



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA CHAPINGO



DIVISIÓN DE CIENCIAS FORESTALES

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN CIENCIAS FORESTALES

ÁREAS PRIORITARIAS PARA LA CONSERVACIÓN DE SELVA ALTA PERENNIFOLIA EN MÉXICO

Que como requisito parcial
para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS EN CIENCIAS FORESTALES

Presenta:

ANTONIO FIDEL SANTOS HERNÁNDEZ

Bajo la supervisión de:

DR. ALEJANDRO ISMAEL MONTERROSO RIVAS



Chapingo, Texcoco, estado de México a febrero de 2021

HOJA DE APROBACIÓN DE TESIS
ÁREAS PRIORITARIAS PARA LA CONSERVACIÓN DE SELVA ALTA
PERENNIFOLIA EN MÉXICO

Tesis realizada por **ANTONIO FIDEL SANTOS HERNÁNDEZ** bajo la supervisión del comité asesor indicado, aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

Maestro en Ciencias en Ciencias Forestales

DIRECTOR:



DR. ALEJANDRO ISMAEL MONTERROSO RIVAS

ASESOR:



M.C. DIÓDORO GRANADOS SÁNCHEZ

ASESOR:



M.C. ANTONIO VILLANUEVA MORALES

*“La ciencia es como la luz de la vela que ilumina la oscuridad, alumbra con
conocimiento a nuestra ignorancia.”*

*“Es mejor entender el universo tal como es que persistir en el engaño, a pesar de que éste
sea confortable”.*

*“Leer nos permite viajar a través del tiempo, tocar con la punta de los dedos la sabiduría
de nuestros ancestros”.*

Carl Sagan

DEDICATORIAS

A la sociedad mexicana que da soporte a instituciones que hacen posible el obtener posgrados como lo son la Universidad Autónoma Chapingo y el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología.

A los doctores Alejandro Ismael, Diódoro y Antonio por su grata paciencia y sabiduría en la orientación de la presente investigación. Así como a los profesores y profesionistas forestales que me formaron e inspiraron durante mis estudios de licenciatura y maestría.

A Claudia Ivette, Micaela e Isamar, personas determinantes en mi formación personal y académica.

A mi familia y amigos.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Autónoma Chapingo y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por su soporte en la realización del posgrado, concretamente por la formación de mi persona como investigador y por la beca otorgada, respectivamente.

A las personas enunciadas en las dedicatorias también se les agradece enérgicamente, especialmente a los profesores investigadores que guiaron la investigación.

DATOS BIOGRÁFICOS

Nombre:

Antonio Fidel Santos Hernández

Profesión:

Ingeniero forestal



Si bien es cierto que a la fecha tiene relativamente poca experiencia profesional en el ramo forestal, es un apasionado de los conocimientos y sobre todo una persona muy curiosa, razón de ser de la ciencia.

Antonio Fidel Santos Hernández nació el lunes 15 de abril de 1996 en Viborillas Ojo de Agua, municipio de Huayacocotla, Veracruz lugar donde vivió hasta que culminó sus estudios de secundaria para luego estudiar Preparatoria Agrícola en la Universidad Autónoma Chapingo del 2011 al 2014. Posteriormente ingresó al programa de Ingeniería Forestal de la División de Ciencias Forestales en dicha institución en el 2014 y en 2018 obtuvo su título por medio de tesis, misma que enfocó hacia temas micológicos.

A principios del 2019 inició sus estudios de maestría en el programa posgrado de Maestría en Ciencias en Ciencias Forestales en la misma institución, ahora enfocándose en temas de ecología y biogeografía para obtener el grado de Maestro en Ciencias en febrero de 2021.

1 RESUMEN GENERAL

ÁREAS PRIORITARIAS PARA LA CONSERVACIÓN DE LA SELVA ALTA PERENNIFOLIA EN MÉXICO¹

Priority areas for tropical rainforest conservation in Mexico

Los ecosistemas tropicales de México son importantes tanto por los servicios ecosistémicos que ofrecen como por la riqueza específica y de formas biológicas que sustentan. La comunidad vegetal más emblemática es la llamada selva alta perennifolia. Un problema que enfrentan los ecosistemas es el cambio climático y los bosques tropicales no son la excepción. En la presente tesis se hace uso de la técnica de modelado de nicho ecológico con técnicas intensivas de aprendizaje de maquina (Maxet y Kuenm) para aproximar los posibles impactos del cambio climático en la distribución espacial de la comunidad vegetal. Se buscó obtener la posible distribución espacial de esta comunidad vegetal a partir del ensamble de la distribución potencial de 22 de sus principales especies arbóreas. La selección de las especies se basó en índices estructurales (valor de importancia y valor forestal) calculados de datos del inventario nacional forestal y de suelos así como en revisión de literatura. Después, se calculó el área que la comunidad ocuparía en el futuro (2075-2099) considerando condiciones de cambio climático con datos de los modelos HADGEM2_ES y GFDL_CM3. Se compararon los ensambles de distribución potencial con respecto al uso de suelo y áreas de protección oficial para sugerir el territorio que debería protegerse. Fue posible aproximar la distribución espacial de la comunidad al comparar la distribución reportada para sus diferentes estados sucesionales (85.3% de coincidencia, 97.4% con la etapa de viejo crecimiento o clímax). En 4.45% del territorio del país existe potencial para que 14 de las 22 especies puedan distribuirse, ambos escenarios futuros prevén reducciones de alrededor de 3%. Por lo cual se sugiere la conservación de cerca de 16 000 km². Estos resultados proveerán información para sustentar la planeación de la conservación de esta comunidad.

Palabras clave: biogeografía de la conservación, biología computacional, modelos de distribución de especies, nicho ecológico, preservación de ecosistemas.

¹Tesis de Maestría en Ciencias, Programa de Maestría en Ciencias en Ciencias Forestales, Universidad Autónoma Chapingo.

Autor: Antonio Fidel Santos Hernández

Director de tesis: Dr. Alejandro Ismael Monterroso Rivas

2 ABSTRACT

PRIORITY AREAS FOR TROPICAL RAINFOREST CONSERVATION IN MEXICO²

Tropical ecosystems of Mexico are important for the ecosystem services they offer, and the specific richness and biological forms that they support. The most emblematic plant community is the so-called selva alta perennifolia (tropical rainforest). A problem that ecosystems face is climate change, and tropical forests are no exception. This study uses the ecological niche modeling technique with intensive machine learning techniques (Maxet and Kuenm) to approximate the possible impacts of climate change on the spatial distribution of the plant community. To obtain the possible spatial distribution of this plant community from the assembly of the potential distribution of 22 of its main tree species. The species selection was based on structural indices (importance and forest values) calculated from the national forest and soil inventory data as well as a literature review. Afterwards, the area that the community would occupy in the future (2075-2099) was estimated considering climate change conditions with data from the HADGEM2_ES and GFDL_CM3 models. Potential distribution assemblies were compared with respect to land use and official protection areas to suggest the territory that should be protected. It was possible to approximate the spatial distribution of the plant community by comparing the distribution reported for its different successional stages (85.3% coincidence, 97.4% with the old-growth or climax stage). In 4.45% of the country's territory there is potential for 14 of the 22 species to be distributed, both future scenarios foresee reductions of around 3%. Therefore, the conservation of about 16 000 km² is suggested. These results will provide information to support the conservation planning of this community.

Keywords: conservation biogeography, computational biology, ecological niche, ecosystem preservation, species distribution model.

²Master in Science's thesis, Programa de Maestría en Ciencias en Ciencias Forestales, Universidad Autónoma Chapingo.

Autor: Antonio Fidel Santos Hernández

Director de tesis: Dr. Alejandro Ismael Monterroso Rivas

CONTENIDO

1	RESUMEN GENERAL.....	vii
2	ABSTRACT.....	viii
3	CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN.....	1
3.1	Antecedentes.....	1
3.2	Justificación.....	2
3.3	Planteamiento del problema de investigación.....	3
3.4	Objetivos.....	3
3.5	General.....	3
3.6	Particulares.....	4
3.7	Hipótesis.....	4
3.8	Preguntas de investigación:.....	5
3.9	Estructura del documento de titulación.....	6
3.10	Contenido capitular.....	6
3.11	Bibliografía.....	7
4	CAPÍTULO 2. REVISIÓN DE LITERATURA.....	9
4.1	Marco teórico conceptual.....	10
4.1.1	Teorías y conceptos teóricos.....	10
4.1.2	Conceptos técnicos.....	15
4.2	Marco de referencia.....	22
4.2.1	La selva alta perennifolia en México.....	22
4.2.2	Modelación de especies tropicales.....	28

4.2.3	Modelación de comunidades o ecosistemas (niveles organizacionales mayores al específico)	28
4.3	Marco metodológico	30
4.3.1	Procesamiento general de los datos	30
4.3.2	Software, rutinas y paqueterías.....	32
4.4	Literatura citada	32
5	CAPÍTULO 3. ESPECIES ARBÓREAS DE LA SELVA ALTA PERENNIFOLIA DE IMPORTANCIA ECOLÓGICA Y FORESTAL	41
5.1	Resumen	41
5.2	Abstract.....	42
5.3	Introducción	43
5.4	Materiales y Métodos.....	46
5.4.1	Área de estudio	47
5.4.2	Datos.....	47
5.4.3	Procesamiento de los datos	48
5.4.4	Índice de Valor de Importancia.....	49
5.4.5	Índice de Valor Forestal	50
5.5	Resultados.....	50
5.5.1	Índice de Valor de Importancia.....	53
5.5.2	Índice de Valor Forestal	54
5.6	Discusión	62
5.6.1	Índice de Valor de Importancia.....	62
5.6.2	Índice de Valor Forestal	62

5.7	Conclusiones	66
5.8	Agradecimientos	68
5.9	Literatura citada	68
6	CAPÍTULO 4. PROYECCIONES PARA LA SELVA ALTA PERENNIFOLIA CONSIDERANDO NICHOS ECOLÓGICOS Y CAMBIO CLIMÁTICO.....	73
6.1	Resumen	73
6.2	Abstract.....	74
6.3	Introducción	75
6.4	Materiales y Métodos.....	79
6.4.1	Área de estudio	79
6.4.2	Registros geográficos y áreas M.....	80
6.4.3	Variables bioclimáticas.....	83
6.4.4	Selección de variables predictoras.....	84
6.4.5	Modelado del nicho ecológico y validación de modelos	85
6.4.6	Cartografía de la distribución potencial actual y futura.....	86
6.4.7	Comparación con otros mapas de distribución potencial	88
6.4.8	Áreas propuestas para conservación	89
6.5	Resultados.....	89
6.5.1	Especies.....	89
6.5.2	Registros geográficos y áreas M.....	90
6.5.3	Selección de variables predictoras.....	104
6.5.4	Modelado del nicho ecológico y validación de modelos	105
6.5.5	Cartografía de la distribución potencial actual y futura.....	108

6.5.6	Comparación con otros mapas de distribución potencial	128
6.5.7	Áreas propuestas para conservación	131
6.6	Discusión	135
6.6.1	Especies.....	135
6.6.2	Registros geográficos y variables bioclimáticas	136
6.6.3	Modelado del nicho y de la distribución de las especies	138
6.6.4	Cartografía de la distribución potencial y cambios porcentuales.	139
6.6.5	Comparación con otros mapas de distribución potencial	142
6.6.6	Áreas propuestas para conservación	142
6.7	Conclusiones	143
6.8	Agradecimientos	144
6.9	Literatura citada	144
7	CAPÍTULO 5. CONCLUSIONES GENERALES	154
8	ANEXOS.....	158
8.1	Anexo 1. Diagrama del problema de investigación	158
8.2	Anexo 2. Mapa conceptual del marco de referencia	159
8.3	Anexo 3. Mapas mentales de lecturas relevantes para la investigación 160	
8.4	Anexo 4. Medias de las variables bioclimáticas del escenario actual por especie	161
8.5	Anexo 5. Valores porcentuales de la distribución potencial actual de las especies por estado	162
8.6	Anexo 6. Referencias de los registros geográficos de GBIF	163

8.7	Anexo 7. Resumen de los modelos de distribución de Maxent.....	164
8.8	Anexo 8. Mapas de distribución potencial de las especies consideradas en este estudio, reportadas dentro del trabajo de Pennington y Sarukhán (2005).....	187

ÍNDICES DE CUADROS

Cuadro 1. ¿Están las etapas sucesionales relacionadas con las etapas estructurales y las etapas serales?	12
Cuadro 2. Modelos de distribución de especies correlativos	17
Cuadro 3. Superficie ocupada por los diferentes estados sucesionales de selva alta perennifolia.....	25
Cuadro 4. Algunas de las principales especies de la selva alta perennifolia	26
Cuadro 5. Información de resumen usada en la obtención de los índices estructurales.	52
Cuadro 6. Especies con mayor Índice de Valor de Importancia (IVI) de la selva alta perennifolia en México	53
Cuadro 7. Especies con mayor Índice de Valor Forestal (IVF) de la selva alta perennifolia en México	54
Cuadro 8. Especies de importancia ecológica y forestal de la selva alta perennifolia en México	56
Cuadro 9. Familias de las especies de importancia ecológica y forestal de la selva alta perennifolia.....	57
Cuadro 10. Resumen de la abundancia de los individuos y de las especies....	61
Cuadro 11. Valores de la abundancia promedio por categoría de atributo estructural del arbolado de la selva alta perennifolia en etapa clímax.....	61
Cuadro 12. Matriz para el análisis de cambios en distribución de los escenarios climáticos	88
Cuadro 13. Matriz para análisis de las diferencias en las áreas de distribución potencial de este estudio con el de Pennington & Sarukhán (2005).....	89
Cuadro 14. Detalles de los registros geográficos empleados	90
Cuadro 15. Detalles de las áreas M definidas	92
Cuadro 16. Variables bioclimáticas consideradas.....	94
Cuadro 17. Variables bioclimáticas preseleccionadas.	105

Cuadro 18. Resumen de la selección de los modelos obtenidos con Kuenm.	106
Cuadro 19. Evaluación final de los mejores modelos de Maxent.....	108
Cuadro 20. Área de distribución potencial actual de 22 especies de la selva alta perennifolia	109
Cuadro 21. Coincidencia del área de la selva alta perennifolia adecuada en el escenario actual con la selva alta perennifolia actual.	113
Cuadro 22. Uso de suelo y vegetación por categoría de selva alta perennifolia potencial en el escenario actual.....	114
Cuadro 23. Cambios en las clases de distribución potencial del escenario actual con respecto al escenario HADGEM_ES RCP 8.5 (km ²).....	121
Cuadro 24. Cambios en las clases de distribución potencial del escenario actual con respecto al escenario GFDL_CM3 RCP 8.5 (km ²).	121
Cuadro 25. Cambios en las clases de distribución potencial que coinciden en ambos escenarios de cambio climático (km ²).	121
Cuadro 26. Uso del suelo actual en las áreas de selva alta perennifolia adecuada del escenario HADGEM2_ES.	123
Cuadro 27. Uso del suelo actual en las áreas de selva alta perennifolia adecuada del escenario GFDL_CM3	123
Cuadro 28. Porcentaje de contribución de las variables bioclimáticas.....	125
Cuadro 29. Comparación de las áreas de distribución potencial de este estudio con las de Pennington & Sarukhán (2005).	128
Cuadro 30. Coincidencia y variación de las áreas de distribución potencial de este estudio con las de Pennington & Sarukhán (2005).	130
Cuadro 31. Uso de suelo y vegetación dentro de las áreas propuestas para conservación.....	132
Cuadro 32. Altitud de la selva alta perrenifolia actual	134
Cuadro 33. Altitud de la categoría adecuada de selva alta perennifolia	134

ÍNDICES DE FIGURAS

Figura 1. Estructura del documento de titulación	6
Figura 2. Estructura del capítulo de la revisión de literatura	9
Figura 3. El diagrama BAM.....	13
Figura 4. Comparación de la anomalía de temperatura y las emisiones de CO ₂ globales.	15
Figura 5. La dualidad de Hutchinson en 3 variables climáticas	16
Figura 6. Posibles escenarios futuros de emisiones globales de gases de efecto invernadero.....	19
Figura 7. Cambio en el forzamiento radiativo entre 1750 y 2005, según estimaciones del IPCC.....	19
Figura 8. Distribución de la selva alta perennifolia en México.	24
Figura 9. Representación esquemática de la estructura de la selva húmeda en la vertiente del atlántico.	27
Figura 10. Marco metodológico de la tesis	30
Figura 11. Descripción esquemática del proceso de modelado del nicho ecológico y pasos que pueden ser desarrollados usando la paquetería Kuenm	31
Figura 12. Forma de la unidad de muestreo del INFyS usada en este tipo de comunidades.....	47
Figura 13. Conglomerados que se ubicaron dentro del área de selva alta perennifolia clímax.	51
Figura 14. Especies acumuladas tras el aumento del área de muestreo en el área de SAP clímax.	51
Figura 15. Porcentajes de los componentes de los índices de valoración estructural de las especies más representativas. Recuerde que la dominancia fue estimada con la suma del área basal.....	55
Figura 16. Especies de la selva alta perennifolia con los índices de valoración estructural más altos.....	55

Figura 17. Gráficos de caja sobre la abundancia de categorías de diámetro normal dentro de las áreas de las cuatro etapas sucesionales de selva alta perennifolia.	58
Figura 18. Gráficos de caja sobre la abundancia de categorías de altura total dentro las áreas de las cuatro etapas sucesionales de selva alta perennifolia.	59
Figura 19. Gráficos de caja sobre la abundancia de categorías de diámetro de copa dentro las áreas de las cuatro etapas sucesionales de selva alta perennifolia.	60
Figura 20. Flujo de trabajo para la preparación de los registros geográficos....	81
Figura 21. Registros geográficos de las especies consideradas, tras su depuración.	91
Figura 22. Áreas M consideradas.	93
Figura 23. Variables bioclimáticas del escenario actual.....	95
Figura 24. Matriz de correlación de las variables bioclimáticas del escenario actual.	96
Figura 25. Varianza explicada por los componentes principales.	96
Figura 26. Matriz resultante de la rotación de 19 componentes principales.	97
Figura 27. Componentes principales de las variables bioclimáticas del escenario actual.	97
Figura 28. Variables bioclimáticas del escenario de cambio climático HADGEM2_ES RCP 8.5 al 2075-2099 para México.....	98
Figura 29. Variables bioclimáticas del escenario de cambio climático GFDL_CM3 RCP 8.5 al 2075-2099 para México.	99
Figura 30. Cambios previstos (%) por el escenario de cambio climático HADGEM2_ES RCP 8.5 al 2075-2099 en México.....	100
Figura 31. Cambios previstos (%) por el escenario de cambio climático GFDL_CM3 RCP 8.5 al 2075-2099 en México.	101

Figura 32. Gráfico de cajas del valor de las variables bioclimáticas para cada especie.	102
Figura 33. Gráfico de cajas de las desviaciones de la media de las variables bioclimáticas para cada especie.	103
Figura 34. Matrices de coeficientes de correlación de Pearson por área M considerada.	104
Figura 35. Contribución de las variables bioclimáticas a los mejores modelos de Maxent.	107
Figura 36. Gráfico de contribución de un análisis de correspondencia canónica para la contribución de las variables bioclimáticas a los modelos de Maxent.	107
Figura 37. Área de las etapas sucesionales ocupada por la distribución potencial de cada especie.	110
Figura 38. Distribución potencial actual de 22 especies de la selva alta perennifolia.	111
Figura 39. Porcentaje acumulado del área de distribución potencial de las 22 especies dentro del área de distribución actual de la selva alta perennifolia..	112
Figura 40. Mapa del conjunto o mapa ensamble de las distribuciones potenciales de las especies.	112
Figura 41. Superficie de distribución potencial de las especies en los diferentes escenarios considerados.	115
Figura 42. Proyección de cambios porcentuales en la distribución potencial de cada especie.	115
Figura 43. Gráfico de contribución de un análisis de correspondencia canónica sobre la ganancia, pérdida o prevalencia del área de distribución potencial de las especies en los escenarios de cambio climático.	116
Figura 44. Cambios proyectados en la distribución potencial de las especies para el escenario de cambio climático HADGEM2_ES RCP 8.5..	117

Figura 45. Cambios proyectados en la distribución potencial de las especies para el escenario de cambio climático GFDL_CM3 RCP 8.5.....	118
Figura 46. Área de distribución potencial (%) de las especies dentro del área actual de la selva alta perennifolia en sus diferentes etapas sucesionales. ...	119
Figura 47. Porcentaje acumulado de las áreas de DP de los mapas ensamble dentro del área de distribución actual de la selva alta perennifolia.....	120
Figura 48. Ensamblajes de la distribución potencial futura de las especies	122
Figura 49. Cambios en las clases de las distribuciones potenciales futuras con respecto a la SAP Adecuada (14 a 22 DPs) del escenario actual.	122
Figura 50. Distribución potencial en el escenario base de <i>Manilkara zapota</i> ..	124
Figura 51. Distribución potencial con los escenarios de cambio climático para <i>Manilkara zapota</i> al horizonte lejano (2075-2099) bajo un RCP de 8.5.....	126
Figura 52. Cambios en la distribución potencial actual y futura para <i>Manilkara zapota</i>	126
Figura 53. Cambios porcentuales en las áreas con distribución potencial futura respecto a la actual para <i>Manilkara zapota</i>	127
Figura 54. Comparación de la distribución potencial de 21 especies incluidas este estudio con respecto las incluidas en Pennington y Sarukhán (2005).....	130
Figura 55. Propuesta de áreas para conservación de selva alta perennifolia en México	131
Figura 56. Abundancia de distribuciones potenciales dentro de las áreas propuestas para conservación de selva alta perennifoli.	131
Figura 57. Abundancia de las distribuciones potenciales por escenario.....	133

ABREVIATURAS USADAS

ANP	Área Natural Protegida
BIOCLIM	Bioclimatic Variables
BMF	Bosque Mesófilo de Montaña
CONABIO	Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad
CONAFOR	Comisión Nacional Forestal
GBIF	Global Biodiversity Facility
GFDL_CM3	Geophysical Fluid Dynamics Laboratory – Global Coupled Model CM3
HADGEM2_ES	Hadley Global Environmental Model 2 – Earth System
INEGI	Instituto Nacional de Estadística y Geografía
INFyS	Inventario Nacional Forestal y de Suelos
MAXENT	Maximum Entropy species Distribution Modeling
SAP	Selva alta perennifolia
UACH	Universidad Autónoma Chapingo

3 CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN

3.1 Antecedentes

La selva alta perennifolia se refiere a una comunidad vegetal que se ubica en la zona cálido-húmeda de México, con clima A (tropical lluvioso, subtipos Af(m) y Aw) (Miranda & Hernández-X, 1963), tratándose de hecho, de la vegetación más rica en composición florística y estructural de dicha zona; sin embargo, actualmente tiene una distribución limitada o bien, se le encuentra en etapas sucesionales tempranas (Pennington & Sarukhán, 2005).

Por otro lado, existen sociedades que habitan en esta comunidad vegetal, las cuales necesitan de dichos recursos para su subsistencia (Granados Sánchez, López Ríos, & Trujillo, 1997) , es decir, dependen tanto de los recursos como de los servicios que se derivan de esta, mismos que van desde la producción maderable y uso agroforestal hasta el ecoturismo, captura de carbono y agua, entre otros. De hecho, la protección y la conservación de la fauna que alberga la selva es muy relevante para la sociedad.

La importancia de la selva alta perennifolia y de las especies que la habitan radica en que su alta diversidad biológica y endemismos (Miranda & Hernández-X, 1963; Pennington & Sarukhán, 2005) así como con la diversidad de formas en que estas se presentan, y sobre todo que, su extensión geográfica ha tenido una reducción paulatina tras el paso del tiempo, debido entre otras al uso no sustentable de sus recursos (Challenger, 1998) dado que en México existe mayor presión sobre los ecosistemas tropicales que sobre los templados (Moreno-Sanchez, Moreno-Sanchez, & Torres-Rojo, 2011).

La información detallada y confiable de la distribución potencial (o nicho ecológico potencial) de las especies que componen cualquier ecosistema ayuda en la gestión de su conservación (Jackson & Overpeck, 2000), sobre todo si además de considerarse escenarios actuales se consideran escenarios futuros, es decir, con cambio climático (López-Arce, Ureta, Granados-Sánchez, Rodríguez-Esparza, & Monterroso-Rivas, 2019).

Existen distintas formas para realizar una modelación del nicho ecológico, tal es el caso del empleo de software especializados, como lo es el de Maxent; *software* que ha sido ampliamente utilizado en los últimos años en México (Becerra-López, Romero-Méndez, Ramírez-Bautista, & Becerra-López, 2016), el cual se sustenta en máxima entropía, estadística y métodos bayesianos (Elith et al., 2011; S. B. Phillips, Aneja, Kang, & Arya, 2006; S. J. Phillips, Anderson, Dudík, Schapire, & Blair, 2017). También existen algunos algoritmos que ayudan a obtener mejores modelos de Maxent y a hacen que el flujo de trabajo mejore, tal es el caso de ENMeval (Muscarella et al., 2014) y de Kuenm (Cobos, Peterson, Barve, & Osorio-Olvera, 2019), este último ha sido desarrollado recientemente.

Es posible obtener zonas prioritarias, ya sea para la introducción o conservación de especies de distribución reducida, esto a partir de las áreas modeladas; también es posible identificar áreas que debieran anexarse a las áreas de protección oficial (López-Arce et al., 2019).

El objeto del presente trabajo es aproximar la distribución potencial de la selva alta perennifolia en México a partir del modelado del nicho ecológico de 22 de sus especies representativas. Así mismo, se busca obtener el área que ocuparía en el futuro dicha comunidad considerando condiciones de cambio climático mediante el ensamble de las distribuciones potenciales de dichas especies con información de los modelos de circulación general HADGEM2_ES (inglés) y GFDL_CM3 (estadounidense). Por último, se busca comparar las áreas de alta riqueza de distribuciones potenciales (propuesta de distribución de la comunidad) con el uso de suelo actual y las Áreas Naturales Protegidas (ANP), para determinar el porcentaje territorial que ocupa actualmente y aquel que debería protegerse bajo escenarios de cambio climático (López-Arce et al., 2019).

3.2 Justificación

Debido a que existe escasa información confiable de la distribución potencial de las especies representativas de la selva alta perennifolia a nivel nacional, y más aún al nivel de comunidad vegetal donde se consideren en escenarios de cambio climático, este estudio es de trascendencia para la gestión de su conservación y

de su uso racional. Aunado a que esta comunidad vegetal presenta una alta diversidad biológica y de formas de vida (Pennington & Sarukhán, 2005), en un área que se ha visto fuertemente reducida y fragmentada durante las últimas décadas (Moreno-Sanchez et al., 2011).

Los resultados de este estudio proveerán información básica para la gestión de la conservación de la selva alta perennifolia en México. También se podrán identificar las especies nativas que tienen mayor distribución potencial y, por lo tanto, mayor oportunidad de usarse en plantaciones forestales. El estudio pertenece a las investigaciones pioneras que buscan la obtención del área potencial de comunidades vegetales a partir de especies representativas en escenarios presentes y con cambio climático.

3.3 Planteamiento del problema de investigación

Las selvas húmedas alojan gran cantidad de especies y formas de vida, así mismo existen sociedades que dependen de sus productos y servicios, sin embargo, durante las últimas décadas estos ecosistemas se han visto espacialmente fragmentados y reducidos (Diódoro Granados Sánchez, López, R., & Trujillo M., 1997; Pennington & Sarukhán, 2005). Debido a que no hay una determinación de la distribución potencial de la selva alta perennifolia a nivel comunidad vegetal, tanto en escenarios actuales o con cambio climático, esta tesis se llevará a cabo para tal fin. El problema de investigación en forma extensa se muestra en el Anexo 1 (sección 8.1).

3.4 Objetivos

3.5 General

- Aproximar el área de distribución potencial de la selva alta perennifolia mediante el modelado del nicho ecológico de 22 de sus especies más representativas considerando escenarios actuales y de cambio climático para la elaboración de una propuesta de áreas prioritarias para su conservación.

3.6 Particulares

- Modelar la distribución potencial de 22 especies representativas de esta comunidad vegetal mediante la técnica de modelado de nicho ecológico (MNE, ENM en inglés) y su asociado modelo de distribución (MDE, SDM en inglés) con los *softwares* Maxent (máxima entropía) y Kuenm en el escenario actual y en dos que consideran cambio climático (HADGEM2_ES y GFDL_CM3) para la estimación de la idoneidad ambiental (salida logística del modelo de Maxent) de cada especie en dichos escenarios considerados.
- Definir las áreas de distribución potencial (ADP) y de distribución no potencial (ADNP) mediante la clasificación binaria del nivel de idoneidad ambiental según un umbral numérico (0.3) en un Sistema de Información Geográfica (SIG) para la obtención mapas binarios de cada especie para cada escenario.
- Unir o ensamblar las capas binarias individuales en un SIG y categorizar los ensambles según el histograma del ensamble actual para la ubicación de las áreas con mayor riqueza de distribuciones potenciales las cuales aproximarán el área de distribución potencial de la comunidad.
- Comparar el porcentaje ocupado por las áreas con mayor riqueza de distribuciones potenciales con respecto a uso de suelo y vegetación (USyV) y Áreas Naturales Protegidas (ANP) para la identificación del territorio que debería protegerse ante las proyecciones realizadas.

3.7 Hipótesis

Es posible aproximar el área de distribución potencial de la selva alta perennifolia con el ensamble de las distribuciones potenciales de sus especies más representativas. Y de acuerdo con la dualidad de Hutchinson (Hutchinson, 1957) que indica que a cada espacio geográfico que habita una especie le corresponde determinado espacio ambiental, es posible aproximar la distribución de la comunidad con base en el nicho ecológico de sus especies más representativas.

3.8 Preguntas de investigación:

1. ¿Cuáles especies son más representativas de la comunidad vegetal?, ¿Es conveniente el uso de especies con mayor valor estructural o es necesario incluir especies en alguna categoría de riesgo, endémicas, restrictas o limitadas a la comunidad?, ¿Basta con revisión de literatura para realizar esta selección o es necesario un análisis más detallado?
2. ¿Cuáles especies tienen menos adaptabilidad a condiciones bioclimáticas extremas?, o ¿Qué especies son más exigentes en cuanto a condiciones bioclimáticas?
3. ¿Cómo se encuentra el área de idoneidad climática de las especies actualmente?
4. ¿Es posible aproximar el área de distribución potencial de la comunidad vegetal mediante algunas de sus especies representativas?
5. ¿Cómo se encontrará el área de idoneidad climática de la comunidad vegetal en un futuro si se consideran condiciones de cambio climático?, es decir, ¿Existirán afectaciones en las áreas de aptitud según la modelación?
6. ¿El uso de suelo y las zonas de protección oficial son consistentes con respecto al área de distribución potencial actual de la comunidad vegetal y con las áreas donde se prevé que no habrá afectación por cambio climático?

3.9 Estructura del documento de titulación

La información expuesta en el párrafo del apartado anterior está contenida en la Figura 1, donde se muestra brevemente la estructuración de los capítulos del presente documento.

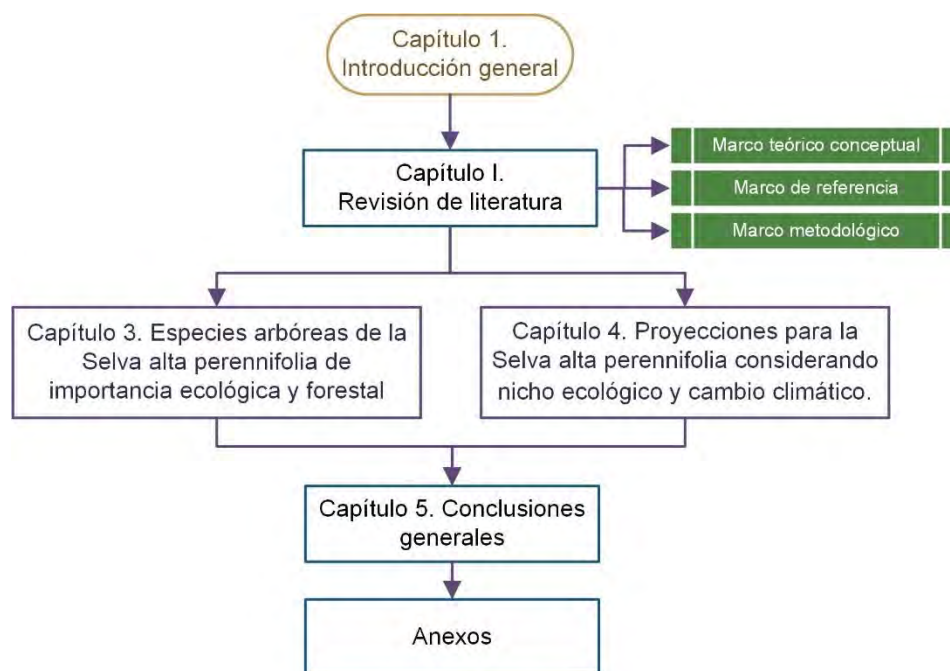


Figura 1. Estructura del documento de titulación

3.10 Contenido capítular

El presente documento se dividió en tres capítulos, el primero contiene la revisión de literatura, en el segundo se seleccionan las especies más representativas de la comunidad vegetal con base en índices estructurales y la propia revisión de literatura, en el tercero se desarrolla y se discute la aplicación el software de modelación Maxent (máxima entropía) y se hace una propuesta de áreas prioritarias para la conservación de la comunidad vegetal según los datos generados bajo este contexto. El contenido del tercer capítulo fue publicado en la revista [Forests](#) (Santos-Hernández, Monterroso-Rivas, Granados-Sánchez, Villanueva-Morales, & Santacruz-Carrillo, 2021) en la sección [Forest Ecology and Management](#) y al número especial [Impact of Climate Change on Biome Distributions in Forests](#).

3.11 Bibliografía

- Becerra-López, L. J., Romero-Méndez, U., Ramírez-Bautista, A., & Becerra-López, J. S. (2016). Revisión de las técnicas para el modelado de la distribución de las especies, (June). Recuperado de <https://www.researchgate.net/publication/314313646>
- Challenger, A. (1998). Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: Pasado, presente y futuro. UNAM, Instituto de Biología. México.
- Cobos, M. E., Peterson, T. A., Barve, N., & Osorio-Olvera, L. (2019). kuenm: an R package for detailed development of ecological niche models using Maxent. *PeerJ*, 7(e6281). <https://doi.org/10.7717/peerj.6281>
- Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y. E., & Yates, C. J. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17(1), 43–57. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>
- Granados Sánchez, D., López, R., G. F., & Trujillo M., E. (1997). Selva Maya de Quintana Roo. *Ciencia*, 48(2), 36–52.
- Granados Sánchez, D., López Ríos, G. F., & Trujillo, E. (1997). Selva Maya de Quintana Roo. *Ciencia*, 48(2), 36–52.
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remark. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415–427. <https://doi.org/10.1201/9781315366746>
- Jackson, S. T., & Overpeck, J. T. (2000). Responses of plant populations and communities a environmental changes of the late Quaternary. *Paleobiology*, 26(S4), 194–220. <https://doi.org/10.1017/s0094837300026932>
- López-Arce, L., Ureta, C., Granados-Sánchez, D., Rodríguez-Esparza, L., & Monterroso-Rivas, A. (2019). Identifying cloud forest conservation areas in Mexico from the potential distribution of 19 representative especies. *Heliyon*, 5(3), 1–21. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2019.e01423>

- Miranda, F., & Hernández-X, E. (1963). Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Bol. Soc. Bot. Méx*, 28(5), 29–179. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.17129/botsci.1084>
- Moreno-Sanchez, R., Moreno-Sanchez, F., & Torres-Rojo, J. M. (2011). National assessment of the evolution of forest fragmentation in Mexico. *Journal of Forestry Research*, 22(2), 167–174. <https://doi.org/10.1007/s11676-011-0145-0>
- Muscarella, R., Galante, P. J., Soley-Guardia, M., Boria, R. A., Kass, J. M., Uriarte, M., & Anderson, R. P. (2014). ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent ecological niche models. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(11), 1198–1205. <https://doi.org/10.1111/2041-210x.12261>
- Pennington, T., & Sarukhán, J. (2005). Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies. (D. UNAM, FCE. México, Ed.) (Tercera ed). Fondo de Cultura Económica.
- Phillips, S. B., Aneja, V. P., Kang, D., & Arya, S. P. (2006). Modelling and analysis of the atmospheric nitrogen deposition in North Carolina. *International Journal of Global Environmental Issues*, 6(2–3), 231–252. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., Dudík, M., Schapire, R. E., & Blair, M. E. (2017). Opening the black box: an open-source release of Maxent. *Ecography*, 40(7), 887–893. <https://doi.org/10.1111/ecog.03049>
- Santos-Hernández, A. F., Monterroso-Rivas, A. I., Granados-Sánchez, D., Villanueva-Morales, A., & Santacruz-Carrillo, M. (2021). Projections for Mexico's Tropical Rainforests Considering Ecological Niche and Climate Change. *Forests*, Vol. 12. <https://doi.org/10.3390/f12020119>

4 CAPÍTULO 2. REVISIÓN DE LITERATURA

El presente capítulo fue dividido en tres secciones, las cuales se ilustran en la Figura 2. Se trata de los marcos teórico conceptual, de referencia y metodológico. En el marco teórico conceptual en primera instancia serán desarrollados los conceptos teóricos que guiarán la investigación, entre ellos se encuentran comunidad vegetal, nicho ecológico y cambio climático, de igual manera serán expuestos los conceptos técnicos más importantes tales como modelos del nicho ecológico y modelos de distribución de especies, modelos de circulación general, escenarios de cambio climático, entre otros conceptos.

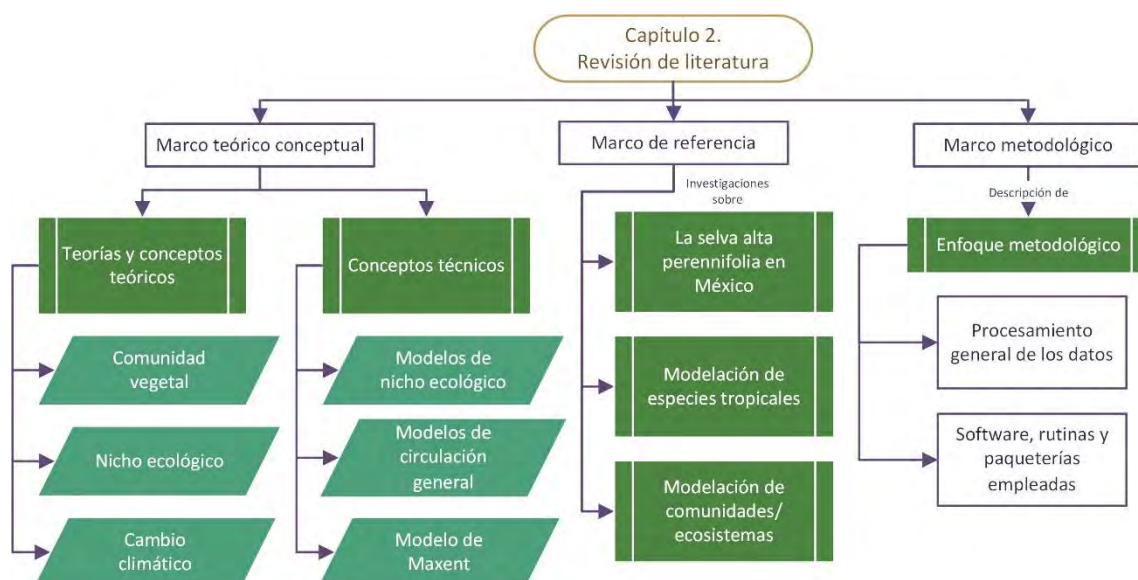


Figura 2. Estructura del capítulo de la revisión de literatura

En el marco de referencia se presentarán las investigaciones de valoración ecológica desarrolladas sobre la comunidad vegetal en mención para ubicar a las especies de mayor importancia, también serán presentados aquellos trabajos en los cuales se ha modelado la distribución potencial actual y futura de especies tropicales relevantes y finalmente se abordarán los trabajos que han tratado modelar la distribución potencial de comunidades vegetales o de ecosistemas.

En el marco metodológico se presenta ampliamente el enfoque metodológico que se ha seguido desde el inicio hasta la culminación de la presente investigación, de tal modo que son desarrollados en el mismo orden que se expresan a continuación a: métodos, técnicas, instrumentos y datos.

4.1 Marco teórico conceptual

4.1.1 Teorías y conceptos teóricos

Comunidad vegetal

El concepto de comunidad ecológica se refiere a una asociación natural de organismos de diferentes especies que viven en el mismo espacio y tiempo, y que además interactúan entre sí. Las cuales tienen tamaño variable y carecen de fronteras precisas (D. Granados Sánchez & Tapia Vargas, 1990).

Existen dos nociones de comunidad vegetal opuestas entre sí, las cuales se discuten a continuación: Clements (1916, 1928) veía a las comunidades vegetales como entes reconocibles y bien definidos, con ocurrencia regular sobre una región terrestre, concepto al cual se le denominó “**organísmico o monoclímax**”, pues implica que las especies que integraban a las comunidades estarían unidas como si se tratara de un organismo viviente, por lo que en ausencia de un elemento el súper-organismo dejaría de ser funcional. Mientras que Gleason (1917, 1926, 1939) , percibía a las comunidades vegetales en un extremo como unidades irrepetibles (concepto “**individualista**”).

El argumento de Gleason (1917, 1926, 1939), era que las especies responden de forma individual a las variaciones ambientales, es decir, la combinación de plantas que se da en un sitio del mundo es única, puesto que cada especie posee un rango de tolerancia y abundancia único. Aunado a que las comunidades como las conocemos hoy en día son el resultado de combinaciones ambientales y de la migración de especies, por lo que su dispersión y mezcla es continua.

Si bien es cierto que los ecólogos hasta la fecha no se han puesto de acuerdo en cuanto un concepto de comunidad vegetal (D. Granados Sánchez & Tapia Vargas, 1990), concuerdan parcialmente con ambos: con el *continuum* del espacio vital dado por dimensiones que corresponden a factores ecológicos y en que no existe una individualidad total de especies vegetales. En cuanto a la idea de que no existen sitios de vegetación iguales, a menudo se sustituye por

clasificación con base en similitudes (Whittaker & Levin, 1977), pero no por una igualdad absoluta.

Destaca la visión conceptual de comunidad vegetal en la “**teoría integrada de la comunidad vegetal**” (Whittaker & Levin, 1977; Whittaker, 1953), la cual sostiene la idea de que esta se da en forma de mosaico (**concepto integrado**), es decir, donde las condiciones ambientales favorables para una comunidad se repiten, sus especies vuelven a presentarse, pero no pueden ser adjudicadas a la misma comunidad puesto que sus fronteras no son claras (D. Granados Sánchez & Tapia Vargas, 1990). Esta investigación se desarrollará con esta noción del concepto.

Adicionalmente, la fitosenosis o comunidad vegetal se sintetiza en: (1) conjuntos funcionales de especies vegetales que representan más que la suma individual de los componentes seleccionados por el medio abiótico, (2) resultan de las interacciones entre sus componentes y se manifiestan inicialmente por su capacidad de autorregulación (D. Granados Sánchez & Tapia Vargas, 1990).

Sucesión ecológica

Por otro lado, el concepto de **etapa sucesional** (teoría de la sucesión ecológica) se refiere al estado de desarrollo continuo o dinámico de una comunidad vegetal que no siempre sucede en línea recta (debido a perturbaciones no severas). Es el medio por el cual estas llegan a estados más complejos (sucesión secundaria) y también es el medio de recuperación de perturbaciones severas (sucesión primaria). Por lo tanto, estados más complejos presentan mayores relaciones bióticas y mayor diversidad que estados menos complejos (D. Granados Sánchez & López Ríos, 2000). Dicho concepto es manejado como sinónimo de **etapas serales**, pero existen algunas relaciones que quedan señaladas en el Cuadro 1, también existe relación con las **etapas estructurales** (Powell, 1996). Por ejemplo, la etapa sucesional herbácea (Grass-Forb) es el equivalente a la etapa estructural de iniciación del rodal y a la etapa seral temprana. Las etapas sucesionales no son lo mismo que las estructurales, algunos autores definen las primeras sin la consideración de la estructura vertical del rodal (por ejemplo,

número de estratos) sólo el tamaño de los árboles y la edad del rodal (D. Granados Sánchez & López Rios, 2000; Powell, 1996).

Cuadro 1. ¿Están las etapas sucesionales relacionadas con las etapas estructurales y las etapas serales?

