



DOI: <https://doi.org/10.29298/rmcf.v9i47.160>

Artículo

Variables ambientales que afectan la densidad de diez especies forestales en la Sierra Norte de Oaxaca

Patricia Bautista-Santiago¹, Pablo Antúnez^{2*}, Wenceslao Santiago-García², César Valenzuela-Encinas²

¹Maestría en Ciencias en Conservación de los Recursos Forestales, Universidad de la Sierra de Juárez. México.

²División de estudios de Posgrado, Instituto de Estudios Ambientales, Universidad de la Sierra de Juárez. México.

*Autor por correspondencia; correo-e: pantunez4@gmail.com

Resumen:

Caracterizar las condiciones ambientales en las que se desarrollan las especies forestales es importante, porque permite conocer parte de su hábitat; información útil para tomar decisiones encaminadas a un aprovechamiento integral de los bosques, que incluya medidas preventivas que contrarresten su degradación o su extinción. El objetivo de este estudio fue identificar las variables ambientales que afectan significativamente la abundancia de 10 especies arbóreas que crecen en los bosques templados de Santiago Comaltepec, al norte de Oaxaca, México. Para ello, se utilizaron tres métodos de análisis: 1) componentes principales, 2) coeficientes de correlación no paramétrica, y 3) modelos lineales generalizados. Se evaluaron un total de 23 variables medioambientales, principalmente, registros de temperaturas mínimas y máximas; precipitaciones en el verano, en invierno y en primavera; así como atributos fisiográficos que incluyeron la pendiente, la exposición y la altitud. Todas mostraron una correlación significativa ($p<0.001$) con al menos tres especies, varias con coeficientes de correlación superior a 0.90. Se identificaron tres taxa que son más sensibles a las variables de temperatura, en particular, a la temperatura mínima, la superior a 5 °C, y al índice de aridez; otras tres que parecen tener mayor sensibilidad a la cantidad de lluvia registrada en la primavera, en el verano, en el invierno y en las precipitaciones de abril a septiembre.

Palabras clave: Abundancia, análisis multivariado, bosque templado, correlación no paramétrica, modelos lineales generalizados, nicho climático.

Fecha de recepción/Reception date: 13 de diciembre de 2017

Fecha de aceptación/Acceptance date: 26 de abril de 2018

Introducción

La caracterización del hábitat de las especies forestales es importante para entender su distribución geográfica, abundancia o presencia en una localidad. Esta información es útil para tomar decisiones apropiadas al implementar programas de conservación, de manejo integral o medidas preventivas que contrarresten la degradación del hábitat, o la extinción de las plantas (Anderson *et al.*, 2003). Entre las variables más usadas están las de tipo climático, fisiográfico y edafológico (Guisan y Zimmermann, 2000; Arundel, 2004; González-Espinosa *et al.*, 2004); principalmente, temperatura, precipitación, altitud, pendiente y orientación geográfica (Pliscoff y Fuentes-Castillo, 2011; Antúnez *et al.*, 2017b). Para estudiar la relación de estos factores con la distribución y abundancia de los vegetales se usan distintos métodos, entre ellos las herramientas matemáticas de carácter correlativo; por ejemplo, los análisis de correlación (Bravo *et al.*, 2008; Bravo-Iglesias, 2010), que se emplean en el área forestal para identificar parámetros poblacionales relevantes, o factores ambientales importantes para la distribución y abundancia (Bravo-Iglesias, 2010; Martínez-Antúnez *et al.*, 2013).

Los análisis multivariados, en sus distintas modalidades se aplican, a menudo, para reducir el número de variables (Buira, 2017; Guisan *et al.*, 1999); los modelos de regresión múltiple se utilizan para detectar factores con más incidencia sobre la abundancia de las plantas (Martínez-Antúnez *et al.*, 2015); y los modelos lineales generalizados (Guisan *et al.*, 1999) han generado resultados satisfactorios en estudios similares, al identificar de un conjunto de variables, aquéllas que afectan significativamente una variable de interés (Arredondo-Figueroa *et al.*, 1984; Guisan *et al.*, 1999), que a su vez permite distinguir covariables de alto impacto que

podrían condicionar las localidades donde se distribuyen las especies forestales de interés (Araújo y Guisan, 2006; Antúnez *et al.*, 2017a).

Por otro lado, 95 % de las actividades silvícolas se concentran en los bosques templados, principalmente, en bosques de pino, pino-encino o encino-pino (Masera *et al.*, 1997). Al respecto, la Sierra Norte de Oaxaca es una de las regiones del sureste mexicano con actividad forestal creciente en las últimas décadas, en correspondencia a un mercado regional cada vez más grande (Castellanos-Bolaños *et al.*, 2008). Y destacan por su interés comercial *Pinus patula* Schiede ex Schltdl. et Cham. y *Pinus pseudostrobus* Lindl. (conocido actualmente como *Pinus oaxacana* Mirov. por los manejadores) (Antúnez *et al.*, 2017a). A pesar de la alta presencia de especies latifoliadas, principalmente del género *Quercus*; aunque, sin un mercado estable y seguro (Alfonso-Corrado *et al.*, 2014).

El objetivo de este estudio fue identificar las variables ambientales que afectan significativamente la densidad de las 10 especies forestales nativas más abundantes en Santiago Comaltepec, localidad de la Sierra Norte de Oaxaca. Para ello, se usaron tres métodos de análisis: coeficiente de correlación no paramétrica, análisis de componentes principales y modelos lineales generalizados.

Materiales y Métodos

La investigación se hizo en los bosques de Santiago Comaltepec, en la Sierra Norte de Oaxaca, al suroeste de México, ubicado entre las coordenadas geográficas: 17°34'32" latitud norte y 96°29'45" longitud oeste, con una superficie aproximada de 26.5 km² (Figura 1). La altura sobre el nivel del mar varía de 1 924 a 3 000 m. Los tipos de clima que predominan en el área son templado húmedo, cálido húmedo y semicálido húmedo, con lluvias en verano y una temperatura media anual de 9.5 °C y 16.2 °C. Los tipos de suelos más comunes son: Acrisol, Luvisol y Cambisol (Conabio, 1999; INEGI, 2012).

