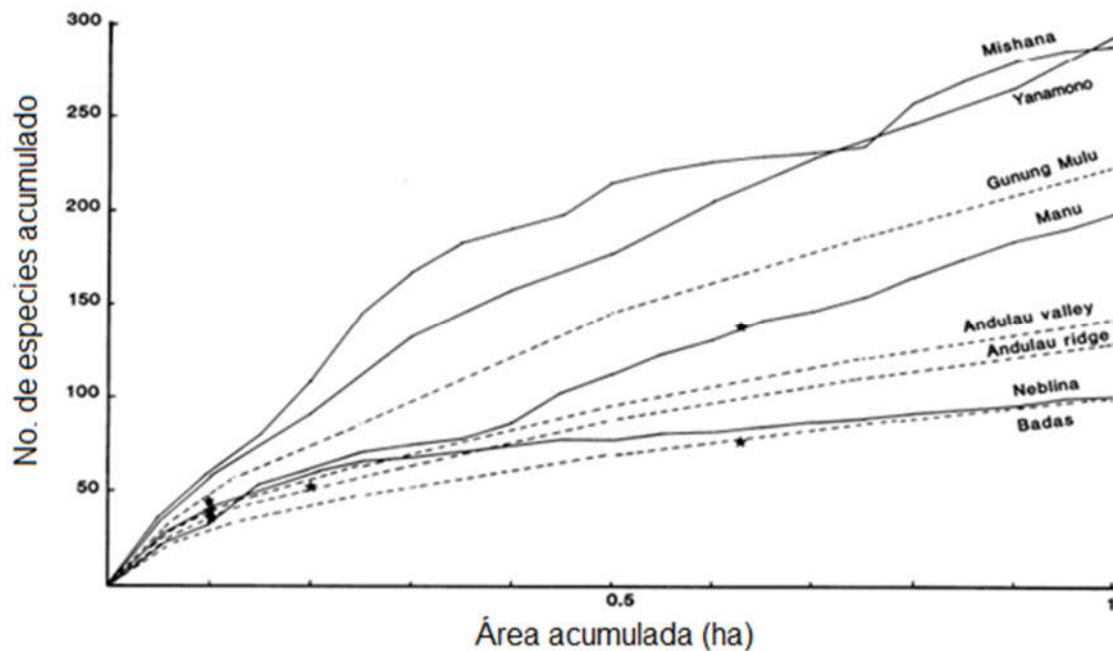


Figura 2. Comparación del número de especies acumulado en función del área muestreada en diferentes sitios de 1 ha en América (líneas sólidas) y en Asia (líneas punteadas). Las estrellas representan la riqueza de especies en parcelas de menos de 1 ha en África. Modificado de Gentry (1988b).

1.3. Estructura de los bosques tropicales húmedos

La estructura de una comunidad vegetal puede describirse desde diferentes enfoques. En un sentido amplio, el término estructura se refiere al tipo, forma, tamaño y distribución espacial de los componentes de la comunidad. Entre estos componentes se encuentran (Barkman, 1974; Müeller-Dombois y Ellenberg, 1974; Spies, 1998; Bongers, 2001; Newton, 2007; Gadow *et al.*, 2012): (i) el número de individuos por unidad de área (densidad), y (ii) el área basal de los tallos, que es una medida indirecta para cuantificar la biomasa que aporta cada planta a la comunidad. La densidad y el área basal puede variar dentro de un rango relativamente amplio de valores que y depende de múltiples factores. No obstante, entre las características estructurales más generales que caracterizan a los BTH se encuentran, una densidad alta de arboles y lianas, áreas basales grandes que son producto de una frecuencia alta de árboles con diámetros que pueden llegar hasta los 2 m y alturas de hasta 60 m (Richards, 1996; Corlett y Primack, 2011).

Existe una fuerte evidencia de que la densidad, el área basal y la distribución de estas variables entre categorías de diámetro y altura pueden predecirse debido a su poca variación (Barkman; 1974; Enquist y Niklas, 2001; McGill *et al.*, 2007; Enquist *et al.*, 2009; Bastin *et al.*, 2018), pero esta no es exactamente igual en todas las localidades. Si se compara la densidad de árboles con $DAP \geq 10$ cm por hectárea en diferentes BTH del mundo (Cuadro 3), ésta oscila entre 353 (Sierra Maigualida, Venezuela; Zent y Zent, 2004) y 778 individuos (Gunung, Mulu, Malasia; Proctor, 1983) ($n = 46$, $\bar{x} = 534$ árboles·ha⁻¹ \pm 116). Si se realiza la misma comparación para el área basal en este mismo cuadro, la variación es considerablemente menor con un mínimo de 20.2 y un máximo de 58.8 m² ($n = 41$, $\bar{x} = 33.7$ m² \pm 9.4), aunque algunos sitios pueden presentar valores que se alejan del valor promedio general que es cercano a 30 m²·ha⁻¹ (Dawkins, 1958; Leigh, 1999). Es conveniente destacar el estudio realizado en Lore Lindu, Indonesia (Kessler *et al.*, 2005), el cual presenta un valor muy atípico (139.7 m²), por lo que no está incluido en las cifras anteriores y los autores atribuyen a la presencia de numerosos árboles del género *Ficus* (Moraceae), uno de los cuales tuvo un DAP de 6 m (28.3 m²).

Esta variación puede ser diferente dependiendo del tamaño de los individuos que se incluyen en la muestra. Por ejemplo, de acuerdo con los datos mostrados en Losos *et al.* (2004), la densidad promedio de individuos estimada en 14 parcelas de diferente tamaño en distintas partes del mundo es de 561.9 ± 209.5 individuos por ha cuando el $DAP \geq 10$ cm, pero es de 5824.57 ± 2914.52 si se incluyen individuos con $DAP \geq 1$ cm. En cambio, la variación que presenta el área basal en esas mismas parcelas no difiere de forma sustancial con respecto al diámetro (35.2 m² \pm 5.51, $DAP \geq 1$ cm; 30.16 m² \pm 5.2, $DAP \geq 10$ cm). Igualmente, en la Figura 3, que muestra la distribución de la densidad y el área basal entre diferentes categorías diamétricas, el tamaño de las barras en la primera de estas variables muestra una mayor variación en la primera categoría, en tanto que, para el área basal, las dos categorías mayores son las que más difieren.

La estructura es reflejo de procesos que operan a diferentes escalas, así como del funcionamiento de una comunidad (Spies, 1998; Gadov *et al.*, 2012). Por ejemplo, la mayoría de los individuos generalmente tienen diámetros y alturas

pequeñas, por lo que la densidad se concentra en la parte baja del bosque, dando como resultado una distribución de J-invertida (Figura 3). Por el contrario, los individuos que se encuentran en categorías de diámetro y altura mayores tienen una contribución mayor al área basal, a pesar de estar representados por pocos individuos. Esta forma en la que se distribuyen estas variables es generalizada para los BTH y puede explicarse, parcialmente, por las estrategias de regeneración de las especies, que a su vez se relaciona con la germinación, crecimiento y mortalidad de los individuos (Pickett *et al.* 1987; Gadow *et al.*, 2012; Martínez-Ramos *et al.*, 2016b). Entre otros factores que pueden afectar la estructura de los BTH se encuentran algunas condiciones climáticas como la duración de la época seca y la precipitación total anual (Gentry, 1982, 1988a; Ashton *et al.*, 2004); el tipo de suelo y la topografía también pueden afectar la estructura (Clark y Clark, 2000; DeWalt y Chave, 2004; Valencia *et al.*, 2004; Toledo *et al.*, 2011; Navarrete-Segueda *et al.*, 2017), así como ciertos fenómenos naturales, como los ciclones tropicales y otras fuentes de disturbio natural (de Gouvenain y Silander, 2003; Nesheim *et al.* 2010). Además, existe evidencia de que las actividades antrópicas también pueden tener un efecto sobre la estructura de los BTH (Martínez-Ramos, 1980; Losos *et al.*, 2004; Martínez-Ramos *et al.*, 2016a).

Cuadro 3. Densidad y área basal por hectárea en diferentes estudios en los que se han censado árboles (la mayoría incluye palmas) y lianas con diámetro ≥ 10 cm ubicadas en distintos bosques tropicales húmedos del mundo.

Continentes Localidad	Densidad (ind·ha⁻¹)			Área basal (m²·ha⁻¹)			Referencia
	<i>Árboles</i>	<i>Lianas</i>	<i>Ambos</i>	<i>Árboles</i>	<i>Lianas</i>	<i>Ambos</i>	
<i>África</i>							
Camerún: Bakundu	375	–	–	–	–	–	1
Camerún: Ngovayang	532*	–	–	36.04*	–	–	2
Costa de Marfil: Scio	–	–	413	–	–	30.82	3
Madagascar: Antevialakoro	556	–	–	31.1	–	–	4
Uganda: Budongo	459	–	–	–	–	–	5
<i>América</i>							
Belice: MPR	766	–	–	21.9	–	–	6
Bolivia: Madidi	505	14	519	–	–	21.1	7
Brasil: Maré **	646	16	662	~28.0	~3.0	31	8
Brasil: Neblina	493	20	513	–	–	–	9
Costa Rica: Corcovado	354	–	–	45.8	–	–	10
Costa Rica: La Selva	~512*	~10*	522*	–	–	24.22*	11
Ecuador: Cuyabeno	693	–	–	25.7	–	–	12
México: Yaxchilán	412	–	–	26.6	–	–	13
México: Los Tuxtlas	359	–	–	34.9	–	–	14
Panamá: Gamboa	384	–	–	–	–	–	15
Perú: Yanamono	580	26	606	–	–	–	9
Venezuela: Sierra Maigualida**	496*	7*	503	–	–	31.6*	16
<i>Asia</i>							
Brunéi: Temburong	~429	–	–	~31.0	–	–	17
China: Xishuangbanna	428*	–	–	33.7	–	–	18

Continentes Localidad	Densidad (ind·ha⁻¹)			Área basal (m²·ha⁻¹)			Referencia
	<i>Árboles</i>	<i>Lianas</i>	<i>Ambos</i>	<i>Árboles</i>	<i>Lianas</i>	<i>Ambos</i>	
Filipinas: Isla Negros	645	–	–	58.8	–	–	19
India: Western Ghats	447*	–	–	36.5*	–	–	20
Indonesia: Lore Lindu	543	–	–	139.7	–	–	21
Indonesia: Papúa	575*	–	–	37.0*	–	–	22
Indonesia: Batang Gadis	583	–	–	40.56	–	–	23
Malasia: Gunung Mulu	~686*	–	–	~41.3*	–	–	24
Tailandia	680	–	–	35.6	–	–	25
Oceanía							
Australia: Queensland	~462	–	–	~43.2	–	–	26
Papúa Nueva Guinea: Simbu	~680	~13	693	~36.8	~0.3	37.1	27

* Valores promedio por hectárea

** Incluye estranguladores o plantas arborescentes

África

1. Richards (1963)
2. Gonmadje *et al.* (2011)
3. Nusbaumer *et al.* (2005)
4. de Gouvenain y Silander (2003)
5. Eggeling (1947)

América

6. Meave y Kellman (1994)
7. de la Quintana (2005)
8. Milliken (1998)
9. Gentry (1988b)
10. Hartshorn (1983)
11. Clark *et al.* (2015)
12. Valencia *et al.* (1994)
13. Valle-Dómenech (2000)
14. Bongers *et al.* (1988)
15. Jiménez *et al.* (2016)
16. Zent y Zent (2004)

Asia

17. Small *et al.* (2004)
18. Lü *et al.* (2010)
19. Hamman *et al.* (1999)
20. Ayapan y Parthasarathy (2001)
21. Kessler *et al.* (2005)
22. Pajmans (1970)
23. Kartawinata *et al.* (2003)
24. Proctor *et al.* (1983)
25. Ogawa *et al.* (1965)

Oceanía

26. Beadle *et al.* (1981)
27. Wright *et al.* (1997)

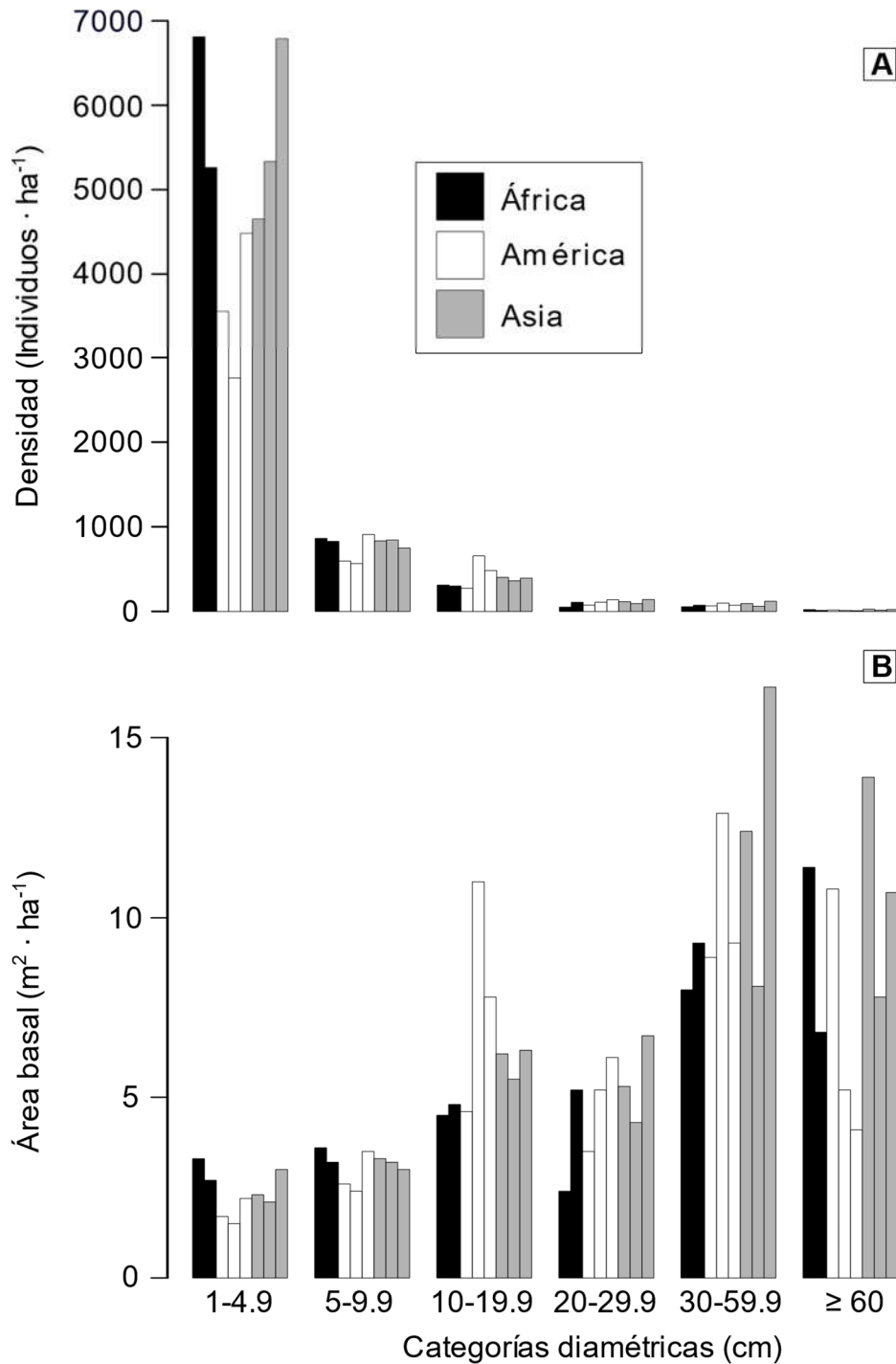


Figura 3. Distribución de la densidad de individuos (A) y área basal promedio (B) por hectárea de árboles entre diferentes categorías diamétricas en ocho parcelas ubicadas en diferentes localidades del mundo. Las dimensiones de cada parcela son: 16 ha (Luquillo), 20 ha (Ituri), 25 ha (Sinharaja y Yasuni), 50 ha (Barro Colorado, Korup y Pasoh) y 52 ha (Lambir). El orden de las parcelas es el mismo que el de la Figura 1 (Losos *et al.*, 2004).

1.4. Diversidad de los bosques tropicales húmedos

Los BTH se han descrito como las comunidades biológicas con mayor diversidad (Wilson, 1988; Terborgh, 1992; Richards, 1996; Montagnini y Jordan, 2005; Corlett y Primack, 2011), lo que ha generado un gran interés en saber por qué son tan diversos. Los procesos que se han postulado para explicar la diversidad de los BTH pueden dividirse en tres grupos (Cavender-Bares *et al.*, 2009; Brown *et al.*, 2014): (i) ecológicos, en los que los filtros ambientales y las interacciones bióticas determinan la presencia o ausencia de las especies y eventualmente la estructura de la comunidad en una escala temporal actual, (ii) históricos, donde se considera la influencia de los eventos geológicos, climáticos y evolutivos del pasado en una escala de miles o millones de años y (iii) procesos neutrales o estocásticos, en los que la dispersión y las abundancias de las especies tienen un papel importante. La diversidad local depende, entonces, de varios factores que han interactuado a lo largo del tiempo y su importancia relativa cambia en función de la escala temporal y espacial (Vellend, 2010).

Para comparar la diversidad entre distintas regiones en donde se localiza el BTH, se requiere tener una medida que la cuantifique y una de las formas más usadas es el número o riqueza de especies (Magurran, 2004; Halffter *et al.*, 2005; Magurran y McGill, 2011). La Figura 4 muestra que, en general, los sitios con mayor precipitación y más cercanos al ecuador presentan una mayor riqueza de especies. Sin embargo, también se observa que el número de especies varía fuertemente, aun cuando los valores de precipitación y latitud son similares, lo que puede deberse a que existen otros factores que afectan la riqueza local de especies (Hill y Hill, 2001; Wright, 2002; Leigh *et al.*, 2004; Ricklefs, 2004; Brown, 2014). Actualmente, el debate sobre cuál BTH tiene la mayor riqueza del mundo no está completamente resuelto (Gentry, 1988b; Slik *et al.* 2015; Hubbell, 2015).

El número de especies no es la única forma de medir la diversidad. Otra de las características más importantes de los BTH, además de su gran riqueza, es que en ellos prevalecen las especies raras y pocas son abundantes. Cuando la proporción de ambos grupos de especies es más cercana a 1, la comunidad es más equitativa (más diversa). La equitatividad es un componente muy importante de la diversidad, que también varía fuertemente entre localidades. En la Figura 5, en la que se ordenan las especies de diferentes localidades de BTH

de acuerdo con sus abundancias se compara el número de especies y su equitatividad a partir de la comparación de la longitud de la curva y su pendiente, respectivamente. Sin embargo, el número de especies y de individuos registrados depende, entre otros factores, del área censada, de modo que el porcentaje de especies que no son registradas puede ser muy alto debido a la alta diversidad de los BTH (Ter Steege *et al.*, 2013; Hubbell, 2015; Duque *et al.* 2017).

Los índices de diversidad son otra forma de cuantificar la riqueza de especies y sus abundancias y pueden complementar a las curvas de rango abundancia. En la literatura existe una gran cantidad de índices de diversidad, pero dos de los más utilizados son el índice de Shannon (H'), el cual mide la incertidumbre de predecir la especie de un individuo tomado al azar de una muestra, y el índice de dominancia de Simpson (S_i), que indica la probabilidad de que dos individuos tomados al azar pertenezcan a la misma especie (Magurran, 2004; Magurran and McGill, 2011). Sin embargo, ambos presentan serias dificultades que impiden comparar sus valores entre diferentes localidades (Jost, 2006; Moreno *et al.*, 2011; Jost y González-Oreja, 2012; Marcon *et al.*, 2014). Por ejemplo, los valores presentan poca variación y no se encuentran en las mismas unidades, por lo que no se puede estimar ni comparar con exactitud la diversidad. Además, estos índices también se ven afectados por diferentes factores inherentes a la muestra (e.g., esfuerzo de muestreo, riqueza de especies, abundancia de la especie dominante, etc.).

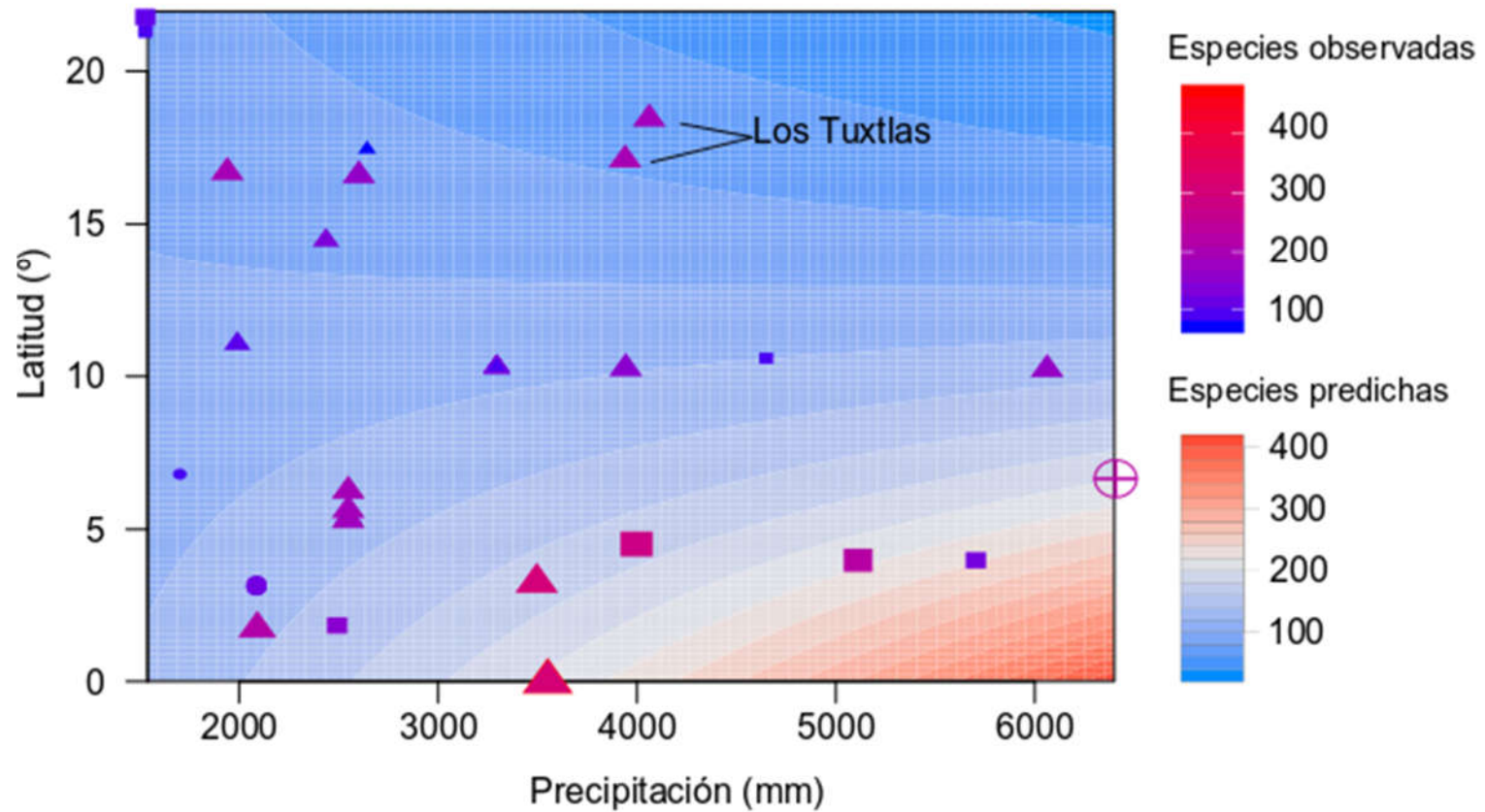


Figura 4. Relación entre la precipitación y la latitud con la riqueza de especies. Las especies observadas se obtuvieron de estudios donde se han censado parcelas de 1 ha y las especies predichas se basaron en un modelo lineal generalizado de efectos mixtos (Ver Anexo 3). Los colores cálidos y fríos indican una mayor y menor riqueza, respectivamente. Símbolos: África (círculos), América (triángulos), Asia (cuadrados), Oceanía (círculo con cruz).

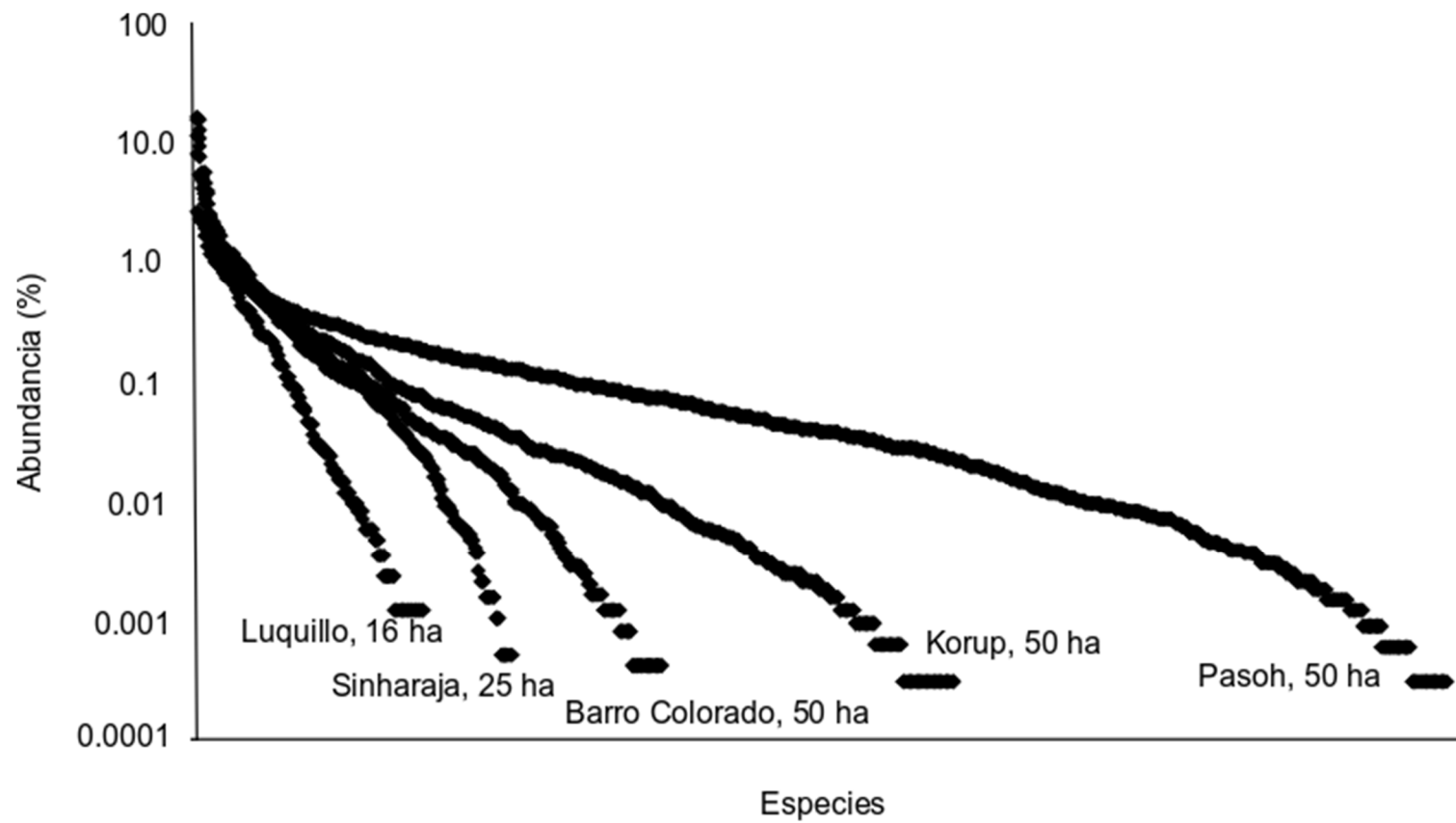


Figura 5. Curvas de rango-abundancia en diferentes parcelas de BTH en el mundo. Modificado de Zimmerman *et al.* (2008).