Etapas sucesional	Etapas estructural	Etapas seral
Hierba- <i>Forb</i> *	Iniciación del rodal	Temprana
Arbusto-Brinzal	Iniciación del rodal	Temprana
Árbol joven-Poste	Exclusión de fustes	Temprana/Mediana
Joven	Bosque joven	Mediana
Maduro	Reinicio del sotobosque	Mediana/Tardía
Viejo crecimiento	Bosque viejo	Tardía o Comunidad natural potencial

**Forb*: angiosperma herbácea. Fuente: Powell (1996)

En el caso del Inventario Nacional Forestal y de Suelos (INFyS) de CONAFOR (2009), se toman a los arbustos como plantas leñosas con menos de 7 cm de diámetro y menos de 5 m de alto pero más y a árboles como plantas que superan ambas medidas. INEGI (2016) incluye en su cartografía las siguientes etapas sucesionales de la vegetación de México: vegetación primaria, vegetación secundaria arbórea, arbustiva y herbácea. Se usará dicha clasificación en desarrollo del presente documento.

Nicho ecológico

El **nicho ecológico** representa la respuesta de una especie a todas las posibles combinaciones de todas las variables ambientales. El nicho potencial es un subconjunto del nicho fundamental, que comprende la porción del nicho fundamental que corresponde a combinaciones realizadas de las variables ambientales en un momento dado. Si estas realizaciones cambian como consecuencia del cambio ambiental, el nicho potencial cambiará en forma, tamaño o posición en el espacio ambiental. El nicho realizado es un subconjunto del nicho potencial, debido a las limitaciones impuestas por los procesos bióticos, que incluyen no sólo la competencia, el consumo y el mutualismo, sino también la dispersión y la colonización (Jackson & Overpeck, 2000).

Soberón & Nakamura (2009) proponen un esquema basado en dos perspectivas: ambiental y geográfica. En la primera, se engloba un subconjunto de variables ambientales que la especie necesita del total de combinaciones posibles y

conocidas de un espacio determinado. En la segunda, proyectan por medio de un mapa las áreas geográficas donde ocurren las combinaciones de variables del Nicho Potencial. El presente trabajo se basa en la perspectiva de nicho Grinnelliano (Grinnell, 1917) por medio de su proyección geográfica en mapas (espacio geográfico) se hace referencia a la G_I como distribución potencial (DP) del diagrama BAM (Biotic, Abiotic and Movement) (ver Figura 3) (Soberón & Nakamura, 2009; Soberón, Osorio-Olvera, & Peterson, 2017; Soberón & Peterson, 2005) tal como lo hicieron López-Arce et al. (2019).

El diagrama BAM representa el espacio geográfico G , en el cual se ilustran las tres regiones indicadas anteriormente así como sus respectivas intersecciones. Las variables ambientales en G_O constituyen el nicho realizado (NR). G_I es una región con condiciones favorables pero fuera del alcance de la especie. A es favorable a la especie si se hace abstracción de las interacciones, corresponde con la idea de nicho fundamental de Hutchinson (1957), aunque más específicamente, a la parte del nicho fundamental que existe al momento del levantamiento de datos N^*F (Jackson & Overpeck, 2000), o el nicho existente. Los puntos rellenos representan registros geográficos de poblaciones fuente mientras que los círculos abiertos son poblaciones sumidero (Soberón et al., 2017) conceptos que se encuentran en la teoría de meta poblaciones.

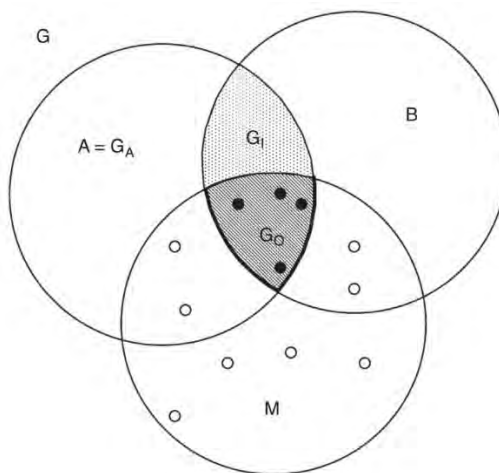
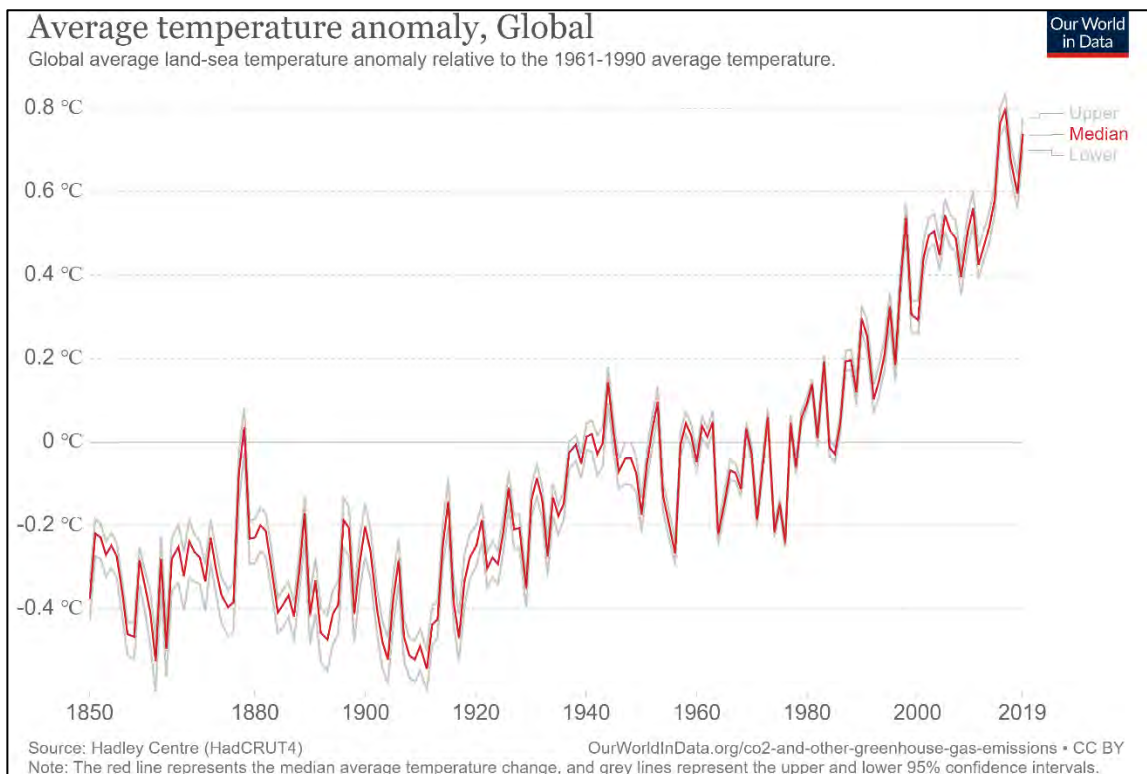


Figura 3. El diagrama BAM.

Fuente: Soberón et al. (2017)

Cambio climático

El IPCC (2013) se refiere a cambio climático como cualquier variación en el sistema climático terrestre (atmósfera, hidrósfera, criósfera, litósfera y biósfera) de forma paulatina y que perdura por mucho tiempo (décadas) hasta alcanzar un nuevo equilibrio. Que puede afectar los valores medios, su variabilidad y los extremos. Este puede ser el resultado de la variabilidad natural (por ejemplo de la órbita terrestre, de la radiación solar, deriva continental o impactos de meteoritos) o de la actividad humana (por incremento del efecto invernadero por el aumento en las emisiones de gases de efecto invernadero, ver Figura 4) (IPCC, 2013, 2014; Ritchie & Roser, 2017; Ruddiman & Thomson, 2001). Con él se da una alteración en la composición de la atmósfera mundial que sucede de forma adicional a la variabilidad climática observada en periodos de tiempo comparables (IPCC, 2013).



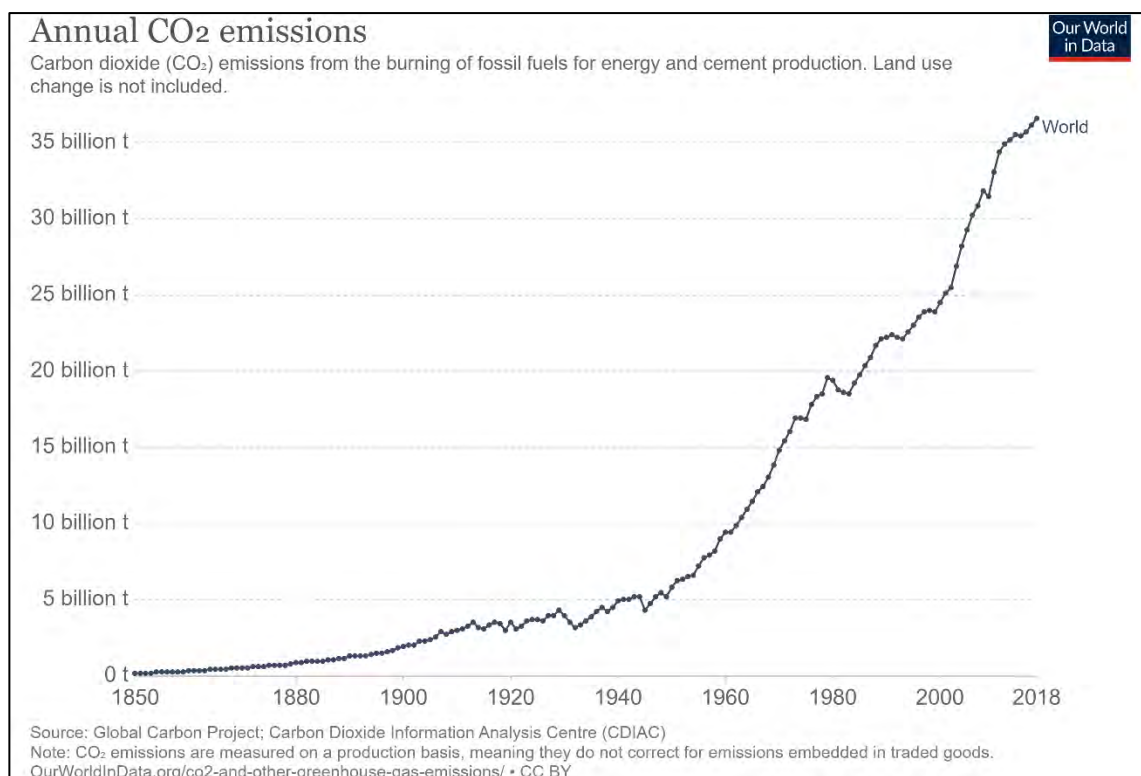


Figura 4. Comparación de la anomalía de temperatura y las emisiones de CO₂ globales.

Fuente: Ritchie & Roser (2017).

4.1.2 Conceptos técnicos

Modelos de nicho ecológico

En la modelación de la distribución de especies existen dos perspectivas teóricas sobre el nombre propio de la actividad. Algunos autores indican que sólo se trata de modelación de distribución de especies. Mientras que otros asocian la modelación del nicho ecológico al modelo de distribución de especies, es decir, que a un modelo n-dimensional de condiciones ambientales dónde la especie vive que se refiere a un espacio ambiental, de acuerdo con la dualidad de Hutchinson (Hutchinson, 1957) le corresponde un modelo de distribución que se ubica en el espacio geográfico (M, como barreras naturales) (ver Figura 5). La dualidad de Hutchinson en 3 variables climáticas. (a) Dispersograma en 3 dimensiones, denotado por E y (b) Espacio geográfico (G) referido a un modelo de distribución.) (Soberón & Nakamura, 2009; Soberón et al., 2017; Soberón & Peterson, 2005).

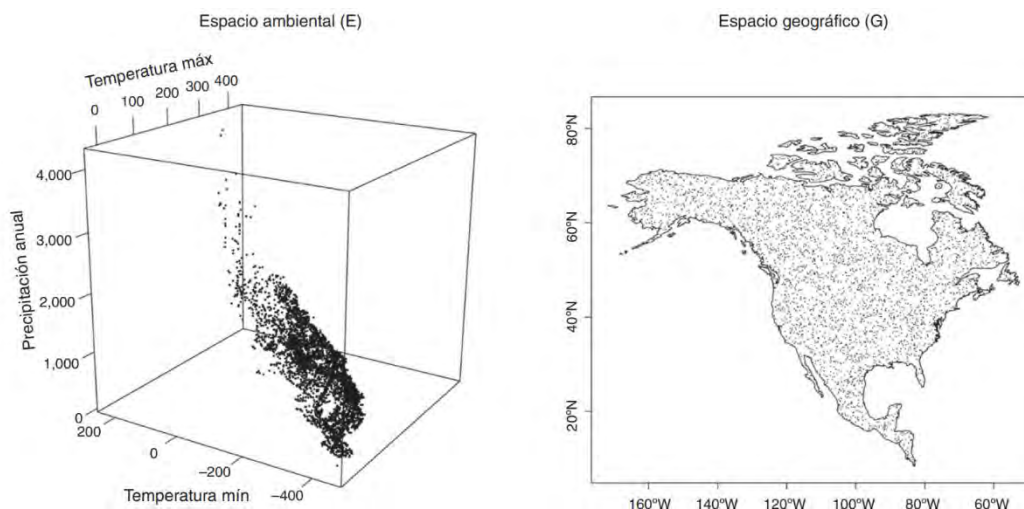


Figura 5. La dualidad de Hutchinson en 3 variables climáticas. (a) Dispersograma en 3 dimensiones, denotado por E y (b) Espacio geográfico (G) referido a un modelo de distribución.

Fuente: Soberón et al. (2017)

Se indica que el modelado no aproxima la distribución potencial neta de la especie (que correspondería al nicho realizado) al sólo llegar al nicho fundamental (espacio ambiental, condiciones donde la especie puede vivir según el clima y el suelo), que de hecho se trata del nicho existente, y que de hecho, para poder lograr una mejor aproximación se deben considerar las condiciones que determinan su presencia, lo cual se explica por medio del Diagrama BAM (Soberón & Peterson, 2005): interacciones bióticas con otras especies (B), el ambiente (A, consideración del clima y edafología) y las limitaciones de su dispersión (M, como barreras naturales) (Soberón et al., 2017; Soberón & Peterson, 2005), debido a la complejidad del proceso, la mayoría de los trabajos solo consideran el ambiente (A) y si en algunos casos a las limitaciones de su dispersión (área M) (Soberón et al., 2017).

Existen dos tipos principales de modelos de distribución de especies: correlativos y ¿mecanísticos? o mecanicistas. De los primeros se obtiene la posible distribución de una especie como una función de los registros geográficos y sus predictores ambientales mediante diferentes enfoques correlativos (Ver Cuadro 2), asumen que los rangos de las especies están en equilibrio y no pueden establecer relaciones causales (Elith & Leathwick, 2009; Kearney & Porter, 2009). Mientras que los ¿mecanísticos? determinan el rango de condiciones climáticas

donde una especie puede vivir de forma controlada (en laboratorio o campo) y luego proyectan al espacio geográfico, pero son más complicados de desarrollar. Sin embargo, los modelos mecanicistas presentan las siguientes ventajas con respecto a los correlativos: aplicativos para especies cuyos rangos no están en equilibrio (que aún no cubren la totalidad de condiciones adecuadas para sí, como las especies invasivas) y para especies de las que no se dispone de información "completa" o confiable, además de que es posible establecer relaciones causales (Elith, Kearney, & Phillips, 2010; Kearney & Porter, 2009).

Cuadro 2. Modelos de distribución de especies correlativos

Tipo de método	Nombre	Name
De perfil	BIOCLIM	BIOCLIM
	DOMAIN	DOMAIN
Basadas en regresión	Distancia de Mahalanobis	Mahalanobis distance
	Modelo lineal generalizado (MLG)	Generalized linear model (GLM)
	Modelo aditivo generalizado (MAG)	Generalized additive model (GAM)
	Splines de regresión adaptativa multivariante (SRAM)	Multivariate adaptive regression splines (MARS)
De aprendizaje de máquina	Máxima entropía (Maxent)	Maximum entropy (Maxent)
	Redes neuronales artificiales (RNA)	Artificial Neural Networks (ANN)
	Algoritmo genético para la producción de conjuntos de reglas (AGPCR)	Genetic algorithm for rule set production (GARP)
	Árboles de regresión potenciados (ARP) / Máquinas de aumento de gradiente (MAG)	Boosted regression trees (BRT)/Gradient boosting machines (GBM)
	Máquinas de vectores de soporte (MVS)	Support vector machines (SVM)

Fuente: Elith & Leathwick (2009); Hijmans, Phillips, Leathwick, & Elith (2020).

Existen muchos métodos matemáticos para aplicar los modelos correlativos (crear, ajustar, seleccionar, calibrar y evaluar). Los métodos de perfil se basan en estadística relativamente simple como la distancia ambiental a los registros geográficos (como BIOCLIM y DOMAIN); los que se basan en regresión son un tanto más complicados pero aún se comprenden con tan solo el enfoque frecuentista de la estadística (por ejemplo, regresión logística o gaussiana con un GLM); por último, los métodos de aprendizaje de máquina parten de un grupo de registros geográficos para la creación y entrenamiento de los modelos y de otro grupo para la prueba y calibración de estos. De tal modo que el software

“aprende” de los datos de entrenamiento y mejora su desempeño con nuevos datos (de prueba) (Cobos et al., 2019; Elith & Leathwick, 2009; Robert J Hijmans et al., 2020).

Los modelos de distribución de especies han sido usados en diversas áreas como lo es la tesis actual (es decir, en marcos de áreas naturales protegidas (López-Arce et al., 2019; R. J. Whittaker et al., 2005)), en la identificación de áreas de aptitud para establecer plantaciones comerciales (Arce-Romero, Monterroso-Rivas, Gómez-Díaz, & Cruz-León, 2017), en la evaluación de áreas con riesgo de invasión por especies exóticas (invasoras) (Thuiller et al., 2005).

Sin embargo, los procesos evolucionarios, de dispersión y de interacciones bióticas presentan grandes dificultades para su inclusión en cualquier tipo de modelo de distribución de especies debido a la metodología tan compleja que presuponen (Elith & Leathwick, 2009; Soberón et al., 2017). Por otro lado, también existen modelos que predicen características al nivel de comunidad como la riqueza de especies y su propia composición (Ferrier & Guisan, 2006).

Modelos de circulación general

Los modelos globales o generales de circulación (MGC) son modelos matemáticos que pronostican cambios en las condiciones de la atmósfera al combinar la climatología proyectada con escenarios de emisiones, de este modo se obtienen escenarios de cambio climático (Fernández Eguiarte, Zavala Hidalgo, & Romero Centeno, 2009). En la Figura 6 se muestran posibles escenarios futuros de emisiones de gases de efecto invernadero. Estos son usados frecuentemente con enfoques teóricos con la intención de reconstruir el clima del pasado (Jackson & Overpeck, 2000), hacer provisiones al futuro (Elith & Leathwick, 2009) y asociar las causas con los efectos del cambio climático (Elith et al., 2010).

Los factores externos que pueden influir en el clima y en el balance de energía que el sistema recibe del sol son los forzamientos climáticos o radiativos. Los principales **forzamientos radiativos** (diferencia entre la insolación absorbida por la Tierra y la energía irradiada de vuelta al espacio exterior) son: cantidad de la

radiación solar en la superficie de la atmósfera, albedo terrestre, concentración de gases de efecto invernadero y concentración de aerosoles (ver Figura 7) (tanto de procedencia natural como de procedencia antropogénica) (IPCC, 2013).

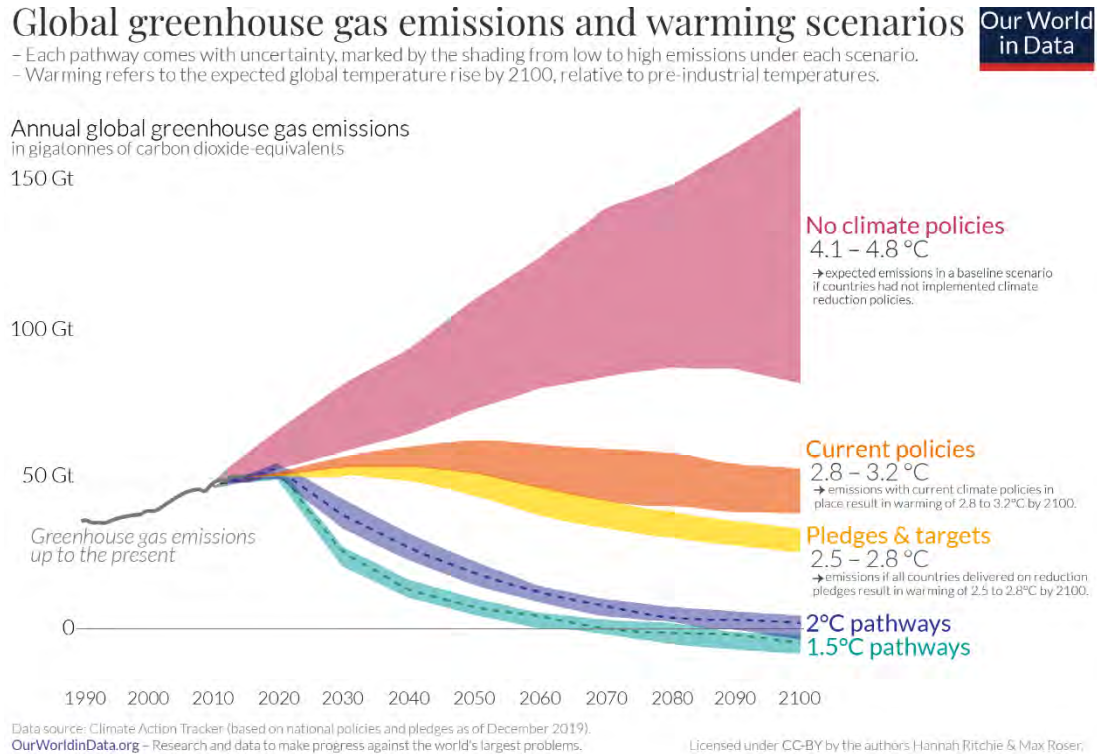


Figura 6. Posibles escenarios futuros de emisiones globales de gases de efecto invernadero.
Ritchie & Roser (2017).

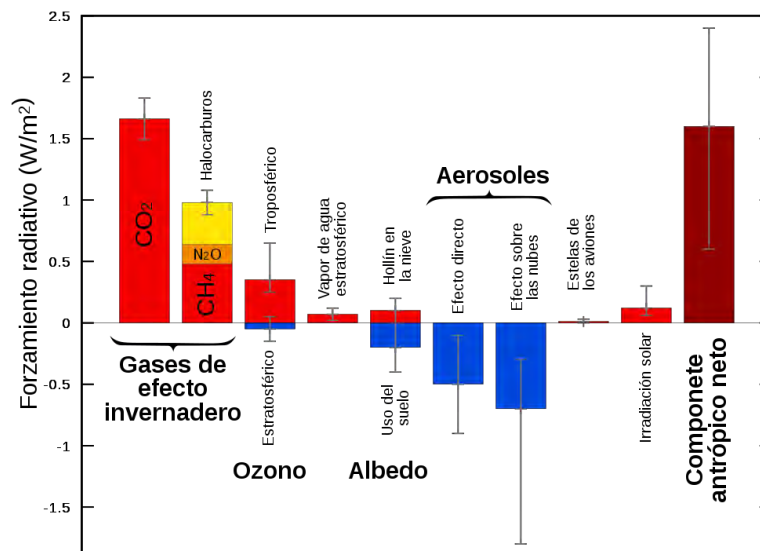


Figura 7. Cambio en el forzamiento radiativo entre 1750 y 2005, según estimaciones del IPCC.
Fuente: Leland McInnes (2009).

Modelo de Maxent

Un modelo de Maxent está conformado por conjuntos de transformaciones de las covariantes originales llamadas en el campo de aprendizaje de máquina (*machine learning*) como características (*features*) así como de multiplicadores de regularización. Éstos últimos controlan la cantidad de información que un modelo puede tener al penalizar los coeficientes que son poco significativos (o cercanos a cero) los cuales no mejoran el desempeño del modelo y que probablemente lo empeoran (medida de compensación entre bondad de ajuste y complejidad como el Criterio de Información de Akaike (Akaike, 1974; Elith et al., 2011)). Entre los tipos de características se encuentran: lineal, cuadrático, producto, límite, bisagra y categórica; por ejemplo, la de tipo lineal transforma linealmente a todas las covariantes (las trata como en regresión lineal múltiple) y la de producto realiza el producto de todas estas (Elith et al., 2006, 2011; S. J. Phillips et al., 2017; S. J. Phillips, Anderson, & Schapire, 2006).

Breve explicación de las primeras fases del flujo de trabajo de Maxent:

Dado un paisaje L , donde se ubican los registros geográficos de una especie, $y = 1$ denota presencia y $y = 0$ denota ausencia.

- $\mathbf{z}$ denota al vector de covariantes ambientales.
- $f(\mathbf{z}) :=$ densidad de probabilidad (DP) de covariantes ambientales a través de L .
- $f_1(\mathbf{z}) :=$ DP de covariantes a través de los registros geográficos en L .
- $f_0(\mathbf{z}) :=$ DP de donde la especie esté ausente o puntos aleatorios en L .

Del Teorema de Bayes se tiene que:

$$\Pr(y = 1|\mathbf{z}) = f_1(\mathbf{z}) \frac{\Pr(y = 1)}{f(\mathbf{z})}$$

$\Pr(y = 1)$, es un estadístico conocido como la prevalencia de la especie, que indica la proporción de L en la especie que está o puede estar presente. La cual normalmente es desconocida pero que se puede aproximar con τ . Posteriormente, se hacen transformaciones logarítmicas y logísticas a los

modelos, así como la minimización de la entropía relativa (distribución de Gibbs, equivalente a la maximización de la entropía (S. J. Phillips et al., 2006)):

$$f_1(\mathbf{z}) = f(\mathbf{z})e^{\eta(\mathbf{z})}$$

Donde $\eta(\mathbf{z}) := \alpha + \beta \cdot h(\mathbf{z})$, $h(\mathbf{z}) :=$ vector de características y $\beta :=$ vector de coeficientes. Las transformaciones logarítmicas y logísticas del modelo tienen el fin de obtener una salida de tipo logística (valores de 0 a 1), además de ayudar a solucionar el problema del desconocimiento de la prevalencia (Elith et al., 2011). La salida logística del modelo Maxent se obtiene con la siguiente ecuación:

$$\Pr(y = 1|\mathbf{z}) = \frac{\tau e^{\eta(\mathbf{z})-r}}{1 - \tau + \tau e^{\eta(\mathbf{z})-r}}$$

Donde r es la entropía relativa entre $f_1(\mathbf{z})$ y $f(\mathbf{z})$, τ es la probabilidad de presencia en los sitios con condiciones típicas; es la probabilidad donde $\eta(\mathbf{z}) =$ el valor promedio de $\eta(\mathbf{z})|f_1(x)$ (Elith et al., 2011). $\therefore \tau = \Pr[\eta(\mathbf{z})_i = \overline{\eta(\mathbf{z})}|f_1(x)]$.

Maxent junto con otros métodos similares son de especial importancia ya que, debido a su naturaleza, pueden trabajar con datos de solo presencia, los cuales son de mayor disponibilidad que los de presencia y ausencia, aunque de estos últimos se puedan obtener “mejores” resultados. Para lidiar con la falta de datos de ausencia, se toman muestras aleatorias de las variables (llamadas pseudo-ausencias) para evaluar si el modelo es igual a uno aleatorio (llamado modelo nulo) (Elith et al., 2006, 2011; Gomes et al., 2018; Robert J Hijmans et al., 2020).

4.2 Marco de referencia

En esta sección se muestra el marco de referencia, mismo que fue elaborando con base en revisiones de literatura científica. Busca de ilustrar el contexto del trabajo, es decir, de situar al lector en el panorama de la selva alta perennifolia, la modelación del nicho ecológico y proyecciones de las repercusiones del cambio climático en la distribución de las especies, así como los modelos que se usan para la extrapolación y estimación de la magnitud y consecuencias del calentamiento global. En el Anexo 2 (sección 8.2) se presenta un mapa conceptual del marco de referencia de la tesis así como el procedimiento metodológico que se utilizó.

4.2.1 La selva alta perennifolia en México.

La selva alta perennifolia se refiere a una comunidad de vegetación arbórea de la zona Cálido-Húmeda de México, clima A “tropical lluvioso”: *Af*, *Am* y *Aw* (García, 2004; Miranda & Hernández-X, 1963) pero en la literatura también puede encontrarse como bosque tropical perennifolio, evergreen rainforest (Pennington & Sarukhán, 2005), entre muchos otros.

Se presenta en zonas de clima A de Köppen, en los subtipos *Af(m)* y *Aw*: precipitaciones medias anuales mayores a 2 000 mm con hasta tres o cuatro meses con 60 mm de precipitación media mensual (PMM), o bien, con PMA del orden de 1 600 a 1 700 mm, pero distribuidas de manera homogénea a lo largo del año. La temperatura media anual de estas zonas suele variar de entre 22 a 26 °C, no menor a 20 °C. En cuestión de la temperatura media mensual (TMM), esta nunca se presenta inferior a 18 °C, exhibe con oscilaciones de 5 a 7 °C entre el mes más frío y el más cálido (García, 2004; Pennington & Sarukhán, 2005).

Las extensas selvas que cubrieron los trópicos húmedos de México han desaparecido en su mayor parte, quedando reducidas a solo 10% de su extensión original; si bien los fragmentos restantes tienen protección oficial al igual que las especies en peligro de extinción que habitan en ellos, siguen sujetas a desaparición (Challenger, 1998; Moreno-Sánchez et al., 2011).

En la mayor parte del territorio mexicano la selva fue aprovechada por la población indígena durante siglos sin que mostrara problemas de deterioro considerables, sin embargo, en las últimas 5 décadas se encuentra en un fuerte desequilibrio, sobre todo por la forma de su explotación (Diódoro Granados Sánchez et al., 1997). La legislación en términos de su conservación debe ejercerse con bases científicas para que pueda ser efectiva (Challenger, 1998).

Los suelos de las zonas donde se encuentra esta comunidad vegetal presentan un buen drenaje, pero en algunos casos y durante la temporada de lluvias, estos pueden ser inundables. Los materiales de los que se derivan son mayormente rocas de origen ígneo (cenizas, pocas veces basalto), a veces de origen sedimentario calizo (margas y lutitas) y raramente de origen metamórfico. Los tipos de suelo que más comúnmente presentan son los de los grupos latosólico, rendzínicos y los vertisoles; dichos suelos son arcillosos y ricos en materia orgánica, bajo condiciones naturales (Pennington & Sarukhán, 2005).

Sin embargo, las publicaciones de revistas arbitradas que abordan la importancia ecológica de la selva alta perennifolia y de las especies que la componen son relativamente escasas si se compara, por ejemplo, con la Selva Baja Caducifolia (Pompa-García, Sigala Rodríguez, & Jurado, 2017). Lo cual resulta irónico debido a que la selva alta perennifolia representa el tipo más desarrollado, exuberante y con mayor diversidad biológica con respecto a los demás tipos de vegetación tropical a nivel nacional e incluye la gama más variada de formas vegetativas (Pennington & Sarukhán, 2005).

Por otro lado, las variantes de esta comunidad vegetal son muy diversas, sus elementos tienden a dominar individual o grupalmente, lo cual conlleva a nombrarles según los elementos dominantes, por ejemplo caobales si el elemento dominante es la caoba (*Swietenia macrophylla*). Además, gran parte de las selvas actuales son de vegetación secundaria (INEGI, 2016). Las selvas secundarias (agrupaciones que se conocen como acahuals) se pueden distinguir de las primarias por su composición de especies: árboles de crecimiento rápido y maderas blandas como guarumbo (*Cecropia* spp.),

majahuas (*Heliocarpus* spp.), entre otras; así como por su edad o por su altura. Las agrupaciones que se forman por la alteración de las selvas primarias perennifolias son muy complejas, su composición y estructura depende de múltiples circunstancias, como lo son la edafología, la topografía y la naturaleza así como la duración de la alteración (Miranda & Hernández-X, 1963).

En la Figura 8 se muestra un mapa de la distribución de la SAP en 2016 y en el Cuadro 3 de forma complementaria se enlista el área que ocupan sus diferentes etapas sucesionales (INEGI, 2016).

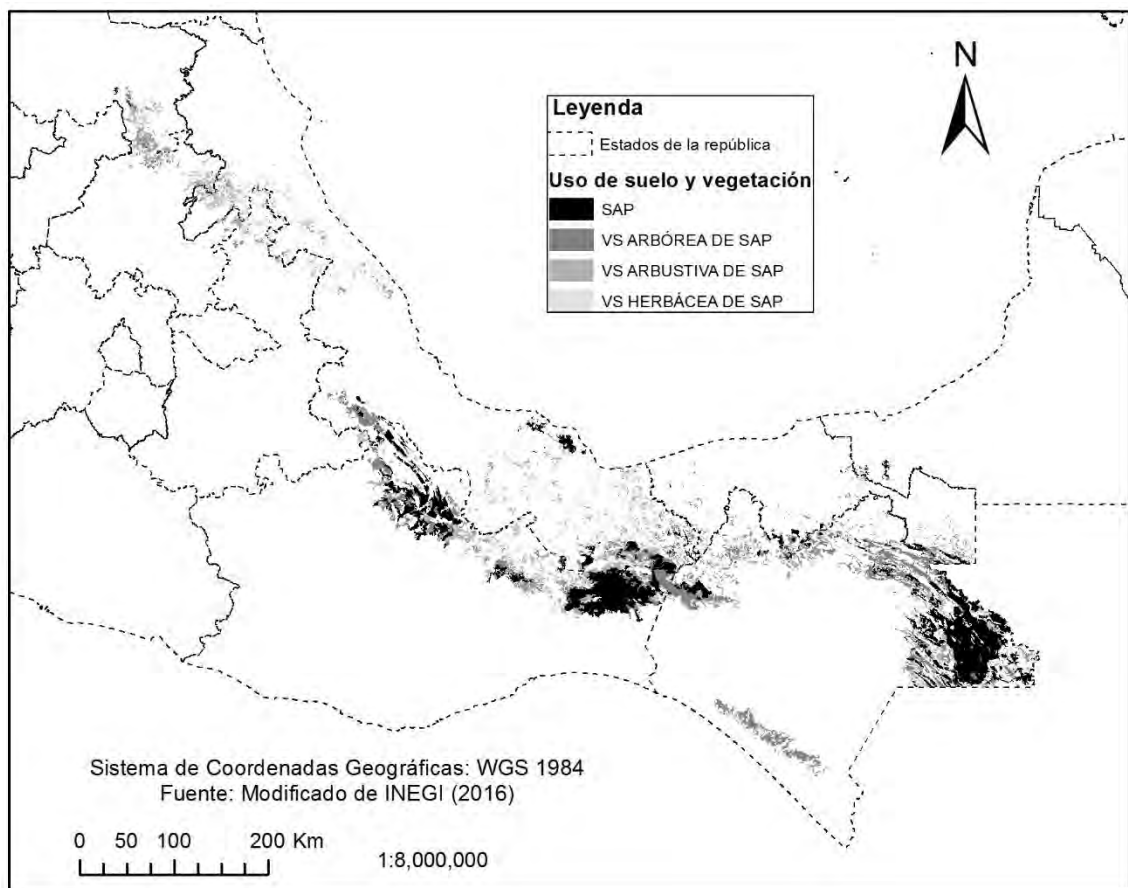


Figura 8. Distribución de la selva alta perennifolia en México.

Fuente: Modificado de INEGI (2016).

Se observa que esta comunidad es muy abundante hacia el sureste de México si se consideran todos sus estados sucesionales, lo que implica que ha sufrido una fuerte degradación y fragmentación como lo indica la literatura (Challenger, 1998; Pennington & Sarukhán, 2005).

Cuadro 3. Superficie ocupada por los diferentes estados sucesionales de selva alta perennifolia

Vegetación	Superficie (Km ²)	Proporción nacional
Selva alta perennifolia	12 259	0.63%
Vegetación secundaria arbórea de selva alta perennifolia	9 391	0.48%
Vegetación secundaria arbustiva de selva alta perennifolia	8 682	0.44%
Vegetación secundaria herbácea de selva alta perennifolia	516	0.03%
Distintas etapas sucesionales de selva alta perennifolia	30 849	1.57%
Estado de Tabasco (Referencia)	24 698	1.26%
Total nacional	1 960 189	100%

Fuente: INEGI (2016).

Especies representativas o de importancia de la selva alta perennifolia

Esta selva representa el tipo más desarrollado, exuberante y con mayor diversidad biológica con respecto a los demás tipos de vegetación a nivel país. Incluye la gama más variada de formas de vida: comprende diversos árboles y arbustos de diferentes portes, plantas herbáceas, humbrófilas de grandes hojas verde oscuro, palmas (la mayoría espinosas y pinnadas), bejucos y plantas trepadoras, epífitas, líquenes (Miranda & Hernández-X, 1963; Pennington & Sarukhán, 2005).

Se presentan las siguientes especies arbóreas de manera sobresaliente: *Terminalia amazonia*, *Manilkara zapota*, *Guatteria anomala*, *Dialium guianense*; *Swietenia macrophylla* en terrenos más planos. Como árboles del estrato superior: las anteriores así como *Licania platypus* y *Ulmus mexicana* (Miranda & Hernández-X, 1963; Pennington & Sarukhán, 2005), en adición, se pueden presentar las especies que se muestran en el Cuadro 4. En la Figura 9 se muestran algunas de las principales especies de la selva húmeda. En el estrato superior se encuentra la caoba (*Swietenia macrophylla*), *Terminalia amazonia*, el ramón (*Brosimum alicastrum*), *Dialium guianense*, *Ficus spp*, entre otras. En el estrato intermedio se encuentra *Cecropia obtusifolia*, *Pimenta dioica*, entre otras. Mismas que son clásicas de la vertiente del altiplano (Challenger, 1998).

Cuadro 4. Algunas de las principales especies de la selva alta perennifolia

Estrato	Especie	Altura potencial	Diámetro normal potencial	Otras características
Superior	<i>Guatteria anomala</i>	Con cierta frecuencia: 65 o 75 m (en el caso de la primera, la tercera y la cuarta)	En ocasiones: 2-3 m (en el caso de la primera, la tercera y la cuarta)	Casi todos presentan fustes muy largos y limpios, con ramas ubicadas en hacia el ápice. Copas redondeadas o piramidales, muchos con ramificación simpódica.
	<i>Licania platypus</i>			
	<i>Swietenia macrophylla</i>			
	<i>Terminalia amazonia</i>			
	<i>Ulmus mexicana</i>			
	<i>Dialium guianense</i>	Normalmente: >30 m: 20,25-35,40 m.	Normalmente: 30-60 cm, con contrafuertes	Raramente con espinas en y más aún en tallos viejos. Hojas mesófilas o folíolos microfilos de colores claros.
	<i>Calophyllum brasiliense</i>			
	<i>Acosmiun panamense</i>			
	<i>Vochysia guatemalensis</i>			
Medio	Por lo general son las dominantes o bien, las mismas que pertenecen al estrato superior.	Normalmente: 13-19 o 24 m (según el estrato superior)	Con mucha frecuencia: 3-5 cm	Hojas agrupadas dispuestas y apicalmente. Copas más piramidales o francamente alargadas.
	<i>Blepharidium mexicanum</i>			
Inferior	Palmas espinosas y pinnadas	Con mucha frecuencia: 12-15 m	“	Follaje a 40-50 cm del suelo (palmas)
		2-4 m (palmas)		

*Como excepción a este punto se tiene a: Bernoullia flammea, Talauma mexicana y Vochysia guatemalensis

Fuente: elaborado con base en la información incluida en Pennington & Sarukhán (2005)

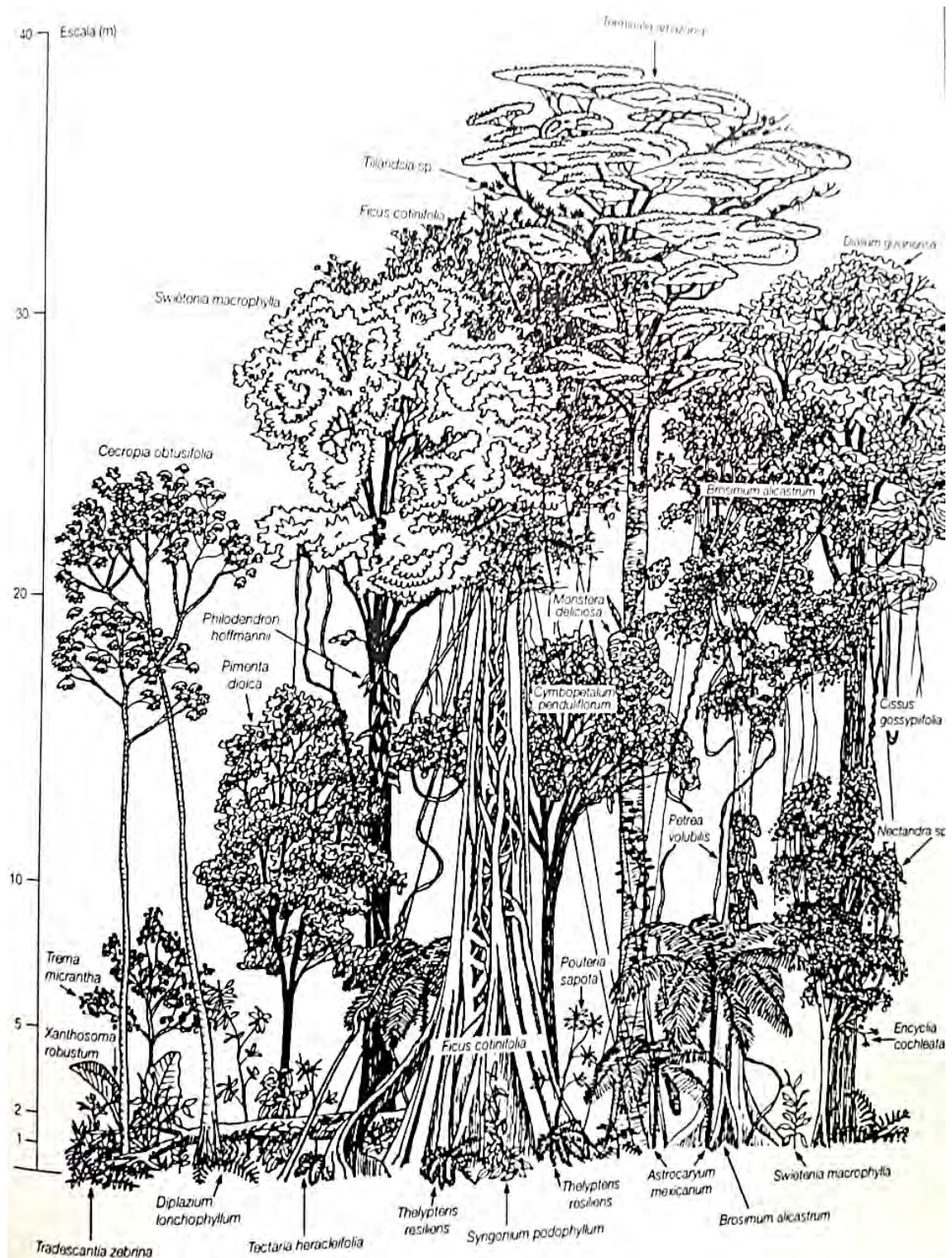


Figura 9. Representación esquemática de la estructura de la selva húmeda en la vertiente del atlántico.

Fuente: Challenger (1998)

Varias de las especies contempladas en este documento tienen un uso maderable al menos a nivel local, así como industrial (árbol del chicle), forrajero, cerco vivo o comestible. Las demás especies, incluyendo las de sucesión secundaria presentan un destacable uso potencial en la industria forestal (Pennington & Sarukhán, 2000). En el siguiente capítulo (Capítulo 3) se abunda en la manera en que fueron seleccionadas las demás especies, prácticamente se trató de la valoración estructural (importancia ecológica y forestal de estas) resultado de un breve análisis de los datos del INFyS 2004-2009 (CONAFOR, 2009; CONAFOR & UACH, 2009) así como revisión de literatura científica.

4.2.2 Modelación de especies tropicales

Entre los trabajos realizados en el ámbito de la modelación de especies arbóreas de esta comunidad vegetal se encuentran: aptitud en escenario base y con cambio climático de la ciruela mexicana (*Spondias mombin*) con los modelos HADGEM2_ES, GFDL_CM3 y otro escenario más (Arce-Romero et al., 2017), *Guaiacum sanctum* (López-Toledo, Gonzalez-Salazar, Burslem, & Martinez-Ramos, 2011), zapote mamey (*Pouteria sapota*) (Núñez-Colín et al., 2017). El cedro rojo (*Cedrela mexicana*), se ha modelado en escenarios pasados, presentes y futuros para diferentes regiones, (Gómez Díaz et al., 2011; Gómez Díaz, Monterroso Rivas, & Tinoco Rueda, 2007; Ramos et al., 2018). También se ha estudiado a *Swietenia macrophylla*, *Brosimum alicastrum*, *Tectona grandis* y *Leucaena leucocephala* como especies representativas las zonas tropicales de México para la proyección de su aptitud ante cambio climático; todas las especies resultaron afectadas negativamente con excepción del cedro rojo (Gómez Díaz et al., 2011).