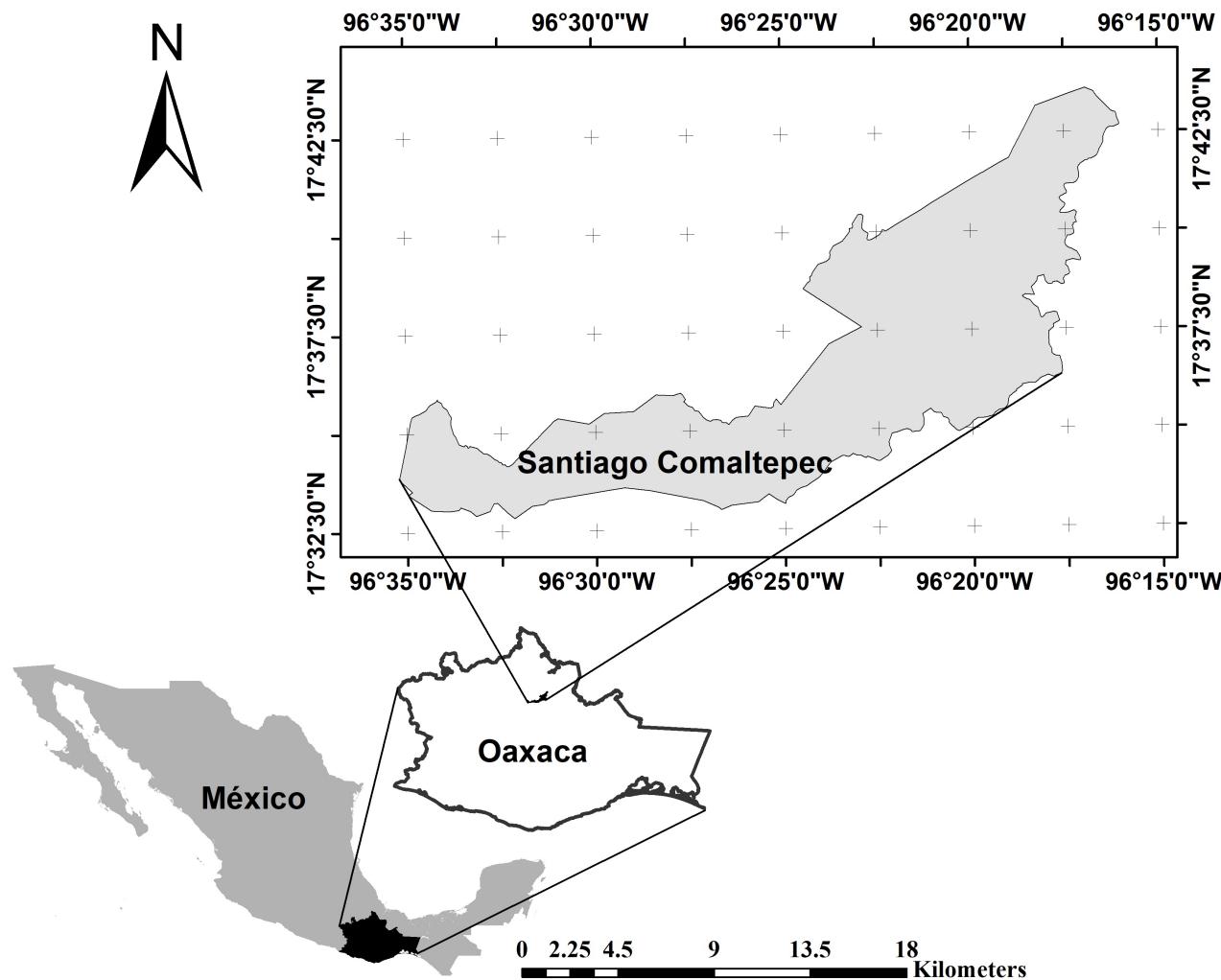


Figura 1. Ubicación del área de estudio.

Se seleccionaron las 10 especies arbóreas más abundantes y representativas de Santiago Comaltepec y localidades colindantes (San Pedro Yólox, San Juan Bautista Valle Nacional, Ayotzinpec, Ixtlán de Juárez, San Pablo Macuitianguis y San Juan Quiotepec): *Alnus acuminata* Kunth, *Alnus firmifolia* Fern, *Pinus ayacahuite* C.Ehrenb. ex Schltdl., *Pinus hartwegii* Lindl., *Pinus teocote* Schiede ex Schltdl. et Cham., *Quercus crassifolia* Bonpl., *Quercus laurina* Bonpl., *Quercus rugosa* Née,

Arbutus xalapensis var. *pubescens* Benth. y *Prunus serotina* Ehrh. subsp. *capuli* (Cav. ex Spreng.) Mc Vaugh.

Los datos provienen de 433 parcelas circulares de 1 000 m² cada una, distribuidas sistemáticamente según las condiciones como el tipo de vegetación, relieve y calidad de estación, se siguió el mismo diseño de muestreo que los dueños y manejadores forestales usan para cuantificar la existencia volumétrica de la madera extraíble. En cada parcela se identificaron las especies arbóreas existentes, se contabilizaron los individuos con diámetro normal igual o mayor a 7.5 cm (a 1.3 m sobre la superficie del suelo), al considerarse el diámetro como un indicador de crecimiento y supervivencia (Sáenz *et al.*, 2010).

La densidad (número de individuos por parcela) se utilizó como indicador de abundancia (Martínez-Antúnez *et al.*, 2013; Antúnez *et al.*, 2017a). En total se incluyeron 23 variables ambientales, cuyos acrónimos y estadística descriptiva se muestran en el Cuadro 1. Los registros de clima se obtuvieron con un modelador del servidor del Servicio Forestal de Agricultura de los Estados Unidos de América, que estima valores puntuales para cada unidad de muestreo, a partir de un historial climático de poco más de 6 000 estaciones climatológicas de México, sur de Estados Unidos de América, Guatemala, Belice y Cuba, de 1961 a 1990 (Crookston *et al.*, 2008; Sáenz-Romero *et al.*, 2010). La pendiente y exposición se midieron en campo con un clinómetro marca *Suunto*® y la altitud se registró usando un receptor de Sistema de Posicionamiento Global (GPS), marca *Garmin*®.