Jost (2006) propuso una forma más precisa de medir y comparar la diversidad entre diferentes localidades. Dicho autor señala que todos los índices no paramétricos están basados en la función $\sum_{i=1}^S p_i^q$. Cuando $q = 0$ no influyen las abundancias de las especies, por lo que el valor de diversidad resultante equivale a la riqueza. Conforme el valor de q se incrementa, las abundancias de las especies tienen mayor importancia y la diversidad se expresa como el número de especies que habría en una comunidad si todas tuvieran las mismas abundancias. Entre las ventajas de esta forma de medir la diversidad es que los valores siempre están en las mismas unidades (número de especies); además, la diversidad de orden uno (cuando $q = 1$) se obtiene fácilmente mediante el exponencial del índice H' cuando este es calculado con el logaritmo natural (${}^1D = e^{H'}$), mientras que la diversidad de orden dos se obtiene con el inverso del índice de S_i (${}^2D = 1/S_i$). En el Cuadro 4 se muestran los índices de H' y D con sus respectivas transformaciones en diferentes estudios de 1 ha en el mundo. En dicho cuadro la diversidad puede entenderse fácilmente si se considera que la equitatividad es mayor cuando los valores de diversidad verdadera disminuyen conforme se aumenta el orden de diversidad.

Cuadro 4. Índice de Shannon (H'), Simpson (S_i), diversidad de orden 0 (D^0), orden 1 ($D^1 = e^H$) y orden 2 ($D^2 = 1/S_i$) en estudios basados en parcelas de 1 ha con diferentes diámetros y formas de crecimiento incluidos.

Localidad	Latitud	Formas de crecimiento	H'	S_i	D^0	D^1	D^2
<i>África</i>							
Camerún: Ngovayag ^{1 (10)}	3.14	Árboles	3.9	–	99	48.82	–
Camerún: Ngovayag ^{1 (10)}	3.16	Árboles	3.93	–	105	50.30	–
Camerún: Ngovayag ^{1 (10)}	3.10	Árboles	3.91	–	106	49.31	–
Camerún: Ngovayag ^{1 (10)}	3.11	Árboles	4.11	–	118	60.19	–
Camerún: Ngovayag ^{1 (10)}	3.23	Árboles	4.12	–	121	60.79	–
<i>América</i>							
México: Macuspana* ^{2 (1)}	17.60	Árboles y palmas	2.53	–	71	12.46	–
México: Los Tuxtlas ^{3 (1)}	18.60	Árboles, arbustos y palmas	3.22	0.1	142	25.03	9.9
México: Yaxchilán ^{4 (1)}	16.84	Árboles, arbustos, y palmas	3.51	–	194	33.09	–
México: Tenosique* ^{5 (2.5)}	17.25	Árboles	3.58	–	196	35.48	–
México: Bonampak* ^{6 (3.3)}	16.73	Árboles	3.3	–	160	26.96	–
Venezuela: Sierra Maigualida ^{7 (10)}	5.46	Árboles, lianas y palmas	4.45	0.01	133	84.47	65.86
Venezuela: Sierra Maigualida ^{7 (10)}	6.31	Árboles, lianas y palmas	4.79	0.01	191	118.56	91.08
Venezuela: Sierra Maigualida ^{7 (10)}	5.35	Árboles, lianas y palmas	4.36	0.02	182	77.22	35.98
Venezuela: Sierra Maigualida ^{7 (10)}	5.68	Árboles, lianas y palmas	4.41	0.03	187	81.17	33.92
<i>Asia</i>							
China: Xishuangbanna ^{8 (10)}	21.45	Árboles	4.08	0.03	84	58.41	30.77
China: Xishuangbanna ^{8 (10)}	21.53	Árboles	3.93	0.03	94	50.30	31.65
China: Xishuangbanna ^{8 (10)}	21.95	Árboles	3.45	0.07	106	31.17	12.84
Filipinas: Isla Negros ^{9 (10)}	10.68	Árboles	3.87	0.03	92	47.6	31.25

1. Gondmadje *et al.* (2011)

2. Zarco *et al.* (2010)

3. Bongers *et al.* (1988)

4. Valle-Dómenech (2000)

5. Vázquez-Negrín *et al.* (2011)

6. Meave del Castillo (1990)

7. Zent y Zent (2004)

8. Lü *et al.* (2010)

9. Hammann *et al.* (1999)

*Valores promedio de H' , S_i , D^1 y D^1 para cuatro parcelas de 0.25 ha.

1.5. El bosque tropical húmedo de Los Tuxtlas

Se estima que el BTH en México tiene una extensión total de 98,983 km² en las cuales habitan entre 3,343 especies de plantas vasculares o hasta 5,902 si se considera al BTH en un sentido más amplio (Villaseñor *et al.*, 2018). La región de Los Tuxtlas, en el estado de Veracruz, resguarda apenas un 3.3 % de del total del BTH en México, en el cual se estima que habitan cerca de 2548 de plantas vasculares, es decir, un 43 % de la riqueza total para ese tipo de vegetación en México. Aunque estos valores pueden variar dependiendo de las fuentes consultadas (Sousa 1968; Castillo-Campos y Laborde, 2004), lo que es un hecho es que un porcentaje alto de especies del BTH se encuentran amenazadas en esta región (Dirzo y García, 1992; Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2006), particularmente aquellas con densidades poblacionales bajas.

Uno de los trabajos más recientes y exhaustivos en la región de Los Tuxtlas es el de Arroyo-Rodríguez *et al.* (2013) quienes evaluaron la diversidad beta de árboles, arbustos, lianas, palmas y hierbas con diámetro ≥ 2.5 cm entre paisajes con diferentes grados de fragmentación. Dichos autores registraron 364 especies en 4.5 ha y encontraron que la similitud de especies entre los tres paisajes evaluados fue del 20.3 %, mientras que el 59.6 % de las especies se registraron en uno solo de los paisajes, 33 de las cuales fueron especies con un solo registro. Además, en ese mismo estudio encontraron una considerable disimilitud (< 9 %) en composición de especies entre los 45 fragmentos de bosque evaluados.

Dentro de la región de Los Tuxtlas se encuentra la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (EBT), la cual está conformada por 640 ha de BTH. La vegetación de la EBT presenta tres variantes fisionómicas de acuerdo con Ibarra-Manríquez *et al.* (1997). Sin embargo, a pesar de que la vegetación de la EBT ha sido estudiada desde hace varias décadas, la mayoría de los estudios se han enfocado en la variante que se desarrolla en suelos profundos, la cual se encuentra en áreas con menos de 350 m de elevación. Además, la mayoría de los trabajos que se han realizado en la EBT han censado áreas menores a 1 ha y como consecuencia, los atributos comunitarios del BTH de la Estación no se encuentran descritos de forma precisa.

Algunos de los trabajos que se han realizado en la EBT en los que se caracterizan la composición, estructura y diversidad del BTH se encuentran resumidos en el Cuadro 5. El trabajo de Flores (1971) es el único que se ha enfocado en la vegetación que se desarrolla en las cimas de las montañas y este autor encontró que la composición de especies y los atributos estructurales de la vegetación responden a un gradiente altitudinal. Los estudios de Bongers *et al.* (1988) y el de Popma *et al.* (1988) pueden ser considerados como dos de los estudios más exhaustivos que se han realizado dentro de la EBT, no sólo por el tamaño de la parcela utilizada (1 ha), superior al de la mayoría de los estudios realizados previamente, sino también por la inclusión de individuos desde 1 cm de diámetro de árboles, arbustos, palmas y lianas.

Entre los patrones más generales que se han reportado en los estudios que se han realizado en la EBT se encuentra que, entre las familias arbóreas con mayor número de especies destacan Fabaceae, Meliaceae, Moraceae, Rubiaceae, en tanto que en las lianas están Bignoniaceae, Malpighiaceae, Sapindaceae y Vitaceae. Hallazgos similares a los de la EBT se han descrito para otras localidades de la región, así como para el Neotrópico (Flores, 1971; Piñero *et al.*, 1977; Carabias, 1980; Gentry, 1982; 1988a, 1990, 1991; Gentry y Dodson, 1987; Bongers *et al.*, 1988; Carson y Schnitzer, 2008; Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2009). A nivel de especies, la similitud florística no ha sido evaluada con detalle. Es difícil saber cuánto varía la composición a este nivel taxonómico a escala local debido, en parte, a las diferencias metodológicas de cada estudio y a las áreas pequeñas que han censado (Cuadro 5). No obstante, en la mayoría de los censos, la palma *Astrocaryum mexicanum* ha sido la especie con mayor abundancia. Algunas otras especies comunes que se han reportado en dichos estudios son *Chamaedorea oblongata*, *C. tepejilote*, *Myriocarpa longipes*, *Pseudolmedia glabrata* y *Trophis mexicana*.

En cuanto a la estructura, los valores de densidad y área basal en la son similares a los de otros BTH, aunque Popma *et al.* (1988) señalan que en la parcela que estudiaron, existe una mayor frecuencia de árboles grandes (DAP \geq 60 cm), y como consecuencia una mayor área basal. Estos últimos autores también

mencionan que existe cierta estratificación vertical a nivel taxonómico, ya que Fabaceae, Moraceae y Lauraceae fueron importantes a alturas ≥ 8 m, mientras que Arecaceae y Rubiaceae lo fueron en el sotobosque (plantas < 8 m de altura); en esa misma categoría de altura, *A. mexicanum* (Arecaceae) fue muy dominante, con cerca del 60 % de los individuos censados. mientras que *Nectandra ambigens* (Lauraceae) fue común en el dosel (alturas entre 24 a 32 m) y *Pseudolmedia oxyphyllaria* (sinónimo de *P. glabrata*, Moraceae), fue muy abundante en el subdosel (hasta 24 m).

La riqueza de especies registrada en la parcela de 1 ha de Bongers *et al.* (1988) en la EBT fue menor comparada con prácticamente todos los demás BTH del mundo. Además, Popma *et al.* (1988) indican que cerca del 50 % de las especies registradas en la parcela presentan alturas menores a 8 m; de hecho, únicamente 24 especies alcanzan los 24 m de altura y 43 individuos de 18 especies tienen entre 24 y 32 m de altura, de las cuales 20 pertenecen a *Nectandra ambigens*. Como resultado de esto, el índice de dominancia de Simpson fue más alto entre las especies con DAP entre 24 y 32 m, lo que puede interpretarse como un dosel poco diverso. Por el contrario, el mayor valor del índice de H' se encontró entre las especies con altura entre 8 y 16 m. No obstante, no es posible establecer que estos resultados sean generalizables debido a que el área que se ha censado hasta la fecha no es suficiente. Por lo tanto, es necesario aumentar el área censada para cuantificar de manera más adecuada no solo la diversidad sino también la estructura y la composición de la EBT.

Cuadro 5. Densidad, área basal, especies raras ($n \leq 5$) y diversidad (D) de orden 0, 1 y 2 en diferentes censos de vegetación en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (A), en la región de Los Tuxtlas (B), en otras áreas de Veracruz (C) y otros estados de México (D). Los valores de 1D y 2D fueron obtenidos mediante el exponencial del índice de Shannon (e^H) y el inverso del índice de Simpson ($1/S_i$), respectivamente. En el caso de valores de parcelas separadas, se reportan los promedios. Los valores no reportados en las fuentes originales, 1D y 2D fueron calculados a partir de la lista de especies y sus abundancias presentadas por los autores citados. Valores máximos para A, B, C y D se indican en negritas.

Lugar	Área (ha)	Forma de crecimiento	Diámetro mínimo (cm)*	Densidad (ind·ha ⁻¹)	Área Basal (m ² ·ha ⁻¹)	Especies raras	⁰ D	¹ D	² D
A ¹	1.0	A, a, L y P	1	3344	~38.07	~ 96	185	33.5	12.4
A ²	~0.1**	A, a y P	5	3100	155	58	70	29.1	14.3
A ³	0.36	A, a y P	3.3	2100	36.6	80	93	15.3	4.2
A ⁴	0.1	A, a, L y P	2.5	2160	150	27	53	–	–
B ⁵	1.5	A, a, L y P	2.5	1907	–	155	253	99.2	51.4
B ⁵	1.5	A, a, L y P	2.5	2680	98.3***	49	160	72.4	43.2
B ⁵	1.5	A, a, L y P	2.5	1702	–	90	180	75.8	44.3
C ⁶	5.0	A	28.6	109	24.76	43	71	37.5	25.1
C ⁷	~3.0	A, a y P	1	~ 4368	~ 38.66	–	131	27.5	15.3
C ⁸	0.32	A	4.77	803	–	21	30	10.3	5.4
D ⁹	1.0	A y P	1	3789	?	–	71	13.1	–
D ¹⁰	1.0	A y P	2.5	4773	?	–	196	37.0	–
D ¹¹	0.5	A y a	3.1	1098	34.49	24	51	28.6	18.2
D ¹²	1.0	A, a y P	1	4930	30.4	83	194	33.1	–

1. Bongers *et al.* (1988)

2. Flores (1971)

3. Piñero *et al.* (1977)

4. Arroyo y Mandujano (2006)

5. Arroyo *et al.* (2009)

6. Vázquez-Torres (1991)

7. Godínez-Ibarra y López-Mata (2002)

8. Basáñez *et al.* (2008)

9. Zarco *et al.* (2010)

10. Vázquez-Negrín *et al.* (2011)

11. Maldonado-Sánchez y Maldonado-Mares (2010)

12. Valle-Dómenech (2000)

* Formas de crecimiento: Árboles (A), Arbustos (a), Lianas (L) y Palmas (P)

** Sólo parcelas en bosque maduro

*** Se reporta el valor presentado en Arroyo y Mandujano (2006)

2. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

Para el BTH de la EBT se ha reportado una relevante variación en su composición florística, estructura y diversidad (Flores, 1971; Ibarra-Manríquez, 1985; Ibarra-Manríquez *et al.*, 1997). En las secciones anteriores se ha descrito la heterogeneidad que pueden presentar los atributos comunitarios del BTH, pero, a pesar de esa evidencia, hasta la fecha no existe una medida clara de la variación que podrían presentar dichos atributos en esta reserva; los estudios previos en el área sugieren una variación espacial de la composición, estructura y diversidad (Cuadro 5 y 6) pero en estos se han censado áreas pequeñas de vegetación. Esta situación es menos crítica en los trabajos de Bongers *et al.* (1988) y Popma *et al.* (1988), pero lo descrito en esos trabajos podría no ser generalizable para toda la Estación, particularmente si se considera que la parcela que ellos estudiaron fue establecida en un área relativamente plana (Figura 6). Existe una importante evidencia del efecto que tiene el relieve en las propiedades del BTH a diferentes escalas (e.g., Lieberman *et al.*, 1996; Valle-Domenech, 2000; Valencia *et al.*, 2004; Gunatilleke *et al.*, 2006; Baldeck *et al.*, 2013; Clark *et al.*, 2015; Jucker *et al.*, 2018), lo que aumenta la expectativa de encontrar diferencias importantes en los atributos comunitarios de la vegetación en una parcela establecida en un terreno más heterogéneo.

Considerando lo anterior, el presente estudio se enfoca en describir la composición, la estructura y la diversidad de una parcela de 1 ha de BTH en la Estación, localizada en un área con un relieve heterogéneo (Figura 9) y comparar dichos atributos con los descritos en estudios previos en el área, en particular con los de Bongers *et al.* (1988) y Popma *et al.* (1988) quienes censaron la misma superficie. Con ello, se espera complementar el conocimiento sobre la variación de estos atributos comunitarios en la vegetación de la EBT. Además, también se comparó con otras localidades en el mundo donde se distribuye el BTH, particularmente con los que se han realizado en una superficie de 1 ha.

3. OBJETIVOS

3.1. Objetivo general

Contribuir al conocimiento de la variación espacial de la composición, la estructura y la diversidad del bosque tropical húmedo en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz, a partir de la comparación de estos atributos con otros estudios en el área.

3.2. Objetivos específicos

3.2.1. Determinar cuáles son las familias y géneros con mayor número de especies en una parcela de 1 ha.

3.2.2. Caracterizar las familias y especies más relevantes en términos de sus parámetros estructurales en la parcela.

3.2.3. Estimar la densidad, el área basal y el número de especies de la parcela.

3.2.4. Describir la distribución de la densidad, el área basal y el número de especies entre distintas categorías diamétricas y de altura.

3.2.5. Estimar la densidad, área basal y diversidad entre las distintas formas de crecimiento representadas en la parcela.

3.2.6. Determinar las similitudes y diferencias de estos atributos entre la parcela estudiada y la de Bongers *et al.* (1988), así como comparar los resultados obtenidos con otros censos de vegetación realizados previamente en el área de estudio, así como con otros bosques tropicales húmedos del mundo, con énfasis en los que han censado la misma superficie.

4. ÁREA DE ESTUDIO

4.1. Localización geográfica

La parcela estudiada se encuentra en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (EBT), una reserva perteneciente a la Universidad Nacional Autónoma de México ubicada en la vertiente este del Volcán San Martín Tuxtla, municipio de San Andrés Tuxtla, Veracruz, México (Figura 6 A), en el km 30 de la carretera Catemaco-Montepío, dentro de la región de Los Tuxtlas (Figura 6 B). La extensión total de la EBT es de 640 ha y presenta elevaciones que van desde 150 hasta 650 m (González-Soriano *et al.*, 1997). Las partes más altas de la EBT corresponden a dos macizos montañosos: el cerro El Vigía, hacia el sur, y el cerro Lázaro Cárdenas, hacia el oeste (Figura 6 C).

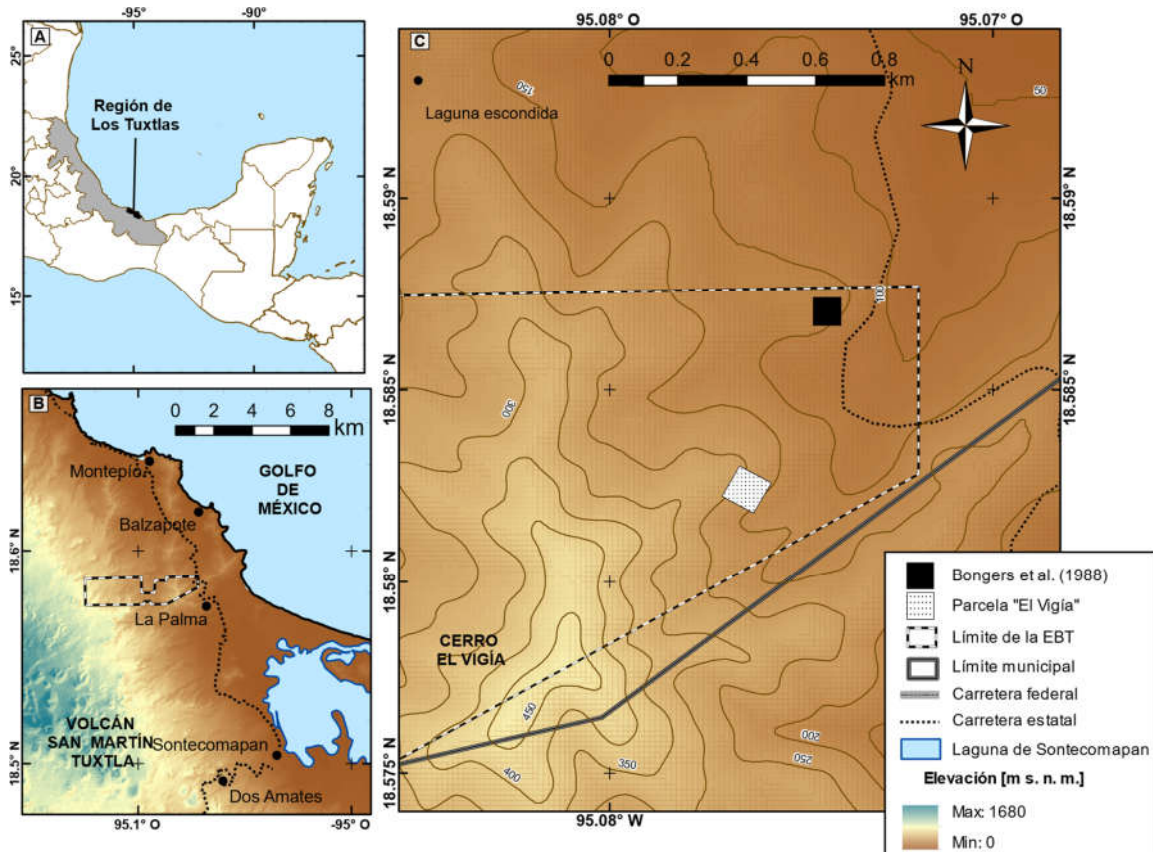


Figura 6. (A) Ubicación de la región de Los Tuxtlas en el estado de Veracruz. (B) Localización de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (EBT) en el estado de Veracruz, México. (C) Ubicación de la parcela estudiada (El Vigía) dentro de la EBT. Se muestra la ubicación de la parcela de Bongers *et al.* (1988).

4.2. Aspectos climáticos

El tipo de clima que se presenta en la Estación es cálido húmedo con lluvias todo el año [Af(m)w''(i')], aunque hay una época con una precipitación marcadamente menor entre abril y mayo y poca oscilación de la temperatura promedio a lo largo del año (Soto y Gama, 1997; García, 2004). La temperatura promedio anual de la EBT es de 24.2 °C, con una normal mensual máxima de 30.4 °C (mayo) y mínima de 18.1°C (enero) y la precipitación total anual es de 3433 mm, con máxima de 551.00 mm (octubre) y mínima de 78.2 (abril) (Figura 7).

4.3. Geología y suelos

El relieve general de la región de Los Tuxtlas se debe a procesos fluviales y emisiones volcánicas y se conforma principalmente de basaltos y basanitas volcánicas del Terciario y Cuaternario. La morfología del suelo es relativamente uniforme, debido a que las condiciones de temperatura y humedad son comparativamente homogéneas, aunque sus propiedades físicas y químicas pueden variar dependiendo del sitio. En general, se pueden presentar suelos de tipo Andosol, Regosol, Luvisol, Gleysol, Leptosol o Feozem, aunque en la EBT predominan los suelos tipo Andosol. Los estudios que se han realizado dentro de la EBT indican que, en su mayoría, los suelos son jóvenes con un contenido alto de nutrientes y materia orgánica (Rico-Bernal, 1972; Chizón-Sánchez, 1984; Martín-Del Pozzo, 1997; Flores-Delgadillo *et al.*, 1999; Díaz-González, 2010)

4.4. Flora y vegetación

La flora de la región de Los Tuxtlas corresponde al Reino Biogeográfico Neotropical, con algunos elementos de la flora austral y boreal, así como taxones endémicos (Ibarra-Manríquez *et al.*, 1997). En la EBT se han reportado 943 especies incluidas en 545 géneros y 137 familias, la mayoría de las cuales son árboles (298), seguidos por las hierbas (286), epífitas (157), lianas (91), arbustos (23) y plantas parásitas (4) (Ibarra-Manríquez y Sinaca, 1995; 1996 a, b). Entre las familias con mayor número de especies se encuentran Orchidaceae (107), Polypodiaceae (62), Asteraceae (59), Fabaceae (58) y Rubiaceae (39), y los géneros más ricos en especies son *Epidendrum* (16), *Ficus* (15), *Piper* (13) y *Psychotria* (11).

De acuerdo con Sousa (1968), existen nueve tipos de vegetación en la región de Los Tuxtlas. Sin embargo, en la EBT únicamente se encuentra la selva alta perennifolia (SAP, de acuerdo con Miranda y Hernández-X., 1963), bosque tropical perennifolio (Rzedowski, 1978), o bosque tropical húmedo de baja altitud (*tropical wet forest*, Holdridge, 1996). Todas estas clasificaciones se refieren al mismo tipo de vegetación que se definió anteriormente como BTH. El área de estudio se encuentra cercana al límite septentrional de este tipo de vegetación en el Neotrópico (Castillo-Campos y Laborde, 2004; Corlett y Primack, 2011).

Fisionómicamente, la vegetación de la EBT presenta árboles de más de 25 m de alto, frecuentemente con contrafuertes, troncos rectos de hasta 1 m de diámetro o más en algunos casos, corteza externa lisa, así como una gran abundancia de lianas, palmas y epífitas (Castillo-Campos y Laborde, 2004). Ibarra-Manríquez *et al.* (1997) mencionan que la vegetación de la EBT puede presentar tres variantes, de acuerdo con el sustrato sobre el que se desarrolle: 1) SAP sobre suelos profundos, 2) SAP sobre suelos jóvenes, con rocas abundantes y 3) SAP de cimas de montaña. La parcela estudiada se encuentra sobre la variante de suelos profundos.

EBT	24.2 °C	Coyame	24.1 °C	Sontecomapan	25.0 °C
238 m s. n. m.	3433 mm	342 m s. n. m.	4490 mm	11 m s. n. m.	3881 mm

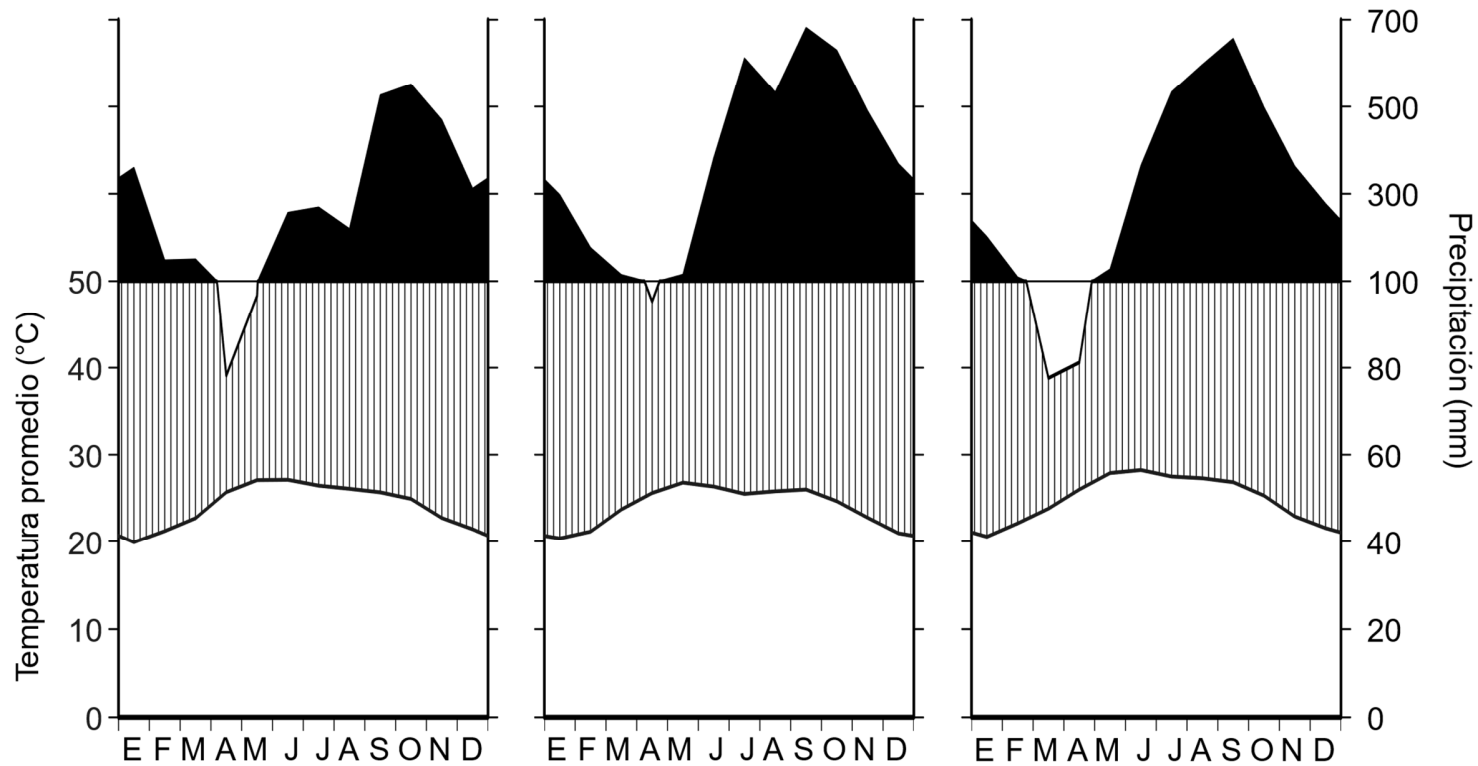


Figura 7. Diagramas ombrotérmicos para la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (EBT) y las localidades de Coyame y Sontecomapan, Veracruz. Los datos para la EBT fueron proporcionados por el personal de ésta y están basados en 7 años de observaciones, mientras que los de Coyame y Sontecomapan corresponden a 60 años de observaciones de las Estaciones Meteorológicas de la CONAGUA (2010).