4.2.3 Modelación de comunidades o ecosistemas (niveles organizacionales mayores al específico)

Estrada-Contreras et al. (2015) realizaron proyecciones en escenarios base y con cambio climático de la distribución potencial de especies representativas de las principales comunidades vegetales del estado de Veracruz, dentro de las que se encontraban 12 especies pertenecientes a la comunidad bajo estudio. Se partió

de la selección de especies dominantes y características de cada comunidad vegetal que se reportan en la literatura mediante un análisis de Clúster y con el índice de Jaccard como una métrica basada en el cálculo de la similaridad de la “afinidad sinecológica”, luego las georreferencias de las localidades fueron obtenidas de un herbario (del Instituto Nacional de Ecología) y finalmente su distribución potencial se obtuvo mediante la técnica de modelado GARP. Se reportó un cambio del 53% de esta comunidad para 2050.

En el ámbito internacional se ha trabajado la distribución potencial de los bosques tropicales húmedos en escenarios de cambio climático (Zelazowski, Malhi, Huntingford, Sitch, & Fisher, 2011).

Entre los trabajos que abordan temas sobre modelación de ecosistemas o comunidades vegetales se encuentran los de Thuiller et al. (2005), Ferrier & Guisan (2006), Deblauwe et al. (2008), Riordan & Rundel (2009), (Clark, Gelfand, Woodall, & Zhu, 2014), López-Arce *et al.* (2019) y Flores-Tolentino, Ortiz, & Villaseñor (2019). Algunos de los cuales no solo buscan encontrar la distribución especial del nivel organizacional del que se trate sino que buscan proyectar atributos de estos como lo son patrones, composición, diversidad, entre otros.

4.3 Marco metodológico

El marco metodológico se muestra en la Figura 10, el cual comprendió la revisión de literatura, la obtención de datos (selección de especies, recopilación de registros geográficos y la creación y preselección de variables bioclimáticas), la modelación del nicho ecológico, creación de mapas binarios, análisis de cambio y propuesta para áreas de conservación de la comunidad vegetal.

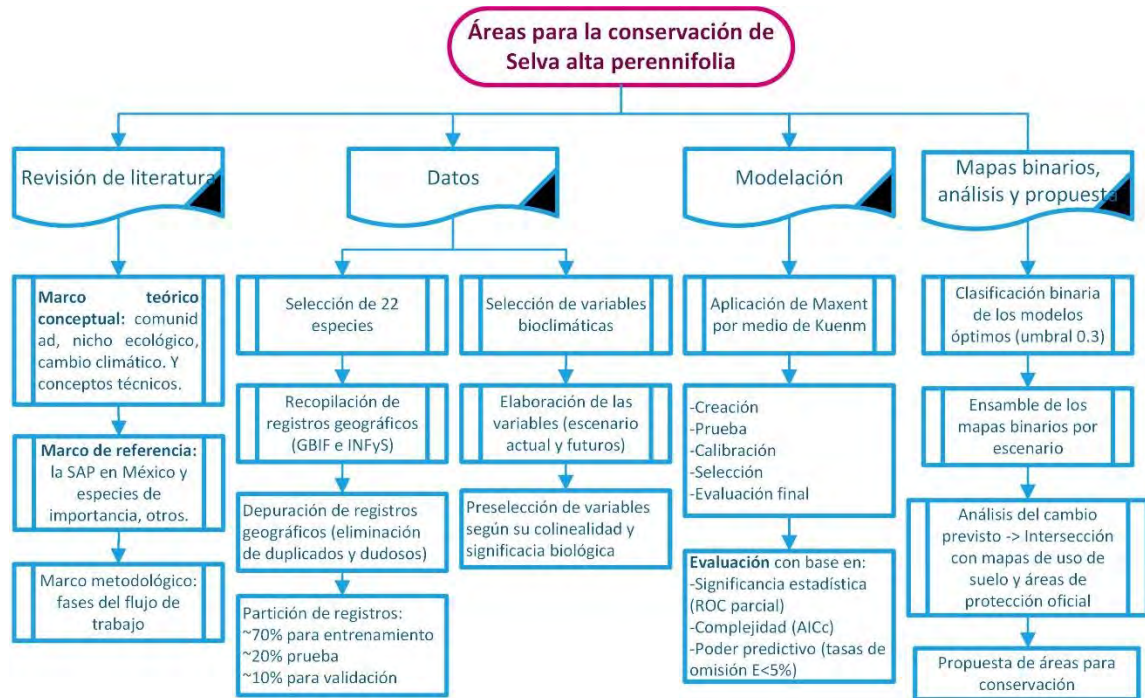


Figura 10. Marco metodológico de la tesis

4.3.1 Procesamiento general de los datos

Primero seleccionaron las principales especies con base en índices estructurales. Después, se descargaron datos de los registros geográficos de GBIF por especie (GBIF, 2019) y se unieron a los del INFyS de CONAFOR (CONAFOR, 2009; CONAFOR & UACH, 2009) para su posterior depuración (registros duplicados o dudosos) y partimentación en tres grupos: uno para entrenamiento, otro para prueba y el tercero para validación de los modelos.

Se usaron las variables bioclimáticas que indican O'Donnell & Ignizio, (2012) provistas por Fernández Eguiarte *et al.* (2009) (al igual que las de cambio

climático) pero se mejoró su precisión con la metodología de Gómez *et al.* (2008). Estas se preseleccionaron según su significancia biológica y se delimitaron a un área M predefinida (Soberón & Peterson, 2005) por cada grupo de especies (Elith *et al.*, 2011). Después se aplicó Maxent (Phillips *et al.*, 2017) desde Kuenm (Cobos *et al.*, 2019) en R (R Core Team, 2019) con la metodología indicada por los autores para la calibración, construcción y evaluación final de los modelos (Ver Figura 11). Específicamente se tomaron los modelos que tuvieran un delta AICc<2, tasas de omisión con un error de 5% y ROC parcial (p-valor) de 0.

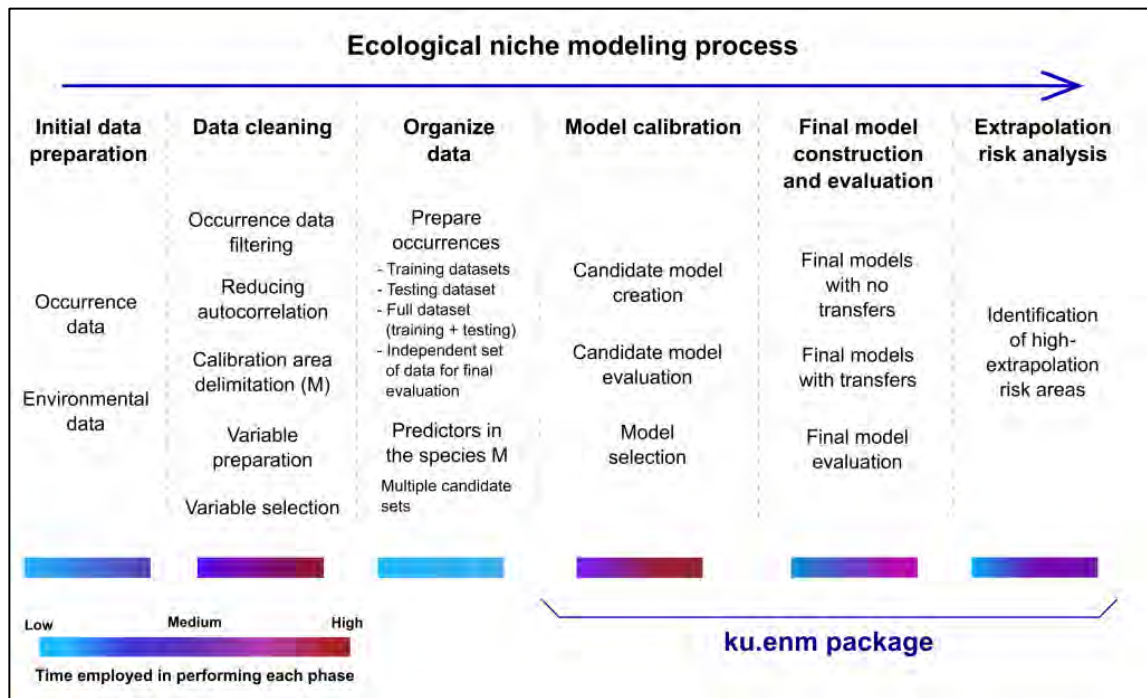


Figura 11. Descripción esquemática del proceso de modelado del nicho ecológico y pasos que pueden ser desarrollados usando la paquetería Kuenm

Fuente: Cobos *et al.* (2019)

Luego, se los modelos de distribución óptimos fueron clasificados para obtener mapas binarios de distribución potencial a un umbral de 0.3. Los mapas binarios se ensamblaron en un SIG para aproximar el área de distribución potencial de la comunidad, que se ubicó en donde gran cantidad de especies (14 a 22) puede coexistir. Se hizo lo mismo con las distribuciones en los escenarios de cambio climático, los cuales se compararon geográficamente con el ensamble actual. Los ensambles se analizaron con el uso de suelo y las áreas de protección oficial

para la generación de una propuesta de áreas prioritarias de conservación de la comunidad.

4.3.2 Software, rutinas y paqueterías

Entre el software, rutinas y paqueterías que se usaron durante el desarrollo del trabajo se tienen los siguientes. Software: Maxent (S. J. Phillips et al., 2017) con el método de modelado de máxima entropía (bases en teoría de la información, estadística condicional o bayesiana y aprendizaje de máquina); R (R Core Team, 2019) en la aplicación de procedimientos, uso de paqueterías y publicación de resultados; ArcMap (ESRI, 2016) en algunos procedimientos y publicación de resultados. Rutinas: selección de variables bioclimáticas y resumen de las réplicas de los modelos de distribución con el análisis del coeficiente de correlación de Pearson; media y desviación estándar de los mapas replicados; cálculo del área geodésica tanto individual como para el conjunto de distribuciones potenciales con ArcMap. Paqueterías de R (*R Packages*): ENMeval (Muscarella et al., 2014) en la partición de los datos, Kuenm (Cobos et al., 2019) en el modelado (con base en significancia, complejidad y predictibilidad), dismo (Robert J Hijmans et al., 2020) en el uso de otros métodos de modelación como Bioclim.

4.4 Literatura citada

- Akaike, H. (1974). A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*, 19(6), 716–723. <https://doi.org/doi:10.1109/TAC.1974.1100705>.
- Arce-Romero, A. R., Monterroso-Rivas, A. I., Gómez-Díaz, J. D., & Cruz-León, A. (2017). Ciruelas mexicanas (*Spondias* spp.): Su aptitud actual y potencial con escenarios de cambio climático para México. *Revista Chapingo, Serie Horticultura*, 23(1), 5–19. <https://doi.org/10.5154/r.rchsh.2016.06.020>
- Challenger, A. (1998). Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: Pasado, presente y futuro. UNAM, Instituto de Biología. México.

- Clark, J. S., Gelfand, A. E., Woodall, C. W., & Zhu, K. (2014). More than the sum of the parts: Forest climate response from joint species distribution models. *Ecological Applications*, 24(5), 990–999. <https://doi.org/10.1890/13-1015.1>
- Clements, F. E. (Frederic E. (1916). *Plant Succession. An analysis of the development of vegetation*. University of Minnesota (Vol. Publicatio). Washington, USA: THE CARNEGIE INSTITUTION OF WASHINGTON. <https://doi.org/10.1126/science.45.1162.339>
- Clements, F. E. (Frederic E. (1928). *Plant succession and indicators; A definitive edition of Plant succession and Plant indicators*. New York city: The H. W. Wilson company. Recuperado de <file://catalog.hathitrust.org/Record/001498320>
- Cobos, M. E., Peterson, T. A., Barve, N., & Osorio-Olvera, L. (2019). kuenm: an R package for detailed development of ecological niche models using Maxent. *PeerJ*, 7(e6281). <https://doi.org/10.7717/peerj.6281>
- CONAFOR. (2009). *Metodología del Inventario Nacional Forestal y de Suelos 2004 – 2009*. Recuperado de <https://www.conafor.gob.mx/biblioteca/Inventario-Nacional-Forestal-y-de-Suelos.pdf>
- CONAFOR, & UACH. (2009). *Inventario Nacional Forestal y de Suelos 2004-2009*. Comisión Nacional Forestal – Universidad Autónoma Chapingo.
- Deblauwe, V., Barbier, N., Couteron, P., Lejeune, O., & Bogaert, J. (2008). The global biogeography of semi-arid periodic vegetation patterns. *Global Ecology and Biogeography*. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00413.x>
- Elith, J., H. Graham, C., P. Anderson, R., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., ... E. Zimmermann, N. (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29, 129–151. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x>

- Elith, J., Kearney, M., & Phillips, S. (2010). The art of modelling range-shifting species. *Methods in Ecology and Evolution*, 1, 330–342. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210x.2010.00036.x>
- Elith, J., & Leathwick, J. R. (2009). species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40(1), 677–697. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159>
- Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y. E., & Yates, C. J. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17(1), 43–57. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>
- ESRI. (2016). ArcGIS Desktop: Release 10.5. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.
- Estrada-Contreras, I., Equihua, M., Castillo-Campos, G., & Rojas-Soto, O. (2015). Climate change and effects on vegetation in Veracruz, Mexico: An approach using ecological niche modelling. *Acta Botanica Mexicana*, 2015(112), 73–93.
- Fernández Eguiarte, A., Zavala Hidalgo, J., & Romero Centeno, R. (2009). Atlas climático digital de México. Recuperado de <http://uniatmos.atmosfera.unam.mx/ACDM/>
- Ferrier, S., & Guisan, A. (2006). Spatial modelling of biodiversity at the community level. *Journal of Applied Ecology*, 43, 393–404. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01149.x>
- Flores-Tolentino, M., Ortiz, E., & Villaseñor, J. L. (2019). Ecological niche models as a tool for estimating the distribution of plant communities. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 90(e902829). <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2019.90.2829>
- García, E. (2004). Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppe. (UNAM, Ed.) (5° Ed). México. Recuperado de <http://www.publicaciones.igg.unam.mx/index.php/ig/catalog/book/83>

- GBIF [Global Information Facility]. (2019). Free and open access a biodiversity data. Recuperado de www.gbif.org
- Gleason, H. A. (1917). The structure and development of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 44(10), 464–481. Recuperado de <https://www.jstor.org/stable/2479596>
- Gleason, H. A. (1926). The Individualistic Concept of the Plant Association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 53(1), 7–26. Recuperado de <http://www.jstor.org/stable/2479933>
- Gleason, H. A. (1939). The Individualistic Concept of the Plant Association. *American Midland Naturalist*, 21(1), 92–110. <https://doi.org/10.2307/2420377>
- Gomes, V. H. F., Ijff, S. D., Raes, N., Amaral, I. L., Salomão, R. P., Coelho, L. D. S., ... Ter Steege, H. (2018). especies Distribution Modelling: Contrasting presence-only models with plot abundance data. *Scientific Reports*, 8(1), 1–12. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-18927-1>
- Gómez Díaz, J. D., Monterroso Rivas, A. I., Tinoco Rueda, J. A., Toledo Medrano, M. L., Conde Álvarez, C., & Gay García, C. (2011). Assessing current and potential patterns of 16 forest especies driven by climate change scenarios in México. *Atmosfera*.
- Gómez Díaz, Jesús David, Monterroso Rivas, A. I., & Tinoco Rueda, J. Á. (2007). Distribución del cedro rojo (*Cedrela odorata* L.) en el estado de Hidalgo, bajo condiciones actuales y escenarios de cambio climático. *Madera y Bosques*, 13(2), 29–49. <https://doi.org/10.21829/myb.2007.1321227>
- Gómez, J. D., Etchevers, J. D., Monterroso, A. I., Gay, C., Campo, J., & Martínez, M. (2008). Spatial estimation of mean temperature and precipitation in areas of scarce meteorological information. *Atmosfera*, 21(1), 35–56. Recuperado de <http://www.scielo.org.mx/pdf/atm/v21n1/v21n1a3.pdf>
- Granados Sánchez, Diódoro, López, R., G. F., & Trujillo M., E. (1997). Selva Maya de Quintana Roo. *Ciencia*, 48(2), 36–52.

- Granados Sánchez, Diodoro, & López Rios, G. F. (2000). *Sucesión Ecológica, Dinámica del Ecosistema* (Primera ed). México: Universidad Autónoma Chapingo.
- Granados Sánchez, Diodoro, & Tapia Vargas, R. (1990). *Comunidades vegetales*, 235.
- Grinnell, J. (1917). The Niche-Relationships of the California Thrasher. *Oxford University Press*, 34(4), 427–433.
<https://doi.org/http://dx.doi.org/10.2307/4072271>
- Hijmans, R. J., Phillips, S., Leathwick, J., & Elith, J. (2020). Vignette of package ‘dismo’. *especies Distribution Modeling package*. CRAN (1.3-2). Recuperado de <https://cran.r-project.org/web/packages/dismo/dismo.pdf> (consultado en diciembre de 2020).
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remark. *Cold Spring Harbor Symposiaon Quantitative Biology*, 22, 415–427. <https://doi.org/10.1201/9781315366746>
- INEGI. (2016). Conjunto de datos vectoriales de Uso del Suelo y Vegetación Escala 1:250 000, Serie V (Capa Unión). México: Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). Recuperado de <https://www.inegi.org.mx/app/biblioteca/ficha.html?upc=889463173359> (Consultado el 19 de noviembre de 2019)
- IPCC. (2013). Annex III: Glossary [Planton, S. (ed.)]. In T. F. Stocker, D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S. K. Allen, J. Boschung, ... P. M. Midgley (Eds.), *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I a the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (pp. 1447–1466). Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA: Cambridge University Press.
- IPCC. (2014). *AR5 Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability*. Intergovernmental Panel on Climate Change. Recuperado de <https://www.ipcc.ch/report/ar5/wg2/>

- Jackson, S. T., & Overpeck, J. T. (2000). Responses of plant populations and communities a environmental changes of the late Quaternary. *Paleobiology*, 26(S4), 194–220. <https://doi.org/10.1017/s0094837300026932>
- Kearney, M., & Porter, W. (2009). Mechanistic niche modelling: Combining physiological and spatial data a predict especies' ranges. *Ecology Letters*, 12, 334–350. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01277.x>
- López-Arce, L., Ureta, C., Granados-Sánchez, D., Rodríguez-Esparza, L., & Monterroso-Rivas, A. (2019). Identifying cloud forest conservation areas in Mexico from the potential distribution of 19 representative especies. *Heliyon*, 5(3), 1–21. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2019.e01423>
- López-Toledo, L., Gonzalez-Salazar, C., Burslem, D. F. R. P., & Martinez-Ramos, M. (2011). Conservation Assessment of *Guaiacum sanctum* and *Guaiacum coulteri*: Historic Distribution and Future Trends in Mexico. *Biotropica*. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2010.00682.x>
- Miranda, F., & Hernández-X, E. (1963). Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Bol. Soc. Bot. Méx*, 28(5), 29–179. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.17129/botsci.1084>
- Moreno-Sanchez, R., Moreno-Sanchez, F., & Torres-Rojo, J. M. (2011). National assessment of the evolution of forest fragmentation in Mexico. *Journal of Forestry Research*, 22(4), 167–174. <https://doi.org/10.1007/s11676-011-0145-0>
- Muscarella, R., Galante, P. J., Soley-Guardia, M., Boria, R. A., Kass, J. M., Uriarte, M., & Anderson, R. P. (2014). ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent ecological niche models . *Methods in Ecology and Evolution*, 5(11), 1198–1205. <https://doi.org/10.1111/2041-210x.12261>
- Núñez-Colín, C. A., Alia-Tejacal, I., Villarreal-Fuentes, J. M., Escobedo-López, D., Rodríguez-Núñez, J. R., & Peña-Caballero, V. (2017). Distribution, eco-climatic characterization and potential cultivation zones of mamey sapote in

- O'Donnell, M. S., & Ignizio, D. A. (2012). Bioclimatic Predictors for Supporting Ecological Applications in the Conterminous United States. United States. Data Series 691.
- Pennington, T., & Sarukhán, J. (2005). Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies. (D. UNAM, FCE. México, Ed.) (Tercera ed). Fondo de Cultura Económica.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., Dudík, M., Schapire, R. E., & Blair, M. E. (2017). Opening the black box: an open-source release of Maxent. *Ecography*, 40(7), 887–893. <https://doi.org/10.1111/ecog.03049>
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(3–4), 231–259. <https://doi.org/10.1016/J.ECOLMODEL.2005.03.026>
- Pompa-García, M., Sigala Rodríguez, J. Á., & Jurado, E. (2017). Algunas especies arbóreas de importancia ecológica en México: una revisión documental. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y Del Ambiente*, 23(2), 185–219. <https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2016.05.032>
- Powell, D. C. (1996). A Stage Is A Stage Is A Stage ... Or Is It? Successional Stages, Structural Stages, Seral Stages. USDA Forest Service, White Paper, F14-SO-WP, 1–14.
- R Core Team. (2019). R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria. Recuperado de <https://www.r-project.org/>
- Ramos, J. H., Santos, R. R., Ramos, A. H., Cuevas, X. G., Hernández-Máximo, E., Uicab, J. V. C., & López, D. S. (2018). Historical, current and future distribution of *Cedrela odorata* in Mexico. *Acta Botanica Mexicana*. <https://doi.org/10.21829/abm124.2018.1305>

- Riordan, E. C., & Rundel, P. W. (2009). Modelling the distribution of a threatened habitat: The California sage scrub. *Journal of Biogeography*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02151.x>
- Ritchie, H., & Roser, M. (2017). CO₂ and Greenhouse Gas Emissions. Retrieved December 5, 2020, from <https://ourworldindata.org/co2-and-other-greenhouse-gas-emissions>
- Ruddiman, W. F., & Thomson, J. S. (2001). The case for human causes of increased atmospheric CH₄ over the last 5000 years. *Quaternary Science Reviews*, 20(18), 1769–1777. [https://doi.org/10.1016/S0277-3791\(01\)00067-1](https://doi.org/10.1016/S0277-3791(01)00067-1)
- Soberón, J., & Nakamura, M. (2009). Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(SUPPL. 2), 19644–19650. <https://doi.org/10.1073/pnas.0901637106>
- Soberón, J., Osorio-Olvera, L., & Peterson, T. (2017). Diferencias conceptuales entre modelación de nichos y modelación de áreas de distribución. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88, 437–441. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.03.011>
- Soberón, J., & Peterson, A. T. (2005). Interpretation of Models of Fundamental Ecological Niches and species' Distributional Areas. *Biodiversity Informatics*, 2, 1–10. <https://doi.org/10.17161/bi.v2i0.4>
- Thuiller, W., Richardson, D. M., Pyssek, P., Midgley, G. F., Hughes, G. O., & Rouget, M. (2005). Niche-based modelling as a tool for predicting the risk of alien plant invasions at a global scale. *Global Change Biology*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.001018.x>
- Whittaker, R. H. (1953). A Consideration of Climax Theory: The Climax as a Population and Pattern. *Ecological Monographs*, 23(1), 41–78. <https://doi.org/10.2307/1943519>

- Whittaker, R. H., & Levin, S. A. (1977). The role of mosaic phenomena in natural communities. *Theoretical Population Biology*, 12(2), 117–139. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0040-5809\(77\)90039-9](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0040-5809(77)90039-9)
- Whittaker, R. J., Araújo, M. B., Jepson, P., Ladle, R. J., Watson, J. E. M., & Willis, K. J. (2005). Conservation biogeography: Assessment and prospect. *Diversity and Distributions*, 11, 3–23. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2005.00143.x>
- Zelazowski, P., Malhi, Y., Huntingford, C., Sitch, S., & Fisher, J. B. (2011). Changes in the potential distribution of humid tropical forests on a warmer planet. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 369, 137–160. <https://doi.org/10.1098/rsta.2010.0238>

5 CAPÍTULO 3. ESPECIES ARBÓREAS DE LA SELVA ALTA PERENNIFOLIA DE IMPORTANCIA ECOLÓGICA Y FORESTAL

Tropical rainforest's tree species of ecological and forest importance

5.1 Resumen

La selva alta perennifolia es caracterizada por la heterogeneidad en los elementos bióticos que la componen, lo cual dificulta la selección de especies para realizar estudios que busquen representar la comunidad en su conjunto. Se buscó localizar las especies arbóreas de mayor importancia ecológica y forestal de la selva alta perennifolia en México. Lo anterior con el fin de evaluar la hipótesis de que especies con alto valor ecológico y forestal pueden predecir la distribución potencial de un nivel organizacional mayor como el de comunidad vegetal. Para ello se partió de datos del Inventario Nacional Forestal y de Suelos de la Comisión Nacional Forestal, luego se calcularon dos índices de valoración estructural comunes en estudios de esta naturaleza: el índice de valor de importancia y el índice de valor forestal para datos de los conglomerados ubicados dentro de esta comunidad vegetal. Se encontró que cerca de 16 especies acumulan más de un tercio del valor total en ambos índices pero se tomaron 26 (cerca de 50% de los índices); para ajustar la lista se agregaron algunas especies que la literatura indica como clásicas e indicadores de estados sucesionales avanzados y se descartaron algunas especies de la lista anterior por la redundancia de especies de amplia distribución. Se obtuvieron 22 especies pertenecientes a las Fabaceae (3), Annonaceae (2), Sapotaceae (2), Meliaceae (2), entre otras. Sin embargo, se encontró que especies típicas de estados sucesionales secundarios tuvieron gran representatividad con ambos casos; lo cual sugiere que existen perturbaciones considerables en áreas consideradas como primarias. Pero no hay duda de que conforman la estructura de esta selva y, que por tal razón, deberán ser consideradas para los fines que persigue la investigación.

Palabras clave: bosques tropicales, dasometría, diversidad de especies, estructura forestal, valoración estructural, bosques tropicales.

5.2 Abstract

tropical rainforest is characterized by the heterogeneity in the biotic elements that compose it, which makes it difficult to select species for studies that seek to represent the community as a whole. The aim was to locate the tree species of greatest ecological and forest importance in the tropical rainforest in Mexico. The foregoing in order to evaluate the hypothesis that species with high ecological and forest value can predict the potential distribution of a higher organizational level such as the plant community. For this, we started with data from the National Forest and Soil Inventory of the Comisión Nacional Forestal. Then, two common structural valuation indices were calculated in studies of this nature: the importance value index and the forest value index for cluster data located within this plant community. It was found that about 16 species accumulate more than a third of the total value in both indices but were taken 26 (about 50% of the both indices). To adjust the list, some species that the literature indicates as classic and indicators of advanced successional stages were added and some species from the previous list were discarded due to the redundancy of widely distributed species. We obtain a list of 22 species of the families Fabaceae (3), Annonaceae (2), Sapotaceae (2), Meliaceae (2), among others. However, it was found that typical species of secondary successional stages were highly representative in both cases; which suggests that there are considerable disturbances in areas considered primary. However, there is no doubt that they make up the structure of this rainforest and, for this reason, will be considered for the purposes pursued by the current research.

Key words: forest structure, species diversity, structural assessment, tree measurement, tropical forests.

5.3 Introducción

El Modelado de ecosistemas o comunidades a partir de especies se ha realizado mediante la selección de *taxa* con mayor valor de importancia ecológica (López-Arce et al., 2019), esta selección es necesaria pues el analizar especies clave conduce a una modelación más representativa del ecosistema o comunidad, pues se consideran los elementos florísticos que tienen mayor influencia en su estructura y diversidad (Ferrier & Guisan, 2006; Sierra, Campos, & Chamberlin, 2002; Whittaker et al., 2005).

Aunque por otro lado, se ha criticado el uso de especies de amplia distribución para esta labor y se recomienda el uso de especies restringidas a la comunidad (Clark et al., 2014; Flores-Tolentino et al., 2019). Lo mismo ha sucedido con el uso de especies sucedáneas en biología de la conservación (Caro & O'Doherty, 1999), así como en biogeografía de la conservación en la planeación de marcos de áreas naturales protegidas (El-Gabbas & Dormann, 2018; Flores-Tolentino et al., 2019). En el caso de las especies sobrilla, esto se debe a que se desconfía de que su conservación pueda abarcar de forma efectiva a las demás especies coexistentes debido a las diferencias tan marcadas entre los rangos (escalas temporales y espaciales) de las mismas (Caro & O'Doherty, 1999; Roberge & Angelstam, 2004). De hecho, el uso de modelos de distribución también no es bien percibido, pero se reconoce que son las herramientas más disponibles y efectivas que se tienen actualmente para la evaluación y conservación de la diversidad biológica (Caro & O'Doherty, 1999; El-Gabbas & Dormann, 2018; Whittaker et al., 2005).

En la clave para determinar los tipos de vegetación de México (Miranda & Hernández-X, 1963), se sitúa en primer el lugar. Las características de los árboles (plantas leñosas de más de 4 m de altura) que la componen son; ramificación abundante; en selva (bosque denso con composición heterogénea de especies, bejucos y árboles dominantes espinosos); sin sistema radical parcialmente aéreo; verdor durante todo el año salvo en ocasiones durante la floración; con más de 30 m de altura.

Los autores de la clasificación de SAP, es decir Miranda & Hernández-X (1963), indican en las áreas planas de SAP se encuentra el canshán (*Terminalia amazonia*), la caoba (*Swietenia macrophylla*), el ramón (*Brosimum alicatrum*), la maca (*Vochysia guatemalensis*), el macayo (*Andira galeottiana*), los amates (especies del género *Ficus*) y el guapaque (*Dialium guianense*) mientras que en las regiones de mayor altitud o más alejadas entre sí sus elementos son más variantes. A mayores altitudes (700 a 1500) se encuentra *Mangnolia mexicana* y en zonas inundables con movimiento de agua se encuentra el barí (*Calopyllum brasiliense*). Las variantes de esta comunidad son numerosas, tiende a dominar alguno de sus elementos, de hecho, se nombra a la variante según el elemento dominante: por ejemplo, caobales, ramonales guapacales, entre otros. En orillas de ríos predominan los amates con itzelel (*Inga* spp.); a orillas de los arroyos, el macayo; en terrenos que se inundan pero que no son fangosos, la maca; en terrenos inundables con movimiento de agua, el barí; entre otros.

Cuando se talan selvas húmedas se origina vegetación secundaria, su altura varía según el tiempo transcurrido desde el suceso. Primero se forman matorrales perennifolios, que luego pasan a selvas secundarias de gran altura que se confunden con las primarias, las secundarias se distinguen por su composición arbórea: árboles de crecimiento rápido y maderas blandas tales como los guarumbos (*Cecropia* spp.) majahuas (*Heliocarpus* spp.), sangregado (*Croton draco*) y muchos otros; en general, son muy complejas y su composición depende de múltiples circunstancias como el tipo de selva destruido, clase de suelo, topografía y causas y tiempo del origen de la alteración. En el sureste de México a estas formaciones se les conoce como acahuales y se distinguen en tres clases de edad o tamaño (bajos, medios o altos) (Miranda & Hernández-X, 1963).

En la evaluación y la jerarquización de la importancia estructural y forestal de las especies vegetales que conforman un mayor nivel organizacional como el de tipo de vegetación, comunidad vegetal, comunidad ecológica o ecosistema se han empleado diferentes índices estructurales (Corella et al., 2002; Curtis & McIntosh, 1951; Sánchez-Gutiérrez, Valenzuela-Gómez, Valdez-Hernández, & González

González, 2017). Con lo cual se persigue explorar la estructura y composición predominantes del nivel organizacional que se trate.

En capítulos anteriores se ha indicado que en la tesis se busca obtener el modelado de la distribución potencial de las especies con alto valor ecológico y forestal de la selva alta perennifolia. En el presente capítulo se indica la manera en que fueron seleccionadas las especies: valoración estructural (valor de importancia y valor forestal) a nivel comunidad vegetal, así como revisión de literatura. Para lo cual sólo se tomaron en cuenta los datos del estrato arbóreo debido a que estos comprenden la forma de vida más avanzada de la comunidad así como gran parte de interacciones biológicas con los demás organismos (como simbiosismo, comensalismo o parasitismo) dentro del ecosistema (D. Granados Sánchez & Tapia Vargas, 1990). De tal modo que en esta selección se buscó analizar la estructura y diversidad al nivel de comunidad vegetal en estado sucesional clímax para que al modelar se aproxime la distribución de la comunidad vegetal completa.

La lista de especies servirá de partida en un estudio posterior en el cual se obtendrá su distribución potencial actual y futura mediante el uso de la técnica de modelado de nicho ecológico y su asociado modelo de distribución con la técnica de máxima entropía. Esto tendrá el fin de aproximar la distribución potencial actual y futura de la comunidad mediante el ensamble de los modelos binarios de distribución, así como para proponer áreas para su conservación.

De hecho, también servirá en estudios de naturaleza similar que busquen por ejemplo, cuáles son las especies que conforman de manera dominante a la comunidad vegetal, su nivel de importancia estructural o que exploren su composición de especies. Lo que a su vez refleja la condición de alteración o disturbio y desarrollo la misma.

Objetivo general

- Caracterizar las especies arbóreas de la selva alta perennifolia en etapa clímax por su importancia ecológica y forestal mediante la evaluación estructural de datos del INFyS de cobertura nacional así como por revisión de literatura, para la selección de 22 especies arbóreas representativas de la comunidad.

Particulares

- Delimitar espacialmente los sitios de muestreo del INFyS que abarca la selva alta perennifolia en estado sucesional clímax según fuentes oficiales mediante un Sistema de Información Geográfica (SIG) para la obtención de datos a nivel nacional de la comunidad vegetal.
- Obtener el Índice de Valor de Importancia (IVI) y el Índice de Importancia Forestal (IVF) de los datos previamente seleccionados para la caracterización de la estructura y composición arbórea de esta comunidad vegetal así como para la jerarquización de las especies arbóreas con base en dichos índices.
- Realizar una revisión de los documentos publicados en revistas científicas que incluyan análisis similares para la comparación de información local o regional con respecto a los resultados derivados del presente análisis para complementar la selección de las especies.

5.4 Materiales y Métodos

El trabajo consistió de tres fases, la primera fue la delimitación geográfica de los datos, la segunda consistió en la valoración estructural de las especies o en el análisis de la importancia ecológica y forestal de estas. La última trató de la búsqueda de artículos que incluyeran información de valoración ecológica de forma explícita y de artículos clásicos o pioneros en reportar información relevante para el fin que persigue el presente capítulo.

5.4.1 Área de estudio

La selva alta perennifolia se ubica en lugares de clima muy húmedo, es decir, con precipitación anual mayor de 1 200 o 1500 mm con suelos profundos y con drenaje regular. Se desarrolla en las tierras calientes húmedas de México, con temperatura media anual superior a los 20°C y precipitación anual superior a los 1 500 mm (Miranda & Hernández-X, 1963). Ver Figura 8 para más detalles.

5.4.2 Datos

El primer insumo del procedimiento fue el conjunto de datos geográficos de Uso de Suelo y Vegetación serie III del Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI) (INEGI, 2016a), los cuales fueron usados debido a que el procedimiento del Inventario Nacional Forestal y de Suelos (INFyS) en su edición 2004-2007 lo empleó como base (CONAFOR, 2009). El segundo insumo fueron los datos de arbolado del INFyS (de la misma edición, rectángulo verde en la figura Figura 12) de la Comisión Nacional Forestal (CONAFOR) (CONAFOR, 2009; CONAFOR & UACH, 2009).

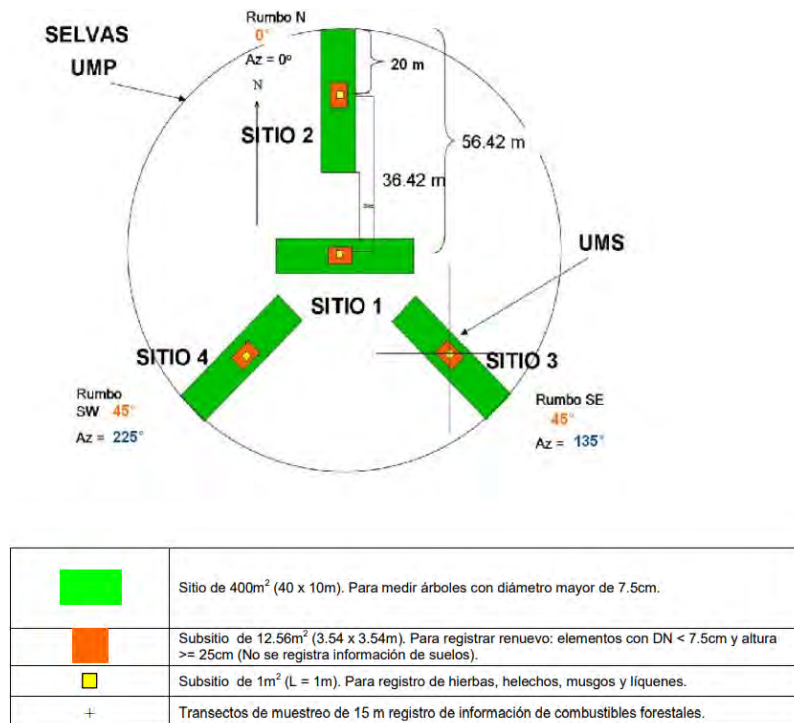


Figura 12. Forma de la unidad de muestreo del INFyS usada en este tipo de comunidades

Fuente: CONAFOR (2009).

El INFyS usa un diseño de muestreo de tipo sistemático aleatorio con conglomerados, el cual varía según el tipo de comunidades a muestrear, cualquiera de ellos incluye sitios y subsitios de muestreo. En el caso de las selvas altas y medianas se usa el que se muestra en la Figura 12. Aquí solo se hará referencia al conglomerado o unidad de muestreo primaria (UMP) y a la unidad de muestreo secundaria (UMP) como el sitio de 400 m², se omitirán los demás datos que este incluye.

Los datos del arbolado de las UMS incluyen características estructurales como diámetro normal, altura y diámetro de copa. Así como daños fitosanitarios como impactos negativos por el ambiente o por la misma biota; usos de las especies por la sociedad circundante, entre otros. Referente a la estratificación que le corresponde a este tipo de selva es 5x5 km de distancia entre conglomerados, aunque debe tenerse en cuenta que por razones de topografía o conflictos sociales, es posible que algunas veces no se muestreen algunos de estos (CONAFOR, 2009).

5.4.3 Procesamiento de los datos

La primera fase del procedimiento se desarrolló con un Sistema de Información Geográfica (SIG). Se extrajeron los polígonos de la categoría selva alta perennifolia (SAP) del conjunto de datos USyV III, luego se ingresaron los puntos de los sitios de muestreo de arbolado del INFyS por sus coordenadas geográficas (Longitud y Latitud), y finalmente se delimitaron los anteriores puntos de muestreo contenidos en el los polígonos de SAP.

La segunda fase fue desarrollada en un gestor de bases de datos, consistió en la valoración ecológica de esta comunidad vegetal con dos índices estructurales así como la obtención de las categorías de diámetro normal, altura total y diámetro de copa por UMP. En el caso de cada índice se seleccionaron las 26 especies que mayor porcentaje acumularon. En la última etapa del trabajo se depuraron las especies anteriores con base en revisión de literatura, con lo cual se obtuvieron las especies más representativas de la comunidad vegetal para los fines que persigue la presente tesis.

5.4.4 Índice de Valor de Importancia

El Índice de Valor de Importancia (IVI) evalúa la dominancia, densidad y frecuencia de las especies (Curtis & McIntosh, 1951). Por lo que su uso persigue fines de la ordenación de las especies por su rol ecológico debido a que se resalta a las especies dominantes (resalta la existencia de más de un estrato), las que se encuentran en mayor número (densidad) y aquellas que se encuentran en muchas de una unidad de muestreo (frecuencia).

Según el número de árboles, se determinó la densidad de cada especie; se hizo lo mismo con la dominancia, esta vez en función del área basal; la frecuencia se tomó con base en la presencia de la especie en las UMS. Luego, el IVI fue calculado mediante el promedio de los valores relativos de dichos componentes (densidad, dominancia y frecuencia)(Curtis & McIntosh, 1951).

A continuación se enlistan las fórmulas usadas en para la obtención de dicho índice:

$$\text{Componente relativo} = \frac{\text{Componente absoluto de la } i - \text{ésima especie}}{\text{Componente absoluto de todas las especies}}$$

Donde el componente puede ser: densidad, dominancia o frecuencia.

$$\text{Densidad absoluta} = \frac{\text{No. de individuos de la } i - \text{ésima especie en la UMP}}{\text{Área de muestreo de la especie}}$$

Donde UMP: Unidad de Muestreo Primaria (Conglomerado), Área de muestreo de la especie: área total de UMPs donde la especie aparece. Área de una UMP=0.16 ha.

$$\text{Dominancia absoluta} = \frac{\text{Área basal de la } i - \text{ésima especie}}{\text{Área de muestreo de la especie}}$$

Donde Área basal = $\frac{\pi}{4}$ Diametro normal².

$$\text{Frecuencia absoluta} = \frac{\text{No. de UMS donde aparece la } i - \text{ésima especie}}{\text{Total de UMS en las UMPs donde aparece la especie}}$$

Dónde UMS: Unidad de Muestreo Secundaria (Sitios), Número de UMS de cada UMP = 4.

5.4.5 Índice de Valor Forestal

Por otro lado, el Índice de Valor Forestal (IVF) evalúa diámetro normal, altura y cobertura (o diámetro) de copa de las especies (Corella et al., 2002). Persigue la jerarquización de las especies pero por sus atributos estructurales que en él incluye mediante la comparación de los valores relativos que competen a los planos horizontales y verticales así como superiores e inferiores. Por ejemplo, al diámetro normal le corresponde el plano inferior horizontal. Con los datos provistos por el INFyS, se calcularon los valores de dichos atributos para cada especie. A continuación se enlistan las fórmulas usadas en para la obtención de dicho índice:

$$\text{Diámetro normal absoluto} = \frac{\text{Diámetro normal absoluto de la } i - \text{ésima especie}}{\text{Área de muestreo de la especie}}$$

$$\text{Cobertura absoluta} = \frac{\text{Área de copa o dosel de la } i - \text{ésima especie}}{\text{Área de muestreo de la especie}}$$

$$\text{Donde Área de copa o dosel} = \frac{\pi}{4} \text{Diametro de copa}^2.$$

$$\text{Altura absoluta} = \frac{\text{Altura de la } i - \text{ésima especie}}{\text{Área de muestreo de la especie}}$$

Finalmente, se usó el software estadístico de uso libre R (R Core Team, 2019) para generar parte de las figuras aquí presentadas. También se usó Excel (en su versión 2013) y ArcMap (versiones 10.3 y 10.5) en la generación de gráficos y en el procesamiento de los datos.

5.5 Resultados

En la Figura 13 se muestran los conglomerados que se incluyeron en el análisis. Se observa que en las regiones que se ubican cerca de la Selva Lacandona no hay datos de los conglomerados en áreas que corresponden a selva primaria según la cartografía consultada. En la región de las Huastecas tampoco existe una representación adecuada de los datos de los conglomerados, pero esto se explica por la ausencia de extensiones grandes (no fragmentadas) de selva primaria (sólo existen etapas de vegetación secundaria).

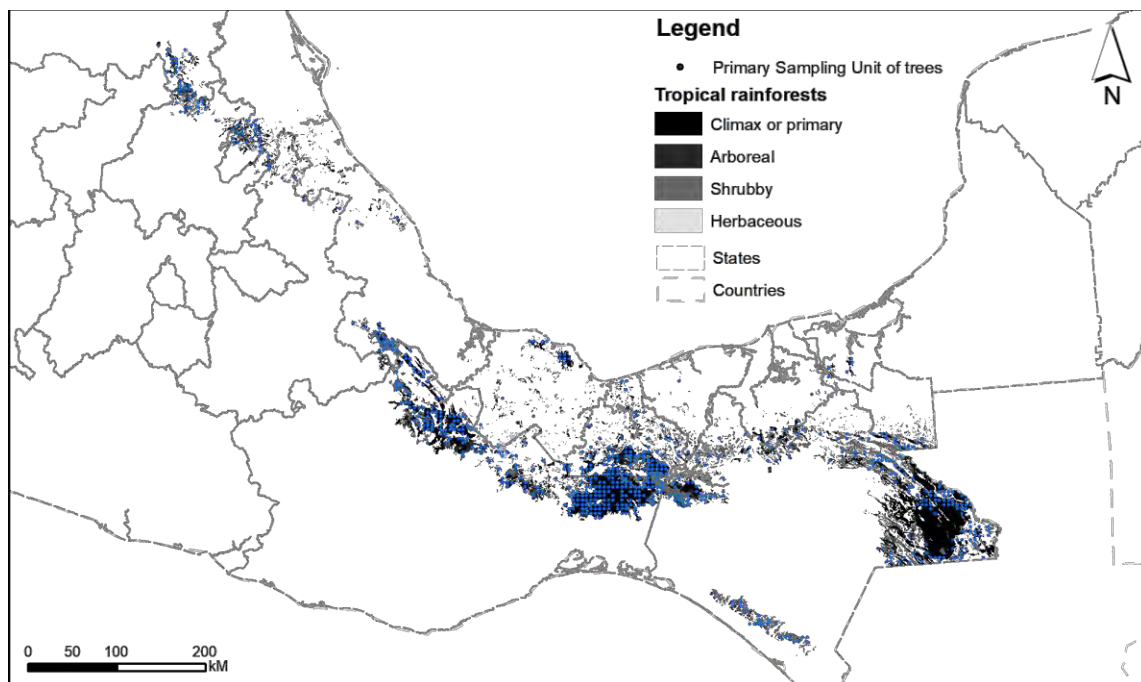


Figura 13. Conglomerados que se ubicaron dentro del área de selva alta perennifolia clímax. En la figura siguiente se observa que se localizaron 536 especies. Se nota que el número acumulado de especies aumentó con forme se incrementó el área de muestreo de menor a mayor número de conglomerado. La figura busca ilustrar que hasta muestrear unas 30 ha se tiende a estabilizar, pero al continuar el muestreo se reportan especies no registradas anteriormente.