Cuadro 1. Acrónimos y estadística descriptiva de las variables ambientales usadas para caracterizar la abundancia de 10 especies forestales.

| Variables | Promedio | Desviación típica | Mínimo | Máximo |
|-----------|----------|-------------------|--------|--------|
| TMA | 11.57 | 1.42 | 9.5 | 16.2 |
| PMA | 2 092.81 | 463.69 | 1 307 | 3 063 |
| GSP | 1 548.52 | 319.70 | 1 014 | 2 220 |
| MTCM | 9.72 | 1.34 | 7.6 | 13.8 |
| MMIN | 4.65 | 1.03 | 2.9 | 7.6 |
| MTWM | 13.88 | 1.48 | 12 | 18.9 |
| MMAX | 19.80 | 1.74 | 17.4 | 25.7 |
| FFP | 274.18 | 45.14 | 194 | 364 |
| SDAY | 41.99 | 22.32 | 1 | 81 |
| FDAY | 326.09 | 18.39 | 296 | 364 |
| DD5 | 2 408.56 | 497.14 | 1 699 | 4 056 |
| GSDD5 | 2 022.47 | 663.85 | 1 098 | 4 047 |
| D100 | 21.42 | 4.89 | 11 | 32 |
| MMINDD0 | 38.06 | 25.31 | 0 | 101 |
| SMRPB | 2.31 | 0.10 | 2.06 | 2.5 |
| SMRSPRPB | 5.55 | 0.14 | 5 | 5.89 |
| SPRP | 124.37 | 24.67 | 83 | 174 |
| SMRP | 693.61 | 152.89 | 444 | 1019 |
| WINP | 285.28 | 75.13 | 151 | 441 |
| IA | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 |

| | | | | |
|------|----------|--------|-------|-------|
| PEN | 38.84 | 22.15 | 10 | 95 |
| EXP | 5.79 | 2.58 | 1 | 9 |
| ASNM | 2 596.25 | 257.15 | 1 924 | 3 002 |

TMA = Temperatura media anual (°C); PMA = Precipitación media anual (mm); GSP = Precipitación de abril a septiembre (mm); MTCM = Temperatura media del mes más frío (enero) (°C); MMIN = Temperatura media mínima del mes más frío (°C); MTWM = Temperatura media del mes más cálido (junio); MMAX = Temperatura media máxima del mes más cálido (°C); FFP = Promedio de duración libre de heladas (día); SDAY = Día del año en que ocurre la última helada de primavera (día); FDAY= Día del año de la última helada de otoño (día); DD5 = Sumatoria anual de los grados-días > 5 °C (grados-días); GSDD5 = Grados-días > 5 grados que se acumulan dentro del período libre de heladas (grados-días); D100 = Grados días > 5 °C a partir de las primeras semanas de abril, cuando inicia el periodo vegetativo, pasados los primeros 100 días a partir del primero de enero, día 100 del día calendárico (grados-días); MMINDD0 = Grados-días< 0 °C, basado en la temperatura mínima media mensual (grados-días); SMRPB = Balance de precipitación de verano (julio+agosto+septiembre/abril+mayo+junio) (mm); SMRSPRPB = Balance de precipitación de verano/primavera (julio+ agosto/abril+mayo) (mm); SPRP = Precipitación en primavera (mm); SMRP = Precipitación en verano (mm); WINP = Precipitación en invierno (mm); IA = Índice de aridez; PEN = Pendiente media de cada parcela (%); EXP = Exposición (1=Zenital, 2=Norte, 3=Noreste, 4=Este, 5 = Sureste, 6=Sur, 7=Suroeste, 8=Oeste y 9=Noroeste) y ASNM = Altura sobre el nivel del mar (m).