5. MÉTODOS

5.1. Ubicación y características de la parcela de estudio

La parcela se ubica en la ladera este del cerro El Vigía ($95^{\circ} 04' 34''$ O y $18^{\circ} 34'56''$ N), razón por la cual en adelante se referirá a ella como parcela El Vigía. Ésta presenta tres características destacables: (1) se encuentra a una distancia de aproximadamente 1 km de la parcela descrita por Bongers *et al.* (1988) y Popma *et al.* (1988) (Figura 6 C); con el objetivo de facilitar las comparaciones posteriores, la hectárea de dichos autores será nombrada en adelante parcela Lyell, debido a que se encuentra cercana al sendero del mismo nombre, (2) a diferencia de la parcela Lyell, el relieve de la parcela El Vigía es más heterogéneo, ya que presenta una cañada en la parte baja y central y otra cerca de la esquina sur y comprende una diferencia de alrededor de 70 m entre el punto más bajo, localizado, en la esquina sur, y el más alto, ubicado en la esquina norte, con una altitud promedio de $131.1 \text{ m} \pm 22.7$ (Figura 8), (3) no se observan signos de disturbio humano recientes. El perímetro de la parcela fue ajustado con ayuda de un topógrafo quien también obtuvo las curvas de nivel. La parcela fue subdividida en 100 cuadros de $10 \times 10 \text{ m}$ (100 m^2) para facilitar el censo de las plantas (Figura 9) y para la implementación de algunos análisis (ver sección 5.3).

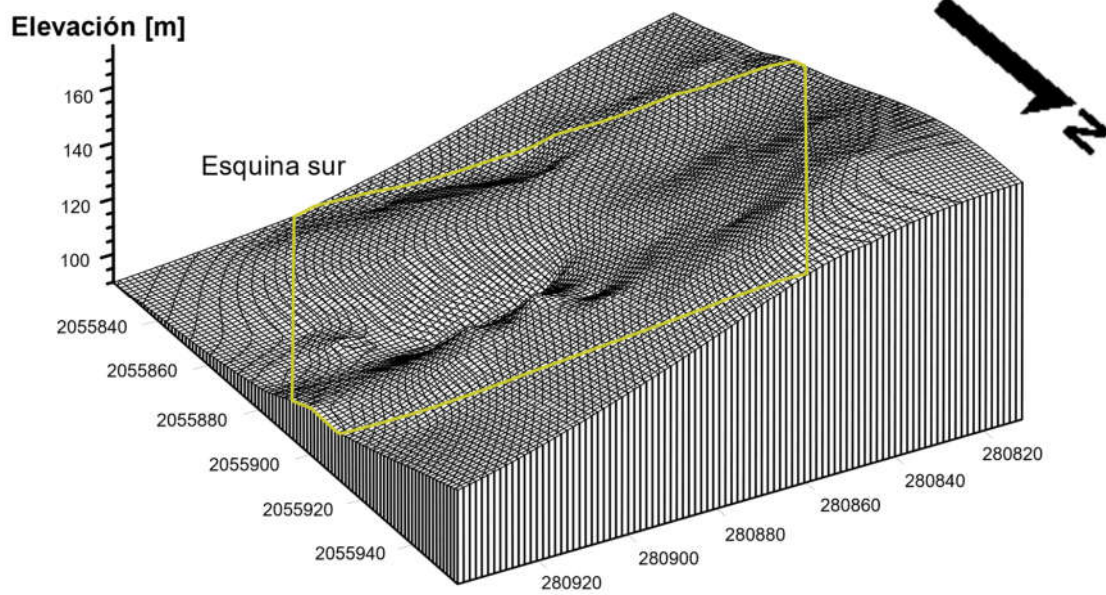


Figura 8. Esquema tridimensional del relieve de la parcela El Vigía. La línea amarilla representa los límites de la parcela. Se indican además las coordenadas UTM zona 15 a cada 20 m.

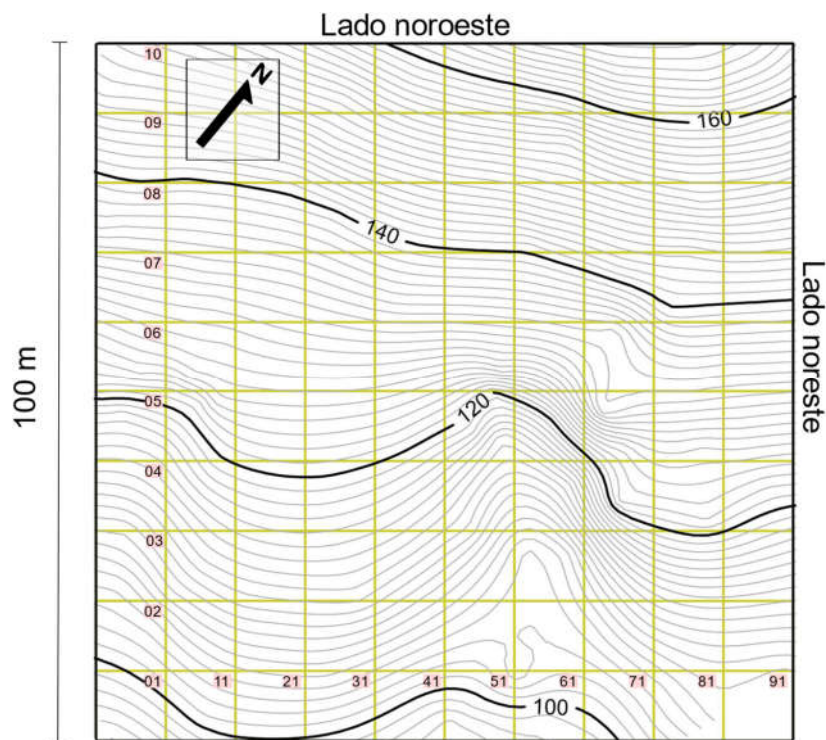


Figura 9. Esquema bidimensional de la parcela El Vigía en la que se ilustran las curvas de nivel a 1 m y la numeración de los cuadros de 10 × 10 m. La numeración comienza en la esquina inferior izquierda (Cuadro 01) y se continúa de abajo hacia arriba de manera sucesiva para cada fila.

5.2. Censo de las plantas

Dentro de cada cuadro de 100 m² se censaron los árboles, los arbustos, las lianas y las palmas que tuvieron un diámetro ≥ 1 cm. Se consideraron como lianas aquellas especies incluídas en Ibarra-Manruez *et al.* (2015). No se incluyeron en el censo especies leosas epfitas o hemiepfitas (p. ej., *Clusia flava* (Clusiaceae), *Coussapoa purpusii* (Urticaceae) o *Juanulloa mexicana* (Solanaceae)). En el caso de las especies estranguladoras (*Ficus* spp.), slo se incluyeron aquellos individuos en los que se observaron troncos establecidos en el suelo. Cada individuo fue marcado con una etiqueta de aluminio y se registr la siguiente informacin:

a) Dimetro: con una cinta diamtrica, se midi el dimetro a la altura del pecho (DAP, a 1.3 m del punto de enraizamiento y de forma paralela al tronco) de rboles, arbusots y palmas; el dimetro de las lianas se midi en la base que estaba enraizada en el suelo. Se registraron todos los tallos que tuvieran un dimetro ≥ 1 cm. Para los individuos con contrafuertes o con irregularidades en el tronco, las mediciones fueron tomadas por encima de estas estructuras.

b) Altura total: para individuos pequeos se midi la altura con un flexmetro (base del tronco hasta el final de la copa). Para los individuos ms grandes, la altura fue estimada visualmente por el Sr. Santiago Sinaca Coln durante todo el censo. Para el caso de los individuos policaules, la altura total corresponde a la del tallo ms alto.

c) Identidad taxonmica: los individuos fueron determinados a nivel de especie por dos expertos en la flora de la Estacin de Biologa Tropical Los Tuxtlas (EBT): un parataxnomo, el Sr. Santiago Sinaca Coln, y el Dr. Guillermo Ibarra Manrquez. En el caso de individuos de identidad dudosa, se hicieron colectas de las ramas con hojas, flores y/o frutos, para su posterior determinacin en el herbario de la EBT.

5.3. Análisis de los datos

5.3.1. Composición florística

Las familias a las que pertenecen las especies censadas están clasificadas de acuerdo con el sistema de la APG IV (2016). Se calculó la riqueza de especies por familia y el número de familias y especies en toda la parcela. Estos valores fueron comparados con los de otros estudios de 1 ha procurando utilizar los mismos criterios de inclusión de los individuos de cada estudio. También se compararon otros trabajos similares realizados en el área de estudio, aunque en éstos no se utilizara la misma área de muestreo, con el objetivo de determinar las diferencias particulares con la parcela El Vigía.

5.3.2. Parámetros estructurales de la comunidad

Para describir la estructura de la comunidad y poder compararla con otros estudios, se calcularon variables comúnmente utilizadas en la literatura (Müeller-Dombois y Ellenberg, 1974; Mateucci y Colma, 1982):

a) Área basal (AB): Se obtuvo con la fórmula del área de una circunferencia dividiendo el diámetro de cada tallo entre dos para obtener el radio (r), es decir:

$$AB = \pi \cdot r^2$$

Se sumó el área basal de cada tallo y el de cada individuo para obtener el área por especie.

b) Densidad (D): Es el número de individuos de cada especie por unidad de superficie. Para este estudio se reporta como número de individuos por hectárea.

c) Frecuencia (F): Número de cuadros de 10 × 10 m en los que fue registrada una especie

d) Valor de Importancia Relativa (VIR): Es la suma de los valores relativos de diferentes variables estructurales por familia y por especie, como se describe en la sección 5.3.3.

La densidad y el área basal, así como otros atributos relacionados con la composición y la diversidad (número de familias y diversidad verdadera de orden 0,

1 y 2) fueron descritos por separado para diferentes categorías de diámetro y altura. Además, con el fin de comparar con otros estudios de 1 ha se obtuvieron estas variables para diferentes combinaciones de diámetros mínimos y formas de crecimiento.

5.3.3. Cuantificación de las familias y especies con mayor importancia estructural

Para determinar la importancia estructural de las familias que conforman la comunidad se calculó el Valor de Importancia Relativa de Familias (VIRF), a partir de la suma de los valores relativos de área basal, densidad y riqueza de especies pertenecientes a cada familia (Mori *et al.*, 1983), es decir:

$$\text{VIRF} = \text{Abr} + \text{Dr} + \text{Rr},$$

Donde:

$$\text{Abr (Área basal relativa)} = \frac{\text{Área basal de la familia}}{\text{Área basal en la hectárea}}$$

$$\text{Dr (Densidad relativa)} = \frac{\text{Numero de individuos de la familia}}{\text{Número de individuos en la hectárea}}$$

$$\text{Rr (Riqueza relativa)} = \frac{\text{Número de especies pertenecientes a la familia}}{\text{Número total de especies en la hectárea}}$$

En el caso de las especies, también se calculó el Valor de Importancia Relativa (VIR) a partir de la suma de los valores relativos del área basal, la densidad y la frecuencia de cada especie:

$$\text{VIR} = \text{ABr}_e + \text{Dr}_e + \text{Fr}_e,$$

Donde:

$$\text{ABr}_e = \frac{\text{Área basal de la especie}}{\text{Área basal en la hectárea}}$$

$$\text{Dr}_e = \frac{\text{Numero de individuos de la especie}}{\text{Número total de individuos en la hectárea}}$$

$$\text{Fr}_e = \frac{\text{Frecuencia de la especie}}{\text{Suma de las frecuencias de todas las especies}}$$

5.3.4. Diversidad

La diversidad de la parcela fue cuantificada con el número efectivo de especies o diversidad verdadera de orden 0, 1 y 2, cuyo algoritmo es el siguiente (Jost, 2006):

$${}^qD = (\sum p_i^q)^{1/(1-q)}$$

Donde:

p_i = la proporción de individuos de la i -ésima especie.

qD = diversidad del orden q .

El valor de q depende de la importancia que se le dé a la abundancia de las especies. Cuando $q = 0$ (0D = diversidad de orden 0), la abundancia de las especies no influye en el valor de q , por lo que este número equivale a la riqueza de especies. Conforme aumenta el valor de q , las especies son ponderadas matemáticamente de acuerdo con su abundancia, de modo que se obtiene el número de especies que habría en la comunidad si todas tuvieran exactamente el mismo número de individuos. Cuando $q = 1$ (1D = diversidad de orden 1), tienen mayor relevancia las especies comunes y equivale al exponencial del índice de Shannon cuando es calculado con el logaritmo natural (${}^1D = e^{H'}$). Cuando $q = 2$ (2D = diversidad de orden 2), la mayor influencia es aportada por las especies con la mayor abundancia, es decir, las dominantes y equivale al inverso del índice de dominancia de Simpson (${}^2D = 1/S$). El cociente ${}^2D / {}^0D$ equivale al factor de equitatividad (FE), el cual indica qué tan equitativamente se distribuyen las abundancias de las especies; entre más cercano a 1 sea FE, la comunidad es más equitativa (Jost, 2010).

6. RESULTADOS

6.1. Composición florística

En la parcela El Vigía se censaron 189 especies pertenecientes a 137 géneros y 58 familias (Anexo 1). Las familias con mayor número de especies fueron Fabaceae (14), Bignoniaceae (10), Piperaceae (10), Arecaceae (9) y Rubiaceae (9). La adición de siete familias permite englobar al 32 % de las especies censadas (Cuadro 6); además, el 50 % de las familias son monotípicas. Algunas de las familias con mayor riqueza de especies también resultaron relevantes con respecto al número de géneros que incluyen, de las cuales destacan Fabaceae con 9, Malvaceae y Bignoniaceae con 7 y Asteraceae, Euphorbiaceae, Celastraceae y Moraceae con 6.

La forma de crecimiento con más especies fueron los árboles (68.8 %), aunque la contribución de las lianas a la riqueza total también fue importante, pues representa el 23 %; los arbustos y las palmas representan el 4.8 % y el 3.7 %, respectivamente. Las familias y géneros con mayor riqueza de especies arbóreas y arbustivas son similares a lo descrito para el total de la hectárea (Cuadro 6). Con respecto a las lianas, estuvieron representada por 20 familias y 35 géneros. Entre las primeras destacan Bignoniaceae (9), Celastraceae (5) y Malpighiaceae, Menispermaceae y Vitaceae (3) las cuales suman en total el 53 % de la riqueza total de lianas (Cuadro 6). De las 20 familias de lianas, 10 fueron exclusivas de esta forma de crecimiento las cuales suman 13 especies.

Cuadro 6. Familias con mayor número de especies (S) y géneros (G) en la parcela El Vigía.

	Árboles y arbustos			Lianas			Total		
	Familia	S	G	Familia	S	G	Familia	S	G
1	Fabaceae	13	8	Bignoniaceae	9	6	Fabaceae	14	9
2	Piperaceae	10	1	Celastraceae	5	4	Bignoniaceae	10	7
3	Malvaceae	8	7	Malpighiaceae	3	3	Piperaceae	10	1
4	Moraceae	8	6	Menispermaceae	3	3	Arecaceae	9	4
5	Rubiaceae	8	5	Vitaceae	3	2	Rubiaceae	9	5
6	Arecaceae	7	3	Apocynaceae	2	2	Celastraceae	8	6
7	Lauraceae	7	4	Arecaceae	2	1	Malvaceae	8	7
8	Euphorbiaceae	6	6	Asteraceae	2	2	Moraceae	8	6
9	Sapotaceae	6	3	Sapindaceae	2	1	Lauraceae	7	4
10	Annonaceae	5	5	Smilacaceae	2	1	Asteraceae	6	6
11	Meliaceae	5	2				Euphorbiaceae	6	6
12	Myrtaceae	5	2				Sapotaceae	6	3
13	Asteraceae	4	4				Annonaceae	5	5
14	Urticaceae	4	3				Meliaceae	5	2
	34 restantes	50	44	10 restantes	11	25	44 restantes	78	66
Total	48 familias	146	103	20 familias	43	35	58 familias	189	137

6.2. Estructura

6.2.1. Valor de importancia relativa

Las 15 familias con mayor Valor de Importancia Relativa (VIRF) suman el 222.3 del total e incluyen el 86 % de los individuos, el 79 % del área basal y el 57 % de las especies (Cuadro 7). Arecaceae presenta la mayor densidad, lo que la ubica en el primer lugar en importancia, mientras que Moraceae y Meliaceae, que destacan por su área basal, ocupan el segundo y tercer lugar, respectivamente. Fabaceae, que es la que abarca el mayor número de especies, se ubicó hasta la quinta posición. Las 15 familias más importantes respecto al VIRF están representadas, fundamentalmente, por especies arbóreas, excepto Bignoniaceae y Celastraceae, que incluyen principalmente especies de lianas y se ubican en la posición 14 y 15, respectivamente. Entre las especies que más aportan a la densidad y área basal de las familias con mayor VIRF se encuentran *Pseudolmedia glabrata* (10 individuos, 1.29 m²), *Omphalea oleifera* (8 individuos, 2.85 m²), *Poulsenia armata* (7 individuos 0.29 m²), *Clarisia biflora* (6 individuos, 1.93 m²), *Pterocarpus rohrii* (6 individuos, 1.08 m²), *Brosimum alicastrum* (4 individuos, 1.03 m²) y *Alchornea latifolia* (3 individuos 0.57 m²).

La importancia estructural de Arecaceae también se observó a nivel de especies, ya que *A. mexicanum* (Arecaceae) presenta un VIR cuyo valor triplica el de las siguientes dos especies dominantes, *Pseudolmedia glabrata* (Moraceae) y *Guarea glabra* (Meliaceae); de estas dos últimas, las tres variables que se usan para el cálculo del VIR tienen una contribución similar para *P. glabrata*, mientras que para la última la que más aporta es el área basal (Figura 10). Además, *A. mexicanum* fue la única en toda la hectárea con una frecuencia del 100 % y su densidad fue más de seis veces a la que se registró para las siguientes especies más importantes para esta variable (*Myriocarpa longipes* (Urticaceae) y *Trophis mexicana* (Moraceae); Anexo 1). Sin embargo, *A. mexicanum* presentó DAP menores a 10 cm y nunca presentó una altura mayor a los 8 m (Figura 11 A). Respecto al área basal, *G. glabra* presentó el valor mayor (3.97 m²), seguida por *A. mexicanum* (3.84 m²) y *Calatola uxpanapensis* (Metteniusaceae) (2.65 m²).

Cuadro 7. Las 15 familias más importantes subordinadas de acuerdo con el Valor de Importancia Relativa (VIRF) y su contribución absoluta y relativa a la densidad, área basal y riqueza. Se señalan con negritas los valores máximos para cada variable.

Familia	Densidad (ind·ha ⁻¹)		Área basal (m ² ·ha ⁻¹)		Riqueza		VIRF
	Absoluta	Relativa	Absoluta	Relativa	Absoluta	Relativa	
1 Arecaceae	1887	43.13	3.96	9.02	9	4.76	56.91
2 Moraceae	534	12.21	6.86	15.60	8	4.23	32.04
3 Meliaceae	116	2.65	4.56	10.37	5	2.65	15.67
4 Fabaceae	54	1.23	2.10	4.79	14	7.41	13.43
5 Urticaceae	302	6.90	1.90	4.32	4	2.12	13.34
6 Malvaceae	95	2.17	2.63	5.98	8	4.23	12.38
7 Euphorbiaceae	86	1.97	2.86	6.50	6	3.17	11.64
8 Rubiaceae	153	3.50	0.88	2.00	9	4.76	10.26
9 Piperaceae	162	3.70	0.37	0.85	10	5.29	9.84
10 Sapotaceae	55	1.26	1.88	4.28	6	3.17	8.71
11 Anacardiaceae	17	0.39	2.98	6.77	2	1.06	8.22
12 Metteniusaceae	72	1.65	2.57	5.84	1	0.53	8.01
13 Lauraceae	76	1.74	1.07	2.43	7	3.70	7.87
14 Bignoniaceae	94	2.15	0.15	0.35	10	5.29	7.79
15 Celastraceae	69	1.58	0.15	0.35	8	4.23	6.16
43 familias restantes	603	13.78	9.04	20.57	82	43.39	77.74
Total	4375	100.00	43.95	100.00	189	100.00	300.00

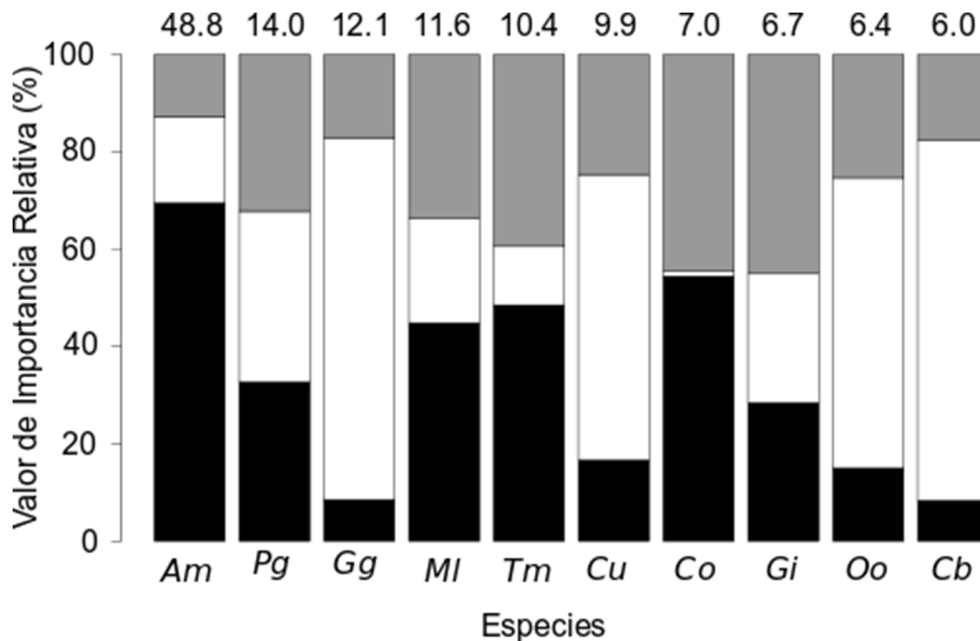


Figura 10. Contribución relativa del área basal (barras blancas), la densidad (barras negras) y la frecuencia (barras grises) al Valor de Importancia Relativa (VIR) para las 10 especies con mayor importancia estructural de acuerdo a este último índice en la parcela El Vigía en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. Las especies se encuentran subordinadas, de izquierda a derecha por el VIR (en negritas encima de las barras). Especies: *Am* (*Astrocaryum mexicanum*), *Pg* (*Pseudolmedia glabrata*), *Gg* (*Guarea glabra*), *MI* (*Myriocarpa longipes*), *Tm* (*Trophis mexicana*), *Cu* (*Calatola uxpanapensis*), *Co* (*Chamaedorea oblongata*), *Gi* (*Garcinia intermedia*), *Oo* (*Omphalea oleifera*), *Cb* (*Clarisia biflora*).

6.2.2. Estructura diamétrica

Se registraron 4375 individuos, 5623 tallos y un área basal de 43.35 m² en la ha. El número de taxones y las variables estructurales se relacionan de manera inversa en la medida que se incrementa el diámetro de los individuos (Cuadro 8). A partir de los 10 cm de DAP, el número de las familias se reduce de 60.3 % a 29.3 %, con la misma tendencia para las especies (42.9 a 13.2 %). La mayoría de los individuos censados (90 %) presentan diámetros menores a los 10 cm (Figura 11 A), con un máximo de 140 cm (*Sideroxylon portoricense* subsp. *minutiflorum*, Sapotaceae). La densidad de individuos arbóreos con DAP ≥ 60 cm representan únicamente el 0.7 % del total, pero la suma de su área basal representa el 31 % (Figura 11 B). Las

palmas contribuyen de manera importante en la primera categoría diamétrica, tanto para la densidad como para el área basal, pero no se registran en ninguna de las otras categorías, mientras que la menor contribución fue para los arbustos (Figura 11). Con respecto a las lianas, únicamente 2 individuos pertenecientes a *Pisonia aculeata* (Nyctaginaceae), rebasan los 10 cm de diámetro.

Cuadro 8. Número de taxa, tallos, individuos y área basal (AB) de la hectárea censada utilizando diferentes diámetros mínimos.

Diámetro (cm)	Familias	Especies	Tallos	Individuos	AB (m ²)
≥ 1	58	189	5623	4375	43.95
≥ 2.5	56	168	3831	3109	43.50
≥ 5	51	135	2545	2181	42.17
≥ 10	35	81	635	459	36.65
≥ 20	28	55	264	217	32.67
≥ 30	24	43	168	132	28.38
≥ 40	19	32	95	78	23.08
≥ 50	17	25	62	50	18.69

6.2.3. Estructura vertical

En la Figura 12 se puede observar la importancia de las familias con respecto a su abundancia por intervalos de altura. Arecaceae es la familia más importante por debajo de los 8 m (53 % de los individuos); de hecho, los únicos tres individuos de dicha familia que rebasaron esa medida no llegaron a los 9 m. En la segunda categoría (8–16 m), destacan Euphorbiaceae, Fabaceae, Malvaceae, Meliaceae, Metteniusaceae, Moraceae, Piperaceae, Rubiaceae y Urticaceae. Estas familias, con excepción de las tres últimas, son las familias más importantes del dosel (altura ≥ 16 m) ya que en conjunto representan el 68 % de los individuos. Apocynaceae, Moraceae y Myristicaceae son las únicas familias que alcanzan la parte más alta del bosque (≥ 32 m), cada una representada por una sola especie (*Aspidosperma megalocarpon*, *Ficus yoponensis* y *Virola guatemalensis*, respectivamente).

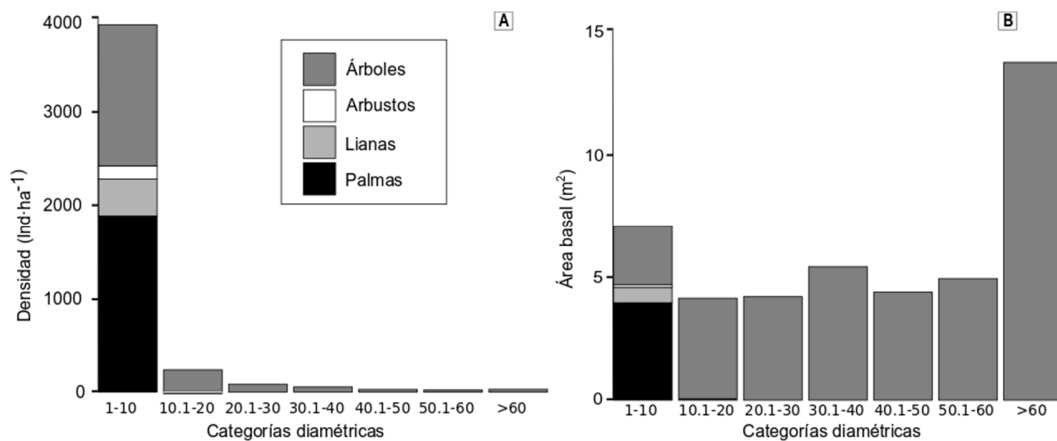


Figura 11. Distribución de la densidad (A) y el área basal (B) entre categorías diamétricas. Se muestra la contribución de las diferentes formas de crecimiento a cada variable.