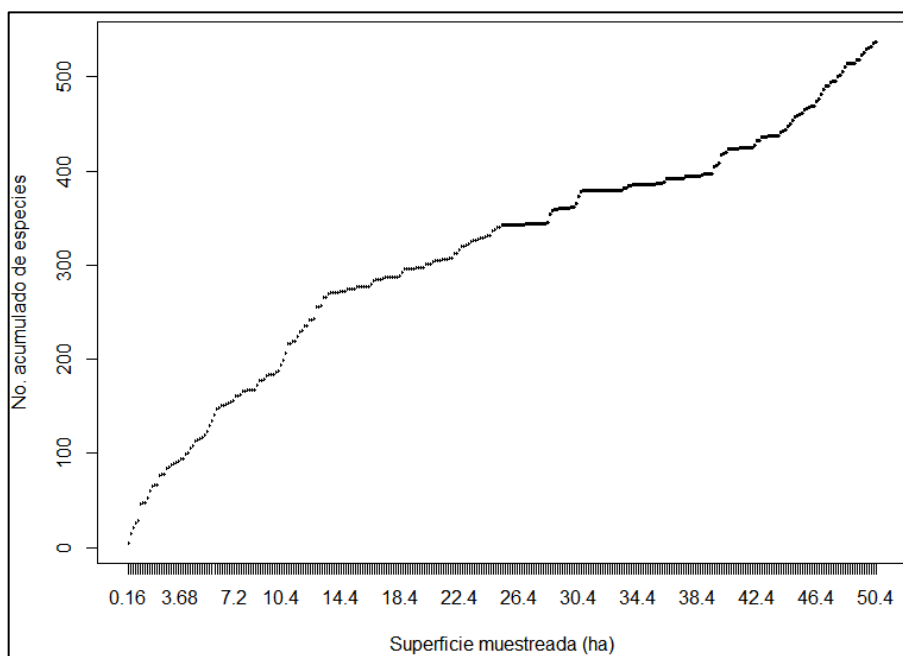


Figura 14. Especies acumuladas tras el aumento del área de muestreo en el área de SAP clímax.

En la interpretación de la figura anterior es importante destacar que en el caso de varias especies, mayormente las más raras (que se presentan en menor cantidad), su identificación correcta es dudosa y más aún, debido a que se trata del nivel de comunidad vegetal, hacen que dicha interpretación deba realizarse de manera muy cuidadosa. Además, para obtener resultados más objetivos es necesaria la actualización de sus sinonimias.

En el Cuadro 5 se muestra información relevante referente a la valoración estructural de las especies. Se puede notar que las 26 especies consideradas acumularon más del 50% del valor del índice en ambos casos.

Cuadro 5. Información de resumen usada en la obtención de los índices estructurales.

Índice	Tipo	Descripción	Total	26 especies consideradas
General	UMP	Unidades de muestreo primarias (conglomerados)	315	SD
	UMS	Unidades de muestreo secundarias (sitios con datos)	1 075	SD
	E	Número de especies	536	26
IVI	Dominancia	Absoluta (suma del área basal)	1 279.8 m ²	840.8 m ²
		Relativa	100%	65.9%
	Densidad	Absoluta (número de individuos)	14 893	6 831
		Relativa	100%	45.9%
	Frecuencia	Absoluta (número de UMS)	6 939	3 261
		Relativa	100%	47.0%
IVF	IVI	Índice de Valor de Importancia	100%	53.1%
	n	Número de individuos	14 893	6 905
	Diámetro normal	Absoluto (suma del diámetro normal)	3 782.9 m	2 068.1 m
		Relativo	100%	54.7%
	Cobertura	Absoluta (suma del área de copa)	284 779.7 m ²	145 592.5 m ²
		Relativa	100%	51.1%
	Altura	Absoluta (suma de la altura)	171 312.33 m	82 675.87 m
		Relativa	100%	48.3%
	IVF	Índice de Valor Forestal	100%	51.4%

SD = sin datos.

En los siguientes cuadros se pueden observar las especies que presentaron los mayores valores de los índices en orden decreciente.

En el Cuadro 6 se muestran las especies correspondientes al IVI y en el Cuadro 7 las que corresponden al IVF.

5.5.1 Índice de Valor de Importancia

Cuadro 6. Especies con mayor Índice de Valor de Importancia (IVI) de la SAP

Especie	No. de individuos	Frecuencia absoluta (UMS)*	Dominancia absoluta (m ²)**	Densidad relativa (%)	Frecuencia relativa (%)	Dominancia relativa (%)	IVI (%)
<i>Brosimum alicastrum</i>	938	256	60.9	6.3	3.7	4.8	4.9
<i>Bursera simaruba</i>	522	264	50.8	3.5	3.8	4.0	3.8
<i>Terminalia amazonia</i>	287	159	79.3	1.9	2.3	6.2	3.5
<i>Dialium guianense</i>	442	212	53.6	3.0	3.1	4.2	3.4
<i>Calophyllum brasiliense</i>	425	230	33.9	2.9	3.3	2.6	2.9
<i>Vatairea lundellii</i>	257	157	59.9	1.7	2.3	4.7	2.9
<i>Guarea glabra</i>	529	206	18.2	3.6	3.0	1.4	2.7
<i>Ficus insipida</i>	182	81	69.6	1.2	1.2	5.4	2.6
<i>Cecropia obtusifolia</i>	483	207	16.9	3.2	3.0	1.3	2.5
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	175	103	57.3	1.2	1.5	4.5	2.4
<i>Schefflera morototoni</i>	188	93	48.3	1.3	1.3	3.8	2.1
<i>Annona glabra</i>	268	125	30.8	1.8	1.8	2.4	2.0
<i>Manilkara zapota</i>	148	81	32.8	1.0	1.2	2.6	1.6
<i>Ficus aurea</i>	215	124	16.8	1.4	1.8	1.3	1.5
<i>Heliocarpus donnell-smithii</i>	241	115	13.6	1.6	1.7	1.1	1.5
<i>Tabebuia rosea</i>	175	101	19.8	1.2	1.5	1.5	1.4
<i>Spondias mombin</i>	204	106	16.3	1.4	1.5	1.3	1.4
<i>Vochysia guatemalensis</i>	119	58	30.5	0.8	0.8	2.4	1.3
Desconocida	190	122	9.5	1.3	1.8	0.7	1.3
<i>Dendropanax arboreus</i>	116	77	23.9	0.8	1.1	1.9	1.3
<i>Cordia alliodora</i>	185	90	10.9	1.2	1.3	0.9	1.1
<i>Zuelania guidonia</i>	93	50	23.7	0.6	0.7	1.9	1.1
<i>Zanthoxylum riedelianum</i>	79	63	20.3	0.5	0.9	1.6	1.0
<i>Chrysophyllum mexicanum</i>	127	64	14.9	0.9	0.9	1.2	1.0
<i>Ampelocera hottlei</i>	179	74	7.4	1.2	1.1	0.6	1.0
<i>Guaiaacum sanctum</i>	64	43	20.9	0.4	0.6	1.6	0.9
510 especies restantes	8 062	3 678	439.0	54.1	52.8	34.1	46.9
Suma general	14 893	6 939	1 279.8	100	100	100	100

*Unidades de Muestreo Secundario donde se encuentra la especie; **Suma del área basal (AB) en m². Si se desea convertir el AB media de los conglomerados a AB/ha solo basta por el área total del muestreo (50.4)

5.5.2 Índice de Valor Forestal

Cuadro 7. Especies con mayor Índice de Valor Forestal (IVF) de la SAP

Especie	No. de individuos	Suma de DN (m)	Suma de AT (m)	Suma de CC (m ²)	DN relativo (%)	AT relativa (%)	CC relativa (m ²)	IVF (%)
<i>Brosimum alicastrum</i>	938	210.7	11 546.1	20 202.6	5.6	6.7	7.1	6.5
<i>Bursera simaruba</i>	522	147.6	5 986.6	11 655.5	3.9	3.5	4.1	3.8
<i>Dialium guianense</i>	442	136.2	6 173.6	11 685.1	3.6	3.6	4.1	3.8
<i>Terminalia amazonia</i>	287	133.1	3 824.8	7 927.4	3.5	2.2	2.8	2.8
<i>Guarea glabra</i>	529	117.3	5 250.1	5 581.6	3.1	3.1	2.0	2.7
<i>Calophyllum brasiliense</i>	425	112.4	4 233.4	7 114.4	3.0	2.5	2.5	2.7
<i>Cecropia obtusifolia</i>	483	87.3	5 463	6 118.3	2.3	3.2	2.1	2.5
<i>Vatairea lundellii</i>	257	111.0	3 220.6	6 741.9	2.9	1.9	2.4	2.4
<i>Ficus insipida</i>	182	103.8	2 523.2	6 598.2	2.7	1.5	2.3	2.2
<i>Schefflera morototoni</i>	188	91.0	2 656.7	6 576.4	2.4	1.6	2.3	2.1
<i>Annona glabra</i>	268	88.9	3 312.4	5 046.3	2.3	1.9	1.8	2.0
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	175	95.9	2 238.6	4 276.4	2.5	1.3	1.5	1.8
<i>Spondias mombin</i>	204	56.1	2 694.2	4 645.6	1.5	1.6	1.6	1.6
<i>Manilkara zapota</i>	148	58.8	2 278.1	4 019.5	1.6	1.3	1.4	1.4
<i>Heliocarpus donnell-smithii</i>	241	55.1	2 261.2	3 716.7	1.5	1.3	1.3	1.4
<i>Ficus aurea</i>	215	55.4	1 994.4	3 592.9	1.5	1.2	1.3	1.3
<i>Cordia alliodora</i>	185	43.3	2 126.5	3 859.1	1.1	1.2	1.4	1.2
<i>Ampelocera hottlei</i>	179	34.8	2 359.4	3 425.5	0.9	1.4	1.2	1.2
<i>Vochysia guatemalensis</i>	119	52.6	1 427.3	3 663.5	1.4	0.8	1.3	1.2
<i>Zuelania guidonia</i>	93	47.6	1 512.6	3 449.2	1.3	0.9	1.2	1.1
<i>Dendropanax arboreus</i>	116	51.1	1 405.6	2 955.3	1.4	0.8	1.0	1.1
<i>Chrysophyllum mexicanum</i>	127	34.4	1 739.7	3 278.5	0.9	1.0	1.2	1.0
<i>Tabebuia rosea</i>	175	52.8	1 436	2 396.8	1.4	0.8	0.8	1.0
<i>Heliocarpus appendiculatus</i>	198	32.2	2 281.4	2 305.1	0.9	1.3	0.8	1.0
<i>Trophis racemosa</i>	147	30.9	1 816.1	2 264.7	0.8	1.1	0.8	0.9
<i>Pouteria sapota</i>	62	27.7	914.2	2 496.3	0.7	0.5	0.9	0.7
510 especies restantes	7 988	1 714.7	88 636.5	139 186.9	45.3	51.8	48.8	48.6
Total general	14 893	3 782.9	171 312.3	284 779.7	100	100	100	100

DN = diámetro normal (m); AT= altura total (m); CC = cobertura de copa (m²). IVF = promedio de los componentes relativos.

Se elaboraron la Figura 15 y la Figura 16 para ilustrar de manera gráfica los datos anteriores. La primera muestra los valores de los componentes de manera individual y la segunda muestra el promedio de los mismos (los índices como tal). En estas se aprecian las especies que tienen mayor representatividad sobre las demás. *Brosimum alicatrum* se presenta en primer lugar en ambos índices.

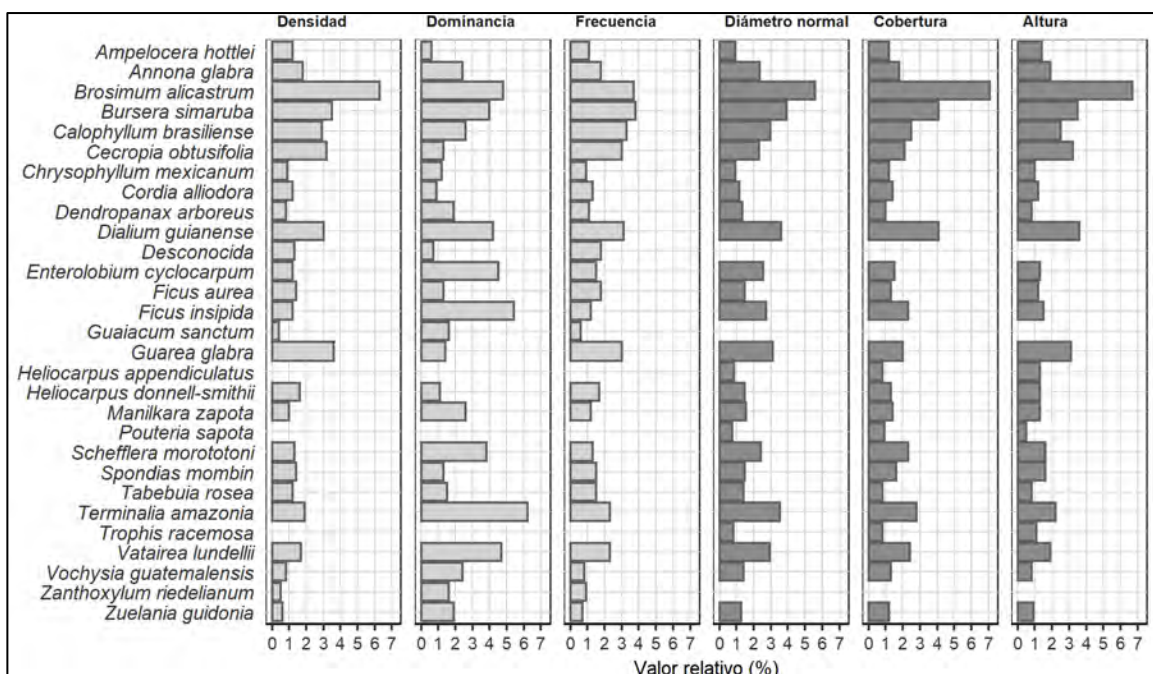


Figura 15. Porcentajes de los componentes de los índices de valoración estructural de las especies más representativas. Recuerde que la dominancia fue estimada con la suma del área basal.

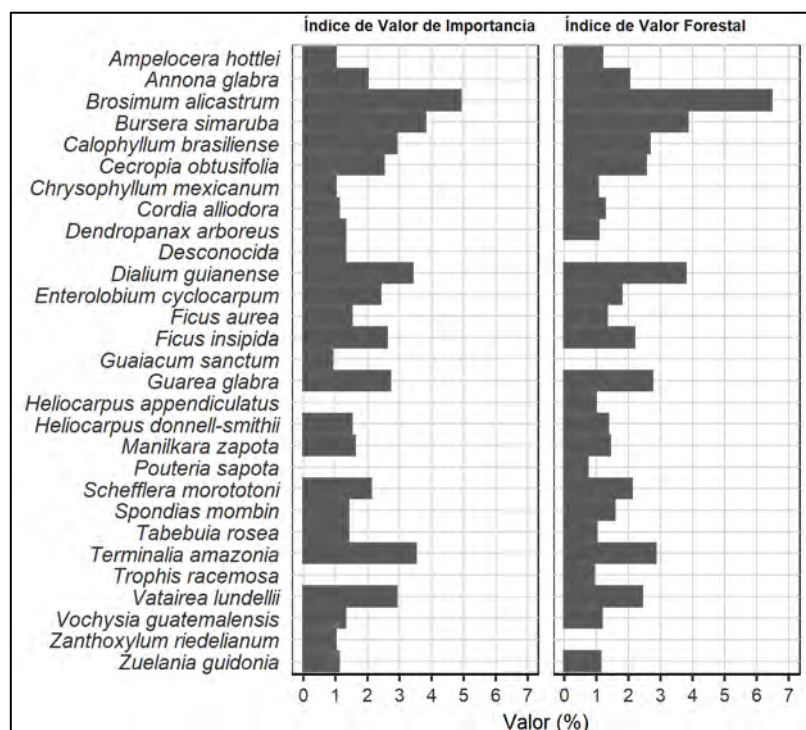


Figura 16. Especies de la selva alta perennifolia con los índices de valoración estructural más altos.

Las 22 especies elegidas se muestran en el Cuadro 8 y la familia a la que pertenecen se muestra en el Cuadro 9. Varias especies contempladas en la valoración estructural se mantuvieron, las que no siempre tuvieron valores altos en ambos índices (no estuvieron dentro de las 26 seleccionadas) se descartaron.

Cuadro 8. Especies de importancia ecológica y forestal de la selva alta perennifolia

Especie	Notas	Referencia
<i>Annona glabra</i> L.		*, Vázquez-Negrín <i>et al.</i> (2011)
<i>Aspidosperma megalocarpon</i> Müll. Arg.		Miranda & Hernández-X (1963), Pennington & Sarukhán (2005)
<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.		*, Miranda & Hernández-X (1963), Pennington & Sarukhán (2005), Martínez-Sánchez (2016)
<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.		*, Pennington & Sarukhán (2005) Maldonado-Sánchez & Maldonado-Mares (2010)
<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	NOM(A)	*, Miranda & Hernández-X (1963), Rzedowski (2006)
<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.	SS	Miranda & Hernández-X (1963), Maldonado-Sánchez & Maldonado-Mares (2010)
<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandwith		*, Miranda & Hernández-X (1963), Maldonado-Sánchez & Maldonado-Mares (2010)
<i>Enterolobium cyclocarpum</i> (Jacq.) Griseb.	SS	*, Pennington & Sarukhán (2005)
<i>Guarea glabra</i> Vahl		*, Maldonado-Sánchez & Maldonado-Mares (2010), Rzedowski (2006)
<i>Guatteria anomala</i> R.E. Fr.	NOM(A)	Pennington & Sarukhán (2005), Rzedowski (2006)
<i>Heliocarpus donnell-smithii</i> Rose ex Donn.Sm.	SS	*, Miranda & Hernández-X (1963)
<i>Licania platypus</i> (Hemsl.) Fritsch		Pennington & Sarukhán (2005), Maldonado-Sánchez & Maldonado-Mares (2010)
<i>Magnolia mexicana</i> DC.	NOM(A)	Miranda & Hernández-X (1963), Pennington & Sarukhán (2005)
<i>Manilkara zapota</i> (L.) P. Royen	VC, NOM(P),	*, Pennington & Sarukhán (2005), Rzedowski (2006)
<i>Pouteria campechiana</i> (Kunth) Baehni	VC	Pennington & Sarukhán (2005), Rzedowski (2006)
<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Maguire, Steyerf. & Frodin		*, Ibarra-Manríquez & Cornejo-Tenorio (2010)
<i>Spondias mombin</i> Jacq.		*, Maldonado-Sánchez & Maldonado-Mares (2010), Martínez-Sánchez (2016), Arce-Romero <i>et al.</i> (2017)
<i>Swietenia macrophylla</i> King	VC	Miranda & Hernández-X (1963), Rzedowski (2006)
<i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) Bertero ex A.DC.	SS	*, Rzedowski (2006)
<i>Terminalia amazonia</i> (J.F.Gmel.) Exell		*, Miranda & Hernández-X (1963), Rzedowski (2006)
<i>Vatairea lundellii</i> (Standl.) Killip ex Record	NOM(PE)	*, Miranda & Hernández-X (1963), Maldonado-Sánchez & Maldonado-Mares (2010), Rzedowski (2006)
<i>Vochysia guatemalensis</i> Donn. Sm.		*, Miranda & Hernández-X (1963)

*: entre las 26 especies con mayores índices estructurales (Índice de Valor de Importancia IVI o Índice de Valor Forestal IVF), SS: Especies de sucesión secundaria, VC: especies de alto valor comercial, NOM: especies incluidas en la norma NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT, 2010), que se a aquellas las especies que se encuentran en algún nivel de protección: Amenazada (A), Peligro de extinción (PE), P: sujeta a protección especial.

Las fuentes más sustanciales en la selección de las especies fueron los trabajos de Miranda & Hernández-X (1963), Pennington & Sarukhán (2005) y Rzedowski (2006), que, si bien son algo antiguos, siguen siendo clásicos en la literatura biológica mexicana.

La familia que mejor estuvo representada en la selección de las principales especies fue Fabaceae con 3 especies: *Dialium guianense*, *Tabebuia rosea* y *Vatairea lundellii*. La primera y la última son de distribución restringida y casi exclusiva de la comunidad en su etapa clímax (la última se encuentra en peligro de extinción) (Maldonado-Sánchez & Maldonado-Mares, 2010; Miranda & Hernández-X, 1963) mientras que la segunda es típica de etapas sucesionales secundarias o de vegetación con disturbios (Rzedowski, 2006).

Cuadro 9. Familias de las especies de importancia ecológica y forestal de la selva alta perennifolia

Especie	Familia
<i>Annona glabra</i> L.	Annonaceae
<i>Aspidosperma megalocarpum</i> Müll. Arg.	Apocynaceae
<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	Moraceae
<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	Burseraceae
<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	Clusiaceae
<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.	Urticaceae
<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandwith	Fabaceae
<i>Enterolobium cyclocarpum</i> (Jacq.) Griseb.	Fabaceae
<i>Guarea glabra</i> Vahl	Meliaceae
<i>Guatteria anomala</i> R.E. Fr.	Annonaceae
<i>Heliocarpus donnell-smithii</i> Rose ex Donn.Sm.	Malvaceae
<i>Licania platypus</i> (Hemsl.) Fritsch	Chrysobalanaceae
<i>Magnolia mexicana</i> DC.	Magnoliaceae
<i>Manilkara zapota</i> (L.) P. Royen	Sapotaceae
<i>Pouteria campechiana</i> (Kunth) Baehni	Sapotaceae
<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Maguire, Steyererm. & Frodin	Araliaceae
<i>Spondias mombin</i> Jacq.	Anacardiaceae
<i>Swietenia macrophylla</i> King	Meliaceae
<i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) Bertero ex A.DC.	Bignoniaceae
<i>Terminalia amazonia</i> (J.F.Gmel.) Excell	Combretaceae
<i>Vatairea lundellii</i> (Standl.) Killip ex Record	Fabaceae
<i>Vochysia guatemalensis</i> Donn. Sm.	Vochysiaceae

En la Figura 17 se ubica la abundancia en las categorías de diámetro normal.

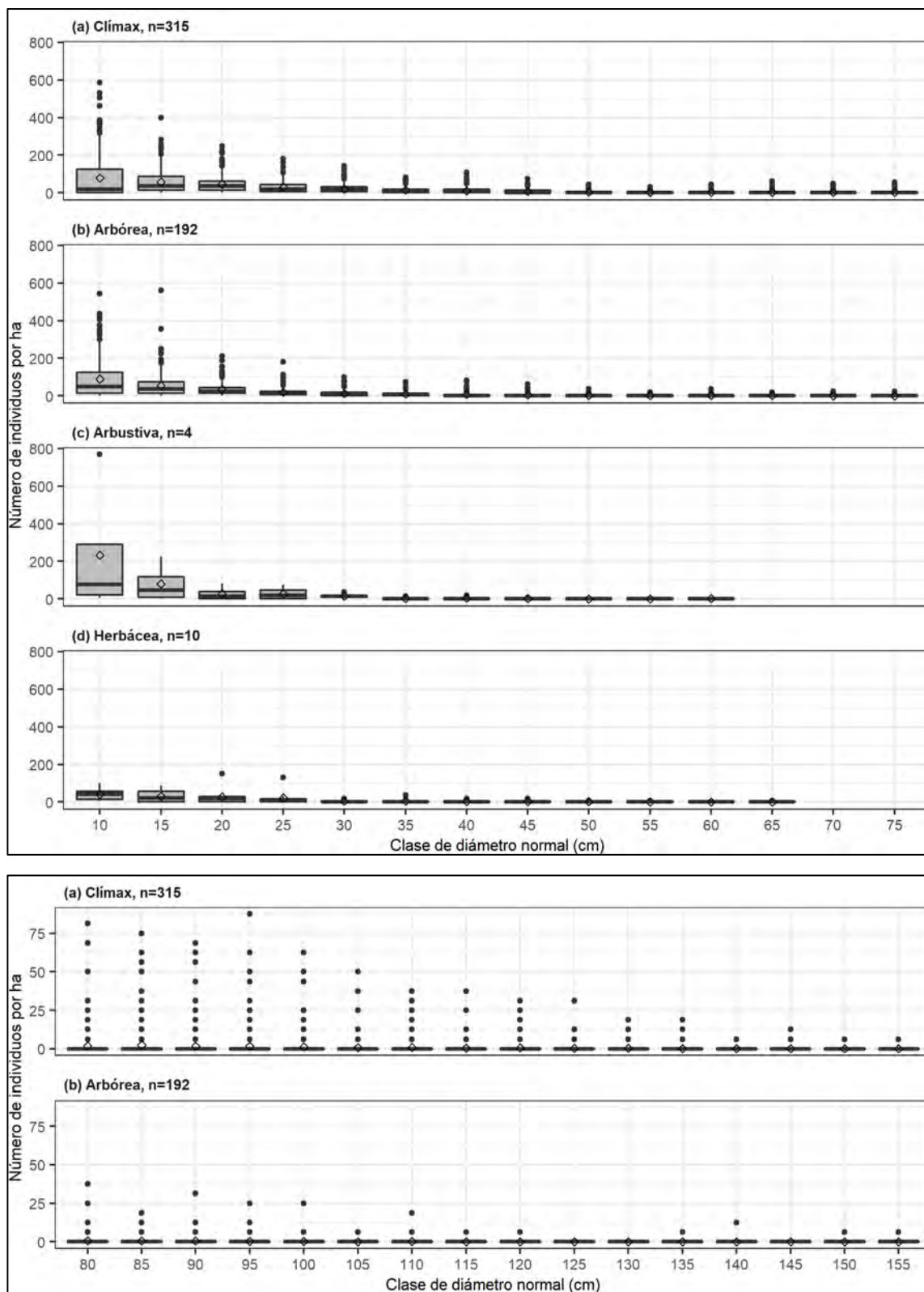


Figura 17. Gráficos de caja sobre la abundancia de categorías de diámetro normal dentro de las áreas de las cuatro etapas sucesionales de selva alta perennifolia.

Note en el caso de la comunidad clímax, que aunque las categorías de diámetro normal de 10, 15 y 20 cm acumularon el mayor número de especies (igual que la arbórea), las categorías más grandes (>30 cm) presentan valores superiores respecto a las demás etapas. Lo que implica que existen muchos sitios que presentan diámetros normales grandes (>30 cm) en mayor cantidad de categorías que las demás etapas, con lo cual es posible afirmar que tanto la información de cartografía como la de inventario son consistentes.

En el caso de la altura total (Figura 18), al igual que en el caso del diámetro normal, el mayor número de individuos se concentró en las primeras tres categorías (5, 10 y 15 m). De haberse incluido los datos del renuevo (individuos con diámetro normal <7.5 cm) mayor número de especies se habrían concentrado en las categorías 0 y 5 cm.

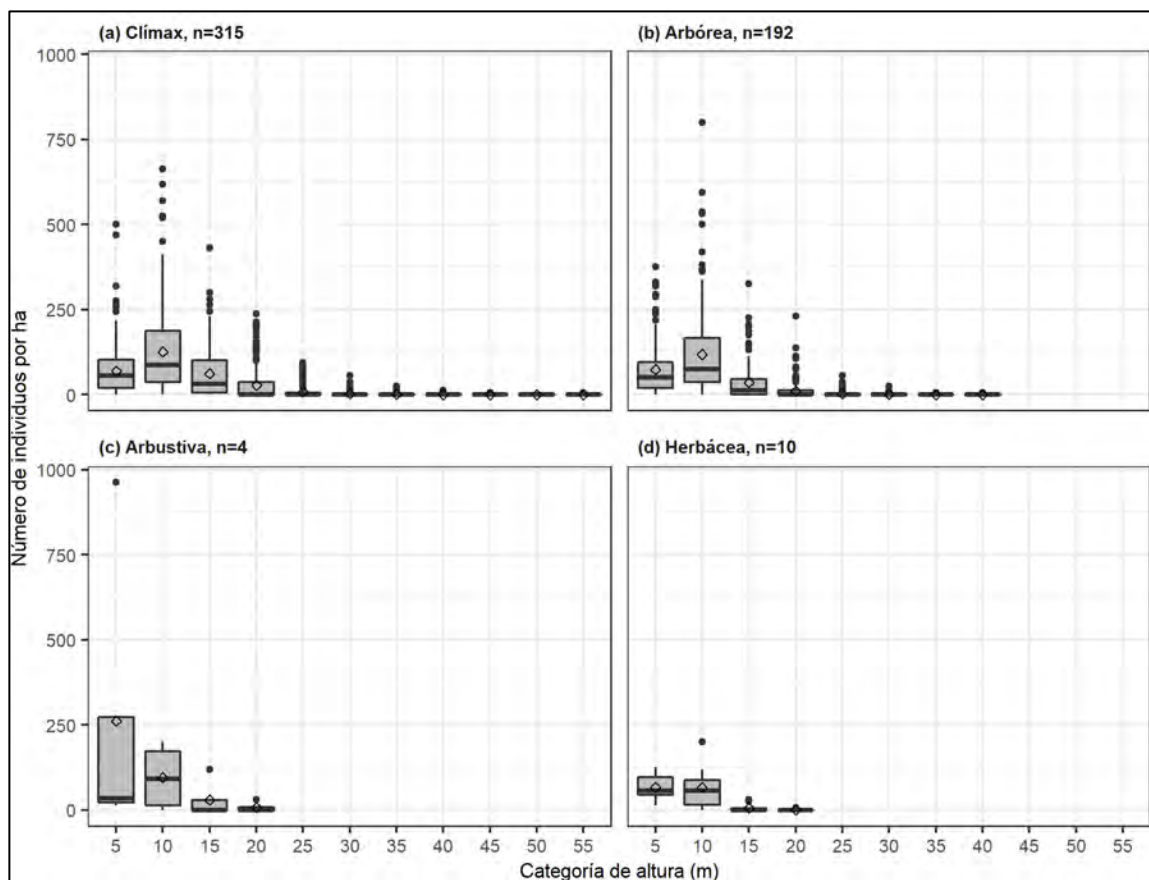


Figura 18. Gráficos de caja sobre la abundancia de categorías de altura total dentro las áreas de las cuatro etapas sucesionales de selva alta perennifolia.

En la figura anterior, la mayor diferencia de la etapa clímax con la arbórea radica en que la dispersión del número de árboles fue mayor y se concentró en mayor número de categorías, lo que implica un número total de árboles mayor.

Finalmente, en la Figura 19 se muestra que el mayor número de individuos se concentró en la categoría 0, 5 y 10 m de diámetro de copas, pero sobre todo en la categoría 5 m. Lo cual implica que de manera dominante, árboles de más de 2.5 a menos de 7.5 abundan en este tipo de comunidad a excepción de la etapa arbustiva. Sin embargo, se debe tener en cuenta que para la elaboración de las gráficas de cajas el n se refiere a las UMP, en el caso de la etapa arbustiva un n=4 no es igual de representativa que en los primeros dos casos.

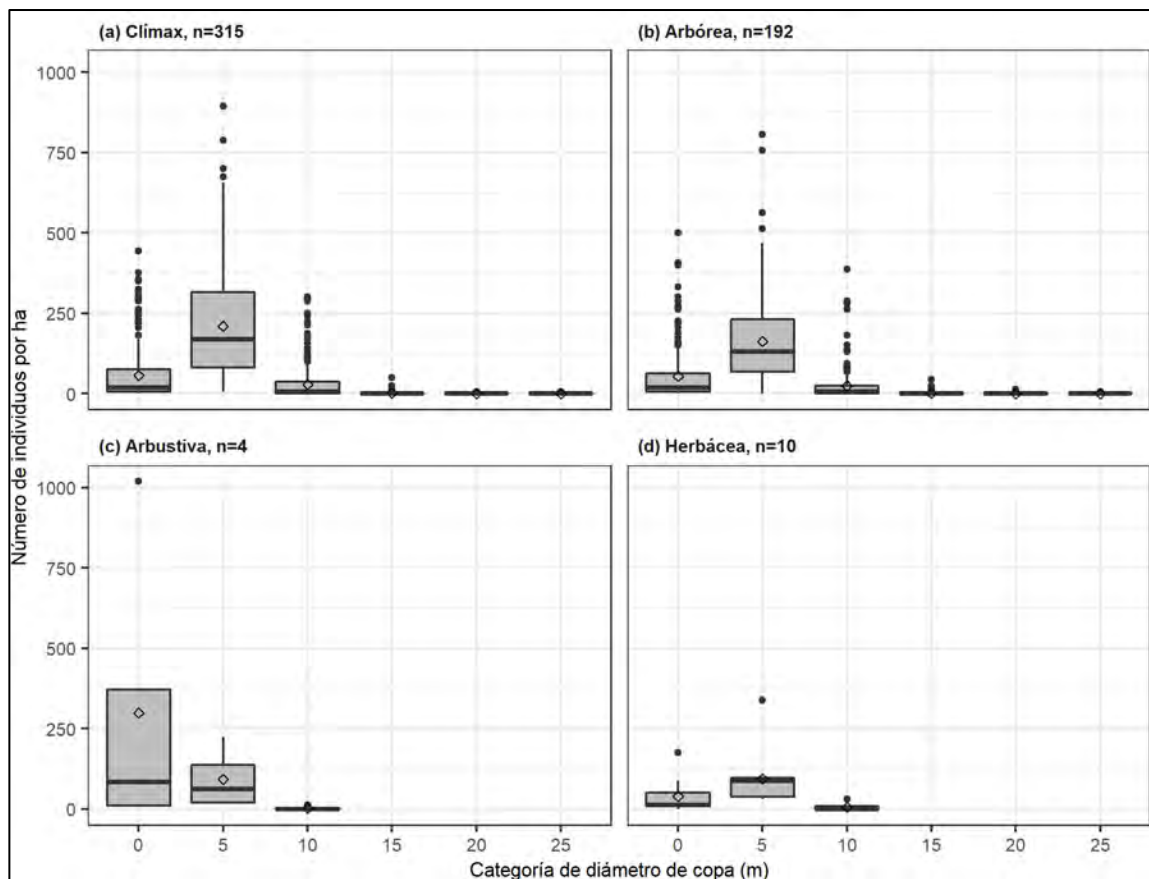


Figura 19. Gráficos de caja sobre la abundancia de categorías de diámetro de copa dentro las áreas de las cuatro etapas sucesionales de selva alta perennifolia.

Si se desea ver los valores promedio de las tres figuras anteriores, estos se resumen en los siguientes dos cuadros (Cuadro 10 y Cuadro 11) con el fin de precisar la información.

Cuadro 10. Resumen de la abundancia de los individuos y de las especies.

Etapas sucesional	Número de UMP	Número de árboles ha⁻¹ en todas las UMP	Número medio de árboles ha⁻¹	Riqueza de especies en todas las UMP
Clímax	315	14 893	295.50	536
Arbórea	192	7 385	240.40	431
Arbustiva	4	252	393.75	44
Herbácea	10	223	139.38	46
Total general	521	22 753	272.95*	264.25*

UMP=Unidad de muestreo primaria o conglomerado. *Media de las etapas.

En el Cuadro 11 se observa que en la etapa clímax se acumula el mayor número de árboles en las categorías restantes (categorías superiores) de cualquier atributo estructural que en las demás etapas sucesionales, tal como se había interpretado de las figuras.

Cuadro 11. Valores de la abundancia promedio por categoría de atributo estructural del arbolado de la selva alta perennifolia en etapa clímax

Atributo	Categoría	Abundancia promedio (número de árboles ha⁻¹)
Diámetro normal	10 cm	78.7
	15 cm	57.5
	20 cm	46.3
	25 cm	29.8
	Restante (30 a 155 cm)	83.2
	Restante de otras etapas*	A=41.8, a=26.6 y h=18.8
Altura	5 m	69.2
	10 m	125.5
	15 m	61.4
	20 m	28.0
	Restante (25 a 55 m)	11.4
	Restante otras etapas*	A=3.03, a=0 y h=0
Diámetro de copa	0 m	56.4
	5 m	209.3
	10 m	28.3
	15 m	1.4
	Restante (20 y 25 m)	0.14
	Restante otras etapas*	A=0.16, a=0 y h=0

*Se refiere al valor del atributo que se presenta en las demás etapas sucesionales dentro del intervalo anterior (indicado entre paréntesis): A= arbórea, a=arbustiva y h=herbácea.

5.6 Discusión

Adicional a los índices que se emplearon, es posible obtener el índice de valor de importancia familiar para hacer notar la importancia de un nivel mayor al específico (como el de familia), el cual evalúa los mismos atributos que el IVI. Sin embargo, se puede afirmar que las familias que estuvieron representadas por más de una especie fueron Fabaceae (3), Annonaceae (2), Sapotaceae (2) y Meliaceae (2). Las demás especies (13) correspondieron a otras familias. Por lo tanto, hubo diversidad de 17 familias distintas en la selección de las 22 especies. Con ello se buscó obtener la modelación de la comunidad más aproximada a la composición real, esto es, la heterogeneidad de sus elementos arbóreos.

5.6.1 Índice de Valor de Importancia

En el presente estudio se encontró que 26 especies (4.85% de 536 en total) acumularon más de la mitad del IVI (53.1%), lo que indica una alta dominancia, densidad y frecuencia de las primeras sobre las demás. Es decir, las primeras conforman gran parte de la estructura desde el punto de vista ecológico al encontrarse en los estratos superiores (dominancia), con la mayor cantidad de individuos (densidad) y en la mayor cantidad de los conglomerados o UMP (frecuencia). Por su parte, Martínez-Sánchez (2016) encontró que la cantidad de especies con IVIs altos en una SAP en Tabasco (Martínez-Sánchez, 2016) es menor (4 especies=19.2%, baja dominancia) que en una selva mediana subperennifolia (6 especies=87.7%, alta dominancia); en la SAP muchas especies (62) presentaron IVIs bajos (<7.0%). Lo anterior coincide con el análisis efectuado (en este estudio el IVI de las primeras 4 especies es 15.6%) pero destaca la presencia de especies de vegetación secundaria aunque no en los primeros lugares de la jerarquización.

5.6.2 Índice de Valor Forestal

De igual modo, se encontró que 26 especies (4.85% de 536 en total, la mayoría parte fueron las mismas que en el IVI) acumularon más de la mitad del IVF (51.4%). Lo cual implica que más de la mitad de la estructura de la comunidad

está determinada por estas especies ya sea por la condición existente de continua perturbación (presencia de especies de sucesión secundaria como indica la literatura consultada más antigua), por la naturaleza propia de la comunidad, o más propiamente hablando, por una combinación de estas. Por otro lado, para una SAP ubicada en la Selva Lacandona en Chiapas, Sánchez-Gutiérrez et al. (2017) reportaron que 5 especies jerarquizadas de 123 (es decir, 4.07% de las especies) acumularon un 36.1% del IVF (pero en su versión modificada: sin considerar atributos de la copa de los árboles) mientras que en este estudio este valor fue de 19.5% (primeras cinco especies). Con lo cual se interpreta que hubo mayor “dominancia forestal” en el otro estudio debido que en el mismo número de especies se concentró mayor valor acumulado del índice. Sin embargo, el área de muestreo en este estudio fue mayor, esta puede ser la razón de encontrar menor dominancia y mayor número de especies en este estudio. Especies que coincidieron en tener IVIs altos en el estudio de Sánchez-Gutiérrez et al. (2017) con respecto a este estudio fueron *Brosimum alicastrum* (11.75%, 1° lugar), *Guarea glabra* (6.8%, 3° lugar) y *Dialium guianense* (5.9%, 4° lugar); *Quararibea funebris* (7.6%, 2° lugar) también se mencionaba de forma continua en la literatura (Miranda & Hernández-X, 1963; Pennington & Sarukhán, 2005), así que para investigaciones posteriores que busquen una representatividad de mayor número de especies se sugiere su empleo.

Las primeras cuatro especies de la jerarquización u ordenación fueron casi consistentes con ambos índices estructurales. Su presencia en la comunidad y la importancia que se ha encontrado pueden radicar en la diversificación de sus usos por las comunidades locales (D. Granados Sánchez et al., 1997) y en su propia dominancia arbórea (Miranda & Hernández-X, 1963; Sánchez-Gutiérrez et al., 2017). *Brosimum alicastrum* que en ambos índices se situó en primer lugar, es una especie de uso múltiple: el follaje se emplea como forraje sobre todo en la época de sequía, la madera se utiliza poco pero tiene mucho potencial industrial, se usa como cerco vivo, mientras que las semillas maduras se usan como complemento para mezclarse con maíz para obtener una bebida sustituto del café (Pennington & Sarukhán, 2005). *Bursera simaruba* se posicionó en

segundo lugar en ambos índices, se usa en la industria de la madera: su aserrió y secado son fáciles aunque su almacenamiento es complicado; al igual que la anterior, se trata de una de las especies más usadas como cerco vivo pues sus estacas prosperan con facilidad (Pennington & Sarukhán, 2005). *Terminalia amazonia* y *Dialium guianense*, que variaron entre sí en la posición de tercero y cuarto lugar, son especies que se emplean al menos de forma local en la fabricación de durmientes y construcciones pesadas (como puentes o bigas); en el caso particular de *D. guianense*, los frutos son comestibles y presentan sabor parecido al tamarindo, se venden en fresco o en bebidas en mercados de Chiapas y Tabasco (Pennington & Sarukhán, 2005). Como se constató en el capítulo actual y en la revisión de literatura, estas especies presentan los atributos estructurales más sobresalientes, los usos tan diversos por la población local pueden ser una de las razones de encontrarlos en los primeros lugares de la jerarquización ya que se fomenta su presencia al usarlos, por ejemplo, como cerco vivo. Otras razones pueden ser la naturaleza de su forma biológica y su genética. Por ejemplo, *T. amazonia* puede alcanzar los 70 m de altura y 3 m de diámetro normal mientras que *B. alicastrum* y *D. guianense* alcanzan hasta 40 o 45 m de altura y 1.5 m de diámetro normal (Miranda & Hernández-X, 1963; Pennington & Sarukhán, 2005).

Las especies de los géneros *Cecropia* y *Heliocarpus* son características de la vegetación secundaria de las selvas húmedas de México, que surgen tras la deforestación de la selva primaria (Miranda & Hernández-X, 1963), también se ha reportado que *Tabebuia rosea* y *Enterolobium cyclocarpum* se presentan en dicha condición (Pennington & Sarukhán, 2005). Sin embargo, en la selección se consideraron debido a que forman parte estructural de la comunidad vegetal y esta no sería funcional sin alguno de esos elementos (Maldonado-Sánchez et al., 2016). Además, debido a que las transiciones entre etapas sucesionales se da de forma paulatina (D. Granados Sánchez & López Rios, 2000) y la presencia de estas especies puede ser un reflejo de dicha condición. A pesar de que *Vatairea lundellii* se encuentra en la categoría de riesgo de peligro de extinción en la NOM 059 de SEMARNAT (SEMARNAT, 2010) esta se presentó en los 26 primeros

lugares con ambos índices estructurales, aunque se debe tener en cuenta que los datos analizados no son tan recientes. De hecho, existen versiones más actualizadas de las bases de datos INFyS, pero la identificación de las especies parece un tanto dudosa aunado a que hacen falta numerosos nombres científicos. Esa es la razón de haber usado la base de datos anterior (2004 a 2007) a la disponible (2009 a 2014).