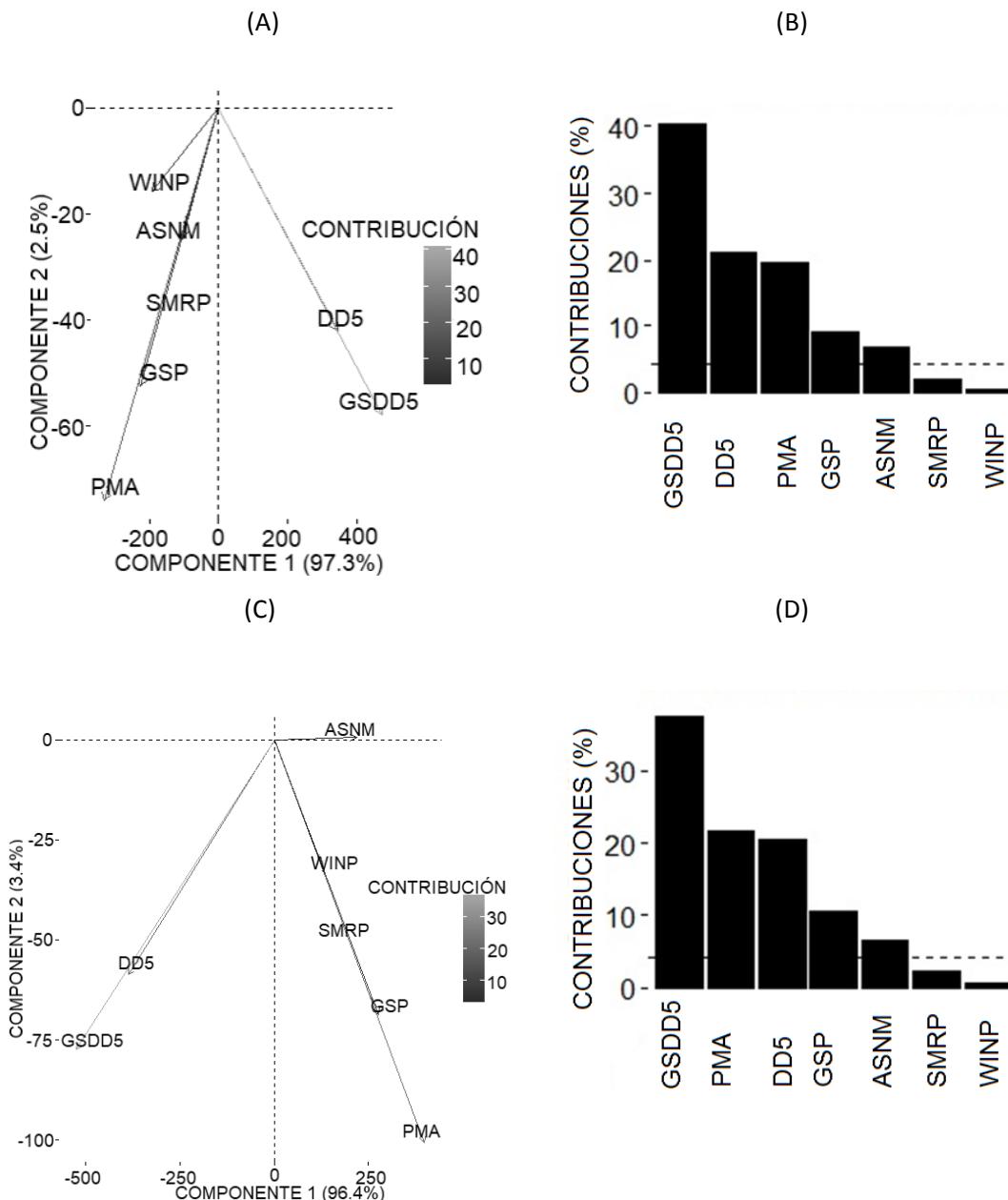


Análisis de datos

Para identificar las variables que afectan significativamente la abundancia de cada una de las especies estudiadas, se usaron los siguientes análisis: 1) coeficiente de correlación no paramétrico mediante la técnica de *Bootstrap* (James y McCulloch, 1990; Sideridis y Simos, 2010), al detectarse que los datos no siguen una distribución normal; 2) análisis de componentes principales (ACP), para reducir el número de variables se procuró considerar la autocorrelación espacial de los datos; y 3) modelos lineales generalizados (GLM) (Nelder y Wedderburn, 1972), para identificar una relación causal. Con este último se valoró la contribución individual de cada variable, según su parámetro y nivel de significancia ($p < 0.05$), así como los valores del criterio de información de Akaike (AIC); la varianza global (DE) y el valor del estadístico de Hosmer y Lemeshow (Hosmer y Lemeshow, 2000). Todos los análisis se hicieron en el programa R (R Core Team, 2017).

Resultados y Discusión

El análisis de componentes principales reveló que las variables que explican el mayor porcentaje de variabilidad de la abundancia de *Alnus acuminata*, *A. firmifolia*, *Pinus ayacahuite*, *P. teocote*, *Quercus crassifolia*, *Q. rugosa* y *Arbutus xalapensis* fueron las temperaturas mayores a 5 °C (GSDD5 y DD5), la precipitación media anual (PMA), altura sobre el nivel del mar (ASNM) y precipitación de abril a septiembre con 96.5 % del porcentaje de variabilidad. Dicho periodo de precipitación es importante para las plantas porque coincide con el incremento de la actividad vegetativa (Sáenz-Romero et al., 2010; Martínez-Antúnez et al., 2013; Antúnez et al., 2017b); el resto de las variables solo explicaron 3.4 % de la variabilidad de los datos (Figura 2A y 2B). Para la abundancia de *P. hartwegii*, *Q. laurina* y *Prunus serotina* las más relevantes fueron GSDD5, PMA, DD5, GSP y ASNM (97.73 %), el resto solo explicó 2.13 % de la variabilidad (Figura 2C y 2D).



Las siete variables más importantes para *Pinus ayacahuite* (B) y las siete más importantes para *Pinus hartwegii*, *Pinus serotina* y *Quercus laurina* (D).

GSDD5 = Grados-días > 5 grados que se acumulan dentro del período libre de heladas, DD5 = Sumatoria anual de los grados-días > 5 °C, PMA = Precipitación media anual (mm), GSP = Precipitación de abril a septiembre, ASNM = Altura sobre el nivel del mar, SMRP = Precipitación en verano; WINP = Precipitación en invierno.

Figura 2. Variables con mayor contribución para explicar la variabilidad de *Pinus ayacahuite* C. Ehrenb. ex Schltld. (A) y de *P. hartwegii* Lindl. (C), según los análisis de componentes principales.

Cada especie es afectada por variables diferentes (cuadros 2 y 3); por ejemplo, la precipitación media anual y la precipitación de abril a septiembre tuvieron coeficientes elevados con la abundancia de *Q. laurina* (0.99-0.99), *P. ayacahuite* (0.85-0.86) y *P. hartwegii* (0.99-0.99), pero no con *A. acuminata* y *A. xalapensis*, cuyas correlaciones fueron bajas y nulas (0.09-0.10) (0.001) (Cuadro 2). De igual forma, la abundancia de *Q. laurina*, *P. ayacahuite* y *P. hartwegii* se correlacionaron significativamente (0.85 a 0.99) con las precipitaciones durante la primavera, en el verano o en invierno (SPRP, SMRP y WIND), lo que coincide con hallazgos de autores como Jabro *et al.* (2009), Wittmer *et al.* (2010) y Meng *et al.* (2011), quienes subrayan la importancia de la intensidad y la magnitud de la lluvia sobre la distribución de las plantas, además del periodo de precipitación.

Asimismo, la pendiente y la exposición registraron valores altos de asociación con algunas especies, como *Arbutus xalapensis* (0.97), *Alnus firmifolia* (0.85 a 0.81), *P. ayacahuite* (0.96-0.99) y *P. teocote* (0.92); en cambio, se observaron valores bajos con *A. acuminata* (0.12), *P. serotina* (0.18) y *P. hartwegii* (0.01-0.46). En relación con las variables que presentaron coeficientes altos y significativos, varios de estos no presentaron contribuciones significativas en los modelos generalizados, esto sugiere que hay una relación causal pobre (Cuadro 3); por lo que, la incidencia de la mayoría de las variables podría ser de manera indirecta, potenciando o inhibiendo el efecto de aquellas que tienen un efecto directo (Antúnez *et al.*, 2017b).

Las variables con bajas asociaciones indican escasa relación lineal. Por ejemplo, para las fisiográficas se estimaron coeficientes pequeños y no significativos para la mayoría de las especies, lo cual es consistente con Martínez-Antúnez *et al.* (2013) quienes citan coeficientes de asociación muy bajos (<0.70) entre las variables fisiográficas exposición y pendiente con la abundancia de los taxones. En ese estudio, solamente, 35 taxa evidenciaron coeficientes significativos ($p<0.05$) de un total de 72. No obstante, en otras investigaciones, las variables fisiográficas; por ejemplo, la altitud o la pendiente del terreno juegan un papel importante en la distribución de taxones de pinos y encinos, tal es el caso de *Q. glaucescens* Bonpl., *Q. elliptica* Née, *Q. corrugata* Hook., *Q. ocoteifolia* Liebm., y *Q. macdougallii*

Martínez en la Chinantla (Poulos y Camp, 2005; Meave *et al.*, 2006); o la exposición para *Quercus potosina* Trel. y *Juniperus deppeana* Steud. en la Sierra Fría de Aguascalientes, donde la exposición norte fue la apropiada para las dos últimas especies (Díaz *et al.*, 2012).