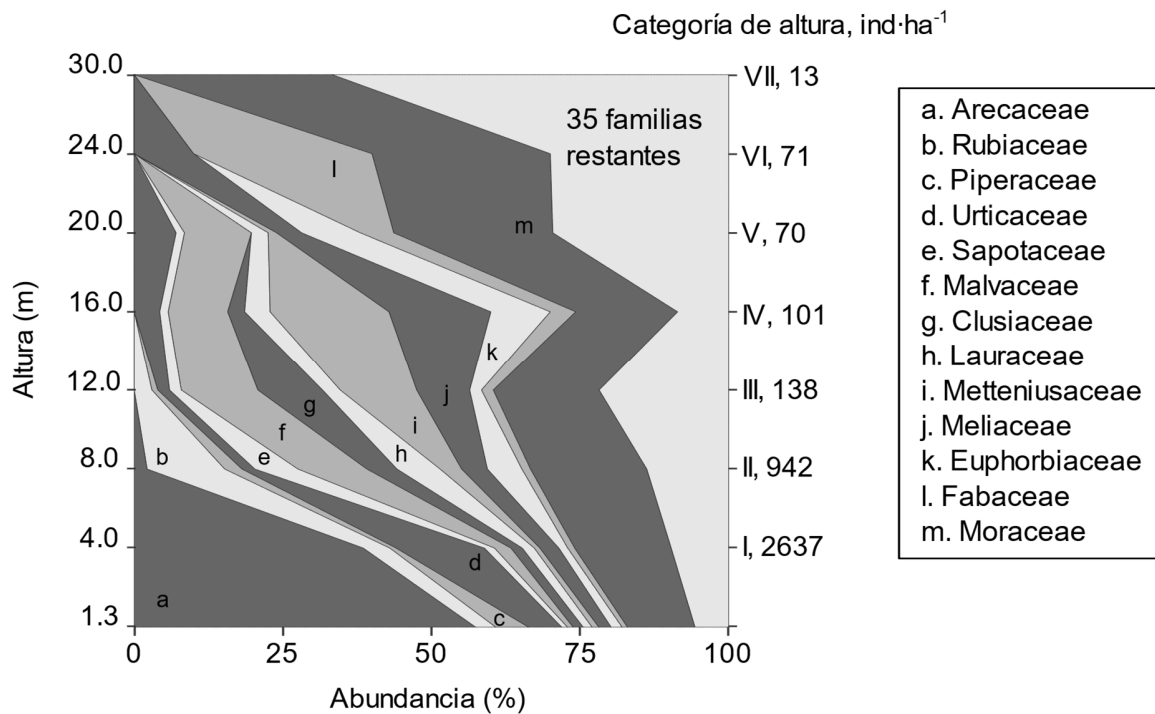


Figura 12. Importancia de algunas familias por clases de altura. Sólo se incluyeron árboles, arbustos y palmas con DAP \geq 1 cm.

La distribución vertical de la densidad es similar a la de las clases diamétricas y, en general, el diámetro y la altura de los individuos tienen una fuerte correlación (Figura 13). El 71 % de los individuos tienen una altura ≤ 5 m, con un máximo de 40 m (*Ficus yoponensis*, Moraceae). Dada la poca representación de individuos altos (altura ≥ 30 m), el área basal que éstos incluyen también fue poca (1.51 m²) si se compara con la contribución de los individuos incluidos en el resto de las categorías (Figura 13 A). Por el contrario, la suma del área basal de los individuos con altura ≥ 5 m equivale a cerca del 88 %. Por último, el 28 % de las especies alcanzan una altura máxima de 5 m (Figura 13 B).

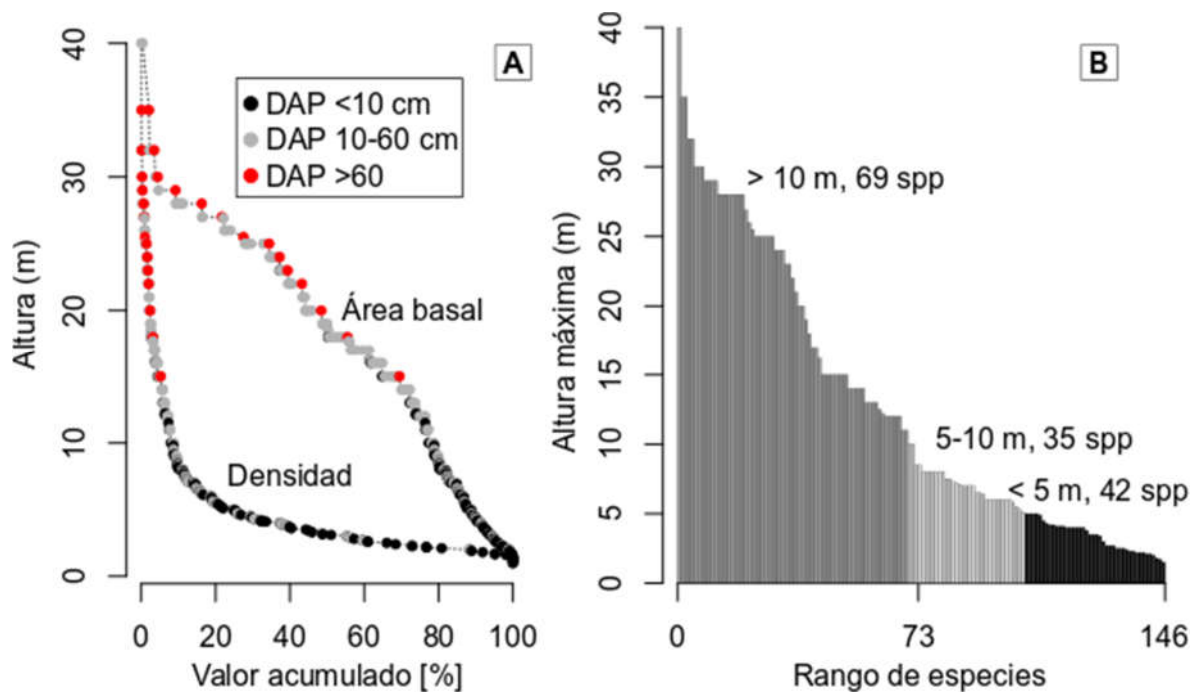


Figura 13. A. Distribución vertical acumulada del área basal y la densidad. B. Altura máxima de cada una de las especies registradas en la hectárea. No se incluyeron lianas

6.3. Diversidad

En general, la comunidad presenta una alta dominancia, ya que cerca del 34 % de los individuos pertenecen a la palma *A. mexicanum* y si se incluyen las seis primeras especies, este valor alcanza un 52.5 % (Figura 14). El 68 % de las 189 especies registradas están representadas por menos de 10 individuos, de las cuales 23 (13 %) están representadas por un individuo (Anexo 1). Entre las 10 especies con mayor abundancia, tres son palmas y cinco son árboles, de manera que sólo se registra una especie arbustiva (*Piper aequale* (Piperaceae), 111 individuos) y una liana (*Forsteronia acouci* (Apocynaceae), 84 individuos).

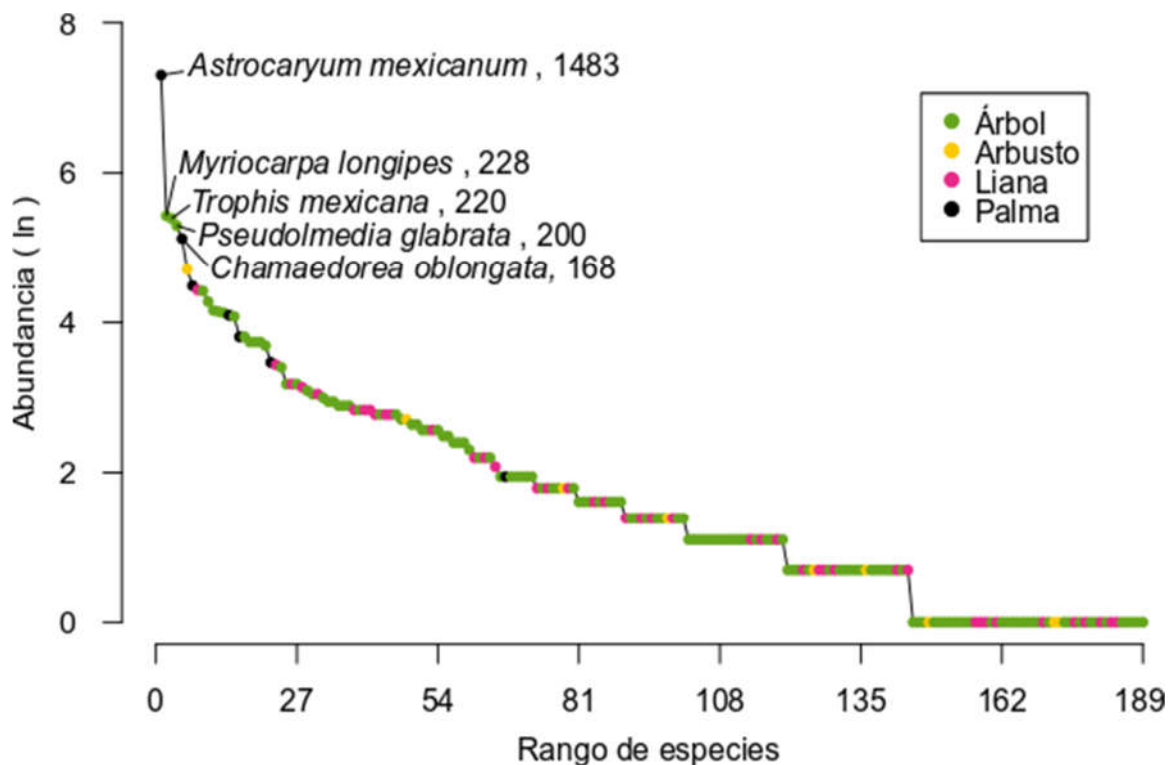


Figura 14. Curva de rango-abundancia de las especies registradas en la hectárea. Se señalan con diferentes colores las formas de crecimiento de las especies.

El número de especies comunes (1D) en la hectárea es de 29.35, mientras que el de especies dominantes (2D) es de 7.8. La diversidad verdadera también fue analizada con base en el diámetro alcanzado por los individuos pertenecientes a

una o a combinaciones de las formas de crecimiento censadas. Con respecto a la riqueza de especies (0D), lógicamente sus valores máximos se alcanzan al incluir todas o la mayoría de las formas de crecimiento y diámetros pequeños (Cuadro 9). Por el contrario, las cifras más altas para 1D se dan en combinaciones en las que se excluyen las palmas (${}^1D = 60.46$) o los arbustos (${}^1D = 58.21$) con el diámetro menor analizado (1 cm). Para 2D , su mayor valor se encuentra al considerar únicamente árboles y lianas con diámetros mínimos de 5 cm (${}^2D = 28.23$) y de 10 cm (${}^2D = 28.35$). Finalmente, el factor de equitatividad (${}^2D/{}^0D$) es muy cercano a cero siempre que se consideran a las palmas, con el valor mayor cuando se consideran los árboles con DAP mínimo de 60 cm.

Cuadro 9. Riqueza de especies (0D), número efectivo de especies comunes (1D), número efectivo de especies dominantes (2D) y factor de equitatividad (FE) para diferentes formas de crecimiento y diámetros mínimos. Se indican en negritas las combinaciones en las que la dominancia es alta (FE < 0.1).

Formas de crecimiento	0D	1D	2D	FE (${}^2D/{}^0D$)
<i>Diámetro mínimo 1 cm</i>				
Árboles, arbustos, lianas y palmas	189	29.35	7.80	0.041
Árboles, arbustos y lianas	182	60.46	7.34	0.040
Árboles, arbustos y palmas	146	21.64	6.49	0.044
Árboles, lianas y palmas	180	27.51	7.34	0.041
Árboles y arbustos	139	43.53	22.14	0.159
Árboles y lianas	173	58.21	27.91	0.161
Árboles y palmas	137	20.00	6.06	0.044
Árboles	130	41.13	20.53	0.158
<i>Diámetro mínimo 5 cm</i>				
Árboles, lianas y palmas	134	10.57	2.93	0.022
Árboles y lianas	132	53.37	28.23	0.214
Árboles y palmas	110	8.49	2.65	0.024
Árboles	108	42.84	23.15	0.214
<i>Diámetros mínimos ≥ 10 cm</i>				
Árboles y lianas (≥ 10)	80	42.51	28.35	0.354
Árboles (≥ 10)	79	42.02	28.12	0.356
Árboles (≥ 20)	55	31.53	20.50	0.373
Árboles (≥ 40)	32	22.82	15.68	0.490
Árboles (≥ 60)	19	16.24	13.70	0.726

Al analizar la diversidad verdadera entre categorías de altura (Figura 15) se observa que 0D es mayor en la primera de éstas (altura ≤ 5 m), en el cual se encuentran cerca del 71 % de todas las especies registradas en la hectárea. Sin embargo, la abundancia alta de individuos en dicha categoría propicia que la caída de la diversidad de 0D a 1D y 2D sea muy drástica. En general, 0D tiene una relación inversa con la altura, lo que no acontece con los otros dos ordenes de diversidad, cuyos valores mayores se presentan en la categoría de 10.1-15 m, aunque en esta última, el valor de 2D es similar al encontrado en la categoría de 20.1 a 25 m. De hecho, es a partir de esta última categoría donde los valores de los tres índices son similares.

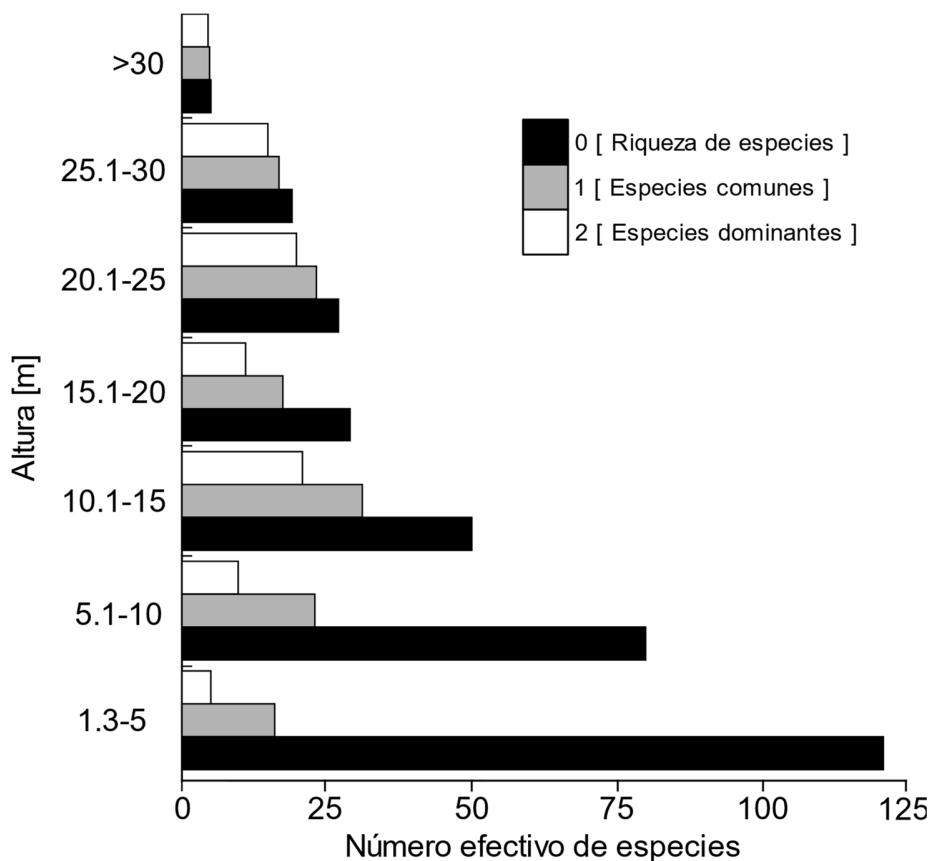


Figura 15. Distribución vertical de la diversidad de orden 0, 1 y 2. Se muestran árboles, arbustos y palmas con DAP ≥ 1 cm.

Al relacionar el número efectivo de especies de las cuatro formas de crecimiento reconocidas en el censo en función del orden de diversidad q , se observa que su comportamiento no es similar (Figura 16 B). Particularmente, los árboles tuvieron mayor 0D (130 especies), con una marcada disminución cuando $q = 1$ (41.13) y a $q = 2$ (20.53). Por el contrario, las lianas tuvieron una 0D de 43 especies, pero la diversidad sólo disminuyó un 51 % y un 70 % para 1D y 2D , respectivamente, por lo que presentaron una mayor equitatividad (FE = 0.29). Las palmas y los arbustos tuvieron una baja diversidad para todos los órdenes de diversidad. Al promediar la diversidad de las diferentes formas de crecimiento, el comportamiento de la curva es similar a la descrita para los árboles (Figura 16 A).

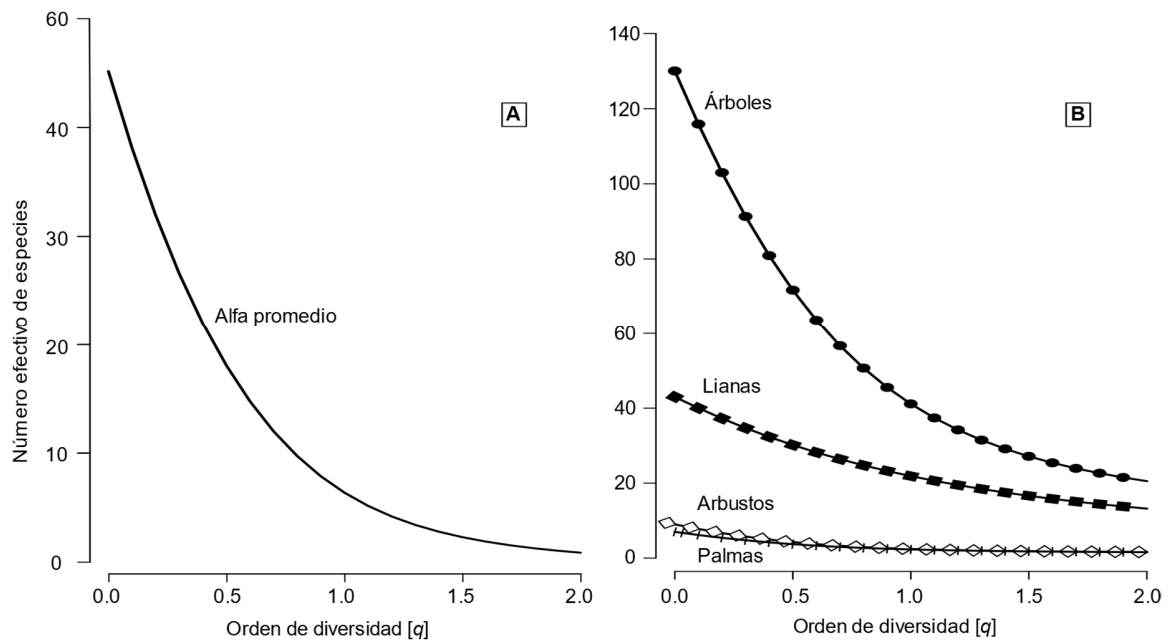


Figura 16. A. Diversidad alfa promedio de orden q de la hectárea considerando las formas de crecimiento que fueron censadas. B. Comparación de la diversidad de orden q entre las diferentes formas de crecimiento.

7. DISCUSIÓN

En este estudio se cumplió el objetivo general de complementar el conocimiento de la variación de la composición, estructura y diversidad de la vegetación de la EBT. La detallada comparación con los estudios de Bongers *et al.* (1988) y Popma *et al.* (1988) fue posible gracias a que se contó con la misma área y se utilizó el mismo diámetro mínimo que ellos utilizaron en su parcela. Las formas de crecimiento fueron también las mismas, aunque algunas especies difirieron en este aspecto e incluso, varias de éstas, principalmente con hábito arbustivo, se excluyeron en el presente trabajo al no considerarse como criterio de muestreo a los individuos con altura ≥ 0.5 m. En este sentido, la lista de especies de la parcela Lyell fue revisada con detalle para tratar de homogeneizarla con la del presente. De esta forma fue posible realizar una comparación más precisa para determinar similitudes y diferencias de los atributos comunitarios evaluados entre ambas parcelas. Por otro lado, comparar los resultados presentados en este trabajo con otros estudios en la EBT es difícil debido, entre otros aspectos, a diferencias metodológicas (e.g. tamaño de la parcela, diámetro mínimo) y del conocimiento taxonómico de la flora (Flores, 1971; Piñero *et al.*, 1977; Carabias, 1980). No obstante, estos estudios también se incluyeron en la comparación tomando en cuenta estas limitantes.

La dificultad de comparar resultados también se presenta con estudios realizados en otras partes del mundo. Para el caso particular de los censos de 1 ha, el límite de diámetro en el que se muestrean los individuos suele ser ≥ 10 cm y la mayoría sólo incluye árboles (Anexo 2). En este estudio, el límite menor de inclusión de los individuos fue de 1 cm de diámetro, que es el valor más pequeño que se ha utilizado en los censos más exhaustivos del BTH, además de incluir árboles, arbustos, lianas y palmas. Estos criterios permitieron comparar datos del censo con los de otros estudios basados en parcelas de 1 ha, aun cuando incluyeran diámetros mínimos y formas de crecimiento diferentes.

7.1. Familias con mayor riqueza de especies en Los Tuxtlas

La composición de familias de la parcela estudiada coincide fuertemente con lo descrito previamente para la EBT. Bongers *et al.* (1988) reportaron a las mismas familias arbóreas (Fabaceae, Moraceae y Rubiaceae) como las más importantes en cuanto a su número de especies, lo que es esperable tomando en cuenta su relativa cercanía (Figura 6). Otros autores también han encontrado resultados similares en áreas menores a 1 ha en la EBT (Flores, 1971; Carabias, 1980), e incluso, Arroyo-Rodríguez *et al.* (2009) también señalaron la importancia de estas tres familias en un área de 4.5 ha en toda la región de Los Tuxtlas.

Si bien lo anterior sugiere que la composición florística de la EBT varía poco a nivel de las familias con mayor riqueza, no es una tendencia clara. Por ejemplo, Piñero *et al.* (1977) encontraron que Meliaceae y Sapotaceae destacaron más en riqueza que Fabaceae, Moraceae y Rubiaceae en un área censada menor (0.36 ha). Además, al revisar la lista de especies presentada por Bongers *et al.* (1988), el número de familias fue el mismo que el de este estudio (58), pero destaca el hecho de que cada parcela registró siete familias exclusivas. Otro aspecto que resulta interesante es que el número de especies por familia resultó relativamente diferente. Por ejemplo, aunque en ambos estudios Fabaceae fue la más importante, en la parcela El Vigía se censaron 14 especies, mientras que en la parcela de Bongers *et al.* (1988) se registraron casi el doble (24). La misma situación se presentó para algunas familias conformadas principalmente por lianas, como Celastraceae, la cual fue la segunda más diversa para esa forma de crecimiento (5 especies) y la cuarta en toda la parcela (Cuadro 6); en el trabajo de Bongers *et al.* (1988), de las cuatro registradas, solamente *Salacia cordata* fue liana.

La similitud florística de la EBT con otras localidades es alta. El predominio de Fabaceae, Moraceae y Rubiaceae concuerda con lo encontrado en censos de 1 ha de BTH realizados en México (Valle-Dómenech, 2000; Zarco *et al.*, 2010; Vázquez-Negrín *et al.*, 2011), así como en otros países de América y África (Cuadro 1). De igual forma, de las 11 familias más importantes en el Neotrópico (Gentry, 1988a), todas destacaron por su riqueza (Cuadro 6), con excepción de Myristicaceae, la cual registró sólo una especie en la reserva.

En lo que respecta a las lianas, con excepción de Arecaceae y Menispermaceae, las otras familias de lianas incluidas en el Cuadro 6 han sido mencionadas entre las más relevantes para el Neotrópico (Gentry, 1991). No obstante, destaca la posición de Bignoniaceae y Celastraceae las cuales tuvieron la mayor aportación al contingente florístico de la parcela (ca. 10 %). Esto es consistente no sólo con el trabajo de Bongers *et al.* (1988), sino también con otros censos de lianas alrededor del mundo (Gentry y Dodson, 1987; Gentry, 1988a, 1990; Ibarra-Manríquez y Martínez-Ramos, 2002; Schnitzer *et al.*, 2015).

La variación del número de especies registrado para las familias más importantes podría obedecer a la amplitud de la distribución de sus integrantes. Por ejemplo, en el caso particular de las lianas, Ibarra-Manríquez *et al.* (2015) indican que Bignoniaceae y Celastraceae ocupan el séptimo y 14° lugar en cuanto a su riqueza de especies en México, respectivamente. En contraste, Apocynaceae que ocupa el primer lugar en la lista de dichos autores, sólo registró una especie (*Forsteronia acouci*) en El Vigía, que es la misma especie que registraron Bongers *et al.* (1988). Esto podría explicarse si se considera que, de las 158 especies de lianas registradas en Apocynaceae en México, el 10.8 son microendémicas (registradas únicamente en un estado del país), mientras que las especies de Bignoniaceae y Celastraceae no presentan microendemismos.

7.2. Estructura

7.2.1. Familias y especies con mayor importancia estructural

La comparación del valor de importancia relativa entre diferentes localidades no es en todos los casos posible, ya que las variables involucradas en su obtención pueden ser diferentes entre estudios, aunque generalmente se utilizan los valores relativos de área basal y densidad, en conjunto con una tercera variable, que en el caso de las familias (VIRF) es la riqueza de especies, mientras que para las especies (VIR) es la frecuencia. Por ello, a menudo estos índices son utilizados desde un enfoque descriptivo para cuantificar la importancia ecológica de cada taxón en una comunidad (Mori *et al.*, 1983; Gonmadje *et al.*, 2011). En este sentido,

es posible discutir los valores de estos índices entre localidades diferentes ponderando cada una de las variables.

La familia con mayor VIRF fue Arecaceae (56.9) y su destacada importancia se debe principalmente a su densidad relativa (43 %). Esta variable es la que más aporta (75.7 %) al VIRF de la familia, aunque también destaca su posición respecto a su área basal (tercer lugar) y riqueza de especies (sexto lugar). El VIRF de Arecaceae casi duplica el valor de la segunda familia en importancia (Moraceae, 32.04) y es mayor que la suma de las 40 familias con el menor valor de este índice (54.07). La importancia de Arecaceae ha sido señalada en todos los trabajos que se han realizado en la EBT. De hecho, si se calcula el VIRF para algunos de estos estudios, la familia ocupa prácticamente siempre el primer lugar, principalmente por su abundancia (Cuadro 10). Para el caso particular de Popma *et al.* (1988) el 62 % de los 3344 individuos registrados pertenecen a esta familia, aunque todos ellos se encuentran por debajo de los 8 m de altura, lo cual es otro aspecto que coincide fuertemente con el presente estudio.

La relevancia de Arecaceae, en términos de su valor de importancia como de su abundancia, ha sido señalada no sólo en la EBT sino también en otros BTH de México y de Sudamérica (Mori *et al.*, 1983; Ibarra-Manríquez, 1988; Miliken, 1998; Valle-Dómenech, 2000; de la Quintana, 2005; Vázquez-Negrín *et al.* 2011; Zarco *et al.* 2010), aunque su contribución al área basal y a la riqueza de especies también es importante. Por el contrario, la destacada posición de Moraceae y Meliaceae con respecto a su VIRF en El Vigía no puede relacionarse claramente con una sola variable; para Los Tuxtlas, la importancia estructural de estas dos se debe principalmente a la gran área basal que acumulan, pero en otros lugares su importancia puede deberse tanto a su riqueza como a su densidad (Cuadro 10). Además, al comparar las 10 familias con mayor VIRF en otros BTH del mundo, la mayoría se comparten con las de El Vigía, pero el lugar de importancia que cada una ocupa es diferente.