El número de especies (riqueza) que se presentó fue mayor para la SAP en etapa clímax (536) que para las demás etapas como se indica en la literatura (Miranda & Hernández-X, 1963), aunque se debe tener en cuenta que esta presentó mayor área total de muestreo ($315 \text{ UMP} \times 0.16 \text{ ha} = 50.4 \text{ ha}$), con lo que se aumenta la probabilidad de encontrar más especies. Por otro lado, varias especies presentan sinonimias, por lo que, el cambio de sus nombres científicos a la taxonomía actual es necesaria. En las 26 especies con mayores índices estructurales se actualizaron dichas sinonimias, se encontraron las siguientes equivalencias: *Ficus tecolutensis* y *Ficus tuerckheimii* para *Ficus aurea*, *Vochysia hondurensis* para *Vochysia guatemalensis*, por último, *Guarea excelsa* para *Guarea glabra*.

Algunas especies como *Ampelocera hottlei*, *Dendropanax arboreus*, *Ficus aurea* y *Trophis racemosa* también son características de esta comunidad y presentaron valores altos en ambos índices (se saturaron en los primeros 26 lugares de la valoración estructural) (Maldonado-Sánchez & Maldonado-Mares, 2010; Miranda & Hernández-X, 1963). *D. arboreus* pertenece a un género característico de la vegetación secundaria de esta comunidad (Rzedowski, 2006). Dichas especies se excluyeron para incluir a aquellas especies indicadas en la literatura como clásicas y así asegurar la representatividad de especies de distribución reducida (como *M. mexicana* y *G. anomala*) pero que se indican como especies clásicas de la comunidad vegetal.

En general, en este estudio se seleccionaron especies que se indican como pertenecientes a esta comunidad vegetal en el escrito pionero de su descripción como tal, es decir, como selva alta perennifolia (al menos al nivel de género) (Miranda & Hernández-X, 1963): 7 de vegetación primaria (*Terminalia amazonia*,

Swietenia macrophylla, *Brosimum alicatrum*, *Vochysia guatemalensis*, *Dialium guianense*, *Mangnolia mexicana* y *Calopyllum brasiliense*) y 2 de sucesión secundaria (especies del género *Heliocarpus* y *Crecopia*: *H. donnell-smithii* y *C. obtusifolia*). La selección de varias de estas especies tuvo sustento en la valoración estructural efectuada. Las demás especies seleccionadas también tuvieron sustento en la literatura pero en otras fuentes de información, para más detalles vea el Cuadro 8.

En la abundancia en las categorías de diámetro normal, altura total y diámetro de copa hubo un comportamiento general de “J” invertida o Liocourt (de Liocourt, 1898). Lo cual es correspondiente con este tipo de masas forestales, esto es, de tipo irregulares (composición específica y estructura heterogéneas) e incoetáneas (de diferente edad) (Powell, 1996; Quiñonez-Barraza & Ramírez-Maldonado, 2018). Es necesario recordar que los datos de las categorías de inferiores corresponden a sitios de renuevo (individuos con diámetro normal <7.5 cm) que no fueron incluidos en el análisis, es por ello que se aquí se afirma que una línea exponencial pero de tipo Reineke se ajusta de forma excelente a los valores máximos de cada categoría y de cada atributo (Quiñonez-Barraza & Ramírez-Maldonado, 2018) al tratarse de masas mezcladas que se autoaclarean tanto en el estrato horizontal (diámetro normal y diámetro de copa) como en el estrato vertical (altura).

5.7 Conclusiones

Es cierto que la SAP se caracteriza por la heterogeneidad en los elementos arbóreos que la componen. Fue posible localizar las especies arbóreas de mayor importancia ecológica y forestal de la comunidad mediante la valoración estructural de datos de su arbolado. Ambos índices de valoración consensuaron varias especies pero en algunos casos su orden varió. 26 de las especies con mayores índices concentraron más del 50% del valor total, las cuales fueron consistentes con la literatura científica revisada (como *Ampelocera hottlei*, *Brosimum alicatrum*, *Calopyllum brasiliense*, *Dialium guianense*, *Terminalia amazonia*, *Vatairea lundelli*, *Vochysia guatemalensis*, entre otras).

Sin embargo, se encontró que 8 especies típicas de estados sucesionales secundarios (*Cecropia obtusifolia*, *Dendropanax arboreus*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Heliocarpus appendiculatus*, *H. donnell-smithii*, y *Tabebuia rosea*) tuvieron gran representatividad con ambos índices (estuvieron dentro de las primeras 26 especies jerarquizadas), lo cual sugiere que existen perturbaciones considerables en áreas consideradas como clímax o primarias. Aunque, de acuerdo con la Teoría de la Perturbación Intermedia, lo anterior ser el origen de una mayor diversidad de especies al combinar elementos de diferente tolerancia ambiental y biológica (Osman, 2008; Roxburgh, Shea, & Wilson, 2004), sin embargo, existen otras corrientes que indican que en la relación de diversidad-perturbación también entra en juego la productividad (Huston, 2014).

Pese a lo anterior, no hay duda de que estas especies características de etapas sucesionales secundarias conforman la estructura de esta selva y, que por tal razón, deberán ser consideradas para los fines que persigue la investigación. Para ajustar la lista se agregaron algunas especies que la literatura indica como clásicas e indicadoras de estados sucesionales avanzados (como *Aspidosperma megalocarpon*, *Magnolia mexicana* y *Swietenia macrophylla*) o que se encontraran protegidas por las normas mexicanas (como *Magnolia mexicana*) y se descartaron algunas especies de la lista anterior por la redundancia de especies de amplia distribución (o de etapas sucesionales secundarias) o por ser especies de la misma familia o género (de las ya incluidas) con el fin de asegurar una mayor diversidad de especies en la selección final. Se obtuvieron 22 especies de 22 géneros pertenecientes a 17 familias, sin la exclusión de todas las especies de vegetación secundaria por la razón previamente enunciada.

La estructura forestal de la vegetación de la etapa clímax está por encima de los valores medios de los atributos en las demás etapas, por lo que, parece haber consistencias entre los datos de arbolado (inventario forestal) con la distribución actual reportada para la comunidad (cartografía). Es decir, los valores medios de los atributos forestales así como la riqueza de especies de la etapa clímax son superiores a los de las demás etapas.

5.8 Agradecimientos

Santos-Hernández agradece enérgicamente la beca otorgada por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) para la realización de sus estudios de maestría y a la Universidad Autónoma Chapingo (UACH) y a sus profesores-investigadores por guiar su trabajo de investigación así como por la enseñanza académica que percibió durante su permanencia en dicha institución.

5.9 Literatura citada

- Arce-Romero, A. R., Monterroso-Rivas, A. I., Gómez-Díaz, J. D., & Cruz-León, A. (2017). Ciruelas mexicanas (*Spondias* spp.): Su aptitud actual y potencial con escenarios de cambio climático para México. *Revista Chapingo, Serie Horticultura*, 23(1), 5–19. <https://doi.org/10.5154/r.rchsh.2016.06.020>
- Caro, T. M., & O'Doherty, G. (1999). On the use of surrogate species in conservation biology. *Conservation Biology*, 13(4), 805–814. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1999.98338.x>
- Clark, J. S., Gelfand, A. E., Woodall, C. W., & Zhu, K. (2014). More than the sum of the parts: Forest climate response from joint species distribution models. *Ecological Applications*, 24(5), 990–999. <https://doi.org/10.1890/13-1015.1>
- CONAFOR. (2009). Metodología del Inventario Nacional Forestal y de Suelos 2004 – 2009. Recuperado de <https://www.conafor.gob.mx/biblioteca/Inventario-Nacional-Forestal-y-de-Suelos.pdf> (Consultado en diciembre de 2019)
- CONAFOR, & UACH. (2009). Inventario Nacional Forestal y de Suelos 2004-2009. Comisión Nacional Forestal – Universidad Autónoma Chapingo.
- Corella, J. F., Valdez, H. J. I., Cetina, A. V. M., González, C. F. V., Trinidad, S. A., & Aguirre, R. J. (2002). Estructura forestal de un bosque de mangles al noroeste del estado de Tabasco, México. *Ciencia Forestal En México*, 26(90), 73–102.

- Curtis, J. F., & McIntosh, R. (1951). An upload forest continuum in the pariré-forest border region of Wisconsin. *Ecology*, 32, 476–696.
- De Liocourt, F. (1898). De l'aménagement des sapinières. *Bull Soc For Franche-Comté et Belfor*.
- El-Gabbas, A., & Dormann, C. F. (2018). Wrong, but useful: regional species distribution models may not be improved by range-wide data under biased sampling. *Ecology and Evolution*. <https://doi.org/10.1002/ece3.3834>
- Ferrier, S., & Guisan, A. (2006). Spatial modelling of biodiversity at the community level. *Journal of Applied Ecology*, 43, 393–404. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01149.x>
- Flores-Tolentino, M., Ortiz, E., & Villaseñor, J. L. (2019). Ecological niche models as a tool for estimating the distribution of plant communities. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 90(e902829). <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2019.90.2829>
- Granados Sánchez, Diodoro, & López Ríos, G. F. (2000). *Sucesión Ecológica, Dinámica del Ecosistema* (Primera ed). México: Universidad Autónoma Chapingo.
- Granados Sánchez, Diódoro, López Ríos, G. F., & Trujillo, E. (1997). Selva Maya de Quintana Roo. *Ciencia*, 48(2), 36–52.
- Granados Sánchez, Diodoro, & Tapia Vargas, R. (1990). *Comunidades vegetales*, 235.
- Huston, M. (2014). Disturbance, productivity, and species diversity: Empiricism vs. logic in ecological theory. *Ecology*, 95, 2382–2396. <https://doi.org/10.1890/13-1397.1>
- Ibarra-Manríquez, G., & Cornejo-Tenorio, G. (2010). Diversidad de frutos de los árboles del bosque tropical perennifolio de México. *Acta Botanica Mexicana*, 90, 51–104.

- INEGI. (2004). Conjunto de datos vectoriales de Uso del Suelo y Vegetación. Escala 1:250 000 Serie III. México: Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). Recuperado de <https://www.inegi.org.mx/> (Consultado en octubre de 2019).
- INEGI. (2016). Conjunto de datos vectoriales de Uso del Suelo y Vegetación Escala 1:250 000, Serie V (Capa Unión). México: Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). Recuperado de <https://www.inegi.org.mx/app/biblioteca/ficha.html?upc=889463173359> (Consultado el 19 de noviembre de 2019)
- López-Arce, L., Ureta, C., Granados-Sánchez, D., Rodríguez-Esparza, L., & Monterroso-Rivas, A. (2019). Identifying cloud forest conservation areas in Mexico from the potential distribution of 19 representative species. *Heliyon*, 5(3), 1–21. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2019.e01423>
- Maldonado-Sánchez, E.A., & Maldonado-Mares, F. (2010). Estructura y diversidad arborea de una Selva Alta Perennifolia en Tlacotalpa, Tabasco, México. *Universidad y Ciencia Trópico Humedo*, 26(3), 235–245.
- Maldonado-Sánchez, Emerson A., Ochoa-Gaona, S., Ramos-Reyes, R., Guadarrama-Olivera, M. de los Á., González-Valdivia, N., & H. J. de Jong, B. (2016). La selva inundable de Canacoite en Tabasco, México, una comunidad vegetal amenazada. *Acta Botanica Mexicana*, 115, 75–110. <https://doi.org/10.21829/abm115.2016.1113>
- Martínez-Sánchez, J. L. (2016). Comparación de la diversidad estructural de una selva alta perennifolia y una mediana subperennifolia en Tabasco, México. *Madera y Bosques*, 22(2), 29–40.
- Miranda, F., & Hernández-X, E. (1963). Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Bol. Soc. Bot. Méx*, 28(5), 29–179. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.17129/botsci.1084>

- Osman, R. W. (2008). Intermediate Disturbance Hypothesis. In Encyclopedia of Ecology, Five-Volume Set. <https://doi.org/10.1016/B978-008045405-4.00510-3>
- Pennington, T., & Sarukhán, J. (2005). Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies. (D. UNAM, FCE. México, Ed.) (Tercera ed). Fondo de Cultura Económica.
- Powell, D. C. (1996). A Stage Is A Stage Is A Stage ... Or Is It? Successional Stages , Structural Stages , Seral Stages. USDA Forest Service, White Paper, F14-SO-WP-, 1–14.
- Quiñonez-Barraza, G., & Ramírez-Maldonado, H. (2018). Can an exponential function be applied to the asymptotic density-size relationship? Two new stand-density indices in mixed-species forests. *Forests*, 10(1). <https://doi.org/10.3390/f10010009>
- R Core Team. (2019). R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria. Recuperado de <https://www.r-project.org/>
- Roberge, J.-M., & Angelstam, P. (2004). Usefulness of the Umbrella Species Concept as a Conservation Tool. *Conservation Biology*, 18, 76–85. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00450.x>
- Roxburgh, S. H., Shea, K., & Wilson, J. B. (2004). The intermediate disturbance hypothesis: Patch dynamics and mechanisms of species coexistence. *Ecology*. <https://doi.org/10.1890/03-0266>
- Rzedowski, J. (2006). Vegetación de México (Primera Ed). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Sánchez-Gutiérrez, F., Valenzuela-Gómez, A., Valdez-Hernández, J., & González González, C. (2017). Estructura y diversidad de especies arbóreas en el sitio arqueológico “El mirador”, Selva Lacandona Chiapas. *Polibotanica*, 44, 79–94. <https://doi.org/10.18387/polibotanica.44.6>
- SEMARNAT. NORMA Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías

de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo., Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. (2010). México. Recuperado de <http://biblioteca.semarnat.gob.mx/janium/Documentos/Ciga/agenda/DOFsr/DO2454.pdf>

Sierra, R., Campos, F., & Chamberlin, J. (2002). Assessing biodiversity conservation priorities: ecosystem risk and representativeness in continental Ecuador. *Landscape and Urban Planning*, 59(2), 95–110. [https://doi.org/10.1016/S0169-2046\(02\)00006-3](https://doi.org/10.1016/S0169-2046(02)00006-3)

Vázquez-Negrín, I., Castillo-Acosta, O., Valdez-Hernández, J. I., Zavala-Cruz, J., & Martínez-Sánchez, J. L. (2011). Estructura y composición florística de la selva alta perennifolia en el ejido Niños Héroes Tenosique, Tabasco, México. *Polibotánica*, (32), 41–61. Recuperado de <https://www.redalyc.org/pdf/621/62119933003.pdf>

Whittaker, R. J., Araújo, M. B., Jepson, P., Ladle, R. J., Watson, J. E. M., & Willis, K. J. (2005). Conservation biogeography: Assessment and prospect. *Diversity and Distributions*, 11, 3–23. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2005.00143.x>

6 CAPÍTULO 4. PROYECCIONES PARA LA SELVA ALTA PERENNIFOLIA CONSIDERANDO NICHOS ECOLÓGICOS Y CAMBIO CLIMÁTICO

Projections for Mexico's tropical rainforests considering ecological niche and climate change

6.1 Resumen

La selva alta perennifolia es la comunidad vegetal más exuberante de las regiones tropicales de México, sin embargo, su distribución potencial no ha sido estudiada de forma integral en condiciones climáticas actuales y futuras. El objetivo de este artículo fue proponer áreas prioritarias para su conservación con base en el modelado del nicho ecológico y de la distribución potencial (DP) de 22 especies de mayor importancia ecológica y forestal de su etapa clímax. Para obtener esos modelos, registros geográficos se correlacionaron a variables bioclimáticas de temperatura y precipitación con los algoritmos de Maxent y Kuenm. El mejor modelo se eligió según significancia estadística, complejidad y capacidad predictiva. La DP futura fue proyectada en dos escenarios de cambio climático: al horizonte lejano (2075-2099) con los modelos HADGEM2_ES and GFDL_CM3 a un RCP de 8.5 W·m⁻². Por escenario, las DP de todas las especies fueron ensambladas para elaborar la propuesta de conservación. Se consideró que al menos 14 especies eran representativas de la comunidad vegetal por tener el potencial de distribuirse en 97.4% del territorio que ocupa la etapa clímax y en 4.45% del territorio nacional. Ambos escenarios de cambio climático indicaron reducciones de las DP en alrededor de 3.5% del país, principalmente en el centro de su distribución actual; pero indicaron su prevalencia en regiones de mayor altitud y la región de la Selva Lacandona. Fue posible realizar el modelado de todas las especies, se encontraron correlaciones positivas entre registros y variables. Las áreas que aquí se proponen son estratégicas para la conservación de esta comunidad vegetal debido a que se prevé que las condiciones bioclimáticas óptimas que estas especies requieren prevalezcan ahí dentro.

Palabras clave: biología computacional, biogeografía de la conservación, Kuenm, modelado del nicho ecológico, bosques tropicales

6.2 Abstract

tropical rainforest (TR) is the lushest plant community in the tropical regions of Mexico, despite this, its potential distribution (PD) has not been studied integrally in current and future climatic conditions. The aim of this paper was to propose priority areas for its conservation based on modeling of ecological niche (ENM) and species distribution (SDM) of 22 species with greater ecological and forest importance of its climax stage. To obtain these models, geographic records were correlated to bioclimatic variables of temperature and precipitation with Maxent and Kuenm software. The best models were chosen according to statistical significance, complexity and predictive power, its current DP was obtained. The future DP was projected in two climate change scenarios: to the horizon 2075-2099 with the HADGEM2_ES and GFDL_CM3 models at RCP 8.5 $W \cdot m^{-2}$. The DP of all species for each scenario were assembled for further analysis. We considered that at least 14 species were representative of the community because they have the potential to be distributed in 97.4% of the territory currently occupied by the climax stage. Both climate change scenarios indicated reductions of their DP by a 3.5%, mainly in the center of the country and its prevalence in the higher altitude regions and the Selva Lacandona region. It was possible to perform the ENM and SDM of all species; positive correlations were found between variables and geographic records. Proposed areas based on our results are strategic for SAP conservation because the optimal bioclimatic conditions that these species require are expected to prevail here.

Keywords: bioinformatics, conservation biogeography, ecological niche modeling, Kuenm, tropical forests.

6.3 Introducción

Los bosques tropicales han sido reconocidos como importantes sumideros de carbono, se ha dicho que almacenan poco menos de la mitad de la reserva terrestre de carbono (viva) del mundo (Soepadmo, 1993). Sin embargo, resultan sensibles a eventos extremos originados por cambio climático tales como las recientes sequías de las selvas tropicales amazónicas (Boulton, Good, & Lenton, 2013). Sin embargo, recientemente se han notado incrementos substanciales en la concentración de carbono atmosférico tras grandes incendios de bosques tropicales (Zelazowski et al., 2011), como se había sugerido previamente (Soepadmo, 1993). Por ello es imprescindible evaluar los posibles impactos del cambio climático sobre la distribución geográfica de estos, que a menudo conllevan a cambios en la composición y en la fenología al nivel de ecosistema (Butt et al., 2015).

La *selva alta perennifolia* es una comunidad vegetal que se ubica en la zona cálido-húmeda de México. Su definición se basa fundamentalmente en la fisonomía perennifolia y en la forma de vida o biotipo de sus especies dominantes, esto es son árboles que presentan una altura de más de 30 m. En tanto que *selva* hace referencia a un bosque muy denso y con gran mezcla de especies (Miranda & Hernández-X, 1963).

La SAP es una selva muy densa con dominancia de árboles altos (más de 30 m), con abundantes bejucos y plantas epífitas que conservan su follaje durante casi todo el año excepto en algunos casos excepcionales durante la época de floración. Por lo tanto, su composición es heterogénea tanto por las especies como por las formas de vida y la estructura forestal que la conforman (Miranda & Hernández-X, 1963; Pennington & Sarukhán, 2005).

Es la vegetación más rica en composición florística y en biotipos de las zonas tropicales de México, pero actualmente tiene una distribución limitada y fragmentada. Además, gran parte se encuentra en etapas sucesionales tempranas (Challenger, 1998; Pennington & Sarukhán, 2005)

En México, la comunidad en estado maduro, de viejo crecimiento o clímax ocupa 12 250 km², según el último reporte oficial del año 2016 (INEGI) cifra que representa 0.6% del territorio nacional. Mientras que el resto de sus etapas sucesionales ocupan el 1% del país según la misma fuente (INEGI, 2016a). Además, el área de distribución original de esta es desconocida ya que durante el siglo pasado al menos 90% de las áreas de selva húmeda (SAP y selva mediana subperennifolia) de viejo crecimiento en México fueron taladas y se cambió su uso de suelo a agrícola, pecuario o agroforestal de baja diversidad florística (Challenger, 1998).

En México, los bosques tropicales sufren mayor fragmentación que los bosques templados, en adición, existe mayor presión antropogénica sobre los primeros, particularmente sobre la SAP (Moreno-Sanchez et al., 2011). Por ejemplo, en la región de los Tuxtlas, Veracruz existen paisajes con diferencias sustanciales en cobertura vegetal que van desde 4 hasta 26%, las cuales fueron ocasionadas por disturbios como deforestación y efectos de borde, diferencias que se encuentran relacionadas a etapas sucesionales tempranas (Arroyo-Rodríguez et al., 2013). Un caso similar es el de la selva Lacandona, donde se encontró que la fragmentación del paisaje causada por deforestación perjudica la diversidad de aves especialistas de bosques (Carrara et al., 2015).

La biogeografía de la conservación son herramientas encaminadas a la conservación de la biodiversidad, entre estas las más importantes y aplicativas son los marcos de áreas protegidas (Whittaker et al., 2005). Esta es la razón de que este trabajo se guíe con el enfoque biogeográfico y conservacionista. Debido a que México se encuentra entre dos océanos y en la parte sur del hemisferio norte, se ve impactado de manera particular por el cambio climático. Para el periodo 2015 a 2039, se estiman aumentos en las temperaturas anuales en 1 o 1.5°C para la mayor parte del país y en 2°C para la zona norte; para la precipitación se proyectan disminuciones de 10 a 20% así como la variación en su distribución temporal (SEMARNAT & INECC, 2018). Dado que sufre una fragmentación creciente (Moreno-Sanchez et al., 2011), sustenta una gran diversidad biológica (Pennington & Sarukhán, 2005) y ante el panorama futuro es

necesario modelar la distribución geográfica de la SAP y realizar acciones encaminadas a su conservación. Sin embargo, para evaluar las posibles consecuencias del cambio climático sobre los sistemas naturales como los ecosistemas, se requiere de un horizonte temporal largo (2075-2099)(SEMARNAT & INECC, 2018).

Existen varios métodos para modelar la distribución geográfica de las especies, algunos de los cuales usan como variable dependiente a la información ambiental y como variables independientes a los registros de las especies ya sean estos conteos, presencias y ausencias, o solo presencias (Aarts, Fieberg, & Matthiopoulos, 2012). El método más común es Modelado del Nicho Ecológico (MNE o *Ecological Niche Modeling*, ENM) y su asociado especies Modelado de Distribución de Especies (MDE o *Species Distribution Modeling*, SDM) (Gomes et al., 2018; Soberón et al., 2017) que tienen sus bases teóricas en la dualidad de Hutchinson (Hutchinson, 1957), es decir, a las condiciones ambientales donde habita la especie (MNE) le corresponde un espacio geográfico (MDE) (Soberón et al., 2017; Soberón & Peterson, 2005). Aquellos algoritmos que usan registros de presencias tienen la ventaja de ser más aplicativos (Elith & Leathwick, 2009), ya que este tipo de datos son de mayor disposición, ejemplos de estos son los que provienen de herbarios (Gomes et al., 2018) y de inventarios. Entre las técnicas y softwares más conocidos se encuentran BIOCLIM, Generic Algorithm for Rule-Set Prediction (GRAP), Generalized Linear Models (GLM), Artificial Neural Network (ANN) y Maximum Entropy (Máxima entropía, Maxent) (Booth, Nix, Busby, & Hutchinson, 2014; Elith & Leathwick, 2009; Marmion, Parviainen, Luoto, Heikkinen, & Thuiller, 2009; Phillips et al., 2006) (una breve descripción los tipos de algoritmos para MNE-MDE se encuentra en la página 15). De los cuales se obtienen diferentes resultados y de hecho, los resultados también varían entre conjuntos de datos y entre regiones debido a diferencias en el desempeño los diferentes softwares (Elith et al., 2006; Marmion et al., 2009).

La distribución potencial (DP) de las especies que componen la SAP ha sido estudiada de forma individual mediante MNE-MDE con el método GRAP (Pennington & Sarukhán, 2005), sin embargo, esta presenta menor desempeño

que otras técnicas actuales de modelado (Hernandez, Graham, Master, & Albert, 2006; Phillips et al., 2006). Por otro lado, se ha intentado aproximar la DP de los biomas de México y se ha proyectado su DP futura en escenarios de cambio climático al 2050 (Trejo et al., 2011). Sin embargo, se recomienda que las proyecciones se hagan a horizontes lejanos para abarcar las posibles afectaciones al nivel de sistemas naturales ya que ignorar lapsos largos podría recaer en la subestimación de su impacto (SEMARNAT & INECC, 2018). Además, es necesaria una visión a un mayor nivel organizacional que el específico (por ejemplo, de comunidad vegetal o ecosistema) para evaluar los posibles impactos que el cambio climático puede ocasionar en la DP de la mayor parte de sus componentes florísticos (Sierra et al., 2002). Una metodología usada para evaluar la DP de una comunidad vegetal es el modelado (MNE y MDE) de las especies de mayor importancia ecológica; el ensamble de las capas de todas las especies y su posterior análisis (López-Arce et al., 2019) otra metodología es similar en el procedimiento pero toma a las especies más raras, endémicas o restringidas a la comunidad (Flores-Tolentino et al., 2019).

Maxent (Phillips et al., 2017) es un software para ENM y SDM que usa solo datos de presencia o registros geográficos (RG), el cual ha demostrado ser un método robusto al presentar un buen desempeño (Elith et al., 2006; Phillips et al., 2006). Usa los RG y las variables ambientales para la caracterización del nicho ecológico, es decir, crea un modelo de este (MNE) mediante la maximización de una distribución uniforme en el espacio ambiental para la media obtenida de las covariantes ambientales, con lo cual se genera un conjunto de requerimientos ambientales (Elith et al., 2011). De este software se obtiene un mapa que representa la similitud de las variables ambientales en donde se presenta la especie o su probabilidad de presencia (MDE) (Phillips et al., 2006). Se eligió este software debido a que se ha usado en México de forma amplia durante los últimos años (Trejo et al., 2011), además de que se conoce bien su forma de operación (Phillips et al., 2017). Las condiciones ambientales generadas (MNE) se aproximan a la idea del nicho fundamental (Soberón et al., 2017; Soberón & Peterson, 2005), esto es, condiciones ambientales en donde la especie puede

habitar de forma idónea (Hutchinson, 1957), pero más bien son las condiciones del nicho existente (Soberón et al., 2017).

Recientemente se ha demostrado que se obtienen mejores modelos de Maxent con la aplicación de la paquetería Kuenm (Cobos et al., 2019) de R y RStudio (R Core Team 2019), esto debido a se realiza la calibración de numerosos modelos resultantes de la combinación de diferentes grupos de variables y de la variación de sus parametrizaciones (multiplicadores de regularización o *regularization multipliers* y tipos de características o *features*); luego, puede realizar la selección del mejor modelo mediante métodos efectivos con base en significancia, complejidad y poder predictivo. Por lo anterior, los objetivos que se persiguen en el presente documento son (1) obtener la DP de 22 especies de mayor valor ecológico de la SAP en escenarios actuales y con cambio climático con las técnicas de MNE y MDE mediante Maxent y Kuenm. Así como (2) ubicar las áreas con mayor número de DP mediante el análisis del ensamble de las DP en el escenario actual y en los de cambio climático, para identificar las zonas donde potencialmente podría existir la SAP. Por último, (3) proponer áreas prioritarias para la conservación de SAP con base en los datos generados, el uso de suelo y las áreas de protección oficial.

En este artículo se provee de información básica que puede servir a tomadores de decisiones en materia de legislación y protección ambiental, pues permite aproximar el área de DP de la SAP y prever los efectos del cambio climático en esta, además de proponer áreas para su conservación según la riqueza de las DP específicas.

6.4 Materiales y Métodos

6.4.1 Área de estudio

La SAP se presenta en regiones con temperatura media anual superior a los 20°C y precipitación media anual superior a 1 500 mm, aquí la estación seca es muy corta o nula (en donde es la precipitación más abundante la temporada de seca puede ser más larga). Por lo tanto, se le ubica en las vertientes y planicies del

Golfo: suroeste de Campeche, sur de Tabasco, norte de Chiapas, oeste de Veracruz, incluso hasta la Huasteca Potosina y en el norte de Oaxaca. También se ubica sobre la vertiente del Pacífico en la región del Soconusco hasta Pijijiapan (ver Figura 8)(Miranda & Hernández-X, 1963). Dichos autores se referían a la comunidad con todas sus etapas sucesionales secundarias como puede entenderse en la ubicación del objeto de investigación si se considera la cartografía actual (INEGI, 2016a) así como la historia de destrucción y fragmentación del hábitat de la misa (Challenger, 1998).

6.4.2 Registros geográficos y áreas M

En el capítulo anterior se hizo revisión de literatura sobre las especies de mayor importancia ecológica de la etapa de viejo crecimiento o clímax de la SAP, información que fue complementada con su valoración estructural a partir del análisis de datos oficiales. Para esto último, se usaron datos del Inventario Nacional Forestal y de Suelos (INFiS) en su edición 2004-2007 (CONAFOR, 2009; CONAFOR & UACH, 2009) delimitados espacialmente en un Sistema de Información Geográfica (SIG) al área ocupada por la comunidad en estado clímax o primario según la cartografía del Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI) (INEGI, 2016a). Luego, para jerarquizar el valor ecológico y forestal de las especies, se aplicaron dos índices de valoración estructural: valor de importancia (IVI) y valor forestal (IVF). El IVI evalúa dominancia, densidad y frecuencia, mientras que el IVF evalúa diámetro normal, altura y cobertura de copa de las especies (ver Cuadro 8).

Parte de la metodología empleada en esta sección se muestra en la Figura 20, la cual implica el tratamiento de registros geográficos (RG), la delimitación del área M, el recorte de las variables bioclimáticas, entre otras.

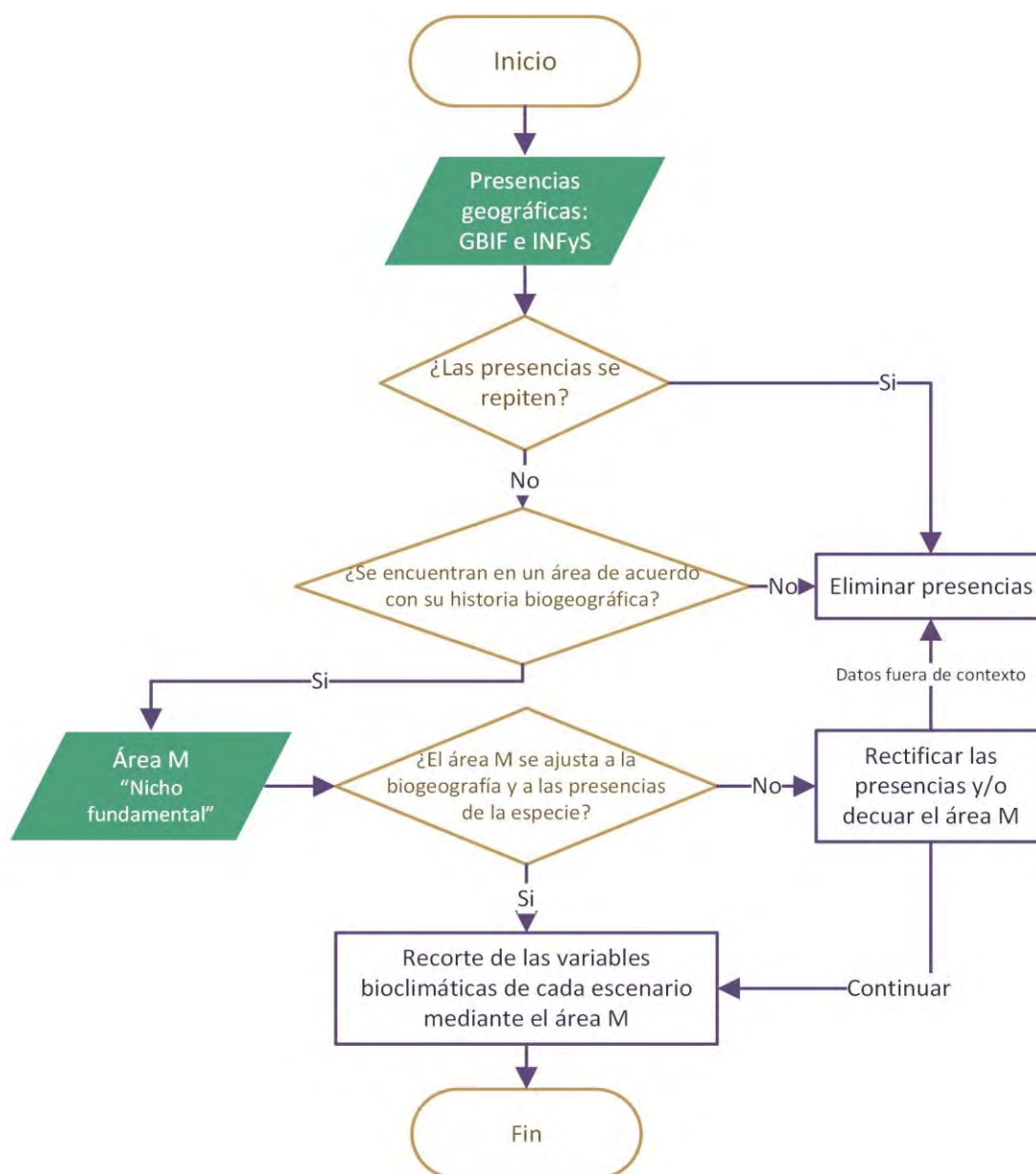


Figura 20. Flujo de trabajo para la preparación de los registros geográficos.

Registros geográficos de las especies

Los datos de los RG (de tipo sólo presencia, *only-presence* en inglés) de cada especie se obtuvieron del INFyS edición 2004-2009 (CONAFOR & UACH, 2009) y de la Global Information Facility (GBIF, 2019). Previo a su descarga, los datos de GBIF se filtraron por país y por la inclusión de coordenadas geográficas. Los RG fueron depurados con la eliminación de los datos repetidos así como de aquellos que se encontraban fuera del área de distribución natural de la especie,

lo anterior con base en literatura científica. Para reducir el sesgo de muestreo que se presenta con frecuencia en este tipo de datos (de sólo presencia), se redujo su autocorrelación espacial tal como lo recomiendan ciertos autores (Aiello-Lammens, Boria, Radosavljevic, Vilela, & Anderson, 2015) mediante su filtrado aleatorio (adelgazamiento o *thinning*) con cuadrículas de 5 o 10 km. Una alternativa al uso de cuadrículas es usar la paquetería *spThin* de R, la cual fue desarrollada (Aiello-Lammens et al., 2015). Se usó un espaciado de malla de 5 km cuando la cantidad de RG depurados era baja ($< 1\ 500$ RG) y de 10 km cuando era alta ($> 1\ 500$ RG). Las bases de datos se dividieron en tres grupos incorrelacionados espacialmente con la herramienta *Random k-fold* de la paquetería (ver. 0.3.0) *ENMeval* (versión 3.6.3) (Muscarella et al., 2014) de R para ser usados en las siguientes fases del modelado: entrenamiento (57 a 69% de RG), prueba (20 a 32% de RG) y evaluación final (10 a 12% de RG) de los modelos. Tales porcentajes fueron variados con el fin de asegurar buena representatividad del grupo usado para el entrenamiento de los modelos.

Áreas M

El área M o área accesible del diagrama BAM (Soberón & Peterson, 2005) se refiere al espacio ecológico y geográfico en donde las especies tienen posibilidades para dispersarse, ya sea por su condición histórica o relativamente reciente (Hutchinson, 1957; Soberón et al., 2017). Se consideró al área M para acotar la DP de las especies al espacio que estas podrían colonizar cuando se omiten las interacciones entre ellas (Soberón et al., 2017; Soberón & Peterson, 2005). Se definió un área M para 6 grupos de especies con diferencias claras en su distribución. Para lo cual, se tomó como referencia base a las ecorregiones terrestres del país (INEGI, CONABIO, & INE, 2008) como una recomendación de (Elith et al., 2011). Luego, ésta se ajustó según la distribución geográfica reportada en la literatura así como aquella que presentaban los RG para cada grupo de especies, tal como se muestra en la Figura 20. Finalmente, las variables bioclimáticas se delimitaron espacialmente con las áreas M (es decir, se hizo el recorte de variables las variables con la delimitación del área M). Esta es la forma

en que se ingresan pseudoausencias al modelo (Aarts et al., 2012; Robert J Hijmans et al., 2020; Muscarella et al., 2014).

6.4.3 Variables bioclimáticas

Escenario base. Se consideraron las 19 variables bioclimáticas descritas por (O'Donnell & Ignizio, 2012), las cuales son biológicamente significativas al combinar la precipitación y la temperatura durante el transcurso del año, no solo las medias anuales (Hijmans, Cameron, Parram, Jones, & Jarvis, 2005). Las variables bioclimáticas del escenario actual se obtuvieron de WorldClim (WorldClim, 2015), luego fueron procesadas con la metodología de (Gómez et al., 2008) para aumentar su nivel de detalle o precisión, la cual se basa en áreas con temperatura y precipitación homogéneas llamadas áreas de influencia climática.

Escenarios de cambio climático. Se seleccionaron los modelos de cambio climático HADGEM2_ES y GDFL_CM3 debido a que han sido ampliamente usados en México además porque reproducen de forma adecuada a las condiciones ambientales actuales (Conde, Estrada, Martínez, Sánchez, & Gay, 2011). La concentración de forzamiento radiativo o RPC de $8.5 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ (~1370 ppm CO₂ eq.) indica la energía que se adiciona al sistema atmosférico que consecuentemente genera calentamiento efectivo (van Vuuren et al., 2011)

Fue proyectada la distribución de cada una de las especies con los escenarios de cambio climático para conocer los posibles impactos o cambios en su idoneidad climática en el horizonte lejano con la consideración de la presencia de cambio climático. Para lo cual se usaron los Modelos de Circulación General (MCG) provistos por Fernández Eguiarte *et al.* (2009). Se consideró un RCP de $8.5 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ al horizonte lejano (2075-2099), que representa aumento de unos 4 °C en la temperatura media para ese periodo (Estrada, Guerrero, Gay-García, & Martínez-López, 2013), a la cual no muchos ecosistemas podrían hacer frente (IPCC, 2014). Los escenarios de cambio climático (combinación de GCM y RCP) también se procesaron con las metodologías de (O'Donnell & Ignizio, 2012) y (Gómez et al., 2008). Así fue como se obtuvieron los escenarios de cambio

climático HADGEM2_ES RCP 8.5 y GFDL_CM3 RCP 8.5 al horizonte lejano (2075-2099). El uso de múltiples escenarios de cambio climático resulta apropiado para la identificación de áreas consensuales de DP futura (Arce-Romero et al., 2017; López-Arce et al., 2019) y es recomendable, ya que la incertidumbre en los sistemas naturales es considerable (SEMARNAT & INECC, 2018).

6.4.4 Selección de variables predictoras

Una vez delimitadas las variables bioclimáticas a su respectiva área M, se hizo una preselección de las variables de forma pareada con base en el coeficiente de correlación de Pearson (r) de cada una de ellas con el fin de evitar el sobreajuste de los modelos (Elith & Leathwick, 2009) al incluir variables que carecen de importancia biológica (Elith et al., 2011) o que resultan redundantes en cuanto la información que aportan, su usó un umbral de $r \geq 0.8$. Al evitar modelos de distribución sobreajustados, se reflejan de manera adecuada las áreas de idoneidad climática más allá de las que ocuparían actualmente dichas especies, que es lo que se busca en este tipo de modelación.

Aunque con la opciones de regularización de Maxent, la selección de modelos libres de sobreajuste no es un problema ya que puede lidiar con la colinealidad entre covariantes ambientales de manera similar que el Criterio de Información de Akaike (AIC por sus iniciales en inglés) (Elith et al., 2011). Cuando las variables seleccionadas para los modelos de cambio climático no fueron contempladas por este, se tomaron del escenario actual. Las opciones de regularización y el criterio de selección de modelos AICc compensan la bondad de ajuste con la complejidad del modelo, con lo cual se da prioridad a modelos más simples (Akaike, 1974; Elith et al., 2011). Aunque actualmente existen otros criterios de selección de modelos que en simulaciones computacionales, han demostrado mejores resultados en la identificación de los modelos que a los que originalmente corresponden los datos generados; se trata del Criterio de Información Bayesiano (CIB o BIC por sus iniciales en inglés), Longitud Mínima

de la Descripción (LMD o MDL por sus siglas en inglés) y algunas de sus modificaciones, solo por mencionar algunos (Hansen & Yu, 2001).

6.4.5 Modelado del nicho ecológico y validación de modelos

Una vez que fueron procesados los RG de las especies y seleccionadas las variables bioclimáticas predictoras se realizó la modelación. Tanto el MNE como el MDE se desarrollaron con el software Maxent (versión 3.4.0) y con la paquetería Kuenm (versión 1.1.5) de R y RStudio. El procedimiento se dividió en las siguientes etapas principales: creación de modelos, calibración de modelos candidatos, selección del modelo óptimo y evaluación final de los modelos óptimos (o mejores).

Los modelos candidatos se crearon al correlacionar las variables preseleccionadas con los RG y al variar las parametrizaciones de los modelos de Maxent (multiplicadores de regularización o *regularization multipliers* y tipos de características o *features*). Se crearon 493 modelos candidatos por la combinación del conjunto de variables bioclimáticas predictoras, 17 multiplicadores de regularización (0.1-1.0 a intervalos de 0.1, 2-6 a intervalos de 1, y de 8 a 10), y las combinaciones posibles de tipos de respuesta (l=lineal, c=cuadrático, p=producto, t=límite, h=bisagra o “hinge”). Se evaluó el desempeño de los modelos candidatos con base en significancia (ROC parcial, por sus siglas en inglés, mediante la técnica bootstrapping con 100 iteraciones y 50% de datos), tasas de omisión ($E=5\%$), y complejidad del modelo (AICc).

La evaluación de los modelos candidatos para la selección del modelo óptimo (o mejor modelo) se basó en significancia estadística (1) con el área parcial bajo la curva de la Característica Operativa del Receptor (ROC parcial o en inglés partial ROC, partial area under the Receiver Operating Characteristic curve), poder predictivo o predictibilidad (desempeño) (2) con tasas de omisión al 5% de error y complejidad (3) con el Criterio de información de Akaike (AIC por sus iniciales en inglés, Akaike Information Criteria) (Akaike, 1974) corregido por la muestra (AICc) (Cavanaugh, 1997) implementados en la paquetería kuenm (Cobos et al., 2019).

Con el criterio ROC parcial se busca cotejar que el modelo no es igual a uno dado por el azar al presentar un p-valor no significativo (Peterson, Papeş, & Soberón, 2008). En la medida en que la ROC parcial tiende a 0 existe mayor significancia en el modelo. De hecho, este estadístico es más apropiado para la evaluación de la significancia que Área Bajo la Curva completa (en inglés, the full area under curve AUC) (Peterson et al., 2008), para detalles del cálculo vea (Cobos et al., 2019). Con el criterio de tasas de omisión se obtiene la incapacidad de predecir de forma correcta ¿a de los? RG de prueba de que tendría que abarcar el modelo creado con los RG de entrenamiento, esto a un nivel de error permisible (Anderson, Lew, & Peterson, 2003). Con el estadístico AIC original se obtiene la estimación de la información relativa que se pierde al variar los modelos, ya que es una medida de compensación entre su bondad de ajuste y su complejidad (Akaike, 1974). Así, los modelos complejos se penalizan y se da preferencia a modelos más simples (Warren & Seifert, 2011).

Los mejores modelos de Maxent se crearon con los RG de entrenamiento y prueba así como las parametrizaciones óptimas mediante 10 réplicas por bootstrap con salida logística. Se interpretó a la salida logística como un nivel de idoneidad climática para las especies (Elith et al., 2011; López-Arce et al., 2019). Los mejores modelos se evaluaron con los datos de evaluación final con los criterios de ROC parcial y tasas de omisión con Kuenm.

6.4.6 Cartografía de la distribución potencial actual y futura

Se obtuvieron mapas binarios de cada especie mediante la clasificación de los mapas de Maxent en categorías de no distribución potencial (NDP) y de distribución potencial (DP). La DP se definió con valores de 0.3 a 1, mientras que la categoría NDP con valores inferiores a 0.3. Así, se obtuvieron capas binarias de distribución para cada especie por cada escenario. Se cartografiaron los cambios previstos en la DP por cambio climático de cada especie; se comparó la DP en el escenario actual con respecto a la DP de ambos escenarios futuros mediante las uniones geográficas de los mapas en un SIG. De igual modo, se comparó la DP actual de cada especie con la DP que se obtuvo en un estudio

previo (Pennington & Sarukhán, 2005) para contrastar las diferencias arrojadas por los métodos Maxent y GARP así como por RG generados hasta 2005 y registros más recientes.