Cuadro 2. Coeficientes de correlación entre la abundancia de las diez especies estudiadas y cada una de las variables ambientales.

| Variables | Especies | | | | | | | | | |
|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| | Arb. xal. | Aln. acu. | Que. rug. | Que. cras | Pru. ser. | Aln. fir. | Pin. aya. | Pin. har. | Pin. teo. | Que. lau. |
| TMA | 0.96 | 0.83 | 0.81 | 0.71 | 0.68 | 0.54 | 0.21 | <0.05 | 0.46 | <0.05 |
| PMA | <0.05 | 0.09 | 0.28 | 0.23 | 0.34 | 0.29 | 0.86 | 0.99 | 0.59 | 0.99 |
| GSP | <0.05 | 0.10 | 0.28 | 0.23 | 0.34 | 0.29 | 0.85 | 0.99 | 0.58 | 0.99 |
| MTCM | 0.97 | 0.85 | 0.80 | 0.71 | 0.67 | 0.56 | 0.23 | <0.05 | 0.45 | <0.05 |
| MMIN | 0.97 | 0.84 | 0.80 | 0.72 | 0.69 | 0.58 | 0.21 | <0.05 | 0.48 | <0.05 |
| MTWM | 0.94 | 0.84 | 0.83 | 0.69 | 0.70 | 0.50 | 0.23 | <0.05 | 0.45 | <0.05 |
| MMAX | 0.96 | 0.84 | 0.82 | 0.70 | 0.70 | 0.52 | 0.21 | <0.05 | 0.46 | <0.05 |
| SDAY | <0.05 | 0.10 | 0.20 | 0.21 | 0.28 | 0.51 | 0.85 | 0.99 | 0.63 | 0.99 |
| FDAY | 0.99 | 0.89 | 0.85 | 0.77 | 0.69 | 0.56 | 0.19 | <0.05 | 0.42 | <0.05 |
| FFP | 0.99 | 0.90 | 0.81 | 0.74 | 0.70 | 0.51 | 0.17 | <0.05 | 0.44 | <0.05 |
| DD5 | 0.96 | 0.84 | 0.81 | 0.69 | 0.69 | 0.54 | 0.22 | <0.05 | 0.47 | <0.05 |
| GSDD5 | 0.96 | 0.86 | 0.82 | 0.72 | 0.71 | 0.52 | 0.21 | <0.05 | 0.45 | <0.05 |
| D100 | <0.05 | 0.14 | 0.28 | 0.20 | 0.33 | 0.42 | 0.81 | 0.99 | 0.59 | 0.99 |
| MMINDD0 | <0.05 | 0.13 | 0.35 | 0.20 | 0.36 | 0.26 | 0.80 | 0.99 | 0.64 | 0.99 |
| SMRPB | <0.05 | 0.06 | 0.20 | 0.22 | 0.33 | 0.38 | 0.85 | 0.99 | 0.66 | 0.99 |
| SMRSPRB | <0.05 | 0.42 | 0.26 | 0.51 | 0.58 | 0.12 | 0.52 | 0.99 | 0.52 | 0.88 |
| SPRP | <0.05 | 0.07 | 0.27 | 0.21 | 0.34 | 0.30 | 0.86 | 0.99 | 0.57 | 0.99 |
| SMRP | <0.05 | 0.10 | 0.28 | 0.23 | 0.33 | 0.28 | 0.85 | 0.99 | 0.58 | 0.99 |
| WINP | <0.05 | 0.08 | 0.27 | 0.20 | 0.33 | 0.32 | 0.86 | 0.99 | 0.62 | 0.99 |
| IA | 0.99 | 0.91 | 0.27 | 0.72 | 0.68 | 0.62 | 0.15 | <0.05 | 0.46 | 0.99 |
| PEN | 0.97 | 0.12 | 0.44 | 0.47 | 0.18 | 0.85 | 0.96 | <0.05 | 0.92 | 0.57 |
| EXP | 0.37 | 0.24 | 0.60 | 0.33 | 0.62 | 0.81 | 0.99 | 0.46 | 0.63 | 0.68 |
| ASNM | <0.05 | 0.16 | 0.17 | 0.29 | 0.28 | 0.36 | 0.83 | 0.99 | 0.50 | 0.99 |

Arb. xal.= *Arbutus xalapensis*; Aln. acu. = *Alnus acuminata*; Que. rug.= *Quercus rugosa*; Que. cras. = *Quercus crassifolia*; Pru. ser. = *Prunus serotina*; Aln. fir. = *Alnus firmifolia*; Pin. aya. = *Pinus ayacahuite*; Pin. har. = *Pinus hartwegii*; Pin. teo. = *Pinus teocote*; Que. lau. = *Quercus laurina*; TMA = Temperatura media anual; PMA = Precipitación media anual; GSP = Precipitación de abril a septiembre; MTCM = Temperatura media del mes más frío; MMIN = Temperatura media mínima del mes más frío; MTWM = Temperatura media del mes más cálido; MMAX = Temperatura media máxima del mes más cálido; FFP = Promedio de duración libre de heladas; SDAY = Día del año en el cual ocurre la última helada; FDAY = Día del año de la última helada; DD5 = Sumatoria anual de los grados-días $> 5^{\circ}\text{C}$; GSDD5 = Grados-días $> 5^{\circ}$ que se acumulan dentro del período libre de heladas; D100 = Grados días $> 5^{\circ}\text{C}$ a partir de las primeras semanas de abril, cuando inicia el periodo vegetativo, MMINDD0 = Grados-días $< 0^{\circ}\text{C}$, basado en la temperatura mínima media mensual; SMRPB = Balance precipitación de verano; SMRSPRPB = Balance de precipitación de verano/primavera; SPRP = Precipitación en primavera; SMRP = Precipitación en verano; WINP = Precipitación en invierno; IA = Índice de aridez; PEN = Pendiente media del sitio; EXP = Exposición promedio del sitio con respecto a los puntos cardinales (1=Zenital, 2=Norte, 3=Noreste, 4=Este, 5=Suroeste, 6=Sur, 7=Suroeste, 8=Oeste y 9=Noroeste); ASNM = Altura sobre el nivel del mar.