Las tres familias más importantes de este estudio (Arecaceae, Moraceae y Meliaceae) tuvieron una especie que las representa, en el mismo orden, con respecto a su valor de importancia (Figura 10). En primer lugar, se encuentra A.

mexicanum predominando hacia la parte baja del bosque, lo cual coincide con la mayoría de los estudios que se han realizado en la EBT que también reportan a ésta como la más importante estructuralmente (Cuadro 11). La abundancia de esta palma en el sotobosque es similar a lo que se ha registrado para otras especies, como las del género *Rinorea* (Violaceae) en México (Valle-Dómenech, 2000; Maldonado-Sánchez y Maldonado-Mares, 2010; Zarco et al., 2010; Vázquez-Negrín et al., 2011) y otras palmas en Sudamérica (Pitman et al., 2008; ter Steege et al., 2013). En segundo y tercer lugar se encuentran *Pseudolmedia glabrata* y *Guarea glabra*, las cuales también han sido señaladas entre las especies más importantes no sólo en la EBT, sino en otras regiones de México (Cuadro 11).

Los factores que explican la importancia estructural de las especies con mayor VIR en este trabajo pueden ser diversas. Por ejemplo, para el caso de *A. mexicanum*, Martínez-Ramos et al. (2016a) documentaron el comportamiento de sus poblaciones en la EBT a lo largo de 40 años y reportaron una disminución en la diversidad de especies y un aumento en la densidad de la palma. También se ha evaluado el efecto negativo de la fragmentación en la abundancia de esta especie a escala regional (Hernández-Ruedas, et al. 2018). Por otro lado, *A. mexicanum* se presenta en otras regiones de México, pero no es tan abundante (Cuadro 11). El mismo caso se presenta para *P. glabrata* (Moraceae) y *G. glabra* (Meliaceae), las cuales han sido descritas como especies importantes no solo en la EBT, sino en varios estudios en México, pero su abundancia varía entre sitios. Por último, no se ha cuantificado la importancia de estas especies en otras áreas de la EBT.

Cuadro 10. Familias con mayor valor de importancia relativa (VIRF) en diferentes censos de vegetación en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (A), en México y en Sudamérica (B). Se indica la contribución relativa de cada una de las variables al VIRF y en negritas se indica el valor máximo de las tres familias que se reportan.

	Familia	Riqueza relativa	Densidad relativa	Área Basal Relativa	VIRF
A ¹	<i>Los Tuxtlas</i>				
	Arecaceae	4.8	47.3	9.2	61.3
	Moraceae	5.5	13.4	15.8	34.7
	Meliaceae	3.4	2.9	10.5	16.9
	Fabaceae	7.4	1.23	4.79	13.4
A ²	<i>Los Tuxtlas</i>				
	Arecaceae	2.2	48.2	4.1	54.5
	Lauraceae	2.2	2.9	28.1	33.2
	Fabaceae	5.4	1.4	21.2	28.0
	Moraceae	5.4	7.6	11.1	24.2
A ³	<i>Los Tuxtlas</i>				
	Arecaceae	4.4	59.0	4.7	68.1
	Lauraceae	3.3	1.0	37.5	41.8
	Moraceae	6.6	9.5	17.7	33.8
	Fabaceae	11.0	1.8	6.3	19.1
A ⁴	<i>Los Tuxtlas</i>				
	Moraceae	7.2	9.0	35.5	51.8
	Fabaceae	8.7	9.4	11.1	29.2
	Arecaceae	1.4	23.9	1.0	26.3
	Lauraceae	5.8	5.8	13.1	24.7
B ⁵	<i>Bahía (Brasil)</i>				
	Myrtaceae	15.1	21.3	15.9	52.2
	Sapotaceae	11.1	14.3	13.9	39.4
	Fabaceae	7.8	8.7	12.0	28.5
B ⁶	<i>Maré (Brasil)</i>				
	Lecythidaceae	8.0	16.7	16.0	40.8
	Fabaceae	11.0	18.6	7.3	36.9
	Sapotaceae	11.4	6.8	12.8	31.0
B ⁷	<i>Madidi (Bolivia)</i>				
	Arecaceae	4.47	22.4	16.4	43.3
	Malvaceae	4.47	14.0	7.0	25.5
	Moraceae	3.5	7.7	8.8	20.0

1. Este estudio

2. Piñero *et al.* (1977)

3. Carabias (1980)

4. Flores (1971)

5. Mori *et al.* (1983)

6. Milliken (1998)

7. de la Quintana (2005).

Cuadro 11. Comparación de las tres especies arbóreas con mayor abundancia (dominantes) de diferentes censos de vegetación en México con las registradas en el presente estudio. Las especies compartidas están señaladas en negritas y entre paréntesis se indica su abundancia en dicho estudio y la abundancia respectiva por hectárea en este trabajo separando con una diagonal y utilizando el mismo diámetro mínimo del estudio con el que se compara.

Localidad	Diámetro (cm)	Área (ha)	Especies dominantes	Estudio
<i>Veracruz</i>				
Estación Los Tuxtlas	1*	1.0	<i>Astrocaryum mexicanum</i> (2324/1483) <i>Chamaedorea tepejilote</i> (1079/60) <i>Chamaedorea schiedeana</i> (1011)	Bongers <i>et al.</i> (1988)
Estación Los Tuxtlas	ND*	0.2**	<i>Chamaedorea</i> sp. (439) <i>A. mexicanum</i> (342/1483) <i>Acalypha skutchii</i> (140)	Carabias (1980)
Estación Los Tuxtlas	5	~0.1**	<i>A. mexicanum</i> (74/1269) <i>Lonchocarpus</i> sp (22) <i>Trophis mexicana</i> (21/66)	Flores (1971)
Estación Los Tuxtlas	3.3	0.36	<i>A. mexicanum</i> (275/1476) <i>Faramea occidentalis</i> (37/34) <i>Pseudolmedia glabrata</i> (25/95)	Piñero <i>et al.</i> (1977)
Región Los Tuxtlas (LDL)	2.5	1.5	<i>A. mexicanum</i> (216/1480) <i>Myriocarpa longipes</i> (148/175) <i>Orthion oblancoletum</i> (117/2)	Arroyo <i>et al.</i> (2009)
Región Los Tuxtlas (IDL)	2.5	1.5	<i>Siparuna thecaphora</i> (260/3) <i>A. mexicanum</i> (233/1480) <i>Vochysia guatemalensis</i> (227/1)	Arroyo <i>et al.</i> (2009)
Uxpanapa	28.6	5.0	<i>Guarea glabra</i> (54/21) <i>Dialium guianense</i> (41) <i>Brosimum alicastrum</i> (38/4)	Vázquez-Torres (1991)

Localidad	Diámetro (cm)	Área (ha)	Especies dominantes	Estudio
Misantla	1	~3.0	<i>Psychotria costivenia</i> (907) <i>Pleurantodendron lindenii</i> (743/17) <i>Nectandra ambigens</i> (299/12)	Godínez-Ibarra y López-Mata (2002)
Papantla	4.77	0.32	<i>Heliocarpus microcarpus</i> (95) <i>Bursera simaruba</i> (41/7) <i>B. alicastrum</i> (24/12)	Basáñez <i>et al.</i> (2008)
<i>Tabasco</i>				
Agua Blanca	1	1.0	<i>Rinorea guatemalensis</i> (882/11) <i>A. mexicanum</i> (159/1483) <i>P. glabrata</i> (128/200)	Zarco <i>et al.</i> (2010)
Niños Héroes	2.5	1.0	<i>R. guatemalensis</i> (663/5) <i>P. glabrata</i> (324/114) <i>Piper amalago</i> (223/10)	Vázquez-Negrín <i>et al.</i> (2011)
Yu-Balkah	3.1	0.5	<i>Ampelocera hottleii</i> (93/3) <i>Blepharidium mexicanum</i> (32) <i>F. occidentalis</i> (29/35)	Maldonado-Sánchez y Maldonado-Mares (2010)
<i>Chiapas</i>				
Yaxchilán	1	1.0	<i>Rinorea hummelii</i> (818) <i>Piper yucatanensis</i> (596) <i>C. tepejilote</i> (428/60)	Valle-Dómenech (2000)
Nája	NA	1.0	<i>Sideroxylon salicifolium</i> (1109) <i>D. guianense</i> (662) <i>Alchornea latifolia</i> (647/14)	Durán-Fernández <i>et al.</i> (2018)

* Se incluyen individuos con altura ≥ 0.5 m.

** Sólo parcelas en bosque maduro.

7.2.2. Patrones estructurales del bosque tropical húmedo de Los Tuxtlas

La densidad obtenida en el presente estudio ($4375 \text{ ind}\cdot\text{ha}^{-1}$) representa el máximo valor reportado por hectárea para la EBT, aun si se excluyen las lianas ($396 \text{ ind}\cdot\text{ha}^{-1}$) las cuales rara vez han sido censadas en estudios previos. La densidad estimada o reportada anteriormente oscila entre 2100 y $3344 \text{ ind}\cdot\text{ha}^{-1}$ (Cuadro 5). Si se relaciona el número de individuos acumulado por cada subparcela de 100 m^2 en las que fue dividida la hectárea, se obtiene una línea casi recta, que indica una acumulación paulatina (Figura 17); al insertar el número de individuos por área que se han registrado en estudios previos en la EBT, sus valores son cercanos a la línea, considerando que los diámetros difieren entre estudios. En cuanto al área basal, se observó el mismo comportamiento al relacionarla con el área muestreada y los valores de estudios previos; de hecho, esta fue muy similar a lo reportado por Bongers *et al.* (1988) en una hectárea. Esto reafirma la idea de que la densidad y el área basal presentan poca variación en los BTH.

Al comparar la densidad de individuos de El Vigía ($459 \text{ ind}\cdot\text{ha}^{-1}$) con la obtenida en parcelas de 1 ha en el mundo (Figura 18), sus valores son similares, en particular cuando sólo se consideran árboles con $\text{DAP} \geq 10 \text{ cm}$ ($\bar{x} = 534$, $\text{EE} = 17.1$), lo que concuerda también con lo indicado al respecto por Losos *et al.* (2004) en distintas parcelas del mundo ($\bar{x} = 561.9 \text{ árboles}\cdot\text{ha}^{-1}$, $\text{EE} = 56.0$). Por el contrario, es difícil comparar el número de individuos con $\text{DAP} \geq 1 \text{ cm}$ registrados en El Vigía ($4375 \text{ ind}\cdot\text{ha}^{-1}$) ya que los valores reportados en los estudios de la Figura 18 son más variables ($\bar{x} = 2725$, $\text{EE} = 502$). No obstante, la comparación particular con Bongers *et al.* (1988) indica que en su parcela registraron menos individuos para ambas categorías diamétricas ($\sim 20\%$ menos). Un posible factor que puede explicar estas diferencias es el distinto relieve de las parcelas, que es más heterogéneo en la parcela El Vigía, lo que podría inducir una mayor frecuencia de caída de árboles, ocasionando la apertura de claros. Si bien no es posible una comparación directa entre ambas parcelas, esta hipótesis es parcialmente apoyada por que en El Vigía el número y abundancia de las especies pioneras es mayor (28 especies y 538 individuos) que en la parcela Lyell (20 especies y 439 individuos).

Las comparaciones del área basal entre hectáreas censadas en el BTH en otras partes del mundo y la de El Vigía, favorecen, en lo general, a esta última, independientemente del diámetro que se compare (Figura 18). Ambas parcelas de Los Tuxtlas tienen un área basal similar tanto para los individuos con $DAP \geq 1$ cm (El Vigía 43.9 m², Lyell 38.1 m²) como para los de $DAP \geq 10$ cm (El Vigía 36.65 m², Lyell 34.9 m²). De acuerdo con los datos de Losos *et al.* (2004) y con los estudios de la Figura 18, el área basal promedio por hectárea de individuos con $DAP \geq 1$ cm (35.2 y 34.53 m² · ha⁻¹, respectivamente) es menor que las cifras reportadas en las parcelas de Los Tuxtlas. Para el caso de los individuos con $DAP \geq 10$ cm, el promedio de ambas parcelas de Los Tuxtlas (41 ± 4.1 m² · ha⁻¹) es mayor al promedio general (32 m²) que se ha estimado en otros estudios (Dawkins 1958; Leigh, 1999), por lo que se puede concluir que esta variable tiende a ser más mayor en la EBT.

Considerando que el número de individuos con diámetro < 10 cm es muy variable y que contribuyen poco al área basal de la comunidad, la variación espacial que puede tener esta variable depende más del número de individuos con diámetros grandes. Al ser una variable continua, establecer una categorizar a los individuos grandes es de alguna manera arbitrario, pero para el caso particular de Los Tuxtlas, se puede considerar un $DAP \geq 60$ cm. Trece familias prestaron dicho valor de DAP en la parcela El vigía, las cuales engloban 13.8 m² de área basal, mientras que Bongers *et al.* (1988) indican 16.5 m² en esa categoría diamétrica. Entre las familias que pueden alcanzar $DAP \geq 60$ cm destacan Anacardiaceae, Burseraceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Meliaceae, Moraceae, y Sapotaceae.

Uno de los factores que podría explicar los resultados de estructura obtenidos en este estudio es la topografía. Valle-Dómech (2000) encontró que la heterogeneidad topográfica de la parcela que estudió fue responsable de la menor área basal que registró comparada con la de Bongers *et al.* (1988) en Los Tuxtlas, cuya parcela se ubicó en un terreno relativamente plano. Sin embargo, en El Vigía, el área basal registrada fue mayor que la obtenida en ambos trabajos y el relieve parece ser más heterogeneo que el de las otras dos parcelas. Entender las relaciones entre la estructura y la topografía u otras variables (e. g. suelo, disponibilidad de luz o microclima) en la EBT requiere de estudios más detallados.

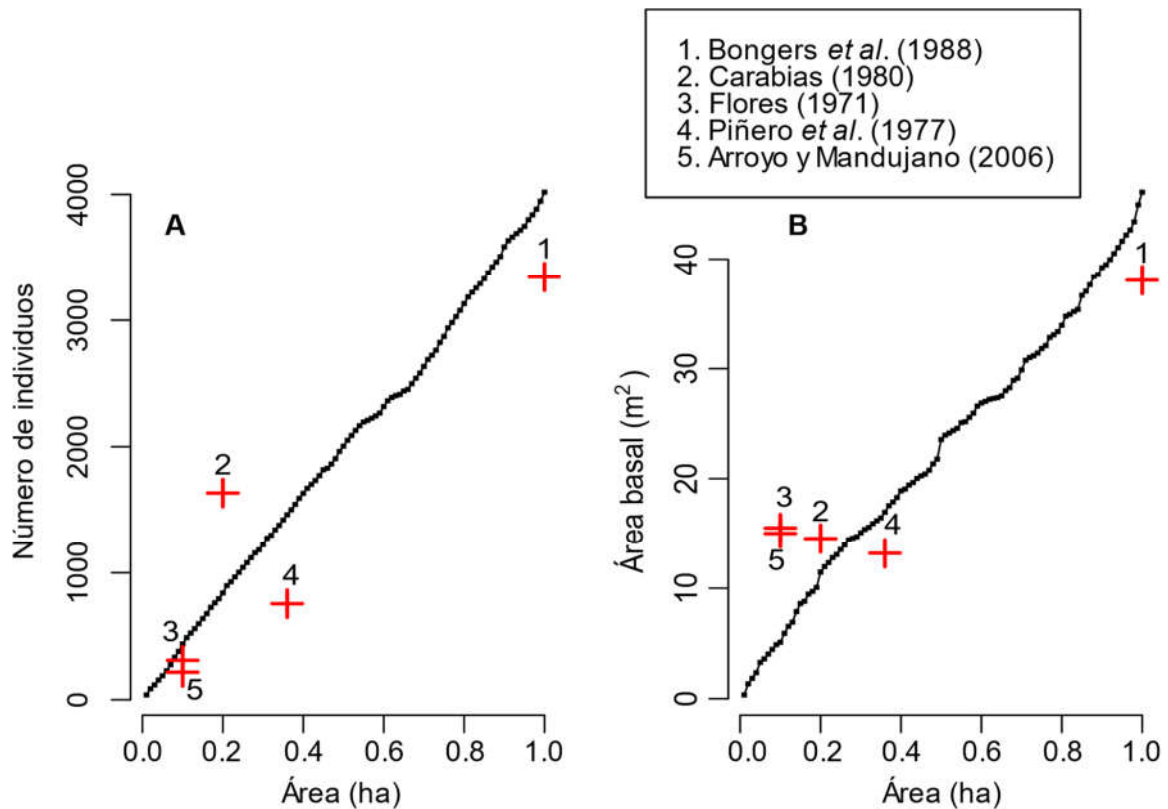


Figura 17. Número de individuos (A) y área basal (B) acumulada por cada subcuadro de 100 m² en los que fue dividida la parcela de 1 ha (línea negra) comparados con los valores reportados en otros censos de vegetación (cruces rojas) en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas.

7.2.3. Estructura diamétrica y vertical

La tendencia general descrita para los BTH, en la que la densidad se concentra en las categorías más pequeñas de diámetro y altura, con un comportamiento contrario al que se observa para el área basal (Figura 3), también se presentó en este trabajo. El 80.5 % de los individuos tienen DAP \leq 10 cm, los cuales tienen un área basal total de 7.04 m². Por el contrario, los individuos con DAP \geq 60 cm muestran una densidad baja (29 árboles·ha⁻¹), pero con una aportación alta al área basal (13.8 m²). Si se relacionan las categorías diamétricas con la altura, se observa que los individuos con DAP \leq 10 cm se encuentran esencialmente en la parte baja del bosque (hasta 10 m) y únicamente el 5 % (207 individuos) alcanzan los 15 m. Para el caso de árboles con DAP \geq 60, por lo general presentan alturas \geq 20 m. Popma *et al.* (1988) encontraron resultados muy similares en el área de estudio.

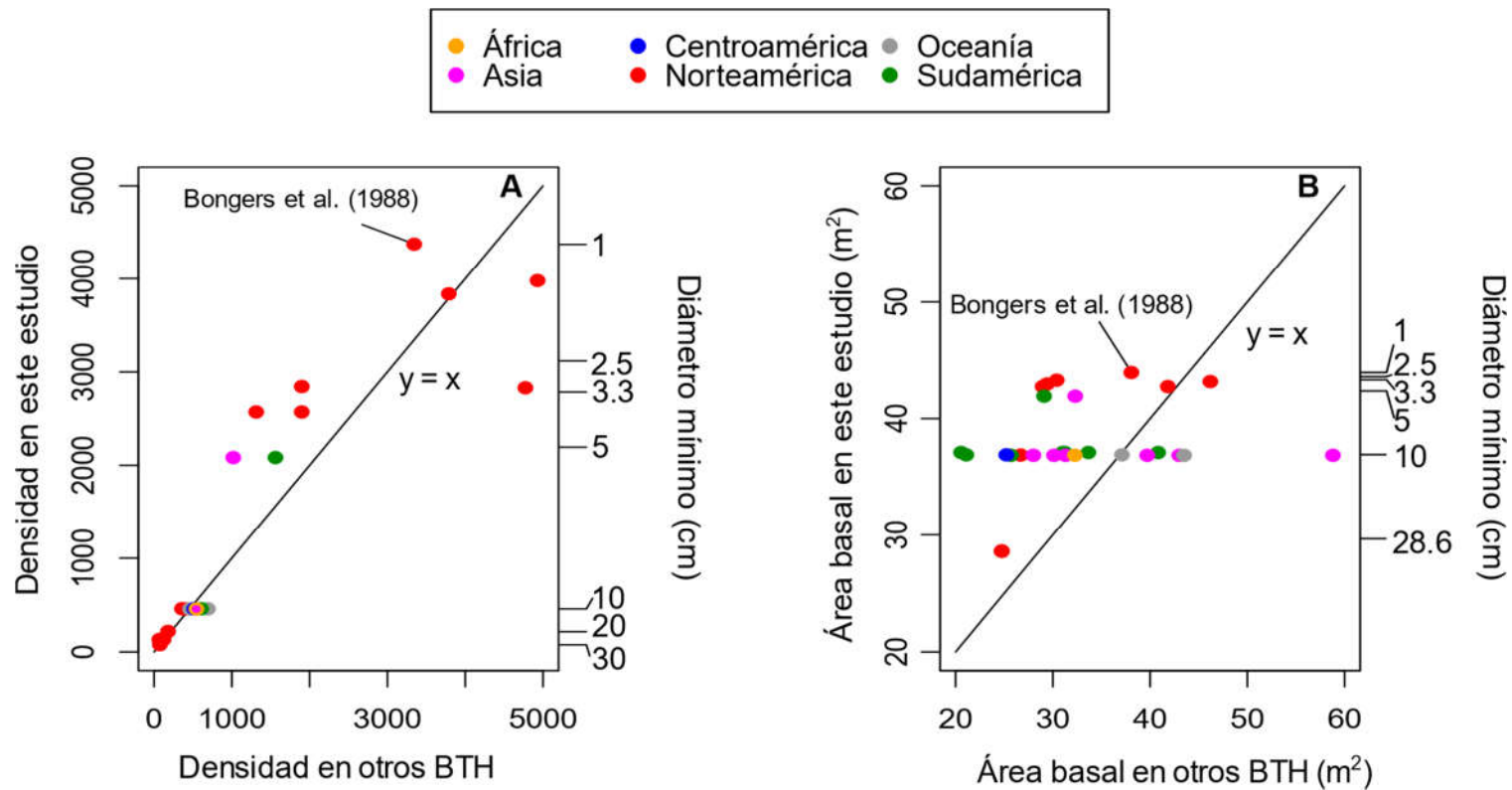


Figura 18. Comparación de la densidad (A) y el área basal (B) de otros estudios de 1 ha en el mundo con el presente trabajo. En el eje de las abscisas se muestran los valores reportados en otros estudios y en el eje de las ordenadas se muestran los valores respectivos en este estudio utilizando los mismos criterios de inclusión en cada estudio (formas de crecimiento y diámetro mínimo). Se indican los valores promedios en el caso de estudios que hayan sido realizados en un mismo continente y con el mismo diámetro.

El patrón estructural descrito anteriormente puede discutirse en conjunto con la composición florística. Las especies que se encuentran en la parte baja del bosque o sotobosque pertenecen principalmente a Arecaceae, Piperaceae y Rubiaceae (Figura 12), lo cual coincide con lo observado por Popma *et al.* (1988) y con otros censos de vegetación en el BTH (Gentry y Dodson, 1987; Meave del Castillo, 1990; Valle-Dómenech, 2000; Ashton *et al.*, 2004; Lü y Tang, 2010; Vázquez-Negrín *et al.*, 2011). Con respecto a los árboles con alturas ≥ 16 m, pertenecen principalmente a Euphorbiaceae, Fabaceae y Moraceae; de éstas, únicamente las dos últimas son mencionadas por Popma *et al.* (1988) entre las más importantes del estrato alto. Por el contrario, destacan a Lauraceae, lo cual es reflejo de la alta abundancia de *Nectandra ambigens*, pero ninguno de estos taxa fue importante en El Vigía.

En resumen, la estructura diamétrica y vertical de la parcela estudiada es casi idéntica a lo que se ha descrito previamente en la EBT (e. g. Flores, 1971; Popma *et al.*, 1988), excepto desde un punto de vista florístico. La composición de la comunidad de árboles del dosel presenta una mayor variación espacial que las del sotobosque. Esto es evidente si se considera que, entre las familias más importantes en el sotobosque de la mayoría de los estudios en el BTH, tanto en México como en el Neotrópico, están Arecaceae, Rubiaceae, Urticaceae y Piperaceae (Gentry, 1982).

7.3. La diversidad del bosque tropical húmedo de Los Tuxtlas

Los resultados encontrados en este estudio sugieren que el número de especies por unidad de área presenta poca variación espacial en la EBT. En el análisis de rarefacción que se muestra en la Figura 19 A se puede observar que, con el mismo esfuerzo de muestreo de estudios previos, se obtienen valores de 0D similares. Incluso, al comparar con el estudio de Bongers *et al.* (1988), la diversidad es prácticamente idéntica, aunque cabe señalar que, considerando que el área muestreada fue la misma, la diversidad de la parcela El Vigía es ligeramente menor debido a que hay un mayor número de individuos. Lo anterior se ve reflejado en la diversidad de orden 1 y 2, ya que en El Vigía ésta fue menor que en el estudio citado, lo que indica que existe mayor dominancia (Cuadro 13).

En general, la diversidad de este estudio es baja al compararla con otros trabajos considerando la misma área censada. Una evidencia de ello es que, las 189 especies de árboles, arbustos, palmas y lianas registradas en este estudio constituyen cerca del 46 % de las 412 especies de esas formas de crecimiento reportadas para la EBT (Cuadro 12). Además, al comparar esas especies con las registradas por Bongers *et al.* (1988), se comparten 107 especies (56 % del total) y el porcentaje de especies con respecto a toda la EBT se incrementa al 66.5 % al complementar ambas hectáreas (Cuadro 12). A esto se suma el hecho de que el número de especies registradas en otros trabajos es similar si se considera la misma área censada (Figura 19 B).

Cuadro 12. Número de especies por formas de crecimiento registradas en este estudio (El Vigía), complementadas con las registradas en Bongers *et al.* (1988) (Lyell), indicando el número de especies compartidas y el porcentaje de especies que acumulan con respecto a las registradas en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (EBT) por Ibarra-Manríquez y Sinaca (1995; 1996 a, b).

Forma de crecimiento	El Vigía	El Vigía y Lyell	Especies compartidas	Total, EBT (%)
Árboles	130	177	79	298 (59.4)
Arbustos	9	17	7	23 (73.9)
Lianas	43	67	17	91 (73.6)
Palmas	7	13	4	13 (100)
Total	189	274	107	~412 (~66.5)

El porcentaje relativamente alto de especies que se compartieron entre el presente estudio con el de Bongers *et al.* (1988) puede explicarse, en parte, por la cercanía de ambas parcelas. Además, la similitud entre ambas parcelas puede ser mayor debido al nivel de determinación de algunos taxa incluidos en Bongers *et al.* (1988), por ejemplo, Bignoniaceae, Lauraceae, *Eugenia* (Myrtaceae) e *Inga* (Fabaceae). No obstante, debe considerarse que las parcelas tuvieron un porcentaje importante de especies raras (entre 12.2 y ~ 18.5 %) y que ciertas especies comunes en la parcela Lyell, no lo fueron en El Vigía (e. g. *Acalypha skutchii*, *Bernoulia flammea*, *Croton schiedeanus*, *Dussia mexicana*, *Mortoniidendron guatemalense*, *Nectandra ambigens*, *Rinorea guatemalensis*).

Los factores que determinan el número y la distribución de las especies del BTH son complejos, por lo que es difícil obtener el área necesaria para caracterizar adecuadamente la riqueza local. No obstante, es posible hacer una aproximación mediante una curva de acumulación de especies basada en el área (Colwell. *et al.* 2004; Mao *et al.*, 2005; Colwell *et al.*, 2012) y los datos de la hectárea censada en este trabajo, la cual es asintótica al alcanzar las 5 ha, con una riqueza estimada de ~258 especies. Al comparar el área censada en otros trabajos en la EBT con la curva obtenida se observa que los valores 0D son similares. Por otro lado, el número de especies que se obtiene si se complementan las plantas registradas en la parcela El Vigía con las de Lyell es mayor a dicha estimación (Figura 19 B; Cuadro 12).

Censos de hasta 50 ha en el BTH han encontrado que esta área es la mínima necesaria para alcanzar un porcentaje considerable de la riqueza local de especies. Lo anterior se debe en parte a la alta proporción de especies raras que habitan en los BTH y a que, generalmente las plantas tienen una distribución agregada, que puede asociarse a un ambiente particular (Harms *et al.*, 2001; He *et al.*, 1997; Valencia *et al.*, 2004). De esta forma, la subestimación de la curva de acumulación tiene sentido si se considera que la parcela El Vigía se estableció en la misma variante de vegetación (suelos profundos) en la que se han realizado los demás censos de la EBT (Ibarra-Manríquez *et al.*, 1997). Por tanto, es posible especular que estudios en otras variantes de la vegetación permitirán complementar el conocimiento sobre la diversidad del área de estudio.