El trabajo se realiza desde la perspectiva de la teoría integrada de la comunidad vegetal, la cual señala que donde las condiciones ambientales favorables para una comunidad vegetal se repiten, sus especies se vuelven a presentar. Su clasificación se basa en similitudes (Whittaker & Levin, 1977; R. J. Whittaker, 1953). A sabiendas de que las comunidades vegetales carecen de fronteras precisas (D. Granados Sánchez & Tapia Vargas, 1990; Miranda & Hernández-X, 1963), nuestra hipótesis radicó en la idea de que la presencia conjunta de especies aproxima el área de DP de la SAP puesto que muchas especies requieren de la presencia de otras para poder coexistir ya sea al mismo o en diferente tiempo (D. Granados Sánchez & Tapia Vargas, 1990), esto es, relaciones de simbiosis. Sin embargo, otras especies requieren de la ausencia de otras. Sin importar de que especie se trate, las interacciones entre las especies son clave en la determinación del nicho ecológico de una sola especie y por lo tanto, de su área distribucional (Soberón & Peterson, 2005). Las comunidades vegetales necesariamente contemplan a las comunidades ecológicas, puesto que las primeras dan las condiciones necesarias para que se puedan desarrollar las segundas (D. Granados Sánchez & López Rios, 2000; D. Granados Sánchez & Tapia Vargas, 1990). Nuestra idea es que las tendencias generales de las DP futuras de sus principales especies pueden indicar la tendencia general de la comunidad vegetal a largo plazo. Para lo cual, se ensamblaron las DP de todas las especies por escenario considerado y se definieron 3 clases de DP según el porcentaje acumulado de las DP actuales dentro del área distribución actual de su etapa primaria, de viejo crecimiento o clímax (INEGI, 2016a). Dicha información se usó para la propuesta de áreas de conservación.

De igual forma, con un SIG fueron intersecados los mapas generados en el escenario base con la cartografía de Uso de Suelo y Vegetación (INEGI, 2016a) y de División Política Estatal 2015 (INEGI, 2016b), en el primer caso para verificar

el uso de suelo al que corresponde la alta riqueza de DP y en el segundo para hacer notar la proporción de los estados que mayor DP por especie concentran.

Análisis de cambio de la distribución potencial actual y futura

A las categorías de distribución se les asignaron los valores que se muestran en el Cuadro 12 para que mediante la suma de la capa correspondiente al escenario base con una capa de determinado escenario de cambio climático permitiera analizar los cambios espaciales de la distribución futura con respecto a la distribución actual, de tal modo que para cada especie se obtiene una comparación por escenario de cambio climático.

Cuadro 12. Matriz para análisis de cambios de distribución de los escenarios climáticos

Base Clase de distribución		Cambio climático	
		0 – 0.3 (NO)	0.3 – 1 (SI)
Idoneidad	Nuevos valores	1	2
0 – 0.3	10 (NO)	11 (=)	12 (+)
0.3 – 1	20 (SI)	21 (-)	22 (=)

En los mapas resultantes del procedimiento anterior se interpreta a los signos como aquellas áreas en donde la distribución potencial (=): se mantiene sin cambios, (+): se gana y (-): se pierde. Adicionalmente note que el número resultante de la suma de los mapas indica aquellas áreas en donde la distribución potencial 11: no existe ni existirá, 12: no existe pero existirá, 21: existe pero se perderá y 22: existe y existirá, se conservará o prevalecerá. Los mapas generados para el análisis de cambio fueron intersecados con la cartografía de USyV y DPE y se calculó su área geodésica en km² con un SIG.

6.4.7 Comparación con otros mapas de distribución potencial

Para realizar la comparación con los mapas de distribución que incluyen Pennington & Sarukhán (2005) se partió de la siguiente matriz de confusión Cuadro 13.

Para visualizar los datos se obtuvo el siguiente porcentaje:

$$\% \text{Indicado/ADP coindidente} = \frac{\text{Área que no corresponde con la otra propuesta}}{\text{Área de distribución coindiente en ambos estudios}}$$

Cuadro 13. Matriz para análisis de las diferencias en las áreas de distribución potencial de este estudio con el de Pennington & Sarukhán (2005)

	Pennington & Sarukhán (2005)	
Este estudio	0	1
0	0	1
10	10	11

0 indica que en ambos casos no existe ADP, 1 que solo en Pennington & Sarukhán (2005) se ha encontrado esa ADP, 10 que solo este estudio ha encontrado esa ADP y 11 que en ambos coincide el ADP.

Luego, para obtener el porcentaje de variación de una a otra propuesta de ADP fueron usadas las siguientes fórmulas.

$$\% \text{Variación en el estudio} = \frac{\text{Área que no corresponde con la otra propuesta}}{\text{Área de distribución potencial del estudio}}$$

El área que no corresponde con la otra propuesta es el equivalente al área que sólo es indicada por el estudio en cuestión.

6.4.8 Áreas propuestas para conservación

En la propuesta de las áreas para la conservación de SAP se priorizaron a las áreas en donde se prevé que las DP futuras prevalezcan o aumenten, para lo cual se partió de uniones geográficas de los ensambles ya clasificados. Se compararon las áreas naturales de protección federal, estatal y de conservación voluntaria (Bezaury-Creel, Torres, Ochoa-Ochoa, Castro-Campos, & Moreno, 2010; Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, 2017) y el uso de suelo y vegetación (INEGI, 2016a) con respecto a las áreas en donde se proyecta mayor similitud en prevalencia o aumento en las DP futuras por los escenarios de cambio climático.

6.5 Resultados

6.5.1 Especies

Las especies seleccionadas para la modelación fueron elegidas en el capítulo anterior y se encuentran listadas en el Cuadro 8. Su selección se basó en la evaluación estructural de datos oficiales del INFyS así como en revisión de literatura. Al final, se presentan los posibles cambios en su distribución altitudinal.

6.5.2 Registros geográficos y áreas M

Registros geográficos de las especies

La especie con menor número de RG tras depuración y adelgazamiento (eliminación de datos demasiado contiguos) fue *Guatteria anomala* (85) y la que tuvo más RG fue *Bursera simaruba* (2 607). El porcentaje de RG de cada fuente de información fue variable para cada especie. La lista de las referencias de los RG provenientes de GBIF se encuentra en el Anexo 6, las especificaciones de estos se encuentran en el Cuadro 14 y en su cartografía en la Figura 21.

Cuadro 14. Detalles de los registros geográficos empleados

Species	Número de registros geográficos	Entrenamiento (%)	Prueba (%)	Evaluación final (%)
<i>Annona glabra</i>	223	68	22	10
<i>Aspidosperma megalocarpon</i>	340	59	30	11
<i>Brosimum alicastrum</i>	1 546	58	31	11
<i>Bursera simaruba</i>	2 607	72	18	10
<i>Calophyllum brasiliense</i>	389	57	31	11
<i>Cecropia obtusifolia</i>	693	68	22	10
<i>Dialium guianense</i>	249	60	29	11
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	597	69	21	10
<i>Guarea glabra</i>	554	69	21	10
<i>Guatteria anomala</i>	85	58	32	11
<i>Heliocarpus donnell-smithii</i>	634	67	23	10
<i>Licania platypus</i>	127	69	20	10
<i>Magnolia mexicana</i>	130	61	28	12
<i>Manilkara zapota</i>	1 007	68	22	10
<i>Pouteria campechiana</i>	1 074	60	30	10
<i>Schefflera morototoni</i>	153	69	21	10
<i>Spondias mombin</i>	1 002	69	21	10
<i>Swietenia macrophylla</i>	444	59	32	10
<i>Tabebuia rosea</i>	616	68	22	10
<i>Terminalia amazonia</i>	300	58	31	11
<i>Vatairea lundellii</i>	201	69	21	10
<i>Vochysia guatemalensis</i>	235	57	31	11
Total	13 206	(57, 72)	(18, 32)	(10, 12)

Sólo en los casos de *Bursera simaruba*, *Cecropia obtusifolia*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Heliocarpus donnell-smithii*, *Manilkara zapota*, *Spondias mombin* y *Tabebuia rosea* fueron adelgazados con una cuadrícula de 10 km, para las otras especies se usó una cuadrícula de 5 km.

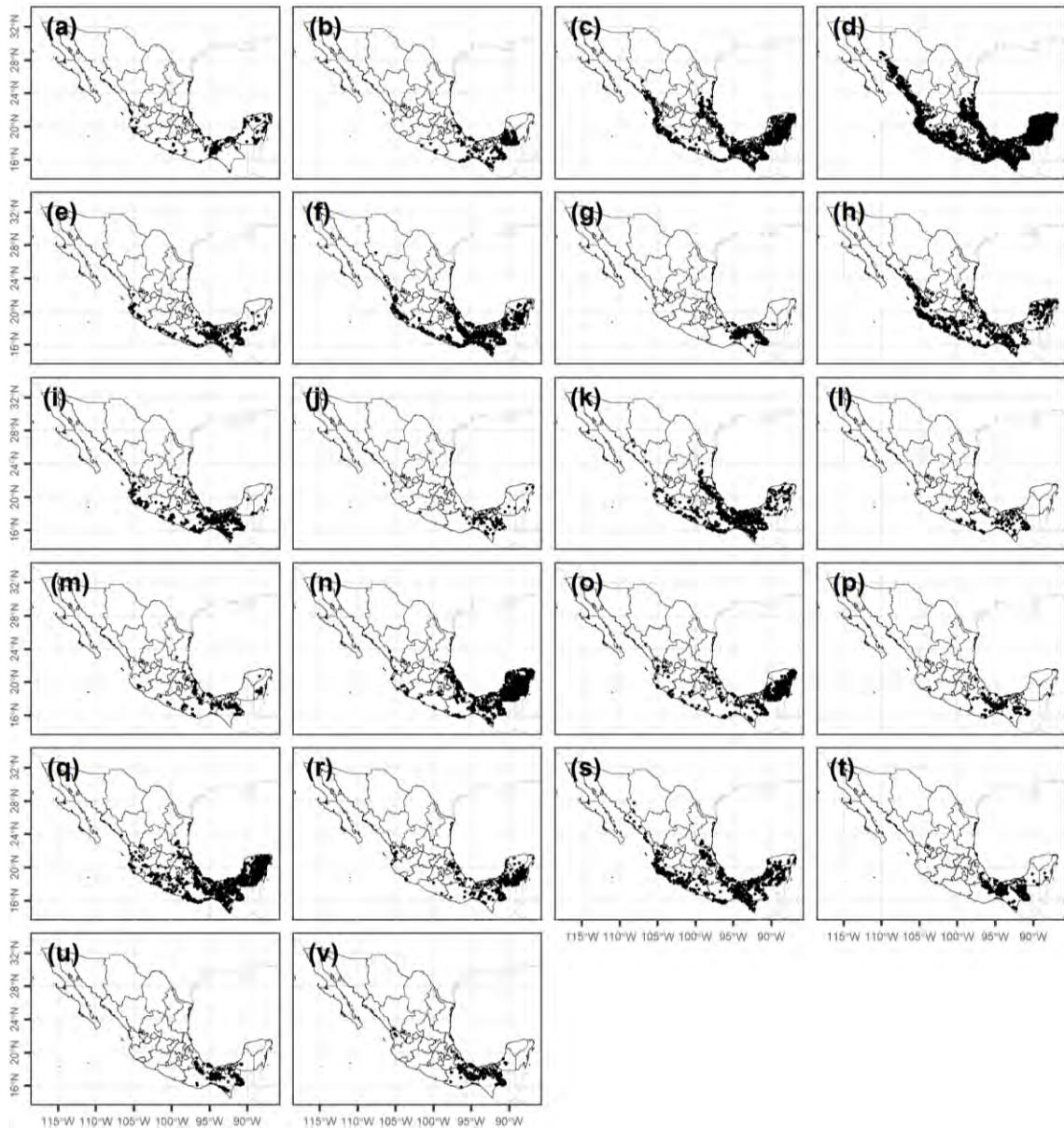


Figura 21. Registros geográficos de las especies consideradas, tras su depuración. (a) *Annona glabra*, (b) *Aspidosperma megalocarpon*, (c) *Brosimum alicastrum*, (d) *Bursera simaruba*, (e) *Calophyllum brasiliense*, (f) *Cecropia obtusifolia*, (g) *Dialium guianense*, (h) *Enterolobium cyclocarpum*, (i) *Guarea glabra*, (j) *Guatteria anomala*, (k) *Heliocarpus donnell-smithii*, (l) *Licania platypus*, (m) *Magnolia mexicana*, (n) *Manilkara zapota*, (o) *Pouteria campechiana*, (p) *Schefflera morototoni*, (q) *Spondias mombin*, (r) *Swietenia macrophylla*, (s) *Tabebuia rosea*, (t) *Terminalia amazonia*, (u) *Vatairea lundellii* y (v) *Vochysia guatemalensis*.

Áreas M

Detalles de las áreas M definidas se incluyen en el Cuadro 15, su cartografía se presenta en la Figura 22. Se tomaron en cuenta las ecorregiones de selvas cálido-húmedas y las cálido-secas para la mayoría de las especies (15) y sólo en algunos casos se consideraron a otras ecorregiones u comunidades vegetales cuando las especies eran reportadas como de distribución más amplia (Por ejemplo, *Bursera simaruba*) que, en general, se trató de las especies en las cuales se usó una cuadrícula de 10 km en el adelgazamiento de sus RG.

Cuadro 15. Detalles de las áreas M definidas

Área M	Área (km ²)	Descripción breve y aproximada
1	253 134.99	Limitado a las selvas cálido-húmedas
2	391 169.29	Limitado a las selvas cálido-húmedas y bosques tropicales caducifolios
3	771 421.09	Limitado a las selvas cálido-húmedas, selvas cálido-secas y otras
4	794 412.74	Limitado a las selvas cálido-húmedas, selvas cálido-secas y otras
5	577 230.14	Limitado a las selvas cálido-húmedas y parte de las selvas cálido-secas
6	623 570.76	Limitado a las selvas cálido-húmedas y parte de las selvas cálido-secas

Las ecorregiones aquí usadas corresponden a las de INEGI et al. (2008).

Las especies correspondientes a cada área M se listan a continuación:

- **Área M número 1:** *Dialium guianense* y *Vatairea lundellii*
- **Área M número 2:** *Aspidosperma megalocarpon*, *Guatteria anomala* y *Terminalia amazonia*.
- **Área M número 3:** *Brosimum alicastrum*, *Bursera simaruba*, *Guarea glabra* y *Vochysia guatemalensis*.
- **Área M número 4:** *Cecropia obtusifolia*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Heliocarpus donnell-smithii*, *Spondias mombin* y *Tabebuia rosea*.
- **Área M número 5:** *Calophyllum brasiliense*, *Magnolia mexicana*, *Manilkara zapota*, *Pouteria campechiana* y *Swietenia macrophylla*.
- **Área M número 6:** *Annona glabra*, *Licania platypus* and *Schefflera morototoni*.

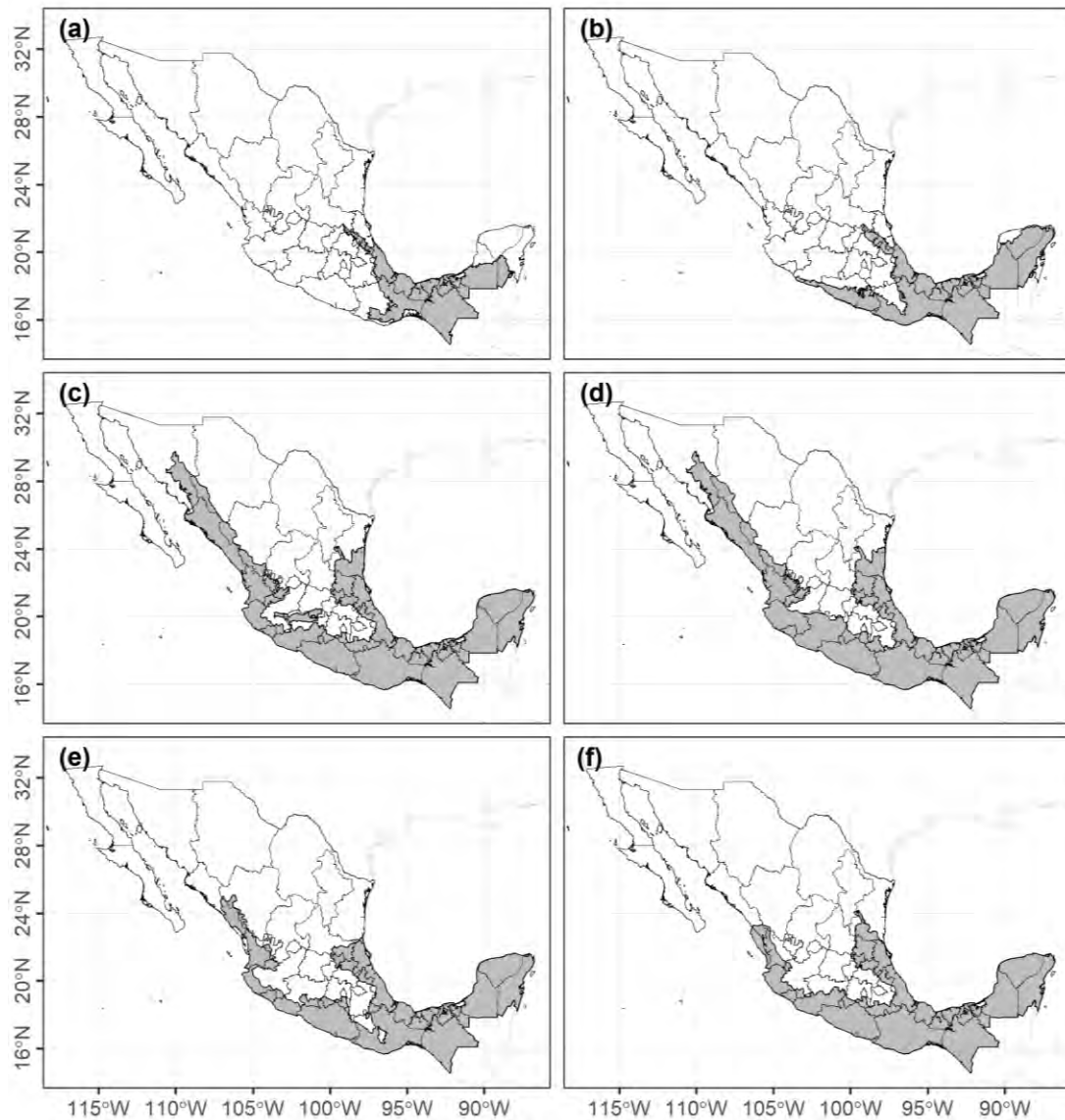


Figura 22. Áreas M consideradas. (a) 1, (b) 2, (c) 3, (d) 4, (e) 5 y (f) 6.

Variables bioclimáticas

Las variables bioclimáticas usadas se listan en el Cuadro 16. En las siguientes figuras se encuentran los mapas de las variables bioclimáticas de cada escenario: en la Figura 23 se encuentran las correspondientes al escenario base; en la Figura 28 las correspondientes al escenario HADGEM2_ES RCP 8.5 y en la Figura 29 las correspondientes al escenario GFDL_CM3 RPC 8.5. Mientras que sus cambios porcentuales respectivos (con base en el escenario actual) se encuentran en la Figura 30 y en la Figura 31, respectivamente.

Cuadro 16. Variables bioclimáticas consideradas

Bio	Nombre de la variable bioclimática (Bio)	Inclusión por los modelos	
		HADGEM2_ES	GFDL_CM3
1	Temperatura media anual		
2	Rango diurno medio (media mensual (temperatura máxima - temperatura mínima))		
3	Isotermalidad (BIO2 / BIO7) ($\times 100$)	Si	Si
4	Estacionalidad de la temperatura (desviación estándar $\times 100$)	Si	Si
5	Temperatura máxima del mes más cálido		
6	Temperatura mínima del mes más frío	Si	Si
7	Rango anual de temperatura (BIO5-BIO6)	Si	Si
8	Temperatura media del trimestre más húmedo		
9	Temperatura media del cuatrimestre más seco		
10	Temperatura media del trimestre más cálido		
11	Temperatura media del cuatrimestre más frío	Si	Si
12	Precipitación anual	Si	Si
13	Precipitación del mes más húmedo	Si	Si
14	Precipitación del mes más seco	Si	Si
15	Estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación)	Si	Si
16	Precipitación del cuatrimestre más húmedo		
17	Precipitación del cuatrimestre más seco	Si	Si
18	Precipitación del trimestre más cálido	Si	Si
19	Precipitación del cuatrimestre más frío		

Fuentes: O'Donnell & Ignizio, (2012) y WorldClim (2015)

Por otro lado, se resumió la variación de las 19 variables bioclimáticas de cobertura nacional con un correlograma (Figura 24) y un análisis de componentes principales (Figura 25, Figura 26 y Figura 27).

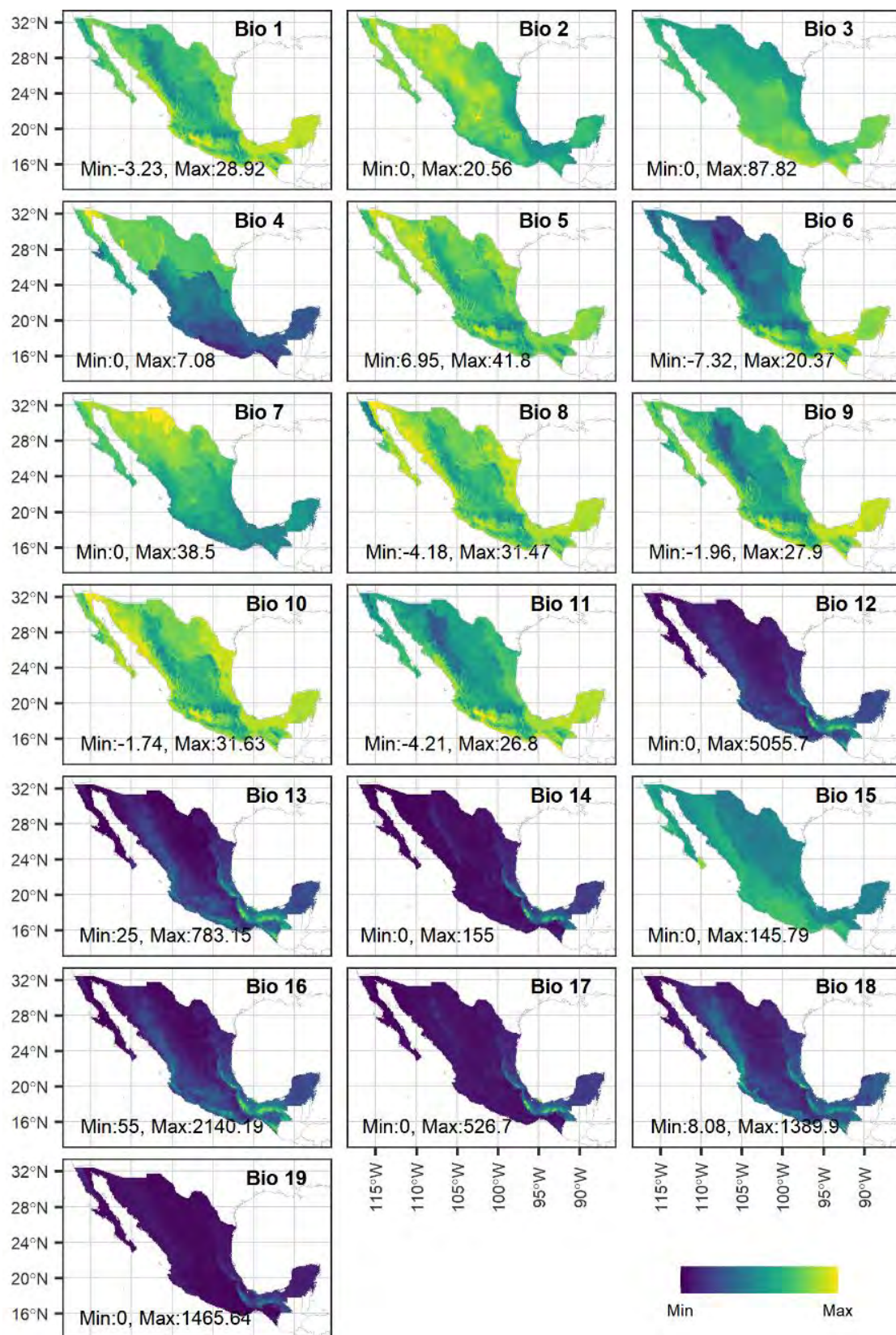


Figura 23. Variables bioclimáticas del escenario actual.

Fuentes: Modificado de WorldClim (2015), Fernández Eguarte *et al.* (2009) y otros (ver texto).

Ver Cuadro 16. Variables bioclimáticas consideradas para ubicar su nombre.

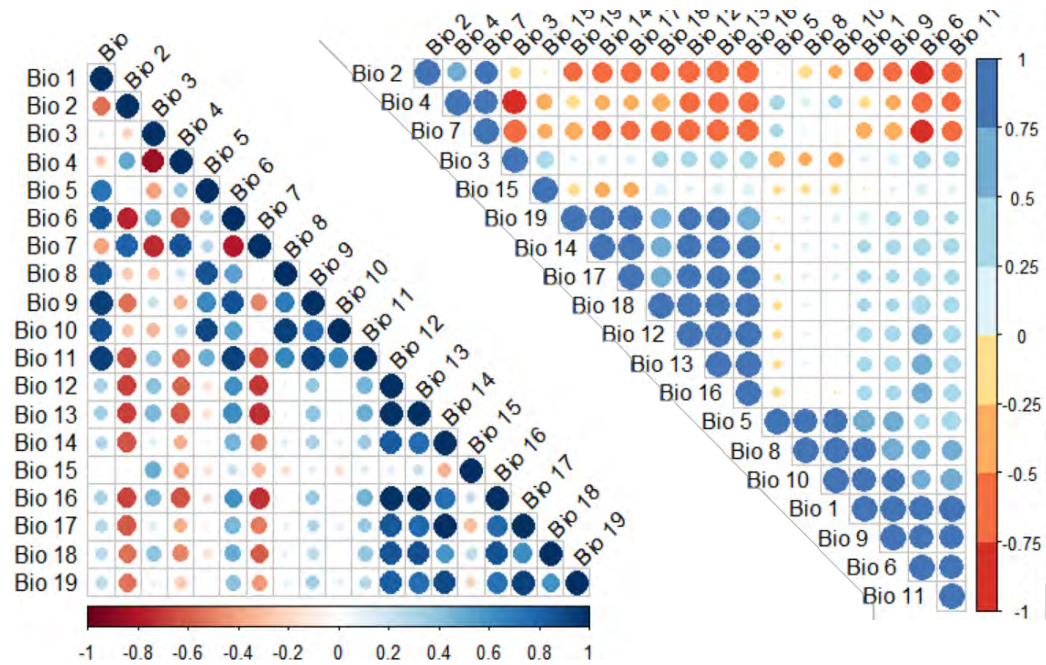


Figura 24. Matriz de correlación de las variables bioclimáticas del escenario actual.

Luego, se llevó un análisis de componentes principales para observar el porcentaje de variación que puede ser atribuida a la combinación lineal de variables bioclimáticas (Figura 25), es decir, información que es redundante espacialmente y que conforma nuevas capas de información que son ortogonales entre sí llamadas con el mismo nombre del método.

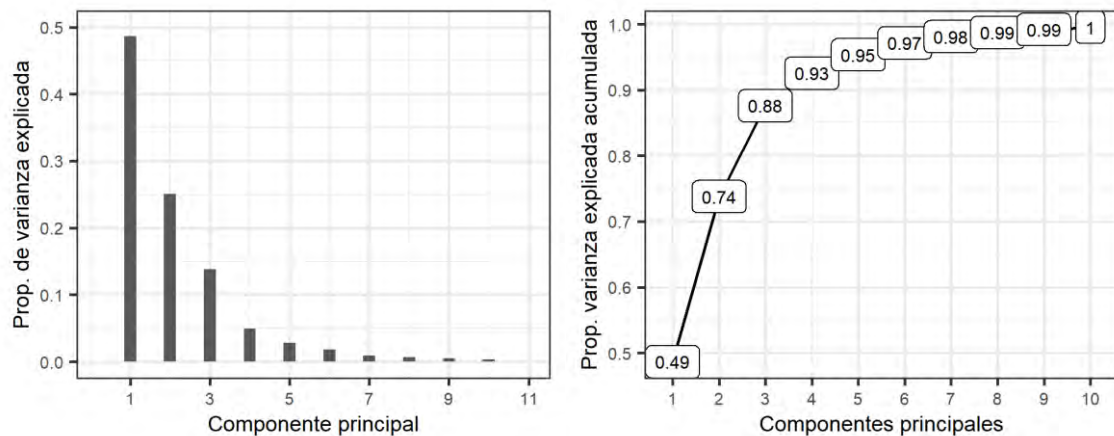


Figura 25. Varianza explicada por los componentes principales.

De igual forma, se obtuvieron los valores resultantes de la rotación de los 19 componentes (eigenvalues o valores propios) y con estos se elaboró un correlograma para ilustrar las relaciones encontradas (Figura 26). A manera de

ejemplo, en la Figura 26 se tiene que el componente principal 19 toma información de las variables bioclimáticas 6 y 7 con coeficientes positivos altos mientras que la 5 tiene influencia negativa. Los colores claros indican coeficientes cercanos a 0 y por lo tanto, poca relación. En la cartografía de los componentes principales se tomaron sólo a 7 (Figura 27), de hecho, en la Figura 25 se observa que con 5 componentes principales se explica el 95% de la variabilidad total.

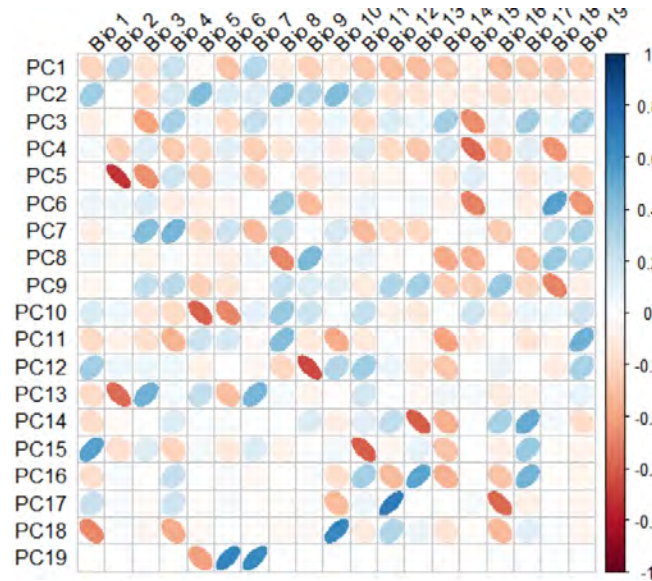


Figura 26. Matriz resultante de la rotación de 19 componentes principales.

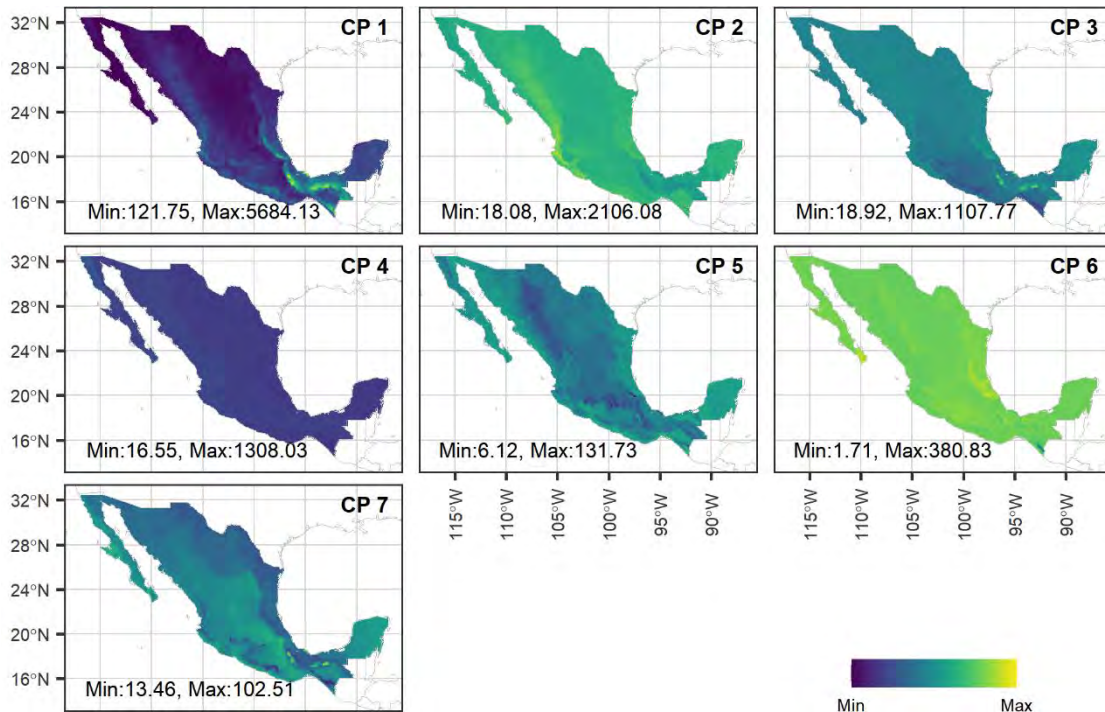


Figura 27. Componentes principales de las variables bioclimáticas del escenario actual.

Como se dijo anteriormente, con los modelos de circulación general no siempre es posible obtener todas las variables bioclimáticas para los escenarios futuros. Esta es la razón por la que en ambos escenarios de cambio climático sólo se han considerado las variables bioclimáticas 3, 4, 6, 7, de la 11 a la 15, 17 y 18 (Figura 28 y Figura 29). Por otro, no existe gran problema por la inclusión de información redundante del escenario actual debido a la preselección de variables llevada a cabo. La preselección excluyó a variables que son de poca significancia biológica (que no se reporta en la literatura que condicionan la distribución de la mayoría de las especies), de las cuales, la mayoría no se encuentra en los escenarios de cambio climático (Cuadro 17).

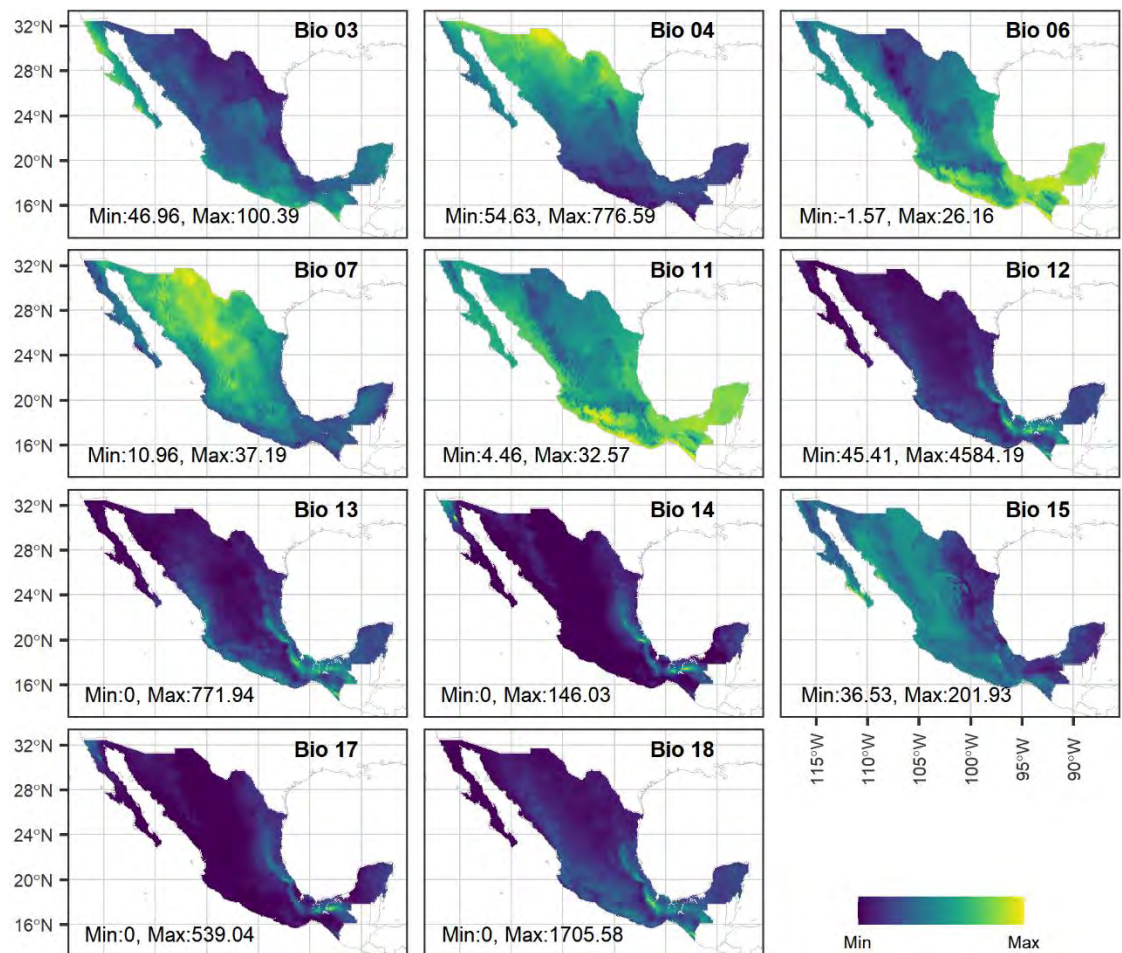


Figura 28. Variables bioclimáticas del escenario de cambio climático HADGEM2_ES RCP 8.5 al 2075-2099 para México.

Fuentes: Modificado de Fernández Eguarte *et al.* (2009) y otros (ver texto).

De hecho, solo en algunos casos se tomaron a las variables bioclimáticas 2 y 5 (del escenario base) en la conjunción de las variables de los escenarios futuros. Mientras que desde 5 hasta 8 variables de las 11 disponibles en los escenarios de cambio climático fueron incluidas dicha conjunción (Cuadro 17).

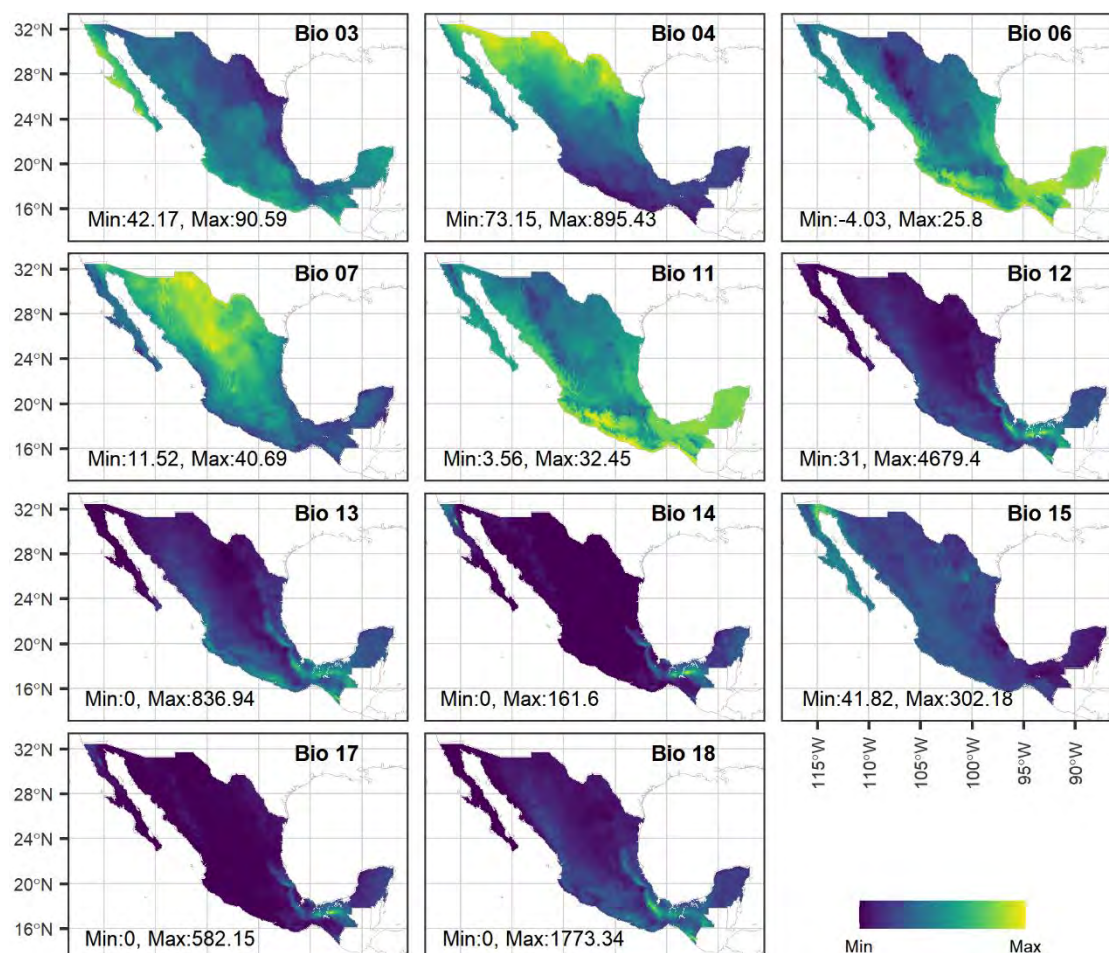


Figura 29. Variables bioclimáticas del escenario de cambio climático GFDL_CM3 RCP 8.5 al 2075-2099 para México.

Fuentes: Modificado de Fernández Eguiarte *et al.* (2009) y otros (ver texto).

Por otro lado, se buscó resaltar los cambios previstos para cada variable para ambos escenarios de cambio climático (Figura 30: HADGEM2_ES RCP 8.5 y Figura 31: GFDL_CM3 RCP 8.5) mediante el uso de la herramienta de álgebra de mapas de ArcMap y la paquetería “raster” de RStudio (Robert J. Hijmans *et al.*, 2014) al implementar la siguiente ecuación.

$$\% \text{Cambio} = \frac{\text{Escenario actual} - \text{Escenario futuro}}{\text{Escenario actual}} * 100$$

Sin embargo, en varias variables se observaron valores nulos, indefinidos o infinitos. Es posible que lo anterior se deba a falta de información espacial de algún par de los escenarios comparados. Por lo cual, se delimitaron los valores que podrían aparecer en el mapa de $[-850,850]$ toda vez que se verificó que en los histogramas no fueran valores normales (no nulos).

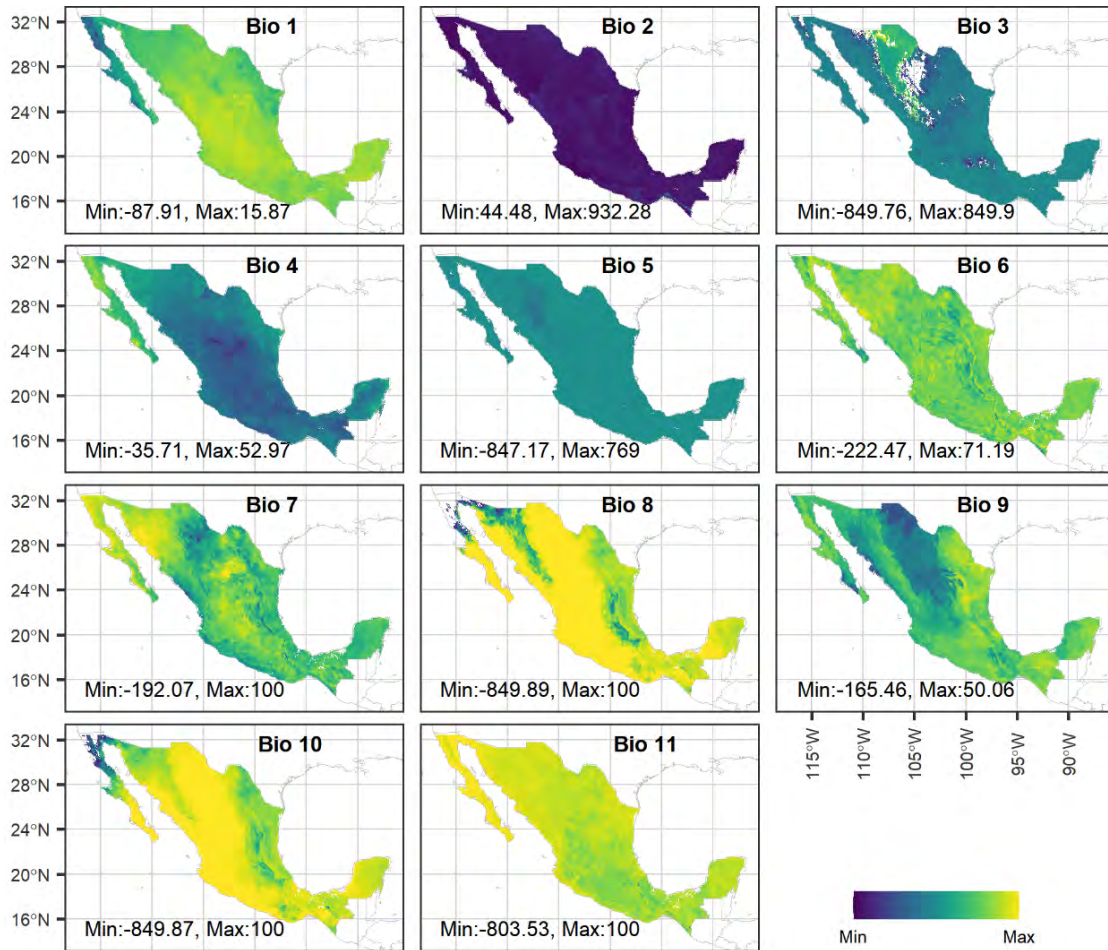


Figura 30. Cambios previstos (%) por el escenario de cambio climático HADGEM2_ES RCP 8.5 al 2075-2099 en México.