Los coeficientes de correlación remarcados en gris, no resultaron significativos ($P<0.05$).

Los modelos generalizados indicaron que al menos una variable tiene un efecto significativo sobre la abundancia de siete especies ($p< 0.05$), que implica una posible relación causal entre estas variables y la abundancia de los taxa (Cuadro 3); así, la temperatura media anual, la precipitación media anual y la pendiente del terreno fueron las más importantes para *Alnus acuminata* (Cuadro 3). La pendiente fue la única variable con un efecto significativo en las siete especies (Cuadro 3). La poca cantidad de variables con escasa relación lineal con la abundancia de especies forestales de la zona de estudio, también la señaló Antúnez et al. (2017a), quien la atribuyó a la topografía accidentada del área de estudio que causa microdismas, incluso, en doscientos o trescientos metros de distancia (Antúnez et al. 2017a).

Cuadro 3. Variables que afectan significativamente la abundancia de las especies estudiadas según los modelos aditivos generalizados ($p<0.05$).

| Espece | VAR | PAR | EE | Z | P-value | DE | AIC | H-L (P-value) |
|---------------------------|------------|----------|----------|-------|---------|------|-------|------------------|
| <i>Alnus acuminata</i> | TMA | -32.04 | 12.03 | -2.66 | 0.007** | | | |
| | PMA | -1.49 | 0.72 | -2.06 | 0.039* | 2.06 | 143.5 | 0.452 |
| | PEN | -0.04 | 0.02 | -2.38 | 0.0170* | | | |
| <i>Pinus ayacahuite</i> | INTERCEPTO | 1431.00 | 532.40 | 2.688 | 0.007** | | | |
| | MMAX | -17.92 | 8.61 | -2.08 | 0.037* | | | |
| | SMRPB | -182.10 | 80.29 | -2.26 | 0.023* | 1.41 | 162.8 | 0.830 |
| | ASNM | -0.23 | 0.08 | -2.93 | 0.003** | | | |
| | PEN | 0.02 | 0.01 | 2.52 | 0.011* | | | |
| <i>Quercus laurina</i> | MMINDD0 | -0.39 | 0.19 | -2.03 | 0.041* | | | |
| | IA | 56690.00 | 25810.00 | 2.19 | 0.028* | 1.25 | 464.3 | 0.049 |
| | PEN | 0.01 | 0.01 | 2.20 | 0.027* | | | |
| <i>Pinus hartwegii</i> | MTCM | -25.93 | 9.67 | -2.68 | 0.007** | | | |
| | FFP | 0.44 | 0.15 | 2.95 | 0.003** | | | |
| | SMRPB | -125.30 | 62.83 | -1.99 | 0.046* | 1.79 | 178.5 | 0.985 |
| | PEN | 0.04 | 0.01 | 2.97 | 0.002** | | | |
| | ASNM | -0.11 | 0.05 | -2.35 | 0.018* | | | |
| <i>Quercus rugosa</i> | MMIN | 12.03 | 5.70 | 2.10 | 0.035* | | | |
| | MMINDD0 | 0.56 | 0.25 | 2.22 | 0.025* | 1.53 | 345.6 | 0.080 |
| | PEN | 0.02 | 0.01 | 2.35 | 0.018* | | | |
| <i>Pinus teocote</i> | TMA | -21.87 | 9.51 | -2.29 | 0.022* | | | |
| | FFP | -0.23 | 0.11 | -2.13 | 0.033* | 2.03 | 157.9 | 0.767 |
| | PEN | 0.04 | 0.01 | 2.79 | 0.005** | | | |
| | ASNM | 0.15 | 0.06 | 2.41 | 0.015* | | | |
| | | | | | | | | |
| <i>Arbutus xalapensis</i> | PEN | 0.02 | 0.01 | 2.45 | 0.013* | 1.66 | 363 | 0.005* |

VAR = Variables; PAR = Parámetros estimados; TMA = Temperatura media anual; PMA = Precipitación media anual; MTCM = Temperatura media del mes más frío; MMIN = Temperatura media mínima del mes más frío; MMAX = Temperatura media máxima del mes más cálido; FFP = Promedio de duración libre de heladas; DD5 = Sumatoria anual de los grados-días $> 5^{\circ}\text{C}$; MMINDD0 = Grados-días $< 0^{\circ}\text{C}$, basado en la temperatura mínima media mensual; SMRPB = Balance precipitación de verano; IA = Índice de aridez; PEN = Pendiente; ASNM = Altura sobre el nivel del mar; DE = Varianza global; AIC = Criterio de información de Akaike; * y ** = Valores significativos a un nivel de significancia de 0.05 y 0.001, respectivamente; EE = Error estándar; H-L = Prueba de *Hosmer-Lemeshow*.

Los resultados de los componentes principales evidenciaron que las variables más importantes para la abundancia de la mayoría de las especies es la temperatura superior a 5°C , aunque no hay la certeza si la relación es causal o solo existe correlación. Varios resultados de este análisis coincidieron con los dados por el análisis de correlación, en particular, referente a la temperatura mayor a cinco grados, con coeficientes significativos con la abundancia de *A. xalapensis*, *A. acuminata* y *Q. rugosa* con valores entre 0.81 a 0.96 (Cuadro 2).

La cantidad e intensidad de lluvia es uno de los factores claves en la distribución y abundancia de la vegetación forestal; por ejemplo, Álvarez-Moctezuma et al. (1999) citan que las variables de precipitación y la altitud son las más importantes para la distribución de *Quercus peduncularisk* Née, *Q. polymorpha* Schltdl. et Cham. , *Q. rugosa*, *Q. sebifera* Trel. y *Q. segoviensis* Liebm. en la Meseta Central de Chiapas, México. En el presente estudio, la precipitación media anual y la media acumulada de abril a septiembre se correlacionaron significativamente con *P. ayacahuite* (0.86-0.85), *P. hartwegii* (0.99-0.99) y *Q. laurina* (0.99-0.99) (Cuadro 2), lo que sugiere que esos taxa serían los más afectados ante una modificación de dichas variables (Sáenz-Romero et al., 2010; Antúnez et al., 2017a).