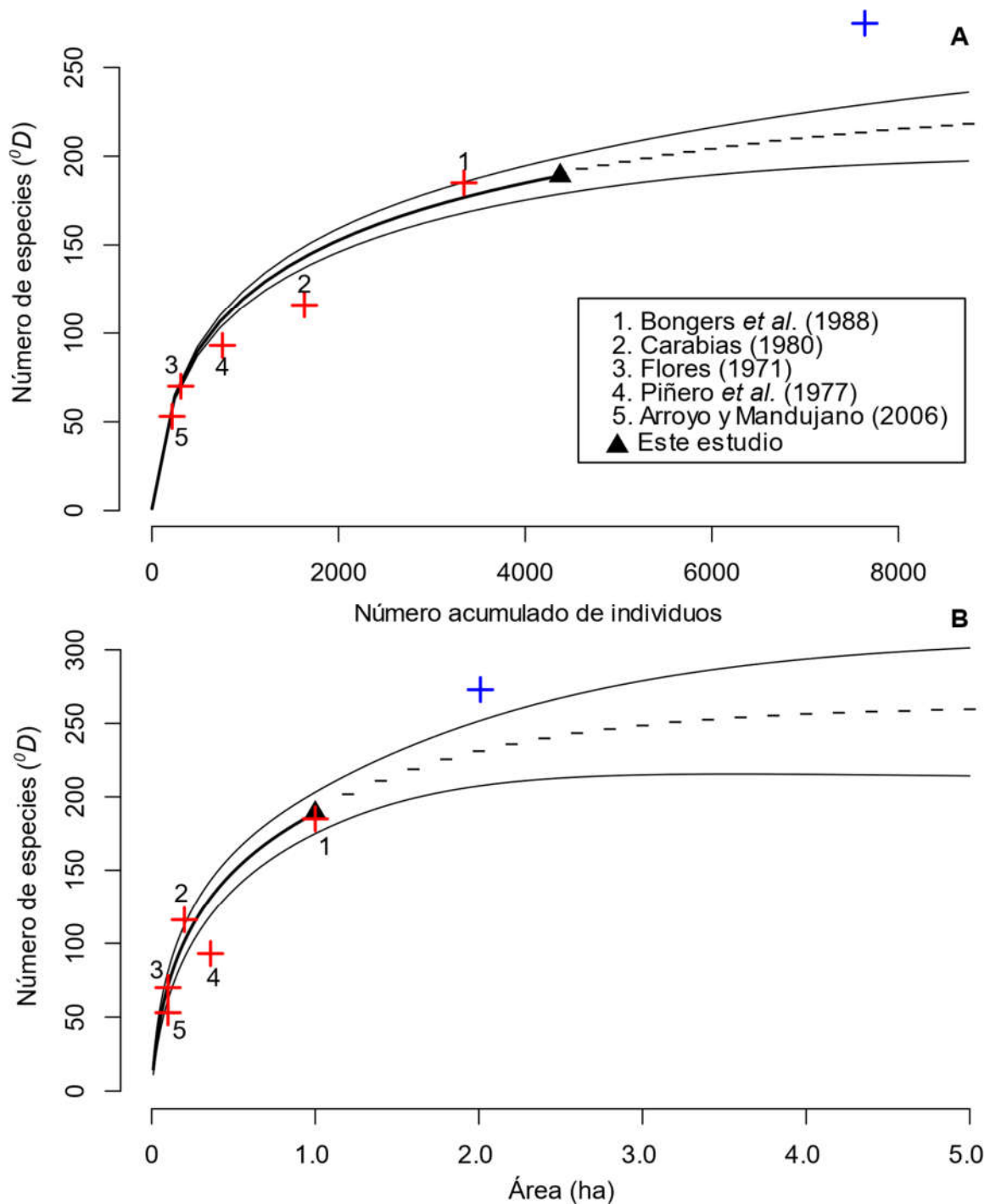


Figura 19. Comparación de $^{\circ}D$ en función del número de individuos (A) y el área (B) del presente trabajo con diferentes censos de vegetación en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (Cruces rojas). Las estimaciones están basadas en Chao *et al.* (2014) y Mao *et al.* (2005), respectivamente. Se indican la $^{\circ}D$ observada (línea continua) y la $^{\circ}D$ estimadas (línea discontinua). Las cruces azules indican los valores respectivos al complementar ambas parcelas de 1 ha en Los Tuxtlas.

Al comparar los valores de 0D considerando los mismos diámetros mínimos y formas de crecimiento incluidas en estudios de 1 ha en el mundo (Figura 20), el de Los Tuxtlas resulta casi siempre menor, lo cual fue señalado anteriormente por Bongers *et al.* (1988). La ubicación marginal de Los Tuxtlas es un factor importante que explica esta baja diversidad, pero probablemente no sea el único. Además, la precipitación no parece ser un factor tan determinante de la diversidad en Los Tuxtlas comparado con otras localidades de México, ya que a pesar de contar con registros totales anuales de ~4000 mm, sitios menos lluviosos presentan una diversidad marginalmente mayor (Meave del Castillo, 1990; Valle-Dómenech, 2000; Vázquez-Negrín *et al.*, 2011). Los valores bajos de 1D y 2D pueden explicarse por la inclusión de las palmas (Cuadro 9); la especie que tiene un mayor efecto sobre la diversidad de la parcela es *A. mexicanum*, debido a su alta abundancia (34 % del total de los individuos). La dominancia de dicha especie es evidente si se considera que el factor de equitatividad de individuos con diámetros < 10 cm es muy bajo cuando se incluyen las palmas y que la diversidad disminuye drásticamente al pasar 0D a 2D entre los individuos con altura <5 m o <10 m. No obstante, la diversidad de Los Tuxtlas es menor para todos los órdenes comparados con los de otros estudios, aun cuando en ellos no se incluyen las palmas (Cuadro 13).

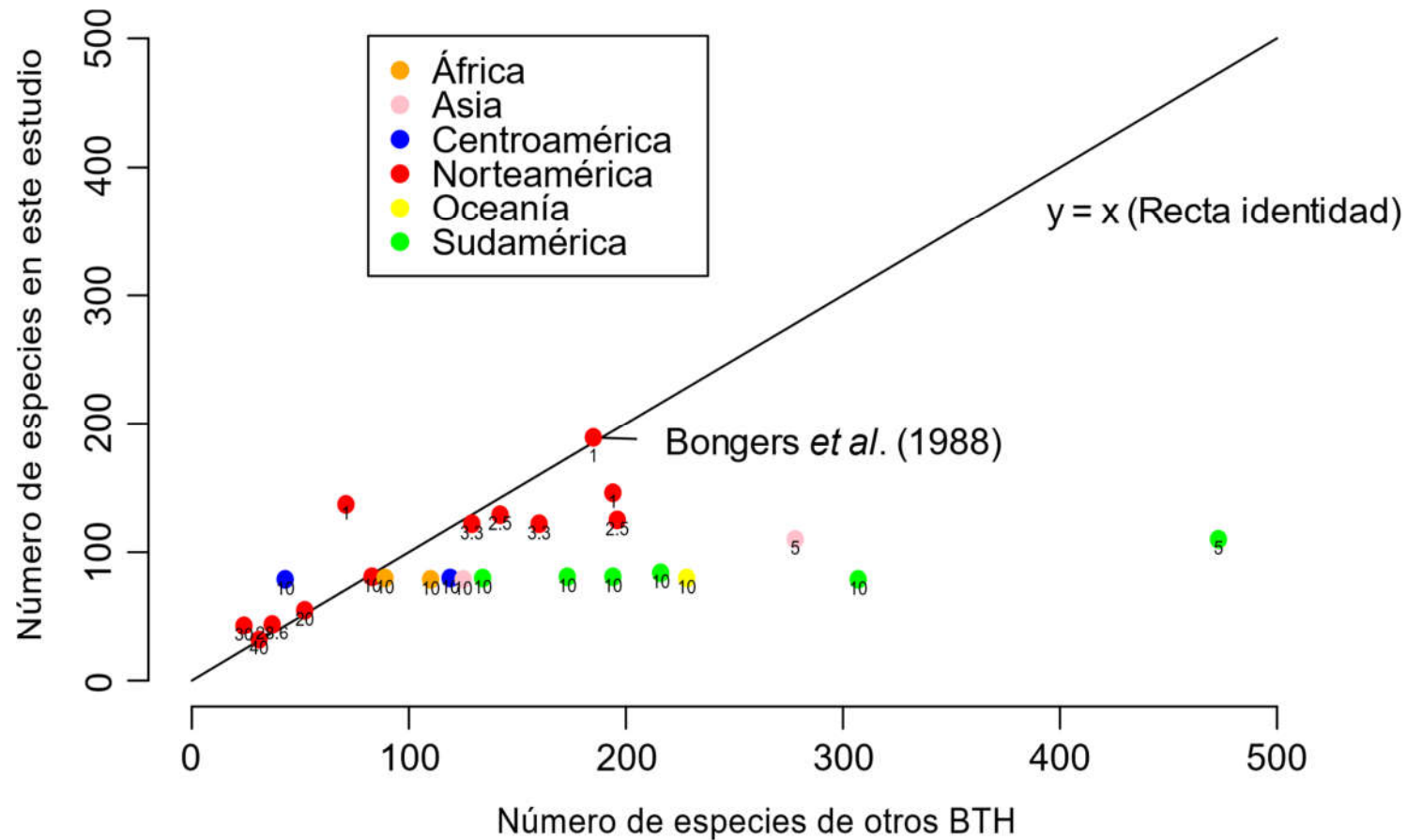


Figura 20. Comparación de la riqueza de especies de otros estudios de 1 ha con el presente trabajo. En el eje de las abscisas se muestran los valores reportados en otros estudios y en el eje de las ordenadas se muestran los valores respectivos en este estudio utilizando los mismos criterios de inclusión en cada estudio (formas de crecimiento y diámetro mínimo).

Cuadro 13. Diversidad de orden 0, 1 y 2 de estudios de 1 ha para distintas localidades del mundo y su valor respectivo para la hectárea censada en el presente estudio, separados por una diagonal. En los estudios de Camerún, China y Venezuela se censaron varias parcelas de 1 ha, pero se muestran el valor máximo y mínimo para cada localidad.

Localidad	Forma de crecimiento (DAP, cm)	⁰ D	¹ D	² D
Camerún: Ngovayang ¹	Árboles (10)	121/79	62/42.02	–
Camerún: Ngovayang ¹	Árboles (10)	99/79	49/42.02	–
*México: Macuspana ²	Árboles y palmas (1)	71/137	12.46/20	–
México: Los Tuxtlas ³	Árboles, arbustos, lianas y palmas (1)	185/189	33.09/29.35	12.34/7.8
México: Los Tuxtlas ³	Árboles, arbustos y palmas (1)	142/146	25.03/21.64	9.9/6.49
México: Yaxchilán ⁴	Árboles, arbustos y palmas (1)	194/146	33.09/21.64	–
*México: Tenosique ⁵	Árboles (2.5)	196/125	35.48/17.4	–
*México: Bonampak ⁶	Árboles (3.3)	160/122	26.96/13.63	–
Venezuela: Sierra Maigualida ⁷	Árboles, lianas y palmas (10)	191/81	121.09/42.51	91.08/28.35
Venezuela: Sierra Maigualida ⁷	Árboles, lianas y palmas (10)	133/81	78.25/42.51	33.92/28.35
China: Xishuangbanna ⁸	Árboles (10)	106/79	59.42/42.02	31.68/28.12
China Xishuangbanna ⁸	Árboles (10)	84/79	31.48/42.02	12.85/28.12
Filipinas: Isla Negros ⁹	Árboles (10)	92/79	47.6/42.02	31.25/28.12

* Datos para cuatro parcelas de 0.25 ha. Promedios para ¹D y ²D

1. Gonmadje *et al.* (2011)

2. Zarco *et al.* (2010)

3. Bongers *et al.* (1988)

4. Valle-Dómenech (2000)

5. Vázquez-Negrín *et al.* (2011)

6. Meave del Castillo (1990)

7. Zent y Zent (2004)

8. Lü *et al.* (2010)

9. Hamann *et al.* (1999)

8. CONCLUSIONES

El presente estudio contribuye a complementar el conocimiento de la variación asociada a los atributos comunitarios de la vegetación en la EBT. En particular, las hectáreas de El Vigía y Lyell presentaron una alta similitud respecto a las familias con mayor riqueza. Otras cifras coincidentes se obtuvieron con el número de especies, densidad y el área basal, así como también la distribución de estas tres variables entre categorías de diámetro y altura, aunque cabe mencionar que el número de individuos fue más alto en El Vigía cuando se consideran individuos con $DAP < 10$ cm. Además, el porcentaje de especies que se comparten entre ambas parcelas fue relativamente alto. Esta similitud puede explicarse, en parte, por que ambos trabajos se realizaron en las partes de menor altitud de la EBT, hacia el NE del cerro El Vigía, en donde también se han llevado a cabo prácticamente todos los demás censos de vegetación. Estos atributos también muestran gran concordancia con lo que se ha descrito para el BTH en otras áreas de México y del mundo.

Es importante destacar que algunos otros aspectos de la composición, la estructura y la diversidad presentaron diferencias con relación al estudio de Bongers *et al.* (1988). Ambas parcelas presentaron familias y especies exclusivas, lo que enfatiza su complementariedad, particularmente si se considera que el número de especies por familias fue diferente y que en ambas se registró una alta proporción de especies raras. En cuanto a la estructura, esta fue muy diferente desde un punto de vista florístico, ya que las familias dominantes en las categorías de mayor altura en la parcela El Vigía fueron distintas a las de Lyell. La diversidad de la parcela estudiada fue menor que la de la mayoría de los estudios de 1 ha con los que se comparó, pero tomando en cuenta que el número de especies estimado para 5 ha es de poco más de la mitad de las especies leñosas conocidas para la EBT, es evidente que se requiere un esfuerzo de muestreo mayor para registrar las especies faltantes.

Las diferencias descritas en el párrafo anterior son reflejo de que los atributos comunitarios del BTH en la Estación varían a escala local, tal como se ha reportado en localidades con vegetación similar en el mundo. Si esta heterogeneidad puede

observarse en sitios relativamente cercanos la porción noreste de la EBT, es razonable suponer que las áreas más alejadas presentarán diferencias más grandes, por ejemplo, las áreas localizadas hacia el noroeste, más cercanas hacia el Volcán San Martín. Es relevante mencionar que el conocimiento que se tiene de la vegetación que crece en las partes más altas de la EBT o sobre suelos poco desarrollados con roca superficial abundante (“Pedregal”), es escaso, a pesar de que se han señalado las posibles diferencias florísticas y estructurales en estas variantes del bosque (Ibarra-Manríquez *et al.*, 1997). Adicionalmente, si bien el relieve podría explicar las diferencias descritas en este trabajo, no existen todavía estudios detallados en el área que permitan saber en qué medida éste y otros factores ambientales (e. g. propiedades del suelo, composición e intensidad de luz) afectan los atributos comunitarios, los cuales sería importante evaluar a futuro.

Estudios relativamente recientes en otros BTH del mundo han revelado patrones interesantes y gracias a que se han censado áreas hasta de 52 ha y en los que se incluyen individuos con diámetros de ≥ 1 cm, ha sido posible cuantificar la variación en los atributos del BTH, y los factores que los afectan, tanto a escala local como a escala global. Ante la crisis global de la biodiversidad, el conocimiento que se ha generado con estos estudios debería ser la base de nuevas estrategias de conservación del BTH del mundo, por lo que es crucial contar con censos de vegetación en áreas grandes. Sin embargo, este tipo de información aun sigue faltando en varias partes del mundo y México no es la excepción.

Contar con un área realmente extensa y permanente con estas características en la EBT o incluso en otras áreas con BTH en México, incluyendo la región de Los Tuxtlas, permitiría no sólo caracterizar de forma más completa los atributos comunitarios de la vegetación, sino también ponerlos en perspectiva con los descritos recientemente para otras partes del mundo. Además, sería una herramienta muy útil para el manejo y conservación de la biodiversidad del área, ya que se podrían evaluar los cambios de la vegetación y los factores que los causan. Se espera que los resultados del presente estudio promuevan la implementación de estos estudios en un futuro cercano.

9. LITERATURA CITADA

- Angiosperm Phylogeny Group IV. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181(1): 1-20.
- Arroyo-Rodríguez, V., Dunn, J.C., Benítez-Malvido, J., Mandujano, S. 2009. Angiosperms, Los Tuxtlas Biosphere Reserve, Veracruz, Mexico. *Check List* 5: 787-799.
- Arroyo-Rodríguez, V., Mandujano, S. 2006. The importance of tropical rain forest fragments to the conservation of plant species diversity in Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 15(13): 4159-4179.
- Arroyo-Rodríguez, V., Rös, M., Escobar, F., Melo, F.P.L., Santos, B.A., Tabarelli, M., Chazdon, R. 2013. Plant β -diversity in fragmented rain forests: testing floristic homogenization and differentiation hypotheses. *Journal of Ecology* 101(6): 1449-1458.
- Ashton, P.S., CTFSS Working Group. 2004. Floristics and vegetation of the forest dynamics plots. En: Losos, E.C., Leigh, E.G. Jr. (Eds.). *Tropical forest diversity and dynamism: Findings from a large-scale plot network*, pp. 90-106. The University of Chicago Press, Chicago.
- Ayyappan, N., Parthasarathy, N. 2001. Composition, population structure and distribution of dipterocarps in a tropical evergreen forest at Varagalaiar, Anamalais, Western Ghats, South India. *Journal of Tropical Forest Science* 13(2): 311-321.
- Baldeck, C.A., Harms, K.E., Yavitt, J.B., John, R., Turner, B.L., Valencia, R., Navarrete, H., Davies, S.J., Chuyong, G.B., Kenfack, D., Thomas, D.W., Madawala, S., Gunatilleke, N., Gunatilleke, S., Bunyavejchewin, S., Kiratiprayoon, S., Yaacob, A., Supardi, M.N.N., Dalling, J.W. 2013. Soil resources and topography shape local tree community structure in tropical forests. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280(1753): 20122532.
- Barkman, J.J. 1979. The investigation of vegetation texture and structure. En: Weger, M.J. A (Ed.). *The study of vegetation*, pp. 123-160. Dr. W Junk Publishers, La Haya.
- Basáñez, A.J., Alanís, J.L., Badillo, E., 2008. Composición florística y estructura arbórea de la selva mediana subperennifolia del ejido "El Remolino", Papantla, Veracruz. *Avances en investigación agropecuaria* 12(2): 3-22.

Bastin, J.F., Rutishauser, E., Kellner, J.R., Saatchi, S., Pélissier, R., Hérault, B., Slik, F., Bogaert, J., De Cannière, C., Marshall, A.R., Poulsen, J., Alvarez-Loyayza, P., Andrade, A., Angbonga-Basia, A., Araujo-Murakami, A., Arroyo, L., Ayyappan, N., de Azevedo, C.P., Banki, O., Barbier, N., Barroso, J.G., Beeckman, H., Bitariho, R., Boeckx, P., Boehning-Gaese, K., Brandão, H., Brearley, F.Q., Breuer Ndoundou Hockemba, M., Brienen, R., Camargo, J.L.C., Campos-Arceiz, A., Cassart, B., Chave, J., Chazdon, R., Chuyong, G., Clark, D.B., Clark, C.J., Condit, R., Honorio Coronado, E.N., Davidar, P., de Haulleville, T., Descroix, L., Doucet, J.-L., Dourdain, A., Droissart, V., Duncan, T., Silva Espejo, J., Espinosa, S., Farwig, N., Fayolle, A., Feldpausch, T.R., Ferraz, A., Fletcher, C., Gajapersad, K., Gillet, J.-F., Amaral, I.L. do, Gonmadje, C., Grogan, J., Harris, D., Herzog, S.K., Homeier, J., Hubau, W., Hubbell, S.P., Hufkens, K., Hurtado, J., Kamdem, N.G., Kearsley, E., Kenfack, D., Kessler, M., Labrière, N., Laumonier, Y., Laurance, S., Laurance, W.F., Lewis, S.L., Libalah, M.B., Ligot, G., Lloyd, J., Lovejoy, T.E., Malhi, Y., Marimon, B.S., Marimon Junior, B.H., Martin, E.H., Matius, P., Meyer, V., Mendoza Bautista, C., Monteagudo-Mendoza, A., Mtui, A., Neill, D., Parada Gutierrez, G.A., Pardo, G., Parren, M., Parthasarathy, N., Phillips, O.L., Pitman, N.C.A., Ploton, P., Ponette, Q., Ramesh, B.R., Razafimahaimodison, J.-C., Réjou-Méchain, M., Rolim, S.G., Saltos, H.R., Rossi, L.M.B., Spironello, W.R., Rovero, F., Saner, P., Sasaki, D., Schulze, M., Silveira, M., Singh, J., Sist, P., Sonke, B., Soto, J.D., de Souza, C.R., Stropp, J., Sullivan, M.J.P., Swanepoel, B., Steege, H. ter, Terborgh, J., Texier, N., Toma, T., Valencia, R., Valenzuela, L., Ferreira, L.V., Valverde, F.C., Van Andel, T.R., Vasque, R., Verbeeck, H., Vivek, P., Vleminckx, J., Vos, V.A., Wagner, F.H., Warsudi, P.P., Wortel, V., Zagt, R.J., Zebaze, D. 2018. Pan-tropical prediction of forest structure from the largest trees. *Global Ecology and Biogeography* 27(11): 1366-1383.

Beadle, N.C.W. 1981. *The vegetation of Australia*. Cambridge University Press, Cambridge.

Bongers, F. 2001. Methods to assess tropical rain forest canopy structure: an overview. *Plant Ecology* 153: 263-277.

Bongers, F., Popma, J., Meave del Castillo, J., Carabias, J. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* 74(1): 55-80.

Brown, J.H., 2014. Why are there so many species in the tropics? *Journal of Biogeography* 41(1): 8-22.

Campbell, D.G., Daly, D.C., Prance, G.T., Maciel, U.N. 1986. Quantitative ecological inventory of terra firme and várzea tropical forest on the Rio Xingu, Brazilian Amazon. *Brittonia* 38(4): 369-393.

- Carabias, J. 1980. Análisis de la vegetación de la selva alta perennifolia y comunidades derivadas de esta en una zona cálido-húmeda de México, Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Carson, W.P., Schnitzer, S. (Eds.). 2008. Tropical forest community ecology. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Castillo-Campos, G., Laborde, J. 2004. La vegetación. En: Guevara, S., Laborde, J., Sánchez-Ríos, G. (Eds.). Los Tuxtlas: El paisaje de la sierra, pp. 231-266. Instituto de Ecología A.C., Xalapa.
- Cavender-Bares, J., Kozak, K.H., Fine, P.V.A., Kembel, S.W. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters* 12(7): 693-715.
- Chave, J. 2008. Spatial variation in tree species composition across tropical forests: pattern and process. En: Carson, W.P., Schnitzer, S.A. (Eds.). Tropical forest community ecology, pp. 9-11. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Chizón-Sánchez, E. 1984. Relación suelo - vegetación en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz (un análisis de la distribución de diferentes tipos de suelos en relación a la cubierta vegetal que soporta). Tesis de licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Clark, D.B., Clark, D.A. 2000. Landscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. *Forest Ecology and Management* 137(1-3): 185-198.
- Clark, D.B., Hurtado, J., Saatchi, S.S. 2015. Tropical rain forest structure, tree growth and dynamics along a 2700-m elevational transect in Costa Rica. *PLoS ONE* 10(4): e0122905.
- Colwell, R. K., Chao, A., Gotelli, N.J., Lin, S.Y., Mao, C.X., Chazdon, R.L., Longino, J.T. 2012. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology* 5(1): 3-21.
- Colwell, R.K., Mao, C.X., Chang, J. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* 85(10): 2717-2727.
- CONAGUA (2010). Normales climatológicas por estado. Sistema Meteorológico Nacional. URL: <https://smn.cna.gob.mx/es/climatologia/informacion-climatologica/normales-climatologicas-por-estado>. Fecha de consulta: 03 de junio de 2019.

- Condit, R. (Ed.). 1998. Tropical forest census plots: Methods and results from Barro Colorado Island, Panamá and a comparison with other plots. Springer-Verlag, Berlin.
- Condit, R. 1995. Research in large, long term tropical forest plots. *Trends in Ecology and Evolution* 10(1): 18-22.
- Corlett, R.T., Primack, R.B. 2011. Tropical rain forests: An ecological and biogeographical comparison. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Dawkins, H.C. 1958. The management of natural tropical high-forest with special reference to Uganda. Imperial Forestry Institute, University of Oxford, Oxford.
- de Gouvenain, R., Silander, J. 2003. Do tropical storm regimes influence the structure of tropical lowland rain forests? *Biotropica* 35(2): 166-180.
- de la Quintana, D. 2005. Diversidad florística y estructura de una parcela permanente en un bosque amazónico preandino del sector del Río Hondo, Área Natural de Manejo Integrado Madidi (La Paz, Bolivia). *Ecología en Bolivia* 40(3): 418-442.
- de Oliveira, A., Mori, S.A. 1999. A central Amazonian terra firme forest. I. High tree species richness on poor soils. *Biodiversity and Conservation* 8(9): 1219-1244.
- de Oliveira, A., do Amaral, I.L., Pinto-Ramos, M.B., Nobre, A.D., Couto, L.B., Sahdo, R.M. 2008. Composição e diversidade florístico-estrutural de um hectare de floresta densa de terra firme na Amazônia Central, Amazonas, Brasil. *Acta amazônica* 34(4): 627-642.
- DeWalt, S.J., Chave, J. 2004. Structure and biomass of four neotropical forests. *Biotropica* 36(1): 7-19.
- Diáz-González, Israel. 2010. Las propiedades químicas de los suelos de la Estación "Los Tuxtlas", Ver. Tesis de licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Dirzo, R., Garcia, M.C. 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a neotropical area in Southeast Mexico. *Conservation Biology* 6(1): 84-90.
- Duque, A., Muller-Landau, H.C., Valencia, R., Cardenas, D., Davies, S., de Oliveira, A., Pérez, Á.J., Romero-Saltos, H., Vicentini, A. 2017. Insights into regional patterns of Amazonian forest structure, diversity, and dominance from three large terra-firme forest dynamics plots. *Biodiversity and Conservation* 26(3): 669-686.

- Durán-Fernández, A., Aguirre-Rivera, J.R., Levy-Tacher, I., De-Nova, J.A. 2018. Estructura de la selva alta perennifolia de Nahá, Chiapas, México. *Botanical Sciences* 96(2): 218-245.
- Eggeling, W.J. 1947. Observations on the ecology of the Budongo rain forest, Uganda. *Journal of Ecology* 34: 20-87.
- Enquist, B.J., Niklas, K.J. 2001. Invariant scaling relations across tree-dominated communities. *Nature* 410(6829): 655-660.
- Enquist, B.J., West, G.B., Brown, J.H. 2009. Extensions and evaluations of a general quantitative theory of forest structure and dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106(17): 7046-7051.
- Flores, J.S. 1971. Estudio de la vegetación del cerro El Vigía de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Flores-Delgadillo, L., Irene, S.-C., Alcalá-Martínez, J., Álvarez-Sánchez, J. 1999. Estudio morfogenético de algunos suelos de la Región de Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 16(1): 81-88.
- Gadow, K. v., Zhang, C.Y., Wehenkel, C., Pommerening, A., Corral-Rivas, J., Korol, M., Myklush, S., Hui, G.Y., Kiviste, A., Zhao, X.H. 2012. Forest structure and diversity. En: Pukkala, T., von Gadow, K. (Eds.). *Continuous cover forestry*, pp. 29-83. Springer science+Business Media, Dordrecht.
- García, E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Gentry, A.H. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. En: Hecht, M.K., Wallace, B., Prance, G.T. (Eds.). *Evolutionary Biology*, pp. 1-84. Plenum Press, Nueva York.
- Gentry, A.H. 1988a. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75(1): 1-34.
- Gentry, A.H. 1988b. Tree species richness of upper Amazonian forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 85(1): 156-159.
- Gentry, A.H. 1990. Floristic similarities and differences between southern Central America and upper and central Amazonia. En: Gentry, A.H. (Ed.). *Four neotropical rainforests*, pp. 141-157. Yale University Press, New Haven.