Esa es la razón por la que en ambas figuras se muestren mapas con valores extremos muy cercanos al intervalo indicado anteriormente. En aquellos mapas donde los valores parecen ser muy homogéneos es posible que no se haya resuelto el problema y que no se muestre el gradiente de color que debería mostrarse. Para resolver esta duda es necesario observar los histogramas de los mapas para constatar que los valores extremos no parezcan ser atípicos (nulos).

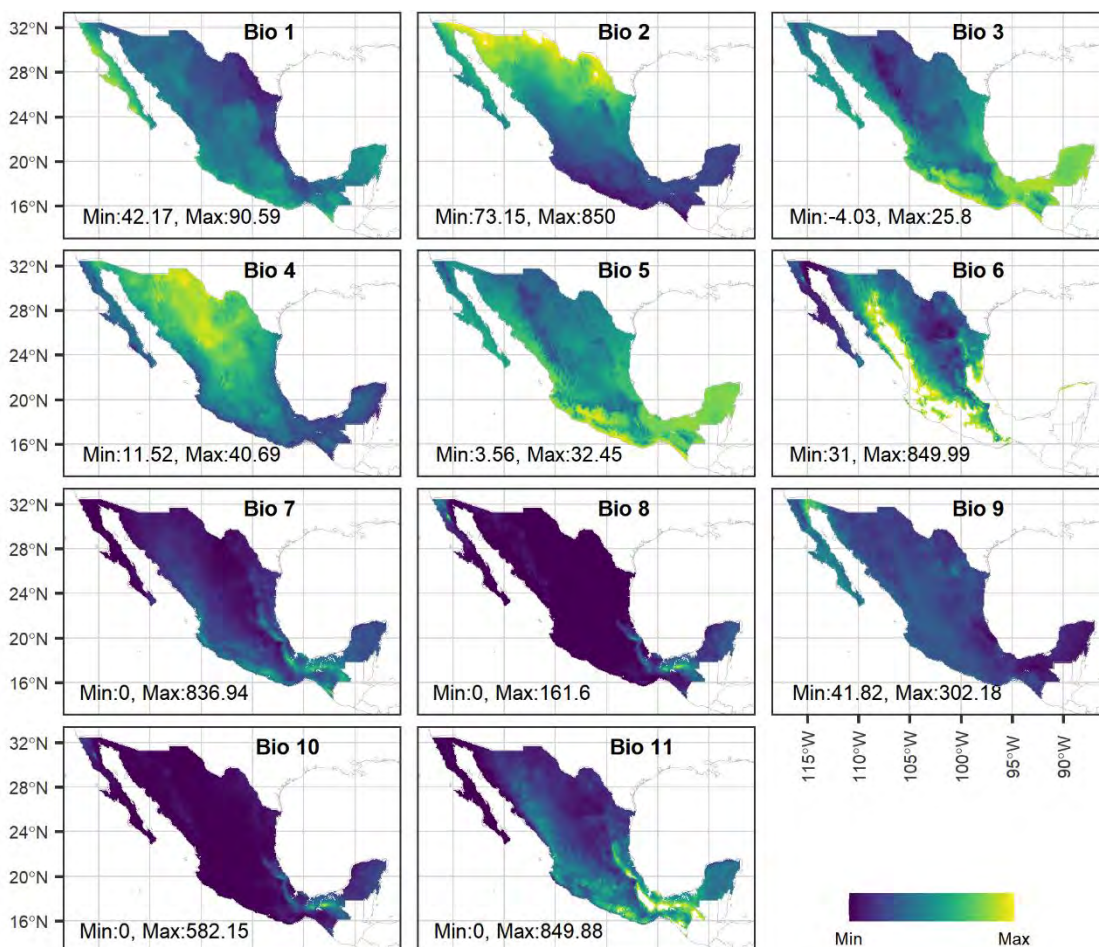


Figura 31. Cambios previstos (%) por el escenario de cambio climático GFDL_CM3 RCP 8.5 al 2075-2099 en México.

En la Figura 32 se muestran los valores de las variables bioclimáticas obtenidos de los registros geográficos según su ubicación geográfica. Es decir, de las capas de las variables preseleccionadas se extrajeron sus respectivos valores y se graficaron; en el gráfico se presentan medias (al igual que en el Anexo 4), las cajas y valores atípicos. Lo anterior tiene el fin de ilustrar las condiciones generales en las cuales las especies han sido reportadas según las fuentes de información consultadas. En el caso de la Figura 32 se trata de los valores crudos (v_i) de las variables bioclimáticas en tanto que en la Figura 33 se trata de las desviaciones de la media. En este último, las media y sus desviaciones idealmente deben estar en torno a 0 ya que se sirvió de la siguiente ecuación ($\bar{v}_s$ representa la media de las variables bioclimáticas de la especie s):

$$\text{Desviaciones de la media} = (1 - v_i) * 100 / \bar{v}_s$$

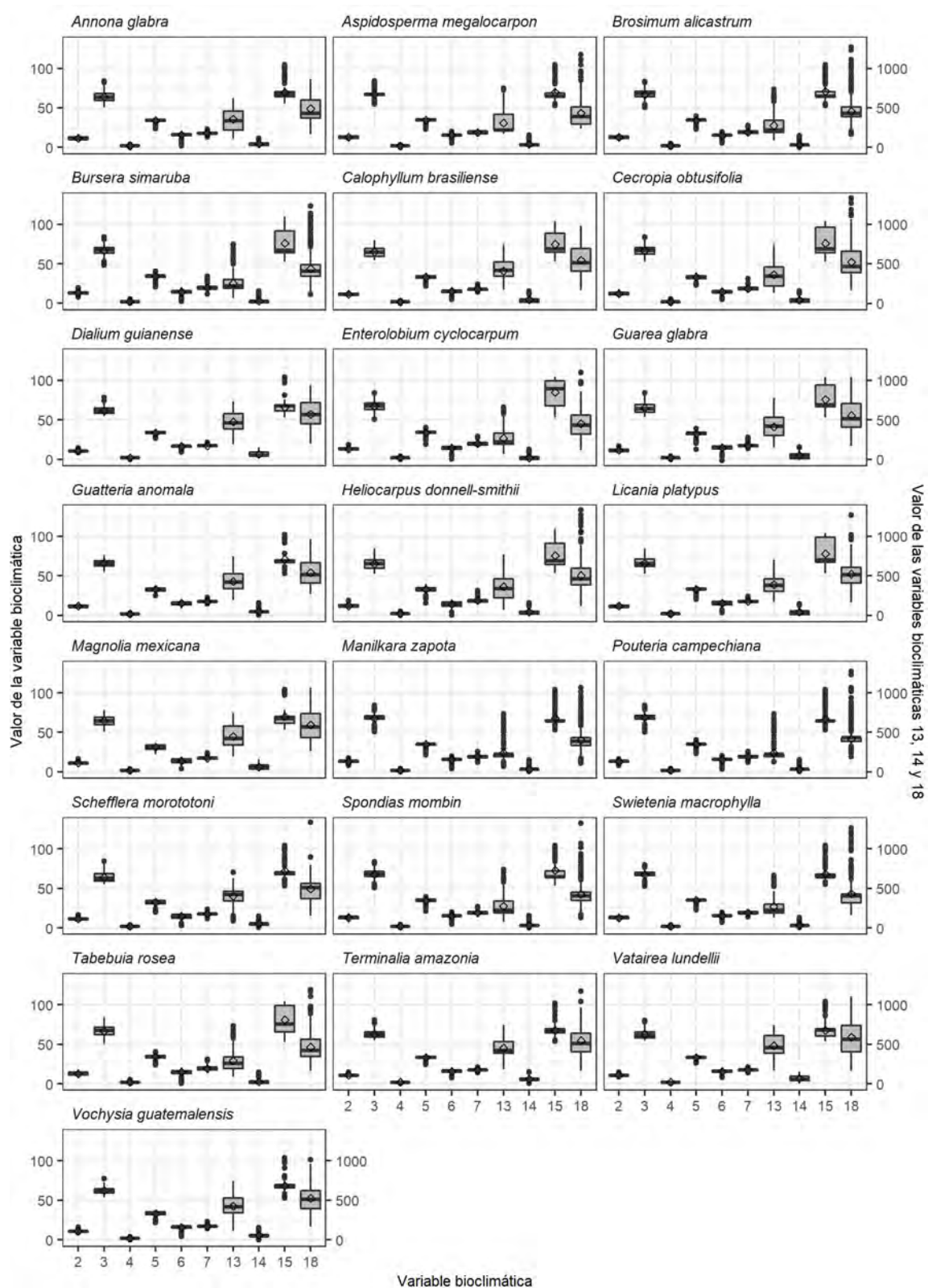


Figura 32. Gráfico de cajas del valor de las variables bioclimáticas para cada especie.
Las variables bioclimáticas 13, 14 y 18 fueron escaladas a 1:10 en este gráfico.

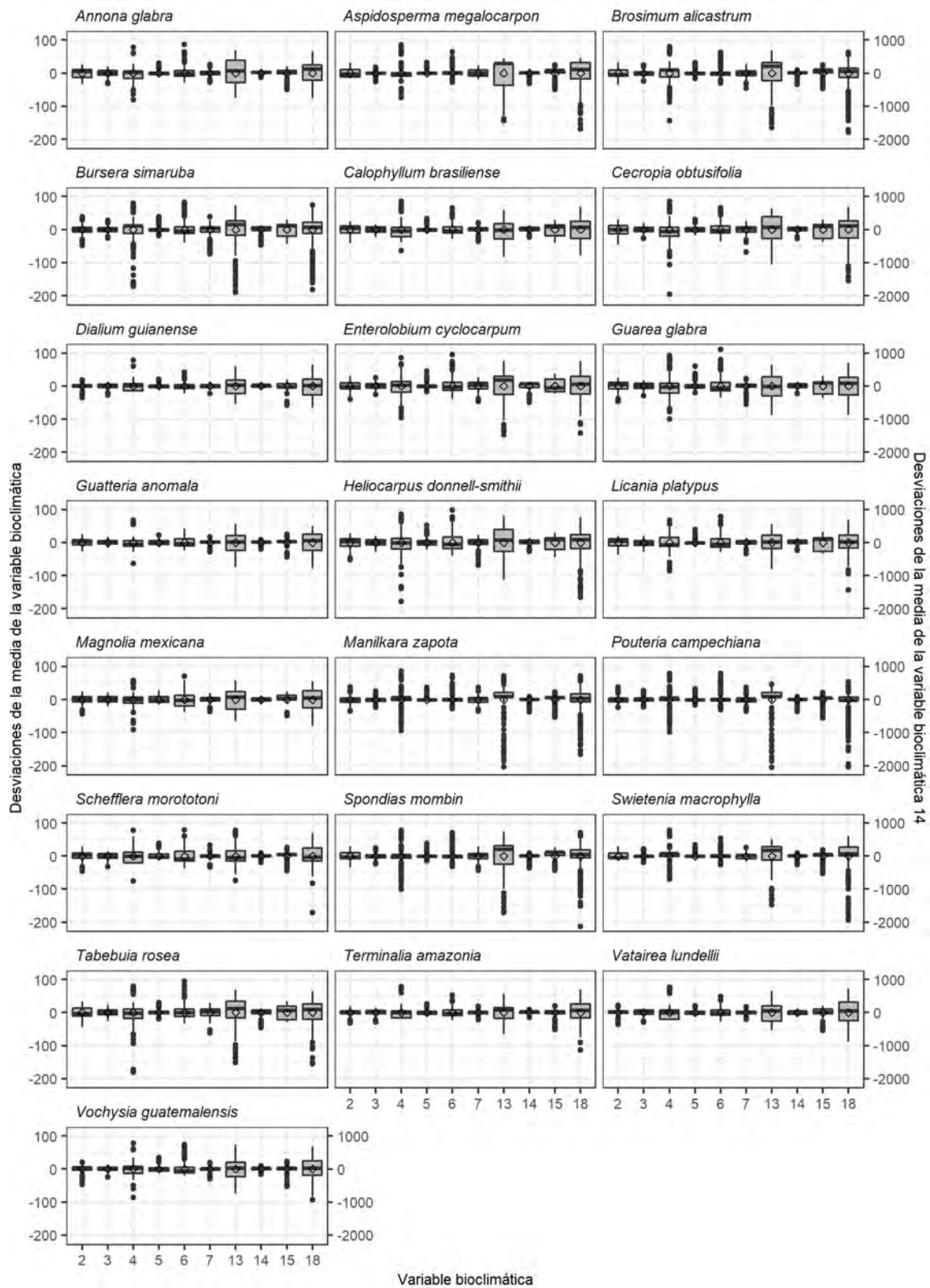


Figura 33. Gráfico de cajas de las desviaciones de la media de las variables bioclimáticas para cada especie.

En el gráfico anterior se escaló la variable bioclimática 14 a 1:10.

6.5.3 Selección de variables predictoras

En la Figura 34 se ilustran de forma gráfica las matrices de correlación de Pearson (r) de las variables bioclimáticas que se usaron en la preselección de los conjuntos de variables predictoras por cada área M.

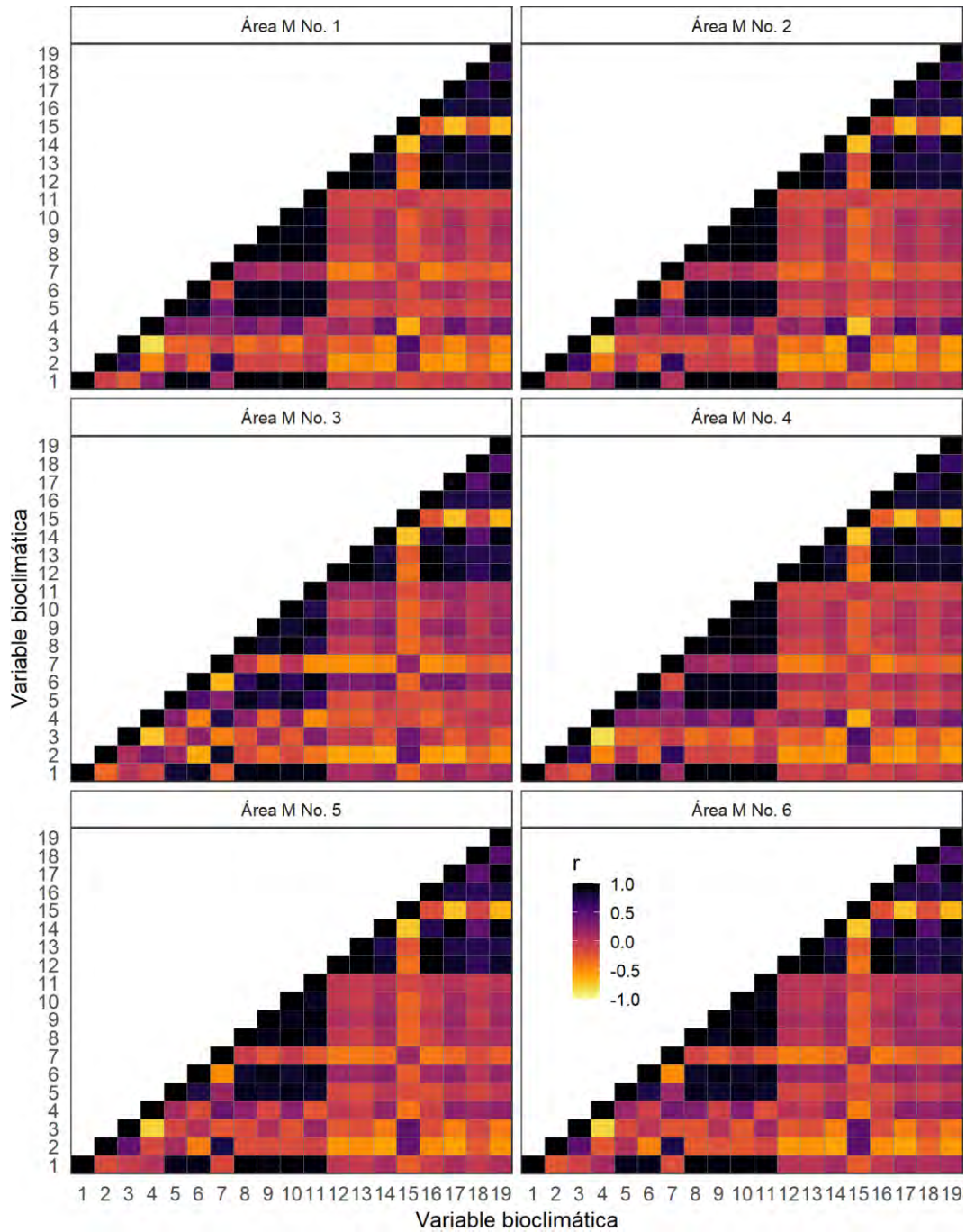


Figura 34. Matrices de coeficientes de correlación de Pearson por área M considerada.

Las variables predictoras preseleccionadas por cada área M se muestran en el Cuadro 17, se indica nombre, uso (con un relleno color gris claro) e inclusión por los escenarios de cambio climático.

Cuadro 17. Variables bioclimáticas preseleccionadas.

	Variable bioclimática									
	2*	3	4	5*	6	7	13	14	15	18
Área M	Rango diurno medio	Isotermalidad (BIO2/ BIO7) ($\times 100$)	Estacionalidad de la temperatura	Temperatura máxima del mes más cálido	Temperatura mínima del mes más frío	Rango anual de temperatura	Precipitación del mes más húmedo	Precipitación del mes más seco	Estacionalidad de la precipitación	Precipitación del trimestre más cálido
1										
2										
3										
4										
5										
6										

*Variable bioclimática sólo disponible en el escenario actual. La celda de color gris indica la preselección de la variable.

6.5.4 Modelado del nicho ecológico y validación de modelos

Los mejores modelos de todas las especies fueron significativos (ROC parcial=0) y poco complejos (delta AICc<2). Solo para *T. amazonia* y *H. donnell-smithii* se obtuvieron tasas de omisión de 5.6 y 10.9% respectivamente, los modelos de las demás especies tuvieron buen poder predictivo (Error<5%). En la evaluación final de los modelos óptimos (o mejores) hubieron significancia excelente (ROC parcial=0) y tasas de omisión variables (0 a 15.4%). Información detallada sobre el modelado se muestra en el Cuadro 18.

Cuadro 18. Resumen de la selección de los modelos de Maxent obtenidos con Kuenm.

Especie	MM	Modelo seleccionado*	ROC parcial	Tasa de omisión al 5%	delta AICc
<i>Annona glabra</i>	1	M_2_F_pt	0	0.04	0
<i>Aspidosperma megalocarpon</i>	1	M_4_F_qpt	0	0.049	0
<i>Brosimum alicastrum</i>	1	M_2_F_lqh	0	0.05	0
<i>Bursera simaruba</i>	1	M_3_F_pth	0	0.05	0
<i>Calophyllum brasiliense</i>	1	M_2_F_lpth	0	0.049	0
<i>Cecropia obtusifolia</i>	1	M_0.6_F_lqp	0	0.04	0
<i>Dialium guianense</i>	2	M_2_F_qth	0	0.028	0
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	2	M_4_F_lph	0	0.048	0
<i>Guarea glabra</i>	1	M_2_F_h	0	0.034	0
<i>Guatteria anomala</i>	2	M_5_F_qh	0	0.037	0
<i>Heliocarpus donnell-smithii</i>	3	M_0.8_F_lq	0	0.056	0
<i>Licania patypus</i>	1	M_2_F_t	0	0	0
<i>Magnolia mexicana</i>	1	M_2_F_lqth	0	0.028	0
<i>Manilkara zapota</i>	4	M_0.3_F_lqp	0	0.05	0
<i>Pouteria campechiana</i>	1	M_3_F_t	0	0.04	0
<i>Schefflera morototoni</i>	1	M_2_F_t	0	0.031	0
<i>Spondias mombin</i>	2	M_2_F_lqpth	0	0.043	0
<i>Swietenia macrophylla</i>	1	M_0.2_F_qh	0	0.036	0
<i>Tabebuia rosea</i>	3	M_2_F_lpt	0	0.044	0
<i>Terminalia amazonia</i>	1	M_3_F_qpt	0	0.109	0
<i>Vatairea lundellii</i>	1	M_0.6_F_qp	0	0.048	0
<i>Vochysia guatemalensis</i>	1	M_0.8_F_pt	0	0.041	0

MM=Mejores modelos. *En selección del modelo, l=linear, q=cuadrático, p=product, t=límite, h=bisagra; todas las anteriores son features (características), es decir, transformaciones de las covariantes ambientales originales; los valores numéricos representan el multiplicador de regularización que penaliza los parámetros del modelo y regula la información que este ha de contener.

Para los modelos óptimos de Maxent de 9 especies se encontró que la variable de mayor contribución era precipitación del mes más húmedo (Bio13), para otras 4 especies fue estacionalidad de la precipitación (Bio 15) y para otras 4 especies más fue temporalidad de la temperatura (Bio4) (ver Figura 35 y Figura 36). Por ejemplo, *Bursera simaruba*, *Pouteria campechiana*, *Swietenia macrophylla* y *Manilkara zapota* se ven más influenciadas por la Bio 15 que por las demás variables.

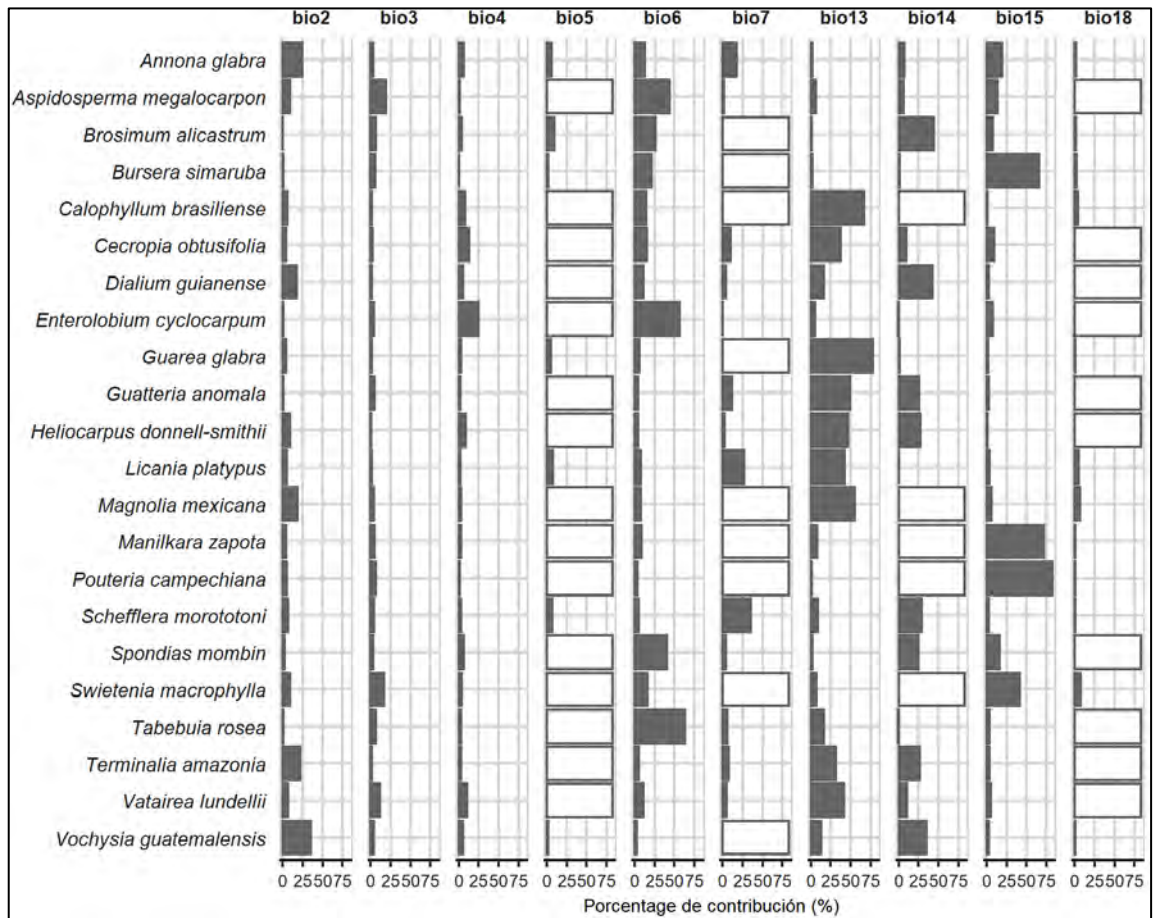


Figura 35. Contribución de las variables bioclimáticas a los mejores modelos de Maxent. Las barras blancas indican las variables bioclimáticas que no fueron incluidas en el modelo de Maxent.

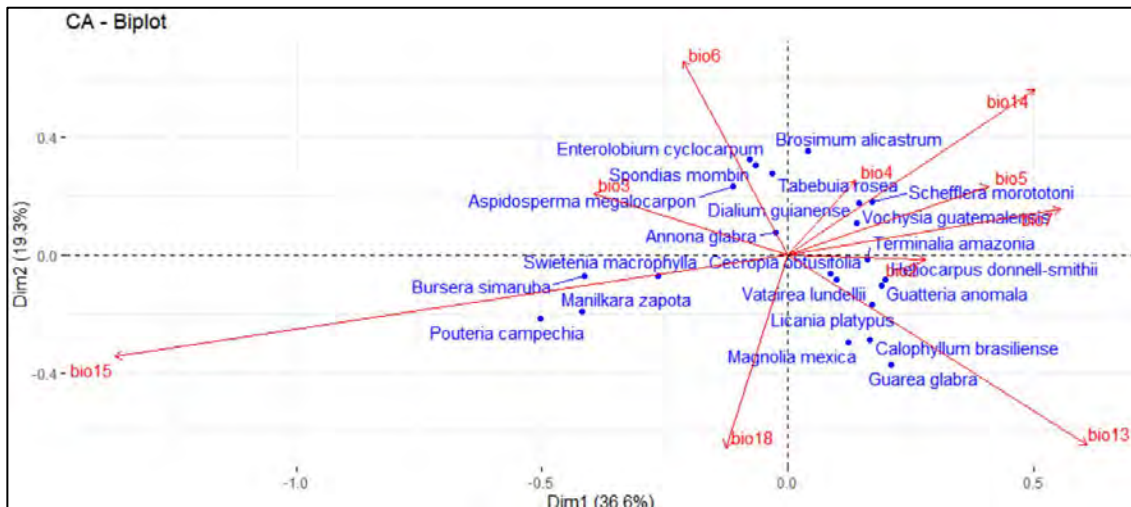


Figura 36. Gráfico de contribución de un análisis de correspondencia canónica para la contribución de las variables bioclimáticas a los modelos de Maxent.

Evaluación final de los modelos de Maxent

En el Cuadro 19 se muestra la evaluación final de los mejores modelos de Maxent para cada especie. En todos los casos hubo significancia estadística excelente (p -valor=0). Las especies que tuvieron las tasas de omisión más altas (>10%) fueron *A. glabra*, *L. platypus*, *M. mexicana*, *S. morototoni*, *T. amazonia*, *V. lundellii* y *V. guatemalensis*.

Cuadro 19. Evaluación final de los mejores modelos de Maxent

Especie	Proporción AUC	ROC parcial (p-valor)	Tasa de omisión al 5%
<i>Annona glabra</i>	1.168	0	0.182
<i>Aspidosperma megalocarpum</i>	1.193	0	0.026
<i>Brosimum alicastrum</i>	1.241	0	0.088
<i>Bursera simaruba</i>	1.154	0	0.056
<i>Calophyllum brasiliense</i>	1.399	0	0.023
<i>Cecropia obtusifolia</i>	1.318	0	0.072
<i>Dialium guianense</i>	1.61	0	0
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	1.148	0	0.068
<i>Guarea glabra</i>	1.347	0	0.073
<i>Guateria anomala</i>	1.719	0	0
<i>Heliocarpus donnell-smithii</i>	1.203	0	0.063
<i>Licania platypus</i>	1.303	0	0.154
<i>Magnolia mexicana</i>	1.433	0	0.133
<i>Manilkara zapota</i>	1.223	0	0.059
<i>Pouteria campechiana</i>	1.343	0	0.047
<i>Schefflera morototoni</i>	1.413	0	0.2
<i>Spondias mombin</i>	1.282	0	0.06
<i>Swietenia macrophylla</i>	1.388	0	0.068
<i>Tabebuia rosea</i>	1.231	0	0.082
<i>Terminalia amazonia</i>	1.291	0	0.152
<i>Vatairea lundellii</i>	1.245	0	0.15
<i>Vochysia guatemalensis</i>	1.448	0	0.154

6.5.5 Cartografía de la distribución potencial actual y futura

Escenario actual. El área de DP actual de las especies se muestra en Cuadro 20 y su cartografía en la Figura 38, se observa que *Dialium guianense* tiene la DP más reducida mientras que *Enterolobium cyclocarpum* y *T. rosea* tienen las DP más amplias. La mayoría de especies se concentran en donde la cartografía

actual (INEGI, 2016a) ubica a la comunidad, en la Figura 37 se muestra la ocupación de las DP de esta. Al menos 14 especies tienen potencial para ocupar 97.4% del territorio que actualmente ocupa la etapa clímax (Figura 39 y Figura 46), la cual se ubica en 0.6% del país (12 250 km²) (INEGI, 2016a). Por ende y con base en el análisis de la Figura 39, las 3 categorías de DP de SAP resultantes fueron: DP Adecuada (14 a 22 especies), DP Posible (8 a 13 especies) y No DP (1 a 7 especies).

Cuadro 20. Área de distribución potencial actual de 22 especies de la selva alta perennifolia

Especie	Área potencial actual (miles de km ²)	Área potencial actual (% nacional)	%Abarcado de SAP actual*
<i>Annona glabra</i>	211.32	10.82	85.13
<i>Aspidosperma megalocarpon</i>	226.23	11.58	79.36
<i>Brosimum alicastrum</i>	270.83	13.87	89.14
<i>Bursera simaruba</i>	460.77	23.59	96.25
<i>Calophyllum brasiliense</i>	134.89	6.91	87.14
<i>Cecropia obtusifolia</i>	353.30	18.09	96.72
<i>Dialium guianense</i>	65.66	3.36	75.00
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	550.40	28.18	98.33
<i>Guarea glabra</i>	170.43	8.73	92.26
<i>Guatteria anomala</i>	212.25	10.87	89.64
<i>Heliocarpus donnell-smithii</i>	389.49	19.94	99.26
<i>Licania platypus</i>	220.23	11.28	91.55
<i>Magnolia mexicana</i>	95.18	4.87	82.27
<i>Manilkara zapota</i>	210.01	10.75	52.52
<i>Pouteria campechiana</i>	134.89	6.91	13.05
<i>Schefflera morototoni</i>	120.10	6.15	85.59
<i>Spondias mombin</i>	351.59	18.0	94.32
<i>Swietenia macrophylla</i>	137.85	7.06	31.20
<i>Tabebuia rosea</i>	517.95	26.52	97.14
<i>Terminalia amazonia</i>	82.01	4.20	84.31
<i>Vatairea lundellii</i>	65.93	3.38	78.61
<i>Vochysia guatemalensis</i>	90.11	4.61	81.85

*Referido al total del área actual de la SAP en cualquiera de sus etapas sucesionales, es decir, a unos 30 mil 880 km².

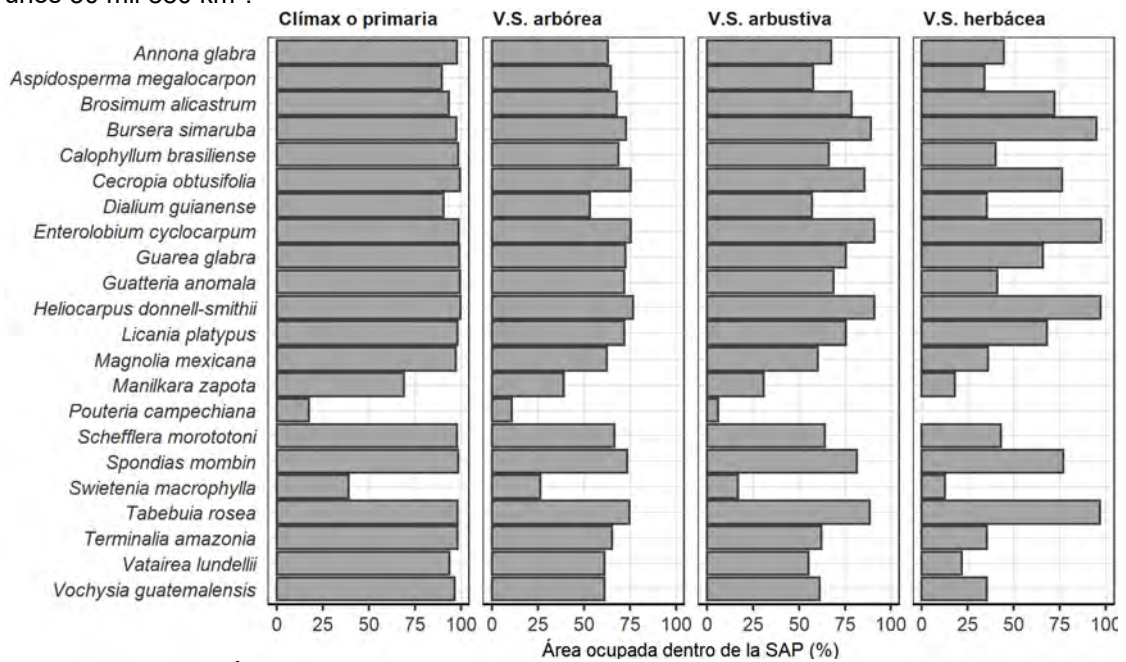


Figura 37. Área de las etapas sucesionales ocupada por la DP de cada especie.

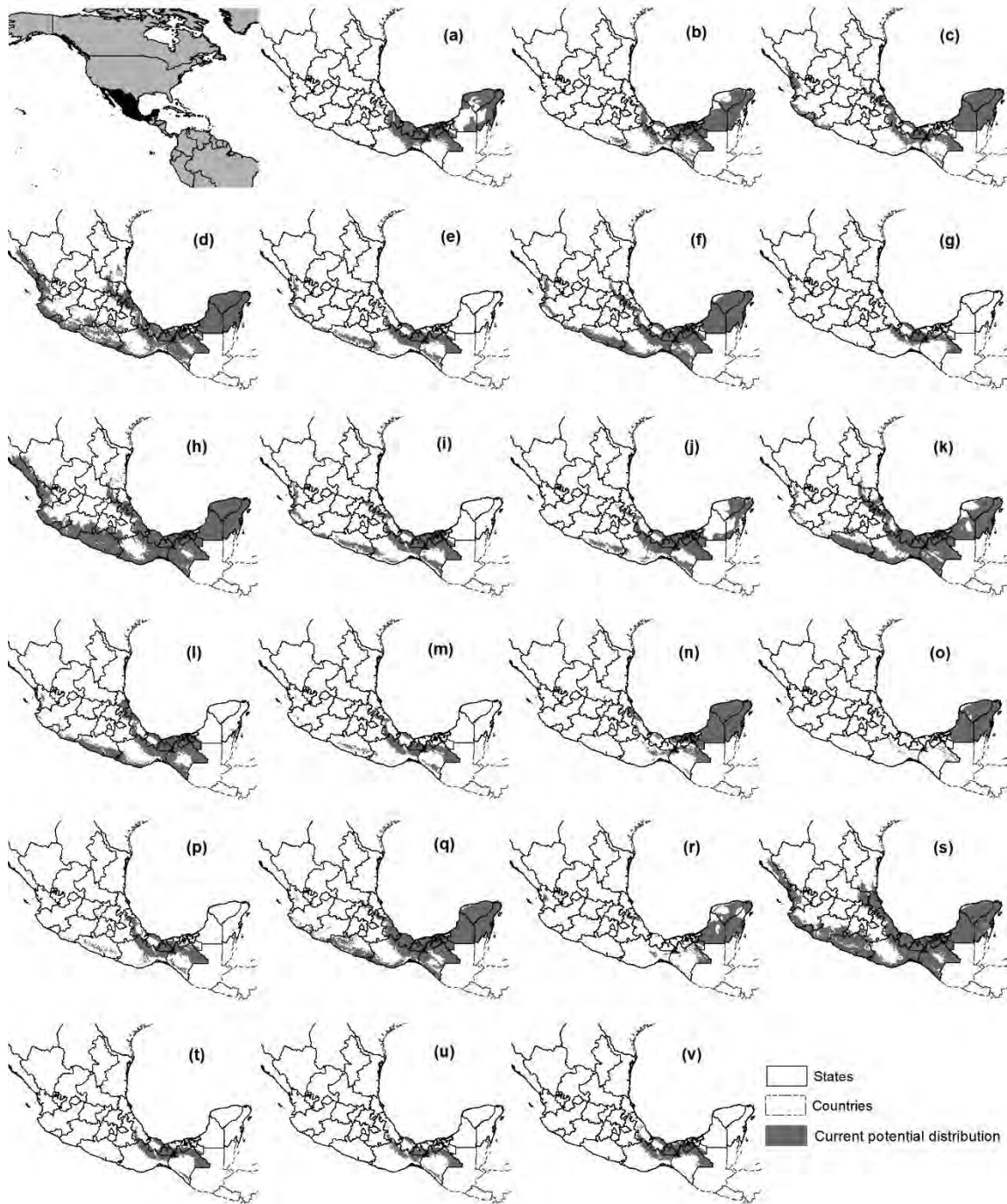


Figura 38. Distribución potencial actual de 22 especies de la selva alta perennifolia. (a) *Annona glabra*, (b) *Aspidosperma megalocarpon*, (c) *Brosimum alicastrum*, (d) *Bursera simaruba*, (e) *Calophyllum brasiliense*, (f) *Cecropia obtusifolia*, (g) *Dialium guianense*, (h) *Enterolobium cyclocarpum*, (i) *Guarea glabra*, (j) *Guatteria anomala*, (k) *Heliocarpus donnell-smithii*, (l) *Licania platypus*, (m) *Magnolia mexicana*, (n) *Manilkara zapota*, (o) *Pouteria campechiana*, (p) *Schefflera morototoni*, (q) *Spondias mombin*, (r) *Swietenia macrophylla*, (s) *Tabebuia rosea*, (t) *Terminalia amazonia*, (u) *Vatairea lundellii* y (v) *Vochysia guatemalensis*.

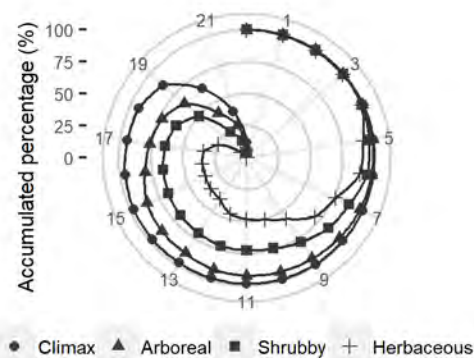


Figura 39. Porcentaje acumulado del área de distribución potencial de las 22 especies dentro del área de distribución actual de la selva alta perennifolia.

En la Figura 40 se nota que la región Tuxtlas-Chimalapas (sureste y centro del país: principalmente los estados de Oaxaca, Tabasco y Chiapas así como el sur de Veracruz) quedó bien representada por el mapa ensamble. Pero no se observa lo mismo para la región de las Huastecas (norte del estado de Veracruz y sur del estado de San Luis Potosí). Ni la Huasteca potosina ni la Veracruzana son representadas de forma adecuada, es decir, se encontró gran riqueza de DP cuando esta debería estar presente.

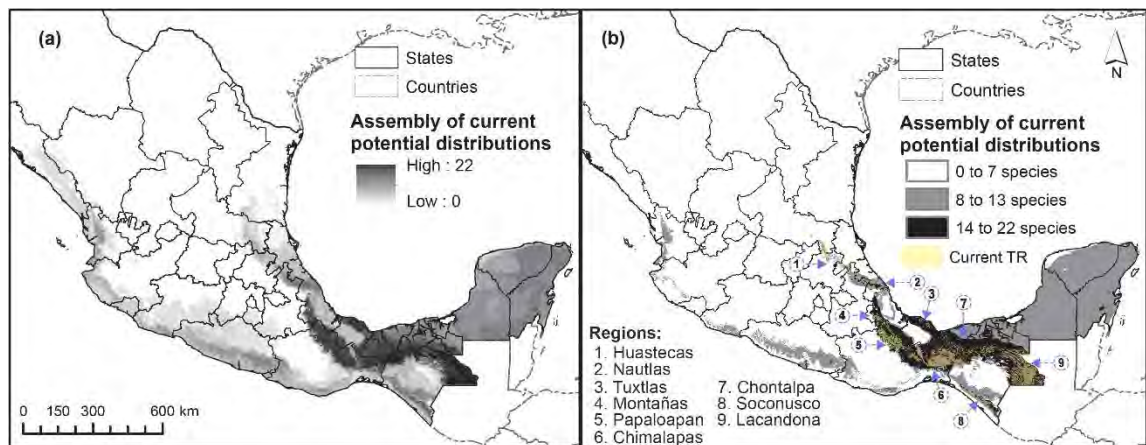


Figura 40. Mapa del conjunto o mapa ensamble de las distribuciones potenciales de las especies. (a) Ensamble y (b) su clasificación.

Del área total de DP-Adecuada of SAP (donde coincide la DP de al menos 14 especies, 85 930 km², equivalente a 4.4% del país), según la cartografía oficial (INEGI, 2016a) el uso de suelo corresponde en 36% a pastizal cultivado, en 29% a las diferentes etapas sucesionales de SAP, en 15.5% a agricultura de temporal anual, en 1.9% a agua, en 1% a urbano construido y en 17.6% a otros usos. Las áreas de traslape más considerables con otras comunidades vegetales se dan con bosque nuboso en su etapa arbustiva (2%) y de viejo crecimiento (1.8%) y

con la etapa arbórea de bosque de pino-encino (1.65%). Para más detalles, ver el Cuadro 21 y el Cuadro 22, en los cuales se encuentra jerarquizado el uso de suelo y vegetación según el porcentaje ocupado dentro del área de SAP adecuada (14 a 22 especies).

Cuadro 21. Coincidencia del área de SAP Adecuada en el escenario actual con la SAP actual.

Tipo de vegetación	Área actual (km²)	Área de SAP adecuada dentro de SAP (km²)	%Ocupado por SAP adecuada
SAP	12 249	11 931	97.4
V.S. arbórea de SAP	9 405	8 249	87.7
V.S. arbustiva de SAP	8 707	5 972	68.6
V.S. herbácea de SAP	512	194	37.2
Total	30 882	26 346	85.3

SAP: selva alta perennifolia. V.S.: Vegetación secundaria. SAP Adecuada: área en dónde coincide la distribución potencial de 14 a 22 especies

Cuadro 22. Uso de suelo y vegetación por categoría de SAP potencial en el escenario actual.