En relación con la precipitación, los resultados sugieren que la lluvia de abril a septiembre incide más que la precipitación media anual en la abundancia de *P. ayacahuite*, *P. hartwegii* y *Q. laurina* con coeficientes superiores a 0.85 (Cuadro 1). La importancia de la precipitación en las diferentes estaciones (primavera, verano, invierno o de abril a septiembre) sobre la abundancia de algunas coníferas ha sido observada, incluso con un efecto mayor que la media anual o las variables de temperatura (Martínez-Antúnez *et al.*, 2013; Antúnez *et al.*, 2017a). En cambio, la abundancia de *Abies durangensis* Martínez, *Quercus resinosa* Liebm., *Q. acutifolia* Née, *Q. urbanii* Trel. y *P. leiophylla* Schiede ex Schltl. et Cham. guarda alta asociación tanto con la precipitación de abril a septiembre, como con la precipitación media anual (Martínez-Antúnez *et al.*, 2013). Otras especies como *Quercus peduncularis*, *Q. polymorpha*, *Q. rugosa*, *Q. sebifera* y *Q. segoviensis* parecen responder a las variaciones de la precipitación, aunque modificadas por la altitud (Álvarez-Moctezuma *et al.*, 1999).

Con respecto al fenómeno de heladas (SDAY, FDAY y FFP), se observaron altas correlaciones con la abundancia de *Q. laurina*, *P. ayacahuite* y *P. hartwegii*, al presentar coeficientes de correlación de 0.85 a 0.99. En ese sentido, Martínez-Antúnez *et al.*, (2013) documentan valores similares con coeficientes de covarianza superiores a 0.90 para *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco y *Pinus arizonica* Engelm. en el noroeste de México.

En general, los resultados obtenidos con los tres métodos de análisis representan un aporte importante para la caracterización del hábitat de las especies más abundantes del área de estudio, al identificar las variables ambientales que se asocian o parecen guardar una relación causal con la abundancia de cada uno de los taxa en condiciones de multicolinealidad; no obstante, al no coincidir los resultados de los tres métodos usados, en varios casos, en el futuro se probarán otros métodos de análisis con el fin de observar, si las mismas variables muestran evidencias sólidas de efecto significativo sobre las especies estudiadas, considerando la multicolinealidad o la autocorrelación espacial (Antúnez *et al.*, 2017a), a partir de los resultados del presente estudio. Entre las herramientas que

podrían probarse son los modelos de regresión o aditivos en sus distintas modalidades (Hastie y Tibshirani, 1986; Nelder y Wedderburn, 1972; Wood, 2006) complementadas con mapeo; para así identificar con más certeza aquellas variables que tienen un impacto mayor en la abundancia de cada uno de los taxones considerados.

Conclusiones

Los resultados sugieren que en el área de estudio se localizan tres grupos de especies; por un lado, las que son más sensibles a las variables de temperatura, principalmente la temperatura mínima, la temperatura mayor a 5 °C, el número de días sin registro de heladas, y el índice de aridez. En ese conjunto se identifican tres latifoliadas: *Arbutus xalapensis*, *Alnus acuminata* y *Quercus rugosa*; en el segundo grupo, están las especies que parecen tener alta sensibilidad a la cantidad de lluvia en las diferentes estaciones del año, en particular, la precipitación media durante la primavera, en verano, en invierno; la precipitación media de abril a septiembre, así como variables derivadas de dividir algunos de estos registros entre otros. En este grupo están *Pinus ayacahuite*, *Pinus hartwegii* y *Quercus laurina*. Los otros taxa tienen evidencias débiles de que las variables estudiadas tienen un impacto fuerte y significativo, con excepción de la pendiente predominante del sitio, que tiene un efecto fuerte sobre *Pinus teocote* y *Alnus firmifolia*. En general, los resultados constituyen un paso inicial en la caracterización del nicho bioclimático de las especies arbóreas más abundantes de la Sierra Norte de Oaxaca, México.

Agradecimientos

Este estudio forma parte de un proyecto financiado por el Programa para el Desarrollo Profesional Docente para el tipo Superior (PRODEP).

Conflicto de interés

Los autores declaran no tener ningún conflicto de interés.

Contribución por autor

Patricia Batista-Santiago: revisión bibliográfica, recolección y validación de datos de campo, análisis de datos, borrador del artículo; Pablo Antúnez: conducción y supervisión del proyecto, planteamiento de la metodología, recolección y validación de datos de campo, análisis estadístico de los datos, revisión del manuscrito; Wenceslao Santiago-García: colaborador del proyecto, evaluación del estudio y revisión del manuscrito; César Valenzuela-Encinas: colaborador del proyecto, validación del estudio y revisión del manuscrito.

Referencias

Alfonso-Corrado, C., R. Clark-Tapia, A. Monsalvo-Reyes, C. Rosas-Osorio, G. González-Adame, F. Naranjo-Luna, C. S. Venegas-Barrera and J. E. Campos. 2014. Ecological-genetic studies and conservation of endemic *Quercus sideroxyla* (Trel.) in Central Mexico. Natural Resources 5: 442-453.

Álvarez-Moctezuma, J. G., S. Ochoa-Gaona, B. H. J. de Jong y M. L. Soto-Pinto. 1999. Hábitat y distribución de cinco especies de *Quercus* (Fagaceae) en la Meseta Central de Chiapas, México. Revista de Biología Tropical 47: 351-358.

Anderson, R. P., D. Lew and A. T. Peterson. 2003. Evaluating predictive models of species distributions: criteria for selecting optimal models. Ecological Modelling 162: 211-232.

Antúnez, P., J. C. Hernández-Díaz, C. Wehenkel and R. Clark-Tapia. 2017a. Generalized models: an application to identify environmental variables that significantly affect the abundance of three tree species. *Forests* 8: 1-14.

Antúnez, P., C. Wehenkel, C. A. López-Sánchez and J. C. Hernández-Díaz. 2017b. The role of climatic variables for estimating probability of abundance of tree species. *Polish Journal of Ecology* 65: 324-338.

Araújo, M. B. and A. Guisan. 2006. Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography* 33: 1677-1688.

Arredondo-Figueroa, J. L., O. Vera-Mackintosh y A. O. Ortiz-Linas. 1984. Análisis de componentes principales y cúmulos de datos limnológicos, en el Lago de Alchichica, Puebla. *Biotica* 9: 23-39.

Arundel, C. J. 2004. Using spatial models to establish climatic limits of plant species distributions. *Ecological Modeling* 30:1-23.

Bravo I., J. A., V. Torres C., L. Rodríguez S. y W. Toirac A. 2008. Determinación de estadígrafos de posición y dispersión por la metodología Bootstrap en parcelas permanentes de muestreo. *Revista Forestal Baracoa* 27(2): 69-74.