- Gentry, A.H. 1991. The distribution and evolution of climbing plants. En: Putz, E., Mooney, H.A. (Eds.). *The Biology of Vines*, pp. 3-50. Cambridge University Press, Nueva York.
- Gentry, A.H., Dodson, C. 1987. Contribution of nontrees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica* 19(2): 149-156.
- Godínez-Ibarra, O., López-Mata, L. 2002. Estructura, composición, riqueza y diversidad de árboles en tres muestras de selva mediana subperennifolia. *Anales del Instituto de Biología. Serie botánica* 73(2): 283-314.
- Gonmadje, C.F., Doumenge, C., McKey, D., Tchouto, G.P.M., Sunderland, T.C.H., Balinga, M.P.B., Sonké, B. 2011. Tree diversity and conservation value of Ngovayang's lowland forests, Cameroon. *Biodiversity and Conservation* 20(12): 2627-2648.
- González-Soriano, E., Dirzo, R., Vogt, R.C. (Eds.) 1997. *Historia natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, Instituto de Ecología, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México D.F.
- Gunatilleke, C.V.S., Gunatilleke, I.A.U.N., Esufali, S., Harms, K.E., Ashton, P.M.S., Burslem, D.F.R.P., Ashton, P.S. 2006. Species-habitat associations in a Sri Lankan dipterocarp forest. *Journal of Tropical Ecology* 22(4): 371-384.
- Halffter, G., Soberón, J., Koleff, P. y Melic, A. (Eds.). 2005. *Sobre diversidad biológica: El significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Monografías Tercer Milenio, Zaragoza.
- Hamann, A., Barbon, E.B., Curio, E., Madulid, D.A. 1999. A botanical inventory of a submontane tropical rainforest in Negros Island, Philippines. *Biodiversity and Conservation* 8(8): 1017-1031.
- Hartshorn, G.S. 1983. Plants. Introduction. En: Janzen, D.H (Ed.). *Costa Rican natural history*, pp. 118-157. University of Chicago Press, Chicago.
- Harms, K.E., Condit, R., Hubbell, S.P., Foster, R.B. 2001. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology* 89: 947-959
- He, F., Legendre, P., LaFrankie, J.V. 1997. Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest. *Journal of Vegetation Science* 8: 105-114.
- Hernández-Ruedas, M.A., Arroyo-Rodríguez, V., Morante-Filho, J.C., Meave, J.A., Martínez-Ramos, M. 2018. Fragmentation and matrix contrast favor

understory plants through negative cascading effects on a strong competitor palm. *Ecological Applications* 28(6): 1546-1553.

Hill, J.L., Hill, R.A. 2001. Why are tropical rain forests so species rich? Classifying, reviewing and evaluating theories. *Progress in Physical Geography* 25(3): 326-354.

Holdridge, L.R. 1996. *Ecología basada en zonas de vida*. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura, San José.

Hubbell, S.P. 2015. Estimating the global number of tropical tree species, and Fisher's paradox. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112(24): 7343-7344.

Hubbell, S.P., Foster, R.B. 1983. Diversity of canopy trees in a neotropical forest and implications for the conservation of tropical trees. En: Sutton, S.J., Whitmore, T.C., Chadwick, A.C. (Eds.). *Tropical rainforest: Ecology and management*, pp. 25-41. Blackwell, Oxford.

Ibarra-Manríquez, G. 1985. Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz, México. Tesis de licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México.

Ibarra-Manríquez, G. 1988. The palms of a tropical rain forest in Veracruz, México. *Principes* 32(4): 147-155.

Ibarra-Manríquez, G., Martínez-Ramos, M., 2002. Landscape variation of liana communities in a Neotropical rainforest. *Plant Ecology* 160(1): 91-112.

Ibarra-Manríquez, G., Martínez-Ramos, M., Dirzo, R., Núñez-Farfán, J. 1997. La vegetación. En: González-Soriano, E., Dirzo, R., Vogt, R.C. (Eds.). *Historia natural de Los Tuxtlas*, pp. 61-85. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, Instituto de Ecología, Comisión, Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México D.F.

Ibarra-Manríquez, G., Rendón-Sandoval, F.J., Cornejo Tenorio, G., Carrillo-Reyes P. 2015. Lianas of Mexico. *Bot. Sciences* 93(3): 365-417.

Ibarra-Manríquez, G., Sinaca Colín, S. 1996. Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México: Lista florística comentada (Mimosaceae a Verbenaceae). *Revista de Biología Tropical* 44(1): 41-60.

Ibarra-Manríquez, G., Sinaca Colín, S. 1996. Lista comentada de plantas de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México: (Violaceae-Zingiberaceae). *Revista de Biología Tropical* 44(2): 427-447.

- Ibarra-Manríquez, G., Sinaca-Colín, S. 1995. Lista florística comentada de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical* 43: 75-115.
- Jiménez, J.U., Fábrega, J., Mora, D., Tejedor, N., Sánchez, M. 2016. Composition, diversity, and tree Structure of a tropical moist forest in Gamboa, Colon, Panama. *Air Soil Water Research* 9: 29-34.
- Jost, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113(2): 363-375.
- Jost, L., 2010. The relation between evenness and diversity. *Diversity* 2(2): 207-232.
- Jost, L., González-Oreja, J.A. 2012. Midiendo la diversidad biológica: más allá del índice de Shannon. *Acta Zoológica liloana* 56(1-2): 3-14.
- Jucker, T., Bongalov, B., Burslem, D.F.R.P., Reuben, N., Dalponte, M., Lewis, S.L., Phillips, O.L., Qie, L., Coomes, D.A. 2018. Topography shapes the structure, composition and function of tropical forest landscapes. *Ecology Letters* 21 (7): 989-1000.
- Kartawinata, K., Samsuodim, I., Heriyanto, M. Afriastini, J.J. 2003 A tree species inventory in a one-hectare plot at the Batan Gadis National Park, North Sumatra, Indonesia. *Reinwardtia* 12(2): 145-157.
- Kessler, M., Kessler, P.J.A., Gradstein, S.R., Bach, K., Schnull, M., Pitopang, R. 2005. Tree diversity in primary forest and different land use systems in Central Sulawesi, Indonesia. *Biodiversity and Conservation* 14(3): 547-560.
- Lamotte S., Gajasen, J., Malaisse, F. 1998. Structure diversity in three forest types of north-eastern Thailand. *Biotechnology, Agronomy, Society and Environment* 2(3): 192-202.
- Leigh, E.G. 1999. *Tropical forest ecology: A view from Barro Colorado Island*. Oxford University Press, Nueva York.
- Leigh, E.G., Davidar, P., Dick, C.W., Puyravaud, J.P., Terborgh, J., ter Steege, H., Wright, S.J. 2004. Why do some tropical forests have so many species of trees? *Biotropica* 36(4): 447-473.
- Lieberman, D., Lieberman, M., Peralta, R., Hartshorn, G.S. 1996. Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology* 84: 137-152.
- Losos E.C., CTFS Working Group. 2004. The structure of tropical forests. En: Losos E.C. and Leigh E.G. Jr. (Eds.). *Tropical forest diversity and dynamism:*

Findings from a large-scale plot network, pp. 69-78. The University of Chicago Press, Chicago.

Losos E.C., Leigh, E. G. Jr. (Eds.). 2004. Tropical forest diversity and dynamism: Findings from a large-scale plot network. The University of Chicago Press, Chicago.

Lü, X.T., Tang, J.W. 2010. Structure and composition of the understory treelets in a non-dipterocarp forest of tropical Asia. *Forest Ecology and Management* 260(4): 565-572.

Lü, X.T., Yin, J.X., Tang, J.W. 2010. Structure, tree species diversity and composition of tropical season rainforests in Xishuangbanna, south-west China. *Journal of Tropical Forest Science* 22: 260-270.

Magurran, A.E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing, Oxford.

Magurran, A.E., McGill, B.J. (Eds.). 2011. *Biological Diversity: Frontiers in measurement and assesment*. Oxford University Press, Oxford.

Maldonado-Sánchez y E., Maldonado-Mares, F. 2010. Estructura y diversidad arbórea de una selva alta perennifolia en Tacotalpa, Tabasco, México. *Universidad y Ciencia* 26(3): 235-245.

Mao, C.X., Collwell, R.K., Chang, J. 2005. Estimating the species accumulation curve using mixtures. *Biometrics* 61(2): 433-441.

Marcon, E., Scotti, I., Héroult, B., Rossi, V., Lang, G. 2014. Generalization of the partitioning of Shannon diversity. *PLoS ONE* 9(3): e90289.

Martín-Del Pozzo, A.L. 1997. Geología. En: González-Soriano, E., Dirzo, R., Vogt, R.C. (Eds.). *Historia natural de Los Tuxtlas*, pp. 26-31. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, Instituto de Ecología, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México D.F.

Martínez-Ramos, M. 1980. Aspectos sinecológicos del proceso de renovación natural en una selva alta perennifolia. Tesis de doctorado, Universidad Nacional Autónoma de México.

Martínez-Ramos, M., Ortiz-Rodríguez, I.A., Piñero, D., Dirzo, R., Sarukhán, J. 2016a. Anthropogenic disturbances jeopardize biodiversity conservation within tropical rainforest reserves. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 113(19): 5323–5328.

- Martínez-Ramos, M., Pingarroni, A., Rodríguez-Velázquez, J., Toledo-Chelala, L., Zermeño-Hernández, I., Bongers, F. 2016b. Natural forest regeneration and ecological restoration in human-modified tropical landscapes. *Biotropica* 48(6): 745-757.
- Mateucci, S.D., Colma, A. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, Washington D.C.
- McGill, B.J., Etienne, R.S., Gray, J.S., Alonso, D., Anderson, M.J., Benecha, H.K., Dornelas, M., Enquist, B.J., Green, J.L., He, F., Hurlbert, A.H., Magurran, A.E., Marquet, P.A., Maurer, B.A., Ostling, A., Soykan, C.U., Ugland, K.I., White, E.P. 2007. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology Letters* 10(10): 995-1015.
- Meave del Castillo, J.A. 1990. Estructura y composición de la selva alta perennifolia de los alrededores de Bonampak. Instituto Nacional de Antropología e Historia, México D.F.
- Meave, J., Kellman, M. 1994. Maintenance of rain forest diversity in riparian forests of tropical savannas: implications for species conservation during Pleistocene drought. *Journal of Biogeography*. 21(2): 121-135.
- Milliken, W. 1998. Structure and composition of one hectare of central Amazonian terra firme forest. *Biotropica*: 30(4): 530-537.
- Miranda, F., Hernández-X., E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28: 29-179.
- Montagnini, F. y Jordan, C.F. 2005. Tropical forest ecology: The basis for conservation and management. Springer-Verlag, Berlín.
- Moreno, C.E., Barragán, F., Pineda, E., Pavón, N.P. 2011. Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82(4):1249-1261.
- Mori, S.A., Boom, B., de Carvalho, A.M., dos Santos, T.S. 1983. Southern Bahian moist forests. *The Botanical Review* 49(2): 155-232.
- Müeller-Dombois, D., Ellenberg, H. 1974. Vegetation structure, classification units, and systems. En: Müeller-Dombois, D., Ellenberg, H. *Aims and methods of vegetation ecology*, 139-176. John Wiley & Sons, Nueva York.

- Navarrete-Segueda, A., Martínez-Ramos, M., Ibarra-Manríquez, G., Cortés-Flores, J., Vázquez-Selem, L., Siebe, C. 2017. Availability and species diversity of forest products in a Neotropical rainforest landscape. *Forest Ecology Management* 406, 242-250.
- Nesheim, I., Halvorsen R., Nordal, I. 2010. Plant composition in the Maya Biosphere Reserve: natural and anthropogenic influences. *Plant Ecology* 208(1): 93-122
- Newton, A.C. 2007. Forest structure and composition. En: Newton, A.C. *Forest ecology and conservation: a handbook of techniques*, 85-146, Oxford University Press, Oxford.
- Nusbaumer, L., Gautier, L., Chatelain, C., Spichiger, R., 2005. Structure et composition floristique de la Forêt Classée du Scio (Côte d'Ivoire). *Etude descriptive et comparative. Candollea* 60(2): 393-443.
- Ogawa, H., Yoda, K., Kira, T., Ogino, K., Shidei, T. Ratanawongse, D., Apasutaya, C. 1965. Comparative ecological study on three main types of forest vegetation in Thailand I. Structure and floristic composition. *Natural Life Southeast Asia* 4: 13-48
- Paijmans, K. 1970. An analysis of four tropical rain forest sites in New Guinea. *Journal of Ecology* 58: 77-101.
- Pickett, S.T.A., Collins, S.L., Armesto, J.J. 1987. A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. *Vegetatio* 69: 109-114
- Piñero, D., Sarukhán, J., González, E. 1977. Estudios demográficos en plantas. *Astrocaryum mexicanum* Liebm. I. Estructura de las poblaciones. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 37: 69-118.
- Pitman, N.C.A., Mogollón, H., Dávila, N., Ríos, M., García-Villacorta, R., Guevara, J., Baker, T.R., Monteagudo, A., Phillips, O.L., Vázquez-Martínez, R., Ahuite, M., Aulestia, M., Cardenas, D., Cerón, C.E., Loizeau, P.A., Neill, D.A., Núñez V., P., Palacios, W.A., Spichiger, R., Valderrama, E. 2008. Tree community change across 700 km of lowland Amazonian forest from the Andean foothills to Brazil. *Biotropica* 40(5): 525–535.
- Popma, J., Bongers, F., Meave del Castillo, J. 1988. Patterns in the vertical structure of the tropical lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* 74: 81-91.
- Prance, G.T., Rodrigues, W.A., Silva, M.F.D. 1976. Inventário florestal de um hectare de mata de terra firme km 30 da estrada Manaus-Itacoatiara. *Acta Amazonica*. 6(1): 9-35.

- Proctor, J., Anderson, J.M., Chai, P., Vallack, H.W. 1983. Ecological studies in four contrasting lowland rain forests in Gunung Mulu National Park, Sarawak: I. Forest environment, structure and floristics. *Journal of Ecology* 71: 237-260.
- R Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Richards, P.W. 1963. Ecological notes on West African vegetation. II. Lowland forest of the Southern Bakundu Forest Reserve. *Journal of Ecology*. 51: 123-149.
- Richards, P.W. 1996. *The tropical rain forest: An ecological study*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ricklefs, R.E. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters* 7(1): 1-15.
- Rico-Bernal, F. 1972. Estudio de la sucesión secundaria en la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México D.F.
- Schnitzer, S.A., Bongers, F., Burnham, R.J., Putz, F.E. (Eds.). 2015. *Ecology of lianas*. Wiley-Blackwell, Oxford
- Slik, J.W.F., Arroyo-Rodríguez, V., Aiba, S.-I., Alvarez-Loayza, P., Alves, L.F., Ashton, P., Balvanera, P., Bastian, M.L., Bellingham, P.J., van den Berg, E., Bernacci, L., da Conceição Bispo, P., Blanc, L., Böhning-Gaese, K., Boeckx, P., Bongers, F., Boyle, B., Bradford, M., Brearley, F.Q., Breuer-Ndoundou Hockemba, M., Bunyavejchewin, S., Calderado Leal Matos, D., Castillo-Santiago, M., Catharino, E.L.M., Chai, S.-L., Chen, Y., Colwell, R.K., Chazdon, R.L., Clark, C., Clark, D.B., Clark, D.A., Culmsee, H., Damas, K., Dattaraja, H.S., Dauby, G., Davidar, P., DeWalt, S.J., Doucet, J.-L., Duque, A., Durigan, G., Eichhorn, K.A.O., Eisenlohr, P.V., Eler, E., Ewango, C., Farwig, N., Feeley, K.J., Ferreira, L., Field, R., de Oliveira Filho, A.T., Fletcher, C., Forshed, O., Franco, G., Fredriksson, G., Gillespie, T., Gillet, J.-F., Amarnath, G., Griffith, D.M., Grogan, J., Gunatilleke, N., Harris, D., Harrison, R., Hector, A., Homeier, J., Imai, N., Itoh, A., Jansen, P.A., Joly, C.A., de Jong, B.H.J., Kartawinata, K., Kearsley, E., Kelly, D.L., Kenfack, D., Kessler, M., Kitayama, K., Kooyman, R., Larney, E., Laumonier, Y., Laurance, S., Laurance, W.F., Lawes, M.J., Amaral, I.L. do, Letcher, S.G., Lindsell, J., Lu, X., Mansor, A., Marjokorpi, A., Martin, E.H., Meilby, H., Melo, F.P.L., Metcalfe, D.J., Medjibe, V.P., Metzger, J.P., Millet, J., Mohandass, D., Montero, J.C., de

Morisson Valeriano, M., Mugerwa, B., Nagamasu, H., Nilus, R., Ochoa-Gaona, S., Onrizal, Page, N., Parolin, P., Parren, M., Parthasarathy, N., Paudel, E., Permana, A., Piedade, M.T.F., Pitman, N.C.A., Poorter, L., Poulsen, A.D., Poulsen, J., Powers, J., Prasad, R.C., Puyravaud, J.-P., Razafimahaimodison, J.-C., Reitsma, J., dos Santos, J.R., Roberto Spironello, W., Romero-Saltos, H., Rovero, F., Rozak, A.H., Ruokolainen, K., Rutishauser, E., Saiter, F., Saner, P., Santos, B.A., Santos, F., Sarker, S.K., Satdichanh, M., Schmitt, C.B., Schöngart, J., Schulze, M., Suganuma, M.S., Sheil, D., da Silva Pinheiro, E., Sist, P., Stevart, T., Sukumar, R., Sun, I.-F., Sunderland, T., Suresh, H.S., Suzuki, E., Tabarelli, M., Tang, J., Targhetta, N., Theilade, I., Thomas, D.W., Tchouto, P., Hurtado, J., Valencia, R., van Valkenburg, J.L.C.H., Van Do, T., Vasquez, R., Verbeeck, H., Adekunle, V., Vieira, S.A., Webb, C.O., Whitfeld, T., Wich, S.A., Williams, J., Wittmann, F., Wöll, H., Yang, X., Adou Yao, C.Y., Yap, S.L., Yoneda, T., Zahawi, R.A., Zakaria, R., Zang, R., de Assis, R.L., Garcia Luize, B., Venticinque, E.M. 2015. An estimate of the number of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112(24): 7472-7477.

Small, A., Martin, T.G., Kitching, R.L., Wong, K.M. 2004. Contribution of tree species to the biodiversity of a 1 ha Old World rainforest in Brunei, Borneo. *Biodiversity and Conservation* 13(11): 2067-2088.

Soto, M., Gama, L. 1997. Climas. En: González-Soriano, E., Dirzo, R., Vogt, R.C. (Eds.). *Historia natural de Los Tuxtlas*, pp. 7-23. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, Instituto de Ecología y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México D.F.

Sousa, M. 1968. Ecología de las leguminosas de Los Tuxtlas, Veracruz. *Anales del Instituto de Biología. Serie Botánica* 39: 121-161.

Spies, T.A. 1998. Forest Structure: A key to the ecosystem. *Northwest Science* 72: 34-39

Terborgh, J. 1992. *Diversity and the tropical rain forest*. Scientific American Library. Nueva York.

Ter Steege, H., Pitman, N.C.A., Sabatier, D., Baraloto, C., Salomão, R.P., Guevara, J.E., Phillips, O.L., Castilho, C.V., Magnusson, W.E., Molino, J.F., Monteagudo, A., Vargas, P.N., Montero, J.C., Feldpausch, T.R., Coronado, E.N.H., Killeen, T.J., Mostacedo, B., Vasquez, R., Assis, R.L., Terborgh, J., Wittmann, F., Andrade, A., Laurance, W.F., Laurance, S.G.W., Marimon, B.S., Marimon, B.H., Vieira, I.C.G., Amaral, I.L., Brienen, R., Castellanos, H., López, D.C., Duivenvoorden, J.F., Mogollón, H.F., Matos, F.D.D.A., Dávila, N., García-Villacorta, R., Diaz, P.R.S., Costa, F., Emilio, T., Levis, C., Schiatti, J., Souza, P., Alonso, A.,

Dallmeier, F., Montoya, A.J.D., Piedade, M.T.F., Araujo-Murakami, A., Arroyo, L., Gribel, R., Fine, P.V.A., Peres, C.A., Toledo, M., Aymard C., G.A., Baker, T.R., Cerón, C., Engel, J., Henkel, T.W., Maas, P., Petronelli, P., Stropp, J., Zartman, C.E., Daly, D., Neill, D., Silveira, M., Paredes, M.R., Chave, J., Lima Filho, D.D.A., Jørgensen, P.M., Fuentes, A., Schöngart, J., Valverde, F.C., Di Fiore, A., Jimenez, E.M., Mora, M.C.P., Phillips, J.F., Rivas, G., Van Andel, T.R., Von Hildebrand, P., Hoffman, B., Zent, E.L., Malhi, Y., Prieto, A., Rudas, A., Ruschell, A.R., Silva, N., Vos, V., Zent, S., Oliveira, A.A., Schutz, A.C., Gonzales, T., Nascimento, M.T., Ramirez-Angulo, H., Sierra, R., Tirado, M., Medina, M.N.U., Van Der Heijden, G., Vela, C.I.A., Torre, E.V., Vriesendorp, C., Wang, O., Young, K.R., Baider, C., Balslev, H., Ferreira, C., Mesones, I., Torres-Lezama, A., Giraldo, L.E.U., Zagt, R., Alexiades, M.N., Hernandez, L., Huamantupa-Chuquimaco, I., Milliken, W., Cuenca, W.P., Pauletto, D., Sandoval, E.V., Gamarra, L.V., Dexter, K.G., Feeley, K., Lopez-Gonzalez, G., Silman, M.R. 2013. Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science* 342(6156): 1243092.

Toledo, M., Poorter, L., Peña-Claros, M., Alarcón, A., Balcázar, J., Leaño, C., Licona, J.C., Bongers, F. 2011. Climate and soil drive forest structure in Bolivian lowland forests. *Journal of Tropical Ecology* 27(4): 333-345.

Valencia, R., Balslev, H., Paz y Miño C.G. 1994. High tree alpha-diversity in Amazonian Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 3(1): 21-28.

Valencia, R., Foster, R.B., Villa, G., Condit, R., Svenning, J.C., Hernández, C., Romoleroux, K., Losos, E., Magård, E., Balslev, H. 2004. Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: Large forest plot in eastern Ecuador. *Journal of Ecology* 92(2): 214-229.

Valle-Domenech, J. A. 2000. Análisis estructural de una hectárea de selva alta perennifolia en el monumento natural Yaxchilán (Chiapas), México. Tesis de licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México.

Vázquez-Negrín, I., Castillo-Acosta, O., Valdez-Hernández, J., Zavala-Cruz, J., Martínez-Sanchez, J. 2011. Estructura y composición florística de la selva alta perennifolia en el ejido Niños Héroes Tenosique, Tabasco, México. *Polibotánica* 32: 41-61.

Vázquez-Torres, M. 1991. Flora vascular y diversidad de especies arbóreas del dosel superior (en una muestra de selva alta sobre substrato cárstico en la zona de Uxpanapa). *Textos Universitarios*, Universidad de Veracruz, Xalapa.

Vellend, M., 2010. Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly review of biology* 85(2): 183-206.

- Villaseñor, J.L., Ortiz, E., Campos-Villanueva, A. 2018. High richness of vascular plants in the tropical Los Tuxtlas region, Mexico. *Tropical Conservation Science*. 11: 1-12.
- Whitmore, T.C. 1998. *An introduction to tropical rain forests*. Oxford University Press, Oxford.
- Wilson, E.O. (Ed.). 1988. *Biodiversity*. National Academy Press, Washington D. C.
- Wright, D.D., Jessen, J.H., Burke, P., Gómez de Silva H. 1997. Tree and liana enumeration and diversity on a one-hectare plot in Papua New Guinea. *Biotropica*: 29(3): 250-260.
- Wright, J.S. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130(1): 1-14.
- Zárate-Gómez, R., Mori-Vargas, T.J., Válles-Pérez, L.A. 2013. Composición florística, diversidad y estructura de los bosques sobre arena blanca de la reserva nacional Allpahuayo-Mishana, Loreto, Perú. *Arnaldoa* 19(2): 123-247
- Zarco, V.M., Valdez-Hernández, J.L., Ángeles-Pérez, G., Castillo-Acosta, O. 2010. Estructura y diversidad de la vegetación arbórea del Parque Estatal Agua Blanca, Macuspana, Tabasco. *Univ. Cienc.* 26(1): 1-17.
- Zent, E.L., Zent, S., 2004. Floristic composition, structure, and diversity of four forest plots in the Sierra Maigualida, Venezuelan Guayana. *Biodiversity and Conservation* 13(13): 2453-2484.
- Zimmerman, J. K., Thompson, J., Brokaw, N. 2008. Large tropical forest dynamics plots: Testing explanations for the maintenance of species diversity. En: Carson, W.P. y Schnitzer (Eds.). *Tropical forest community ecology*, pp 98-117, Wiley-Blackwell, Oxford

ANEXOS

Anexo 1. Lista de las especies registradas en la parcela de 1-ha censada en este trabajo. Se indica la familia a la que pertenece cada especie de acuerdo a la clasificación de APG IV (2016), así como la forma de crecimiento y sus respectivos valores de densidad (D), área basal (AB), número de tallos (T) y altura máxima (AM). Los valores con el primero, segundo y tercer lugar para cada variable se señalan en negritas-subrayado, negritas-cursivas y subrayado, respectivamente.

	Nombre científico	Familia	Forma de crecimiento	D	AB (cm²)	T	AM (m)
1	<i>Abuta panamensis</i> (Standl.) Krukoff & Barneby	Menispermaceae	Liana	4	140.79	4	NA
2	<i>Acacia mayana</i> Lundell	Fabaceae	Árbol	1	16.05	1	6.0
3	<i>Acalypha diversifolia</i> Jacq.	Euphorbiaceae	Árbol	19	130.39	48	4.1
4	<i>Aegiphila costaricensis</i> Moldenke	Lamiaceae	Árbol	7	105.24	7	6.0
5	<i>Aiouea inconspicua</i> van der Werff	Lauraceae	Árbol	2	48.14	2	2.1
6	<i>Alchornea latifolia</i> Sw.	Euphorbiaceae	Árbol	14	5787.28	14	25.0
7	<i>Allophylus camptostachys</i> Radlk.	Sapindaceae	Árbol	3	1063.09	3	12.5
8	<i>Ampelocera hottlei</i> (Standl.) Standl.	Ulmaceae	Árbol	3	4808.67	3	26.9
9	<i>Amphitecna tuxtlenensis</i> A.H. Gentry	Bignoniaceae	Árbol	5	100.35	7	8.0
10	<i>Anemopaegma chrysanthum</i> Dugand	Bignoniaceae	Liana	9	55.55	9	NA
11	<i>Ardisia compressa</i> Kunth	Primulaceae	Árbol	1	1.54	1	1.7
12	<i>Ardisia conzattii</i> S.F. Blake	Primulaceae	Árbol	1	23.54	1	6.4
13	<i>Ardisia tuerckheimii</i> Donn. Sm.	Primulaceae	Arbusto	1	2.86	1	2.7
14	<i>Aristolochia ovalifolia</i> Duch.	Aristolochiaceae	Liana	6	63.13	6	NA
15	<i>Aspidosperma megalocarpon</i> Müll. Arg.	Apocynaceae	Árbol	4	3613.31	4	35.0
16	<i>Astrocaryum mexicanum</i> Liebm. ex Mart.	Arecaceae	Palma	1483	37794.99	1483	8.5
17	<i>Bactris mexicana</i> Mart.	Arecaceae	Palma	7	64.88	13	4.0
18	<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	Moraceae	Árbol	18	11519.37	18	28.0
19	<i>Bunchosia lindeniana</i> A. Juss.	Malpighiaceae	Árbol	21	347.35	24	6.5
20	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	Burseraceae	Árbol	9	16258.98	9	29.0

	Nombre científico	Familia	Forma de crecimiento	D	AB (cm²)	T	AM (m)
21	<i>Calatola uxpanapensis</i> P. Vera & T. Wendt	Metteniusaceae	Árbol	72	<u>25665.31</u>	84	23.0
22	<i>Calyptranthes lindeniana</i> O. Berg	Myrtaceae	Árbol	3	274.23	4	8.0
23	<i>Capparidastrum mollicellum</i> (Standl.) Cornejo & Iltis	Capparaceae	Árbol	7	507.19	7	15.0
24	<i>Capparidastrum tuxtlense</i> Cornejo & Iltis	Capparaceae	Árbol	1	53.45	2	7.0
25	<i>Carica papaya</i> L.	Caricaceae	Árbol	2	36.47	2	4.3
26	<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	Salicaceae	Árbol	2	218.66	3	14.0
27	<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.	Urticaceae	Árbol	63	7557.02	63	28.0
28	<i>Cestrum nocturnum</i> L.	Solanaceae	Árbol	1	20.12	1	6.0
29	<i>Cestrum racemosum</i> Ruiz & Pav.	Solanaceae	Árbol	3	114.20	3	7.1
30	<i>Chamaedorea alternans</i> H. Wendl.	Arecaceae	Palma	89	459.32	89	5.1
31	<i>Chamaedorea ernesti-augusti</i> H. Wendl.	Arecaceae	Palma	45	84.84	45	4.0
32	<i>Chamaedorea oblongata</i> Mart.	Arecaceae	Palma	168	297.87	168	7.3
33	<i>Chamaedorea pinnatifrons</i> (Jacq.) Oerst.	Arecaceae	Palma	32	42.54	32	3.5
34	<i>Chamaedorea tepejilote</i> Liebm.	Arecaceae	Palma	60	871.08	133	6.5
35	<i>Chrysophyllum venezuelanense</i> (Pierre) T.D. Penn.	Sapotaceae	Árbol	1	118.57	1	12.0
36	<i>Cissus gossypifolia</i> Standl.	Vitaceae	Liana	21	405.50	24	NA
37	<i>Cissus microcarpa</i> Vahl	Vitaceae	Liana	2	29.17	2	NA
38	<i>Citharexylum affine</i> D. Don	Verbenaceae	Árbol	1	165.47	1	14.0
39	<i>Clarisia biflora</i> Ruiz & Pav.	Moraceae	Árbol	22	19573.73	23	28.0
40	<i>Coccoloba hondurensis</i> Lundell	Polygonaceae	Árbol	1	3.46	1	1.5
41	<i>Coccoloba montana</i> Standl.	Polygonaceae	Árbol	3	350.74	6	8.0
42	<i>Combretum laxum</i> Jacq	Combretaceae	Liana	23	505.68	27	NA
43	<i>Connarus schultesii</i> Standl.	Connaraceae	Liana	16	213.99	20	NA
44	<i>Cordia megalantha</i> S.F. Blake	Boraginaceae	Árbol	1	4447.16	1	28.0

	Nombre científico	Familia	Forma de crecimiento	D	AB (cm ²)	T	AM (m)
45	<i>Crateva tapia</i> L.	Capparaceae	Árbol	2	31.95	2	5.0
46	<i>Critonia daleoides</i> DC.	Asteraceae	Arbusto	2	7.98	2	4.0
47	<i>Crossopetalum parviflorum</i> (Hemsl.) Lundell	Celastraceae	Árbol	1	4.21	2	3.0
48	<i>Croton schiedeana</i> Schlttdl.	Euphorbiaceae	Árbol	7	1238.91	15	15.0
49	<i>Cupania glabra</i> Sw.	Sapindaceae	Árbol	1	5.35	1	6.0
50	<i>Cymbopetalum baillonii</i> R.E. Fr.	Annonaceae	Árbol	15	8870.25	15	25.0
51	<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planch.	Araliaceae	Árbol	16	6082.85	18	28.0
52	<i>Desmoncus chinantlensis</i> Liebm. ex Mart.	Arecaceae	Liana	1	1.40	1	NA
53	<i>Desmoncus orthacanthos</i> Mart.	Arecaceae	Liana	2	23.82	10	NA
54	<i>Desmopsis trunciflora</i> (Schlttdl. & Cham.) G.E. Schatz	Annonaceae	Árbol	3	156.04	6	8.5
55	<i>Diospyros nigra</i> (J.F. Gmel.) Perr.	Ebenaceae	Árbol	3	32.77	3	3.4
56	<i>Disciphania calocarpa</i> Standl.	Menispermaceae	Liana	2	21.86	2	NA
57	<i>Dolichandra unguis-cati</i> (L.) L.G. Lohmann	Bignoniaceae	Liana	1	16.89	3	NA
58	<i>Erythrina folkersii</i> Krukoff & Moldenke	Fabaceae	Árbol	3	159.10	3	8.0
59	<i>Eugenia aeruginea</i> DC.	Myrtaceae	Árbol	3	952.29	3	15.0
60	<i>Eugenia colipensis</i> O. Berg	Myrtaceae	Árbol	6	273.22	6	13.0
61	<i>Eugenia karwinskyana</i> O. Berg	Myrtaceae	Árbol	2	33.54	4	5.0
62	<i>Eugenia macrocarpa</i> Roxb.	Myrtaceae	Árbol	13	196.16	15	12.0
63	<i>Faramea occidentalis</i> (L.) A. Rich.	Rubiaceae	Árbol	64	3410.61	76	15.0
64	<i>Ficus apollinaris</i> Dugand	Moraceae	Árbol	3	3510.17	3	30.0
65	<i>Ficus aurea</i> Nutt.	Moraceae	Árbol	4	1194.55	19	29.0
66	<i>Ficus yoponensis</i> Desv.	Moraceae	Árbol	5	1740.23	8	40.0
67	<i>Forsteronia acouci</i> (Aubl.) A. DC.	Apocynaceae	Liana	84	1757.26	93	NA

	Nombre científico	Familia	Forma de crecimiento	D	AB (cm ²)	T	AM (m)
68	<i>Fridericia candicans</i> (Rich.) L.G. Lohmann	Bignoniaceae	Liana	9	196.46	10	NA
69	<i>Fridericia chica</i> (Bonpl.) L.G. Lohmann	Bignoniaceae	Liana	4	43.39	4	NA
70	<i>Fridericia florida</i> (DC.) L.G. Lohmann	Bignoniaceae	Liana	2	22.51	2	NA
71	<i>Fridericia schumanniana</i> (Loes.) L.G. Lohmann	Bignoniaceae	Liana	6	123.43	6	NA
72	<i>Garcinia intermedia</i> (Pittier) Hammel	Clusiaceae	Árbol	83	7849.00	84	18.0
73	<i>Gouania lupuloides</i> (L.) Urb.	Rhamnaceae	Liana	1	11.27	1	NA
74	<i>Guamia glabra</i> sp. nov.	Annonaceae	Árbol	6	69.05	6	4.0
75	<i>Guarea glabra</i> Vahl	Meliaceae	Árbol	45	39767.67	54	25.0
76	<i>Guarea guidonia</i> (L.) Sleumer	Meliaceae	Árbol	5	3042.08	5	30.0
77	<i>Hamelia longipes</i> Standl.	Rubiaceae	Árbol	19	801.82	35	7.0
78	<i>Hampea nutricia</i> Fryxell	Malvaceae	Árbol	1	72.58	1	10.0
79	<i>Heliocarpus appendiculatus</i> Turcz.	Malvaceae	Árbol	2	267.03	2	13.0
80	<i>Hippocratea volubilis</i> L.	Celastraceae	Liana	1	2.24	1	NA
81	<i>Hyperbaena mexicana</i> Miers	Menispermaceae	Árbol	1	29.34	1	6.0
82	<i>Inga acrocephala</i> Steud.	Fabaceae	Árbol	11	1465.01	11	14.0
83	<i>Inga mexicana</i> (T.D. Penn.) M. Sousa	Fabaceae	Árbol	3	7.67	7	2.5
84	<i>Inga paterno</i> Harms	Fabaceae	Árbol	7	76.67	7	8.0
85	<i>Inga pavoniana</i> G. Don	Fabaceae	Árbol	2	11.97	2	4.5
86	<i>Inga semialata</i> (Vell.) Mart.	Fabaceae	Árbol	1	1.66	2	2.0
87	<i>Ipomoea philomega</i> (Vell.) House	Convolvulaceae	Liana	16	115.28	17	NA
88	<i>Koanophyllon galeottii</i> (B.L. Rob.) R.M. King & H. Rob.	Asteraceae	Árbol	3	157.29	4	7.5
89	<i>Lacistema aggregatum</i> (P.J. Bergius) Rusby	Lacistemataceae	Árbol	1	2.68	1	2.7
90	<i>Licaria velutina</i> van der Werff	Lauraceae	Árbol	30	2757.00	39	17.0

	Nombre científico	Familia	Forma de crecimiento	D	AB (cm ²)	T	AM (m)
91	<i>Lonchocarpus guatemalensis</i> Benth.	Fabaceae	Árbol	4	720.09	4	25.0
92	<i>Lonchocarpus sericeus</i> (Poir.) Kunth ex DC.	Fabaceae	Árbol	1	82.16	2	4.2
93	<i>Lunania mexicana</i> Brandegees	Salicaceae	Árbol	13	1593.99	14	17.0
94	<i>Machaerium floribundum</i> Benth.	Fabaceae	Liana	5	108.83	7	NA
95	<i>Mansoa verrucifera</i> (Schltdl.) A.H. Gentry	Bignoniaceae	Liana	17	255.21	17	NA
96	<i>Mappia multiflora</i> Lundell	Icacinaceae	Árbol	1	225.22	1	8.0
97	<i>Mascagnia vacciniifolia</i> Nied.	Malpighiaceae	Liana	3	26.16	3	NA
98	<i>Maytenus purpusii</i> Lundell	Celastraceae	Árbol	2	59.31	2	7.2
99	<i>Maytenus schippii</i> Lundell	Celastraceae	Árbol	6	727.94	9	10.0
100	<i>Mikania hookeriana</i> DC.	Asteraceae	Liana	4	48.63	4	NA
101	<i>Mollinedia viridiflora</i> Tul.	Monimiaceae	Árbol	4	31.52	7	4.0
102	<i>Mortoniendron guatemalense</i> Standl. & Steyerl.	Malvaceae	Árbol	1	88.77	1	20.0
103	<i>Myriocarpa longipes</i> Liebm.	Urticaceae	Árbol	228	11008.57	484	12.2
104	<i>Nectandra ambigens</i> (S.F. Blake) C.K. Allen	Lauraceae	Árbol	12	4932.45	19	24.0
105	<i>Nectandra lundellii</i> C.K. Allen	Lauraceae	Árbol	24	2175.22	26	25.0
106	<i>Nectandra salicifolia</i> (Kunth) Nees	Lauraceae	Árbol	4	690.70	6	12.0
107	<i>Neurolaena lobata</i> (L.) Cass.	Asteraceae	Árbol	11	156.34	12	7.0
108	<i>Ochroma pyramidale</i> (Cav. Ex Lam.) Urb.	Malvaceae	Árbol	2	2254.51	2	23.0
109	<i>Ocotea heydeana</i> (Mez & Donn. Sm.) Bernardi	Lauraceae	Árbol	3	61.44	6	7.0
110	<i>Ocotea rubriflora</i> Mez	Lauraceae	Árbol	1	7.49	1	4.1
111	<i>Odontocarya mexicana</i> Barneby	Menispermaceae	Liana	16	68.10	18	NA
112	<i>Omphalea oleleifera</i> Hemsl.	Euphorbiaceae	Árbol	42	16865.64	43	28.0
113	<i>Orthion oblanceolatum</i> Lundell	Violaceae	Árbol	2	253.48	2	11.0

	Nombre científico	Familia	Forma de crecimiento	D	AB (cm ²)	T	AM (m)
114	<i>Ouratea theophrasta</i> (Planch.) Baill.	Ochnaceae	Arbusto	2	3.14	2	2.5
115	<i>Palicourea faxlucens</i> (Lorence & Dwyer) Lorence	Rubiaceae	Árbol	1	486.63	1	7.5
116	<i>Palicourea tetragona</i> (Donn. Sm.) C.M. Taylor & Lorence	Rubiaceae	Árbol	42	2663.10	51	14.0
117	<i>Paullinia clavigera</i> Schltld.	Sapindaceae	Liana	13	96.55	16	NA
118	<i>Paullinia venosa</i> Radlk.	Sapindaceae	Liana	1	21.24	1	NA
119	<i>Piper aduncum</i> L.	Piperaceae	Arbusto	6	69.56	21	5.8
120	<i>Piper aequale</i> Vahl	Piperaceae	Arbusto	111	915.94	<u>461</u>	3.8
121	<i>Piper amalago</i> L.	Piperaceae	Árbol	16	2233.25	39	13.0
122	<i>Piper arboreum</i> Aubl.	Piperaceae	Árbol	1	3.74	2	1.8
123	<i>Piper auritum</i> Kunth	Piperaceae	Árbol	2	14.09	3	2.3
124	<i>Piper fragranum</i> Trel.	Piperaceae	Arbusto	4	59.96	14	4.2
125	<i>Piper hispidum</i> Sw.	Piperaceae	Arbusto	15	77.63	60	3.5
126	<i>Piper lapathifolium</i> (Kunth) Steud.	Piperaceae	Arbusto	1	3.78	2	2.1
127	<i>Piper sanctum</i> (Miq.) Schltld. Ex C. DC.	Piperaceae	Árbol	5	337.68	17	8.0
128	<i>Piper yzabalanum</i> C. DC. Ex Donn. Sm.	Piperaceae	Arbusto	1	1.54	1	2.5
129	<i>Pisonia aculeata</i> L.	Nyctaginaceae	Liana	4	410.60	5	NA
130	<i>Platymiscium dimorphandrum</i> Donn. Sm.	Fabaceae	Árbol	2	6160.44	2	32.0
131	<i>Pleuranthodendron lindenii</i> (Turcz.) Sleumer	Salicaceae	Árbol	17	2751.47	20	15.0
132	<i>Poulsenia armata</i> (Miq.) Standl.	Moraceae	Árbol	62	3804.30	70	30.0
133	<i>Pouteria campechiana</i> (Kunth) Baehni	Sapotaceae	Árbol	1	2.50	1	2.2
134	<i>Pouteria durlandii</i> (Standl.) Baehni	Sapotaceae	Árbol	14	2291.58	17	19.0
135	<i>Pouteria reticulata</i> (Engl.) Eyma	Sapotaceae	Árbol	1	11.27	1	4.1
136	<i>Pouteria rhynchocarpa</i> T.D. Penn.	Sapotaceae	Árbol	18	810.49	24	11.0
137	<i>Prestonia mexicana</i> A. DC.	Apocynaceae	Liana	1	2.07	1	NA

	Nombre científico	Familia	Forma de crecimiento	D	AB (cm ²)	T	AM (m)
138	<i>Pristimera caribaea</i> (Urb.) A.C. Sm.	Celastraceae	Liana	17	135.35	19	NA
139	<i>Pristimera celastroides</i> (Kunth) A.C. Sm.	Celastraceae	Liana	5	64.69	6	NA
140	<i>Pseudolmedia glabrata</i> (Liebm.) C.C. Berg	Moraceae	Árbol	200	21716.10	219	28.0
141	<i>Psychotria flava</i> Oerst. Ex Standl.	Rubiaceae	Árbol	5	114.44	5	6.0
142	<i>Psychotria sarapiquensis</i> Standl.	Rubiaceae	Árbol	1	2.15	1	2.4
143	<i>Psychotria simiarum</i> Standl.	Rubiaceae	Árbol	18	1287.90	20	13.0
144	<i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl	Fabaceae	Árbol	12	11214.82	14	29.0
145	<i>Quararibea funebris</i> (La Llave) Vischer	Malvaceae	Árbol	40	10959.77	46	24.0
146	<i>Quararibea yunckeri</i> Standl.	Malvaceae	Árbol	42	8411.48	45	25.0
147	<i>Randia pterocarpa</i> Lorence & Dwyer	Rubiaceae	Árbol	2	18.32	2	2.7
148	<i>Randia retroflexa</i> Lorence & M. Nee	Rubiaceae	Liana	1	1.40	1	NA
149	<i>Rinorea guatemalensis</i> (S. Watson) Bartlett	Violaceae	Árbol	11	1051.52	12	15.0
150	<i>Robinsonella mirandae</i> Gómez Pompa	Malvaceae	Árbol	2	231.57	2	24.0
151	<i>Rollinia mucosa</i> (Jacq.) Baill.	Annonaceae	Árbol	1	27.68	3	3.5
152	<i>Salacia cordata</i> (Miers) Mennega	Celastraceae	Liana	31	474.46	36	NA
153	<i>Sapium lateriflorum</i> Hemsl.	Euphorbiaceae	Árbol	1	1.68	1	2.3
154	<i>Saurauia yasicae</i> Loes.	Actinidiaceae	Árbol	7	13142.18	22	20.0
155	<i>Sideroxylon portoricense</i> Urb. subsp. <i>minutiflorum</i> (Pittier) T.D. Penn.	Sapotaceae	Árbol	20	15578.03	20	25.5
156	<i>Siparuna thecaphora</i> (Poepp. & Endl.) A. DC.	Siparunaceae	Árbol	13	59.99	16	4.9
157	<i>Smilax aristolochiifolia</i> Mill.	Smilacaceae	Liana	3	20.03	4	NA
158	<i>Smilax domingensis</i> Willd.	Smilacaceae	Liana	1	13.33	2	NA
159	<i>Solanum schlechtendalianum</i> Walp.	Solanaceae	Árbol	2	34.82	4	5.0
160	<i>Spondias radlkoferi</i> Donn. Sm.	Anacardiaceae	Árbol	7	15630.40	7	29.0
161	<i>Stigmaphyllon lindenianum</i> A. Juss.	Malpighiaceae	Liana	8	101.78	8	NA

	Nombre científico	Familia	Forma de crecimiento	D	AB (cm ²)	T	AM (m)
162	<i>Stizophyllum riparium</i> (Kunth) Sandwith	Bignoniaceae	Liana	24	255.25	41	NA
163	<i>Strychnos panamensis</i> Seem.	Loganiaceae	Liana	2	66.06	2	NA
164	<i>Styphnolobium parviflorum</i> M. Sousa & Rudd	Fabaceae	Árbol	1	1007.15	1	<u>32.0</u>
165	<i>Tabernaemontana donnell-smithii</i> Rose	Apocynaceae	Árbol	4	1569.77	4	15.0
166	<i>Talisia macrophylla</i> (Mart.) Radlk.	Sapindaceae	Árbol	2	45.33	2	6.0
167	<i>Tanaecium pyramidatum</i> (Rich.) L.G. Lohmann	Bignoniaceae	Liana	17	454.83	20	NA
168	<i>Tapirira mexicana</i> Marchand	Anacardiaceae	Árbol	10	14135.55	15	28.0
169	<i>Tetracera volubilis</i> L.	Dilleniaceae	Liana	1	32.69	5	NA
170	<i>Tetrapterys glabrifolia</i> (Griseb.) Small	Malpighiaceae	Liana	1	28.73	1	NA
171	<i>Tetrorchidium rotundatum</i> Standl.	Euphorbiaceae	Árbol	3	4552.84	3	22.0
172	<i>Tontelea hondurensis</i> A.C. Sm.	Celastraceae	Liana	6	49.26	8	NA
173	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	Cannabaceae	Árbol	9	1282.26	9	14.0
174	<i>Trichilia breviflora</i> S.F. Blake & Standl.	Meliaceae	Árbol	59	1988.70	84	16.2
175	<i>Trichilia martiana</i> C. DC.	Meliaceae	Árbol	3	655.29	4	12.0
176	<i>Trichilia moschata</i> Sw.	Meliaceae	Árbol	4	127.34	5	5.5
177	<i>Trichospermum galeottii</i> (Turcz.) Kosterm.	Malvaceae	Árbol	5	3983.48	5	26.0
178	<i>Tridimeris hahniana</i> Baill.	Annonaceae	Árbol	1	52.81	1	6.0
179	<i>Trophis mexicana</i> (Liebm.) Bureau	Moraceae	Árbol	<u>220</u>	5494.13	282	15.0
180	<i>Turpinia occidentalis</i> (Sw.) G. Don	Staphyleaceae	Árbol	1	39.57	1	2.2
181	<i>Tuxtla pittieri</i> (Greenm.) Villaseñor & Strother	Asteraceae	Liana	3	115.61	5	NA
182	<i>Ureia glabriuscula</i> V.W. Steinmann	Urticaceae	Árbol	5	263.06	24	5.3
183	<i>Ureia simplex</i> Wedd.	Urticaceae	Árbol	6	153.08	16	5.0
184	<i>Vatairea lundellii</i> (Standl.) Killip ex Record	Fabaceae	Árbol	1	8.44	1	4.0
185	<i>Vernonia patens</i> Kunth	Asteraceae	Árbol	3	3.04	3	2.2

	Nombre científico	Familia	Forma de crecimiento	D	AB (cm²)	T	AM (m)
186	<i>Viola guatemalensis</i> (Hemsl.) Warb.	Myristicaceae	Árbol	24	5698.28	28	<u>35.0</u>
187	<i>Vitis tiliifolia</i> Humb. & Bonpl. ex Schult.	Vitaceae	Liana	2	18.32	2	NA
188	<i>Vochysia guatemalensis</i> Donn. Sm.	Vochysiaceae	Árbol	1	751.83	1	21.0
189	<i>Zanthoxylum acuminatum</i> (Sw.) Sw.	Rutaceae	Árbol	1	145.77	1	12.0

Anexo 2. Estudios en bosques tropicales húmedos en los que se han censado parcelas de 1 ha que fueron utilizados para comparar con el presente trabajo. Formas de crecimiento: Árboles (A), Arbustos (a), Lianas (L) y Palmas (P).

Continentes País: Localidad	Latitud (°decimales)	Elevación (m s.n.m.)	Precipitación (mm)	Área (ha)	Formas de crecimiento	Diámetro (cm)	Referencia
<i>África</i>							
Camerún: Bakundu	4.63	259	2347	1.5	A	10	1
Camerún: Ngovayang	3.10–3.23	369–650	2096	5	A	10	2
Costa de Marfil: Scio	6.87	230	1712	1	A y L	10	3
Madagascar: Antevialakoro	-16.80	10	3600	1	A	10	4
Uganda: Budongo	1.79	1000	2080	1	A	10	5
<i>América</i>							
Bolivia: Madidi	-14.60	280	2444	1	A P y L	10	6
Brasil: Manaus							7
Brasil*: Maré	-1.75	60	2100	1	A, L	10	8
Brasil: Neblina	-0.83	~100	3000	1	A y L	10	9
Costa Rica: Corcovado	8.53	~42	~3500	1	A	10	10
Costa Rica: La Selva	10.27–10.42	129–954	3946–7451	5	A, P y L	10	11
Costa Rica: La Selva	10.40	100–1000	3300	5	A, P y L	10	12
Ecuador: Cuyabeno	0.00	260	3555	1	A y P	5	13
México: Los Tuxtlas	18.60	150	4639	1	A, a, P y L	1	14

México***: Bonampak	16.73	350	2609	1	A, a y P	3.3	15
México: Yaxchilán	16.84	300	1950	1	A, a y P	1	16
México***: Tenosique	17.25	420	3500	1	A y P	2.5	17
México: Uxpanapa	17.27	120	3364	5	A	28.6	18
México***: Macuspana	17.60	150	2650	1	A y P	1	19
Panamá: Balboa	9.12	144	2225	1	A	10	20
Perú: Allpahuayo	-3.94	~150	+2500	2	A y P	10	21
Perú: Yanamono	-3.27	~100	3500	1	A y L	10	9
Venezuela**: Sierra Maigualida	5.35–6.32	155–440	2556	4	A, L, P	10	22
<i>Asia</i>							
Brunéi: Temburong	4.55	65	4000	1	A y P	5	23
China: Xishuangbanna	21.45–21.95	581–730	1539	3	A	10	24
Filipinas: Isla Negros	10.68	1000	4650	1	A	10	25
Indonesia: Lore Lindu	-1.85	1050	2500	1	A	10	26
Indonesia: Batang Ghadis	0.60	650	~4000	1	A	10	27
Indonesia: Borneo	-9.0	~500	+2300	4	A	10	28
Malasia: Gunung Mulu	4.00	~ 5–250	5110 – 5700	~3	A	10	29
Tailandia: Sakaerat	14.51	~400	~1200	3	A	5	30
<i>Oceanía</i>							

Australia	-17.00	13	3600	~1	A	10	31
Papúa Nueva Guinea:	-6.72	900	6400	1	A y L	10	32

África

1. Richards (1963)
2. Gonmadje *et al.* (2011)
3. Nusbaumer *et al.* (2005)
4. de Gouvenain y Silander (2003)
5. Eggeling (1947)

América

6. de la Quintana (2005)
7. Oliveira *et al.* (2008)
8. Milliken (1998)
9. Gentry (1988b)
10. Hartshorn (1983)

11. Clark *et al.* (2015)
12. Lieberman *et al.* (1996)
13. Valencia *et al.* (1994)
14. Bongers *et al.* (1988)
15. Meave (1990)
16. Valle-Dómenech (2000)
17. Vázquez-Negrín *et al.* (2011)
18. Vázquez-Torres (1991)
19. Zarco *et al.* (2010)
20. Jiménez *et al.* (2016)
21. Zárata *et al.* (2013)
22. Zent y Zent (2004)

Asia

23. Small *et al.* (2004)
24. Lü *et al.* (2010)
25. Hamann *et al.* (1999)
26. Kessler *et al.* (2005)
27. Kartawinata *et al.* (2003)
28. Paijmans (1970)
29. Proctor *et al.* (1983)
30. Lamotte *et al.* (1998)

Oceanía

31. Beadle *et al.* (1981)
32. Wright *et al.* (1997)

*Incluye hemiepipítos y estranguladores

**Incluye estranguladores y especies arborescentes

***Cuatro parcelas de 0.25 ha

Anexo 3. Relación entre la precipitación y la latitud con la riqueza de especies. Se analizó la relación de la riqueza de especies con la precipitación y la latitud con un modelo lineal múltiple generalizado con el paquete “lme4” de R 3.5.1 (R core Team, 2018) usando datos de diferentes estudios de 1 ha en el mundo (Anexo 2). En todos los modelos se incluyó el efecto aleatorio de las formas de crecimiento y los diámetros mínimos utilizados para el censo de las plantas en los diferentes estudios. Se usó como función de enlace una binomial negativa. Adicionalmente, se estimó el porcentaje de la varianza explicada y el valor de p del modelo (pseudo- $R^2 = 0.35$, $p = 0.0001$, $n = 40$). Después de seleccionar el mejor modelo utilizando el criterio de Akaike, el más parsimonioso fue aquel que incluye el efecto independiente de cada variable y el de su interacción.

A. Selección del modelo de acuerdo con el criterio de Akaike

Modelo	AICc
glm(Riqueza ~ Latitud * Precipitación)	436.3
glm(Riqueza ~ Latitud + Precipitación)	438.6
glm(Riqueza ~ Latitud)	440.3
glm(Riqueza ~ Precipitación)	451.5
glm(Riqueza ~ 0)	455.9

B. Coeficientes del modelo más parsimonioso de acuerdo con el valor de AICc.

Coeficiente	Estimado	Error estándar	Valor Z	Valor p
Intercepto	5.318	0.164	32.41	2.00×10^{-16}
Latitud	-0.290	0.070	-4.28	2.12×10^{-05}
Precipitación	0.085	0.047	1.82	0.0831
Latitud : Precipitación	-0.150	0.065	-2.24	0.024

Anexo 4. Distribución de la densidad entre categorías diamétricas para todos los individuos censados en la hectárea (A), para los individuos con DAP < 10 cm (B), para estos mismos, pero excluyendo a *Astrocaryum mexicanum* (C) y para lianas con diámetro < 10 cm (D).