Bravo-Iglesias, J. A. 2010. Aplicación del método Bootstrap para la estimación de parámetros poblacionales en Parcelas Permanentes de Muestreo y en la modelación Matemática en plantaciones de *pinus cubensis* Griseb. Tesis de Doctorado. Universidad de Pinar del Río. La Habana, Cuba. 129 p.

Buira, A. 2017. Aplicación de modelos de nicho ecológico para la localización de seis plantas amenazadas en el Parque Natural de Els Ports (noreste de la Península Ibérica). *Pirineos* 171. DOI: <http://dx.doi.org/10.3989/Pirineos.2016.171001>.

Castellanos-Bolaños, J. F., E. J. Treviño-Garza, O. A. Aguirre-Calderón, J. Jiménez-Pérez, M. Musalem-Santiago y P. López-Aguillón. 2008. Estructura del bosque de pino patula bajo manejo en Ixtlán de Juárez, Oaxaca, México. *Madera y Bosques* 14: 51-63.

Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio). 1999. Uso de suelo y vegetación modificado por CONABIO. Escala 1: 1 000 000. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Ciudad de México. http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadata/gis/usv731mgw.xml?_xsl=/db/metadata/xsl/fgdc_html.xsl&_indent=no (21 de abril del 2016).

Crookston, N. L., E. G. Rehfeldt, D. E. Ferguson and M. Warwell. 2008. FVS and global warming: A prospectus for future development. *In*: Havis, R. N. and N. L. Crookston (eds.). Third forest vegetation simulator Conference. Proceedings RMRS-P-54. U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. 13-15 de February. Fort Collins, CO, USA. pp. 7-16.

Díaz, V., J. Sosa-Ramírez y D. R. Pérez-Salicrup. 2012. Distribución y abundancia de las especies arbóreas y arbustivas en la Sierra Fría, Aguascalientes, México. Polibotánica 34: 99-126.

González-Espinosa, M., J. M. Rey-Benayas, N. Ramírez-Marcial, M. A. Huston and D. Golicher. 2004. Tree diversity in the northern Neotropics: regional patterns in highly diverse Chiapas, Mexico. Ecography 27: 741-756.

Guisan, A., S. B. Weiss and A. D. Weiss. 1999. GLM versus CCA spatial modeling of plant species distribution. Plant Ecology 143: 107-122.

Guisan, A. and N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. Ecological Modelling 135: 147-186.

Hastie, T. and R. Tibshirani. 1986. Generalized additive models. Statistical Science 1: 297-318.

Hosmer, D. W. and S. Lemeshow. 2000. Applied logistic regression. 2nd edition. Wiley. New York, NY, USA. 147-56 p.

Instituto nacional de Geografía y Estadística (INEGI). 2012. Información Nacional, por entidad federativa y municipios. <http://www.inegi.org.mx/>. (4 de abril del 2016).

Jabro, J. D., R. G. Evans and Y. Kim. 2009. Estimating in situ soil-water retention and field water capacity in two contrasting soil textures. *Irrigation Science* 27: 223-229.

James, F. C. and C. E. McCulloch. 1990. Multivariate Analysis in ecology and Systematics: Panaca or Pandora´s Box? *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 129-166.

Martínez-Antúnez, P., C. Wehenkel, J. C. Hernández-Díaz, M. S. González-Elizondo. J. J. Corral-Rivas and A. Pinedo-Álvarez. 2013. Effect of climate and physiography on the density of trees and shrubs species in Northwest México. *Polish Journal of Ecology* 61: 295-307.

Martínez-Antúnez, P., J. C. Hernández-Díaz, C. Wehenkel, y C. A. López-Sánchez. 2015. Estimación de la densidad de especies de coníferas a partir de variables ambientales. *Madera y Bosques* 21: 23-33.

Masera, O. R., M. J. Ordóñez and R. Dirzo. 1997. Carbon emissions from Mexican Forests: current situation and Long-term Scenarios. *Climate Change* 35: 265-295.

Meave, J. A., A. Rincón and M. A. Romero-Romero, 2006. Oak forest of the ever Hyper-humid region of la Chinantla, Northern Oaxaca range, Mexico. *In: Kappelle, M. (eds.). Ecology and conservation of Neotropical montane oak forests. Berlin, Germany.* pp. 113-126.

Meng, M., J. Ni and M. Zong. 2011. Impacts of changes in climate variability on regional vegetation in China: NDVI-based analysis from 1982 to 2000. *Ecological Research* 26: 421-428.

Nelder, J. A. and R. W. M. Wedderburn. 1972. Generalized linear models. *Journal of the Royal Statistical Society* 135: 370-384.

Pliscoff, P. y T. Fuentes-Castillo. 2011. Modelación de la distribución de especies y ecosistemas en el tiempo y en el espacio: una revisión de las nuevas herramientas y enfoques disponibles. *Revista de Geografía Norte Grande* 79: 61-79.

Poulos, H. M. and A. E. Camp. 2005. Vegetation-Environment Relations of the Chisos Mountains, Big Bend National Park. Texas USDA Forest Service Proceedings RMRS-P-36. Fort Collins, CO USA. pp. 539-544.

R Core Team. 2017. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org> (18 de marzo de 2017).

Sáenz R., J. T., F. J. Villaseñor R., H. J. Muñoz F., A. Rueda S. y R. J. A. Prieto R. 2010. Calidad de planta en viveros forestales de clima templado en Michoacán. Sagarpa INIFAP-CIRPAC-Campo Experimental Uruapan. Uruapan, Michoacán, México. Folleto Técnico Núm. 17. 48 p.

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

Sideridis, G. D. and P. Simos. 2010. What is the actual correlation between expressive and receptive measures of vocabulary? Approximating the sampling distribution of the correlation coefficient using the bootstrapping method. *The International Journal of Educational and Psychological Assessment* 5: 117-133.

Wittmer, M. H., K. Auerswald, Y. Bai, R. Schaeufele and H. Schnyder. 2010. Changes in the abundance of C3/C4 species of Inner Mongolia grassland: evidence from isotopic composition of soil and vegetation. *Global Change Biology* 16: 605-616.

Wood, S. 2006. Generalized additive models: An Introduction with R. Chapman & Hall/CRC, Boca Raton, Florida. *Journal of Statistical Software* 6: 3.