Clase de uso de suelo y vegetación	Área actual (km ²) (I)	Posible (8 a 13) (II)	Adecuada (14 a 22) (III)	%Adecuada (%III/Σ III)	%Clase abarcado (%III÷I)
Pastizal inducido	133 152.8	33 828.8	30 573.4	35.1	23.0
SAP	12 248.9	234.0	11 930.7	13.7	97.4
V.S. arbórea de SAP	9 406.5	776.7	8 249.2	9.5	87.7
V.S. arbustiva de SAP	8 706.7	1 362.2	5 972.0	6.9	68.6
Agr. de temporal permanente	14 784.4	4 664.9	3 860.4	4.4	26.1
Agr. de temporal anual	175 310.6	10 867.8	2 813.8	3.2	1.6
Agr. de temporal semipermanente	8 223.5	2 078.0	2 731.3	3.1	33.2
V.S. arbustiva de bosque mesófilo de montaña	4 911.7	1 308.3	1 773.5	2.0	36.1
Agr. de temporal anual y permanente	16 879.8	2 383.1	1 582.8	1.8	9.4
Agua	110 1689.3	1 754.0	1 560.5	1.8	0.1
Bosque mesófilo de montaña	8 241.4	3 019.2	1 553.7	1.8	18.9
Agr. de temporal anual y semipermanente	8 211.8	1 011.8	1 411.1	1.6	17.2
V.S. arbórea de bosque de pino-encino	14 353.7	1 979.6	1 377.6	1.6	9.6
V.S. arbórea de bosque mesófilo de montaña	4 721.4	1 643.6	1 368.7	1.6	29.0
Agr. de temporal semi y permanente	3 062.7	1 005.3	1 203.3	1.4	39.3
Bosque de pino-encino	52 163.2	4 844.8	1 064.1	1.2	2.0
Urbano construido	21 846.6	2 394.6	869.5	1.0	4.0
Tular	9 278.5	6 972.8	845.6	1.0	9.1
V.S. arbustiva de bosque de pino-encino	19 539.6	3 009.3	758.0	0.9	3.9
Popal	1 516.6	827.1	657.7	0.8	43.4
Pastizal inducido	57 476.6	2 941.6	656.5	0.8	1.1
Agr. de humedad anual	1 174.1	129.1	453.7	0.5	38.6
Sabana	1 454.6	945.2	382.7	0.4	26.3
V.S. herbácea de bosque mesófilo de montaña	519.9	174.0	193.7	0.2	37.2
Restante	270 373.1	125 641	3 304.6	3.8	1.2
Total	195 924	215 797	87 148	100	4.4

SAP: selva alta perennifolia. SAP Adecuada: área en dónde coincide la distribución potencial de 14 a 22 especies. V.S.: Vegetación secundaria. Agr.: Agricultura.

Escenarios de cambio climático. De manera general, ambos escenarios de cambio climático mostraron ciertas consistencias en área de DP futura (Figura 41), no tanto así en sus cambios porcentuales de DP (Figura 42). Los mapas de los cambios de las distribuciones potenciales en los escenarios de cambio climático al de especie nivel de especie se encuentran en la Figura 44 (HADGEM2_ES RCP 8.5) y en la Figura 45 (GFDL_CM3 RCP 8.5).

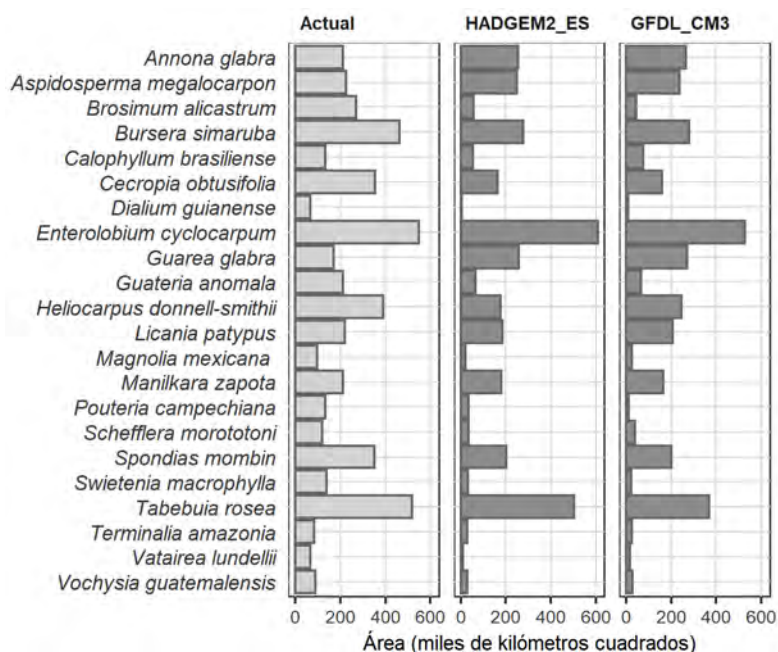


Figura 41. Superficie de distribución potencial de las especies en los diferentes escenarios considerados.

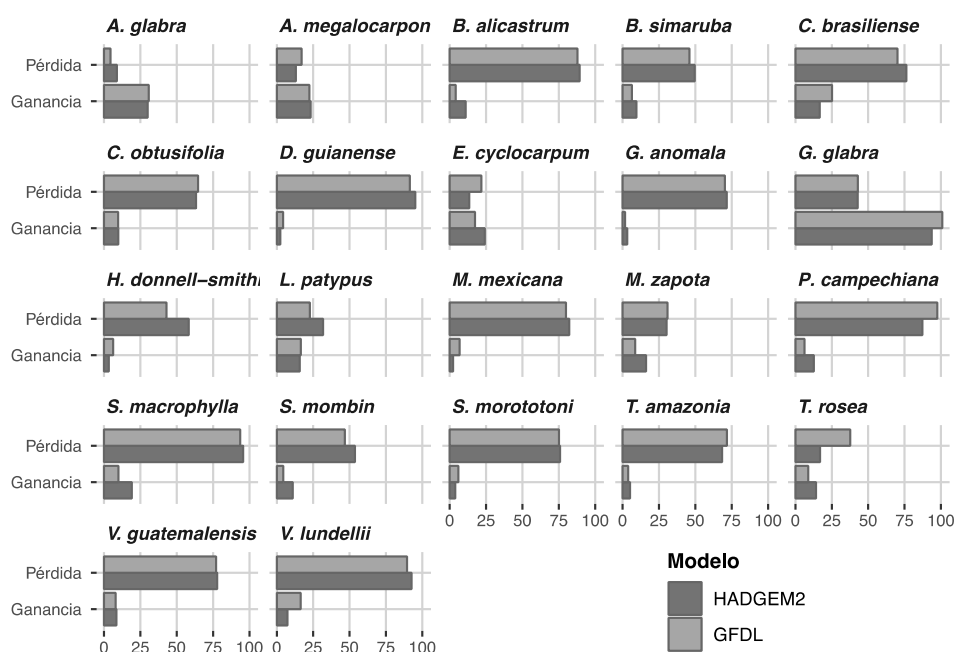


Figura 42. Proyección de cambios porcentuales en la distribución potencial de cada especie.

Con el fin de jerarquizar la ganancia, pérdida o prevalencia del área de distribución potencial (en km²) de las especies estudiadas se llevó a cabo un breve análisis de correspondencia canónica que se muestra en la Figura 43, en el cual se puede observar que *Guarea glabra* presentó más ganancias que las demás. *Brosimum alicastrum* se posicionó en el peor de los casos debido a que tuvo mayor pérdida de área de DP. Por su parte *Enterolobium cyclocarpum* presentó la menor variación en su área de DP futura con ambos escenarios de cambio climático. Aunque al nivel porcentual, las especies más afectadas (pérdida) en su área de DP son *M. mexicana*, *P. campechiana*, *S. morototoni* y *T. amazonia* (Figura 42).

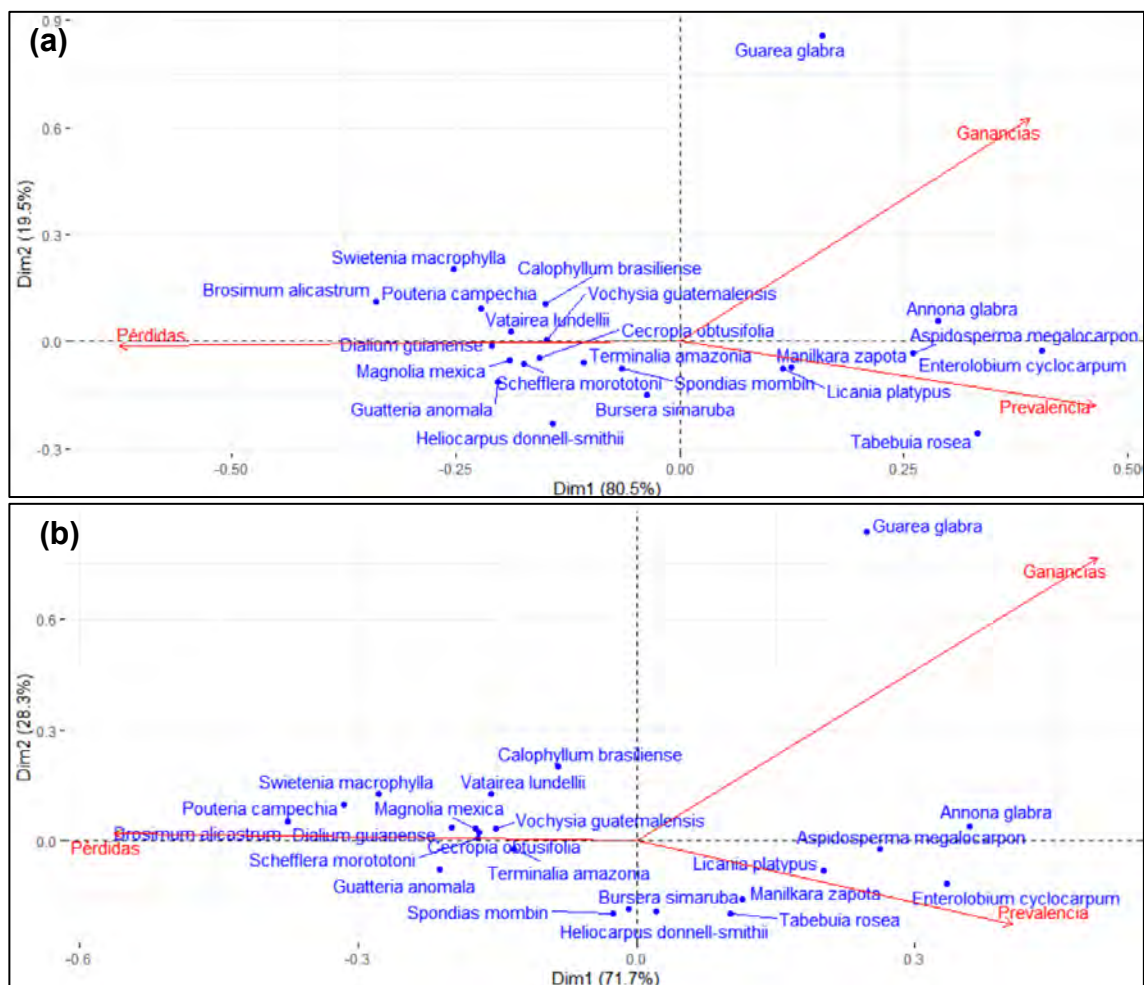


Figura 43. Gráfico de contribución de un análisis de correspondencia canónica sobre la ganancia, pérdida o prevalencia del área de distribución potencial de las especies en los escenarios (a) HADGEM2_ES RCP 8.5 y (b) GFDL_CM3 RCP 8.5.

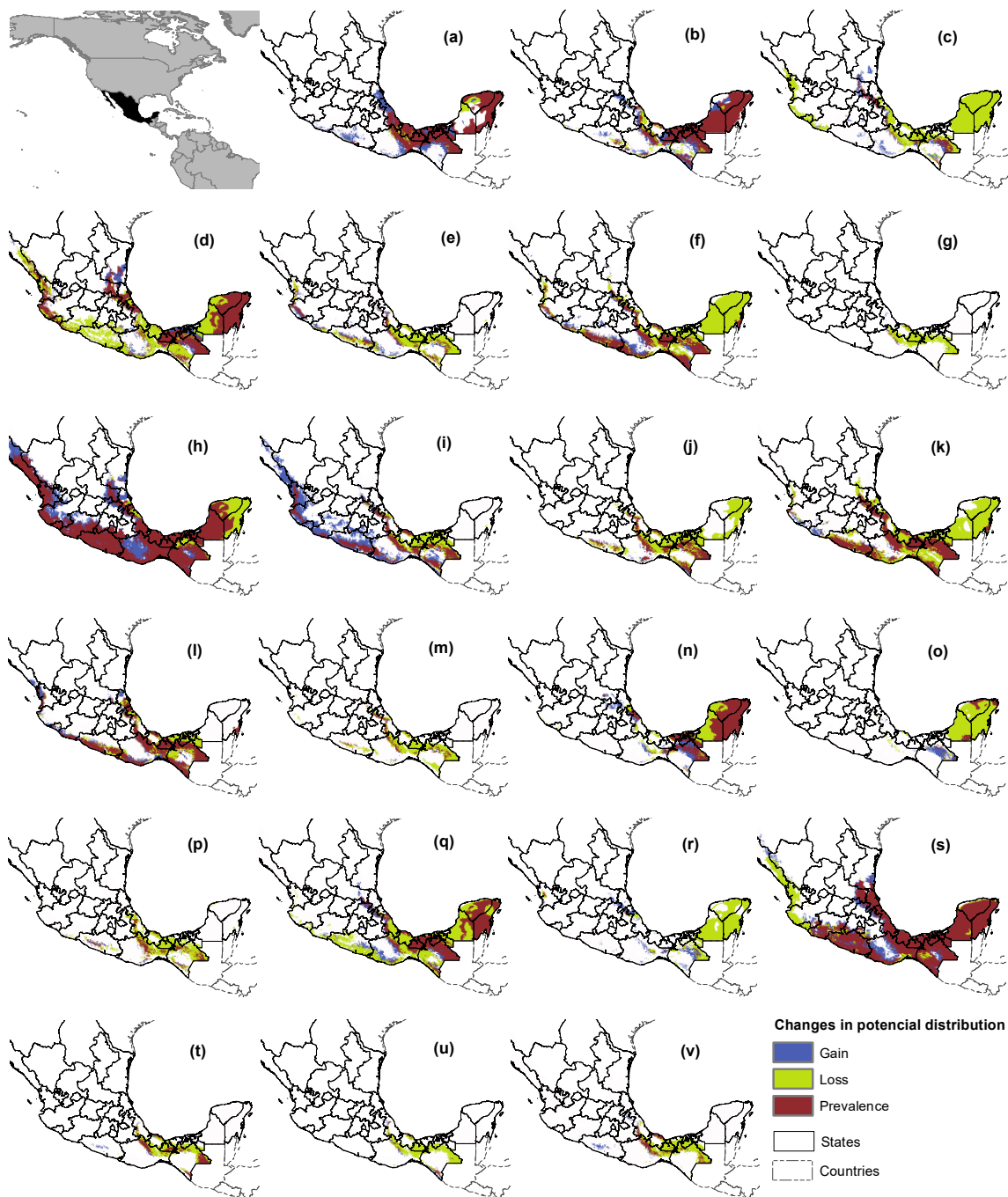


Figura 44. Cambios proyectados en la distribución potencial de las especies para el escenario de cambio climático HADGEM2_ES RCP 8.5. (a) *Annona glabra*, (b) *Aspidosperma megalocarpon*, (c) *Brosimum alicastrum*, (d) *Bursera simaruba*, (e) *Calophyllum brasiliense*, (f) *Cecropia obtusifolia*, (g) *Dialium guianense*, (h) *Enterolobium cyclocarpum*, (i) *Guarea glabra*, (j) *Guatteria anomala*, (k) *Heliocarpus donnell-smithii*, (l) *Licania platypus*, (m) *Magnolia mexicana*, (n) *Manilkara zapota*, (o) *Pouteria campechiana*, (p) *Schefflera morototoni*, (q) *Spondias mombin*, (r) *Swietenia macrophylla*, (s) *Tabebuia rosea*, (t) *Terminalia amazonia*, (u) *Vatairea lundellii* y (v) *Vochysia guatemalensis*.

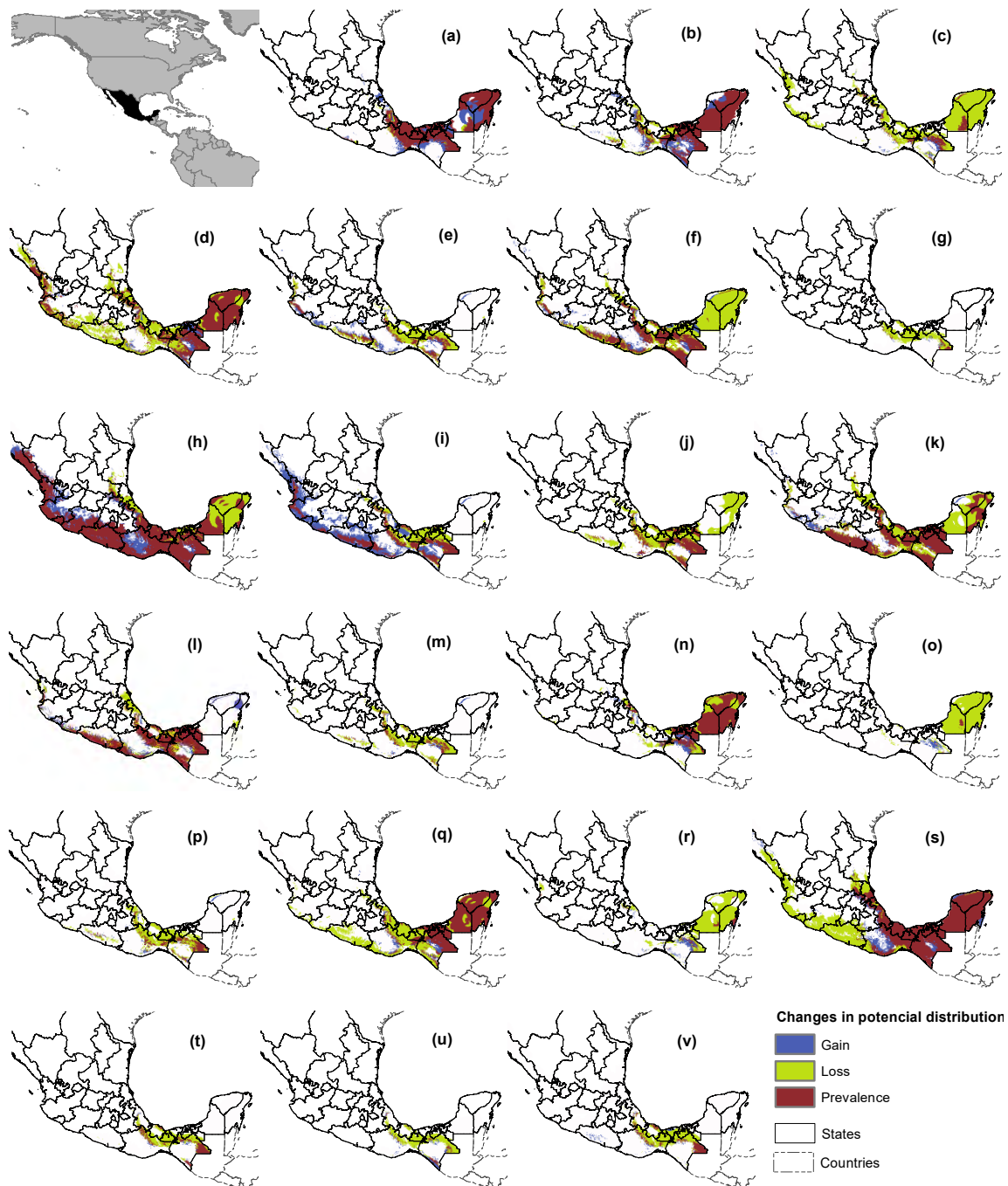


Figura 45. Cambios proyectados en la distribución potencial de las especies para el escenario de cambio climático GFDL_CM3 RCP 8.5. (a) *Annona glabra*, (b) *Aspidosperma megalocarpon*, (c) *Brosimum alicastrum*, (d) *Bursera simaruba*, (e) *Calophyllum brasiliense*, (f) *Cecropia obtusifolia*, (g) *Dialium guianense*, (h) *Enterolobium cyclocarpum*, (i) *Guarea glabra*, (j) *Guatteria anomala*, (k) *Heliocarpus donnell-smithii*, (l) *Licania platypus*, (m) *Magnolia mexicana*, (n) *Manilkara zapota*, (o) *Pouteria campechiana*, (p) *Schefflera morototoni*, (q) *Spondias mombin*, (r) *Swietenia macrophylla*, (s) *Tabebuia rosea*, (t) *Terminalia amazonia*, (u) *Vatairea lundellii* y (v) *Vochysia guatemalensis*.

Para explorar las tendencias en las DP's del conjunto de especies (ensambles) dentro del área de distribución actual de la SAP se elaboró la siguiente Figura 46, en la cual se pueden observar los cambios en el número de DP's que se superponen entre sí. En ambos escenarios de cambio climático la categoría de DP Adecuada de SAP (14 a 22 especies) pasó a categorías inferiores, pero en los casos donde esto sucede de manera abrupta es dentro de las áreas de sus etapas herbácea y abusiva.

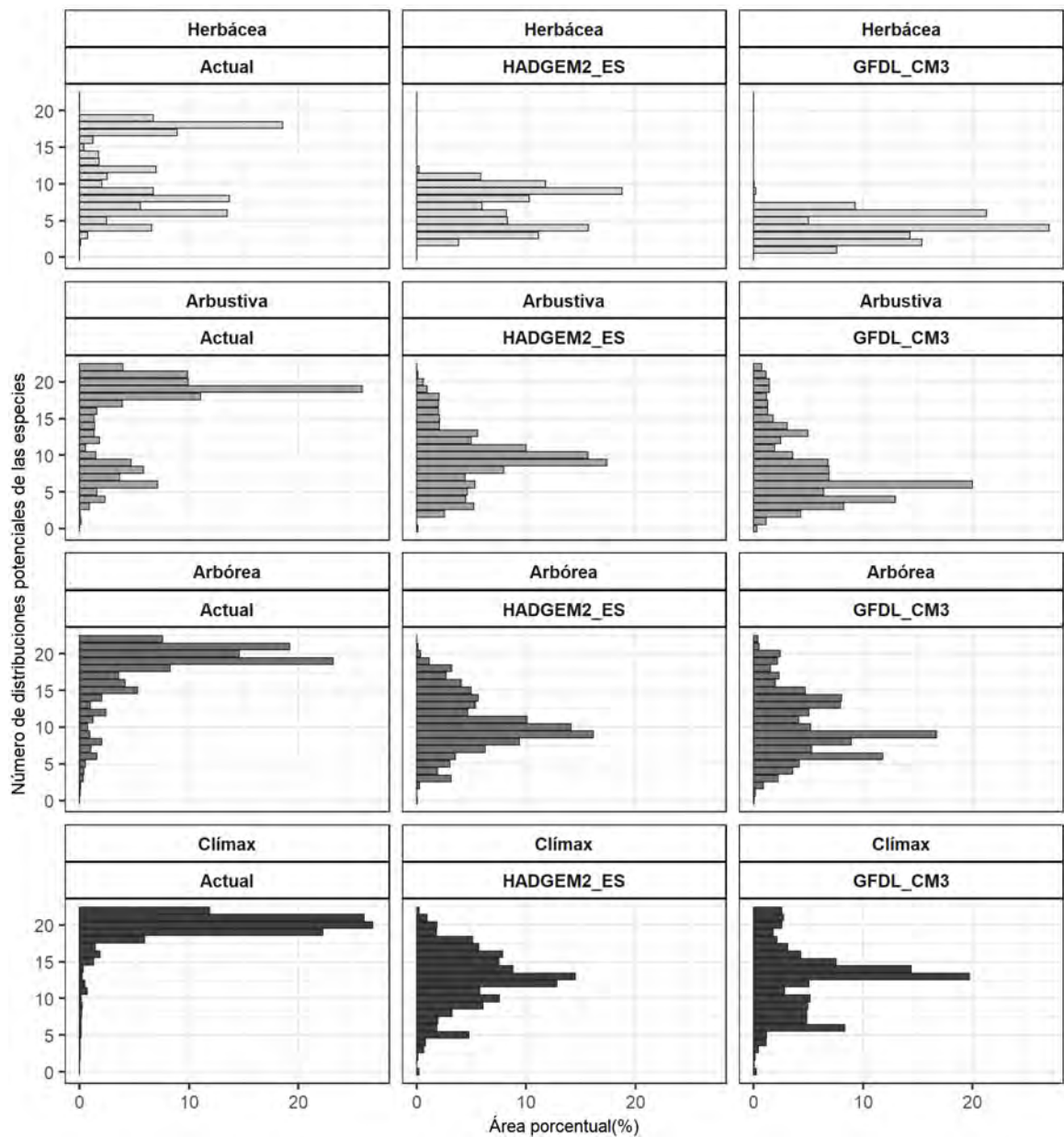


Figura 46. Área de distribución potencial (%) del conjunto de especies dentro del área actual de la selva alta perennifolia en sus diferentes etapas sucesionales.

Ambos escenarios de cambio climático proyectan disminuciones en las DP dentro del área de distribución actual de la SAP en cualquiera de sus etapas sucesionales (ver Figura 47).

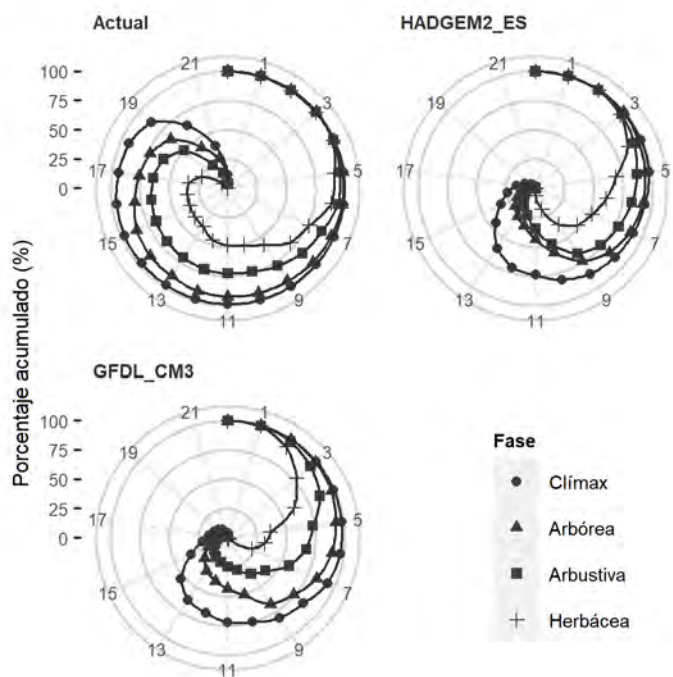


Figura 47. Porcentaje acumulado de las áreas de DP de los mapas ensamble dentro del área de distribución actual de la selva alta perennifolia.

En el escenario HADGEM2_ES se prevén disminuciones en la categoría de DP-Adecuada of SAP en 3.5% a nivel nacional (Cuadro 23, Figura 48 (a y c) y Figura 49), similar al escenario GFDL_CM3 (Cuadro 24, Figura 48 (b y d) y Figura 49). Con GFDL_CM3 existen diferencias en áreas de prevalencia y pérdida de DP. Su cartografía se presenta en la Figura 48. Sus áreas de coincidencia se muestran en el Cuadro 25.

Se encontraron se notan disminuciones considerables en la categoría de DP-Adecuada de la SAP en las regiones de los Tuxtlas-Chimalapas, el Soconusco y el Sur de Tabasco, las cuales en superficie son mayores que las demás. El aumento en las DP se observa mayormente en las regiones de mayor altitud, en las Huastecas y en los Nautlas. Mientras que se indica mayor prevalencia en la región Selva Lacandona (Figura 48). El uso de suelo actual en donde se prevé que se conserven o aumenten las DP de 14 a 22 especies (DP-Adecuada de la

SAP) en los escenarios de cambio climático se encuentran en el Cuadro 26 (HADGEM2_ES) y en el Cuadro 27 (GFDL_CM3).

Cuadro 23. Cambios en las clases de distribución potencial del escenario actual con respecto al escenario HADGEM_ES RCP 8.5 (km²).

HADGEM2_ES	Actual			Total
	1 a 7 especies	8 a 13 especies	14 a 22 especies	
1 a 7 especies	277 988.68 (92.74 %)	191 119.68 (88.61 %)	21 515.76 (24.69 %)	490 624.12 (81.42 %)
8 a 13 especies	19 581.56 (6.53 %)	187 61.85 (8.7 %)	47 629.95 (54.66 %)	85 973.37 (14.27 %)
14 a 22 especies	2 177.31 (0.73 %)	5 801.71 (2.69 %)	17 991.26 (20.65 %)	25 970.28 (4.31 %)
Total	299 747.56 (49.75 %)	215 683.24 (35.79 %)	87 136.97 (14.46 %)	602 567.76 (100 %)

Cuadro 24. Cambios en las clases de distribución potencial del escenario actual con respecto al escenario GFDL_CM3 RCP 8.5 (km²).

GFDL_CM3	Actual			Total
	1 a 7 especies	8 a 13 especies	14 a 22 especies	
1 a 7 especies	284 519.69 (94.92 %)	169 571.83 (78.62 %)	34 524.77 (39.62 %)	48 8616.3 (81.09 %)
8 a 13 especies	13 210.20 (4.41 %)	41 999.27 (19.47 %)	33 701.81 (38.68 %)	88 911.27 (14.76 %)
14 a 22 especies	2 017.40 (0.67 %)	4 111.93 (1.91 %)	18 910.39 (21.7 %)	25 039.72 (4.16 %)
Total	299 747.29 (49.75 %)	215 683.03 (35.79 %)	87 136.97 (14.46 %)	602 567.29 (100 %)

Cuadro 25. Cambios en las clases de distribución potencial que coinciden en ambos escenarios de cambio climático (km²).

GFDL_CM3	HADGEM2_ES			Total
	1 a 7 especies	8 a 13 especies	14 a 22 especies	
1 a 7 especies	194.84 (31 %)	379.36 (5.4 %)	187.47 (2 %)	761.67 (4.5 %)
8 a 13 especies	425.38 (67.7 %)	3 983.86 (56.4 %)	1 169.17 (12.7 %)	5 578.41 (33.1 %)
14 a 22 especies	8.27 (1.3 %)	2 698.32 (38.2 %)	7 815.76 (85.2 %)	10 522.35 (62.4 %)
Total	628.49 (3.7 %)	7 061.54 (41.9 %)	9 172.40 (54.4 %)	16 862.43 (100 %)

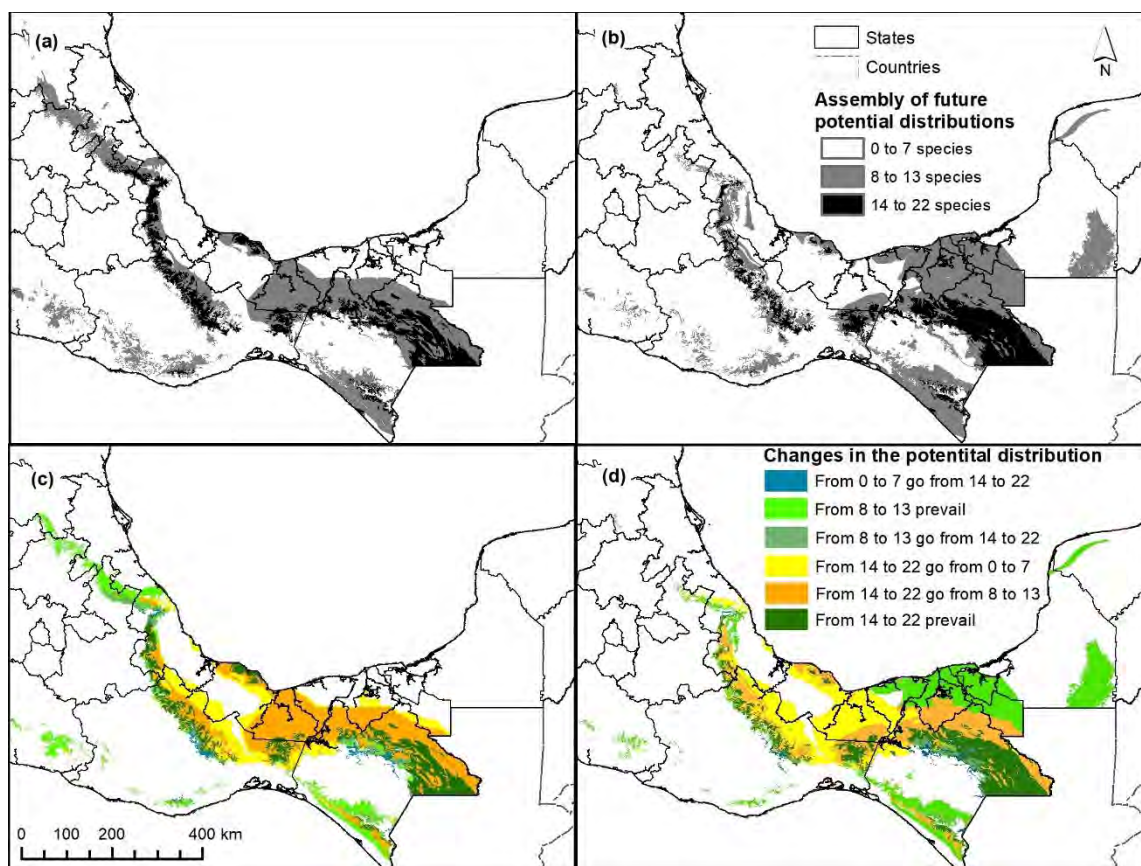


Figura 48. Ensamblas de la distribución potencial futura de las especies. (a) HADGEM2_ES y (b) GFDL_CM3. Y cambios proyectados para cada uno de ellos: (c) HADGEM2_ES y (d) GFDL_CM3.

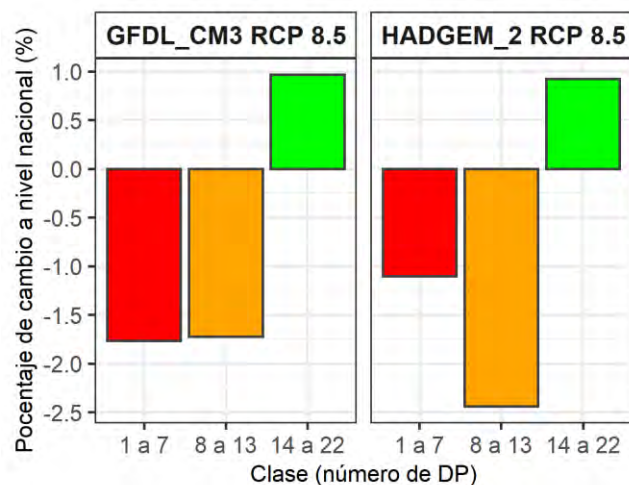


Figura 49. Cambios en las clases de las distribuciones potenciales futuras con respecto a la SAP Adecuada (14 a 22 DPs) del escenario actual.

El porcentaje de los estados de la república abarcados por la DP de las especies en el escenario actual se muestra en el Anexo 5.

Cuadro 26. Uso del suelo actual en las áreas de SAP adecuada del escenario HADGEM2_ES.

Uso de suelo y vegetación actual	Área (km ²)	Área (%)	% de área acumulada
Selva alta perennifolia	5 488.65	20.28	20.28
Pastizal cultivado	3 068.90	11.34	31.62
V.S. arbustiva de B.M.M.	2 179.71	8.05	39.67
B.M.M.	2 157.33	7.97	47.64
V.S. arbórea de selva alta perennifolia	2 126.41	7.86	55.5
V.S. arbórea de B.M.M.	1 976.62	7.30	62.8
Agr. de temporal permanente	1 817.77	6.72	69.52
Agr. de temporal anual	1 485.09	5.49	75.01
V.S. arbustiva de selva alta perennifolia	1 095.29	4.05	79.06
Agr. de temporal anual y permanente	977.58	3.61	82.67
V.S. arbustiva de bosque de pino-encino	761.22	2.81	85.48
V.S. arbórea de bosque de pino-encino	610.82	2.26	87.74
Agr. de temporal semipermanente y permanente	551.83	2.04	89.78
Bosque de pino-encino	473.93	1.75	91.53
Pastizal inducido	400.78	1.48	93.01
V.S. arbustiva de bosque de pino	321.95	1.19	94.2
V.S. arbórea de bosque de pino	256.86	0.95	95.15
Restante	1 316.23	4.85	100
Total	27 066.98	100	

Cuadro 27. Uso del suelo actual en las áreas de SAP adecuada del escenario GFDL_CM3

Uso de suelo y vegetación actual	Área (km ²)	Área (%)	% de área acumulada
Selva alta perennifolia	6 508.78	23.28	23.28
Pastizal cultivado	3 465.30	12.40	35.68
V.S. arbórea de selva alta perennifolia	2 484.59	8.89	44.57
V.S. arbustiva de B.M.M.	1 968.22	7.04	51.61
Agr. de temporal anual	1 708.90	6.11	57.72
B.M.M.	1 656.91	5.93	63.65
V.S. arbórea de B.M.M.	1 488.04	5.32	68.97
Agr. de temporal permanente	1 427.75	5.11	74.08
V.S. arbustiva de selva alta perennifolia	1 358.07	4.86	78.94
Agr. de temporal anual y permanente	974.62	3.49	82.43
V.S. arbustiva de bosque de pino-encino	952.64	3.41	85.84
V.S. arbórea de bosque de pino-encino	719.01	2.57	88.41
Bosque de pino-encino	545.85	1.95	90.36
Pastizal inducido	539.11	1.93	92.29
V.S. arbustiva de bosque de pino	377.26	1.35	93.64
Bosque de pino	300.18	1.07	94.71
Restante	1477.64	5.29	100
Total general	27 952.86	100.0	

V.S.: vegetación secundaria. B.M.M.: Bosque mesófilo de montaña. Agr.: Agricultura.

Ejemplo al nivel de especie. Cambios previstos en la distribución potencial de *Manilkara zapota* en México.

Escenario actual

En la Figura 50 se muestra la distribución potencial actual para *Manilkara zapota*, se obtuvo una superficie geodésica total de aproximadamente 20.915 millones de ha, la cual representa cerca del 10.67% del territorio continental nacional. Los estados con mayor superficie apta son Campeche (26.3%), Quintana Roo (20.3%) y Yucatán (18.8%) los cuales son aptos prácticamente en la totalidad de su extensión, también destaca Chiapas (12.7%), Tabasco (9%) y Veracruz (6.8%).

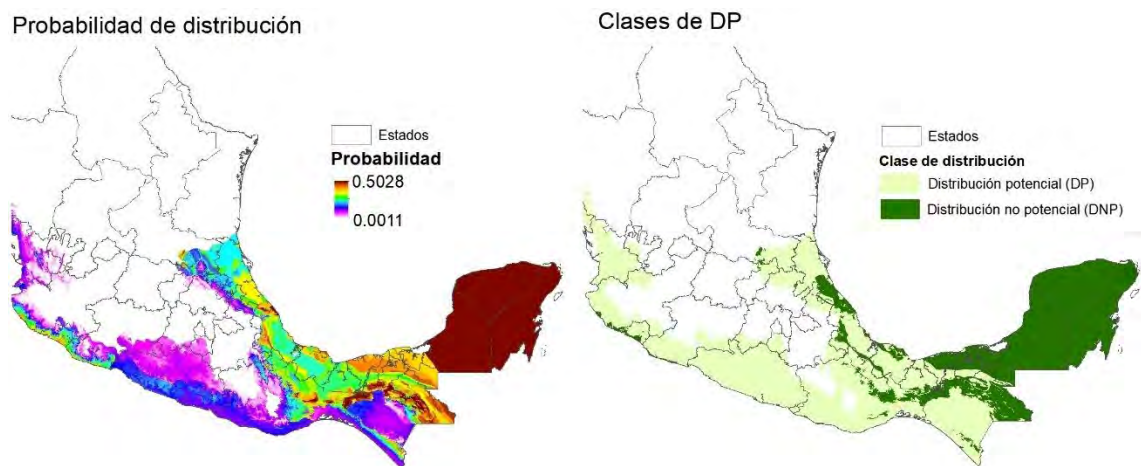


Figura 50. Distribución potencial en el escenario base para *Manilkara zapota*.

Campeche, Quintana Roo y Yucatán históricamente han realizado manejo y producción de chicozapote, lo que indica que se han obtenido resultados consistentes (Challenger, 1998). En Chiapas se ubica una gran porción de SAP, es un buen indicio la representatividad de la distribución potencial de esta especie en la región de la Selva Lacandona al igual que en la región de la Huasteca baja en Veracruz, esto también sugiere una distribución potencial consistente.

El porcentaje estimado de las contribuciones relativas de las variables bioclimáticas para explicar el modelo se expresa en el Cuadro 28, se trata de promedios sobre las 10 réplicas realizadas. La estacionalidad de la precipitación (Bio 15) explica de forma dominante al modelo con respecto a las demás

variables al 68.8%, seguido por la temperatura mínima del mes más frío (Bio 6 con 8%) y la precipitación del mes más húmedo (Bio 13 con 7.8%). Lo anterior sugiere que la presencia de la especie está mayormente condicionada por la disponibilidad de la precipitación a través del año más que por el nivel de esta y por supuesto, los extremos de temperaturas mínimas y precipitaciones máximas también resultan ser determinantes.

Cuadro 28. Porcentaje de contribución de las variables bioclimáticas

Bio	Variable bioclimática	Porcentaje de contribución
Bio 15	Estacionalidad de precipitación (Coeficiente de variación)	68.8
Bio 6	Temperatura mínima del mes más frío	8.0
Bio 13	Precipitación del mes más húmedo	7.8
Bio 3	Isotermalidad (BIO2 / BIO7) (* 100)	5.3
Bio 4	Temporalidad de la temperatura (desviación estándar * 100)	5.2
Bio 2	Rango diurno medio (media mensual (temperatura máx-temperatura mín))	4.6
Bio18	Precipitación del trimestre más cálido	0.3

Escenarios de cambio climático

El escenario de cambio climático HADGEM2_ES RPC 8.5 prevé una superficie de distribución potencial futura total de 17.973 millones de ha, es decir, un 9.17% respecto a la superficie nacional, por lo tanto su distribución potencial se vería reducida en un 1.5% si se compara con el total actual. En la Figura 51a) se observa que los estados con mayor superficie son Quintana Roo (23.6%), Chiapas (20.3%), Yucatán (16%), Campeche (14.3%), Tabasco (10.5%) y Veracruz (6.3%).

En el caso del escenario de cambio climático GFDL_CM3 RPC 8.5 prevé una superficie de distribución potencial futura total de 16.298 millones de ha para la especie, note que es menos conservador que el escenario anterior. Se trata de un 8.32% respecto al territorio nacional, cifra que indica reducción de la superficie apta en 2.36% a nivel nacional. Los estados con mayor área de distribución potencial futura son Campeche (28%), Quintana Roo (22.5%), Yucatán (15.6%), Chiapas (15.3%), Tabasco (11.1%) y Veracruz (5.1%), mismos que se muestra en Figura 51b).

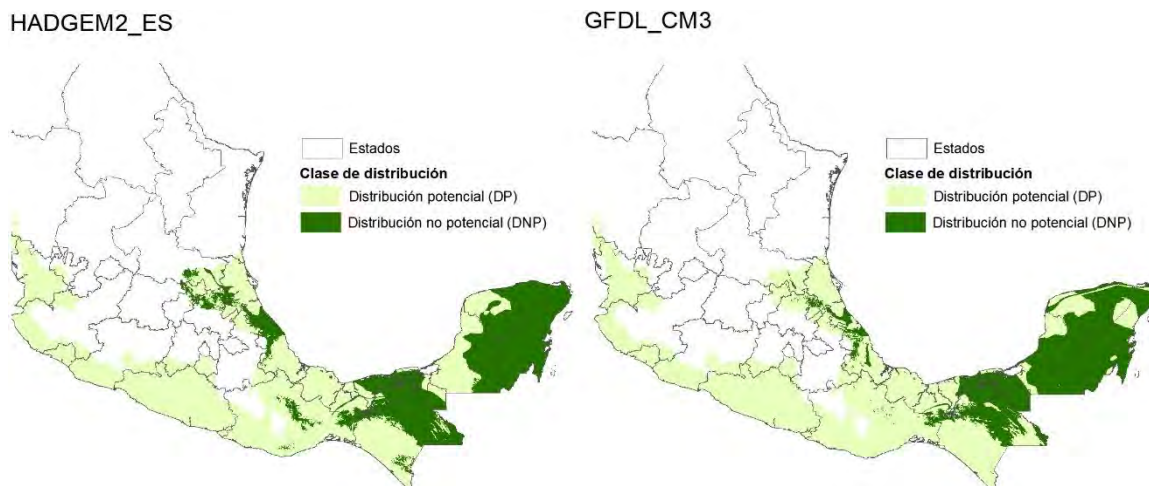


Figura 51. Distribución potencial con los escenarios de cambio climático para *Manilkara zapota* al horizonte lejano (2075-2099) bajo un RCP 8.5.

Se observa cierta disparidad entre los porcentajes que arrojan ambos modelos pero en estos son comunes los estados que cuentan con mayor distribución potencial futura, entonces se interpreta que las proyecciones parecen tener cierta similitud.

Previsión de cambios en la distribución espacial debido al cambio climático

Un patrón común en áreas aptas, aisladas y pequeñas es la previsión por ambos modelos cambio climático de que dejen de ser aptas, por ejemplo observe en la Figura 52 que sucede esto en las costas de los Nayarit y Jalisco.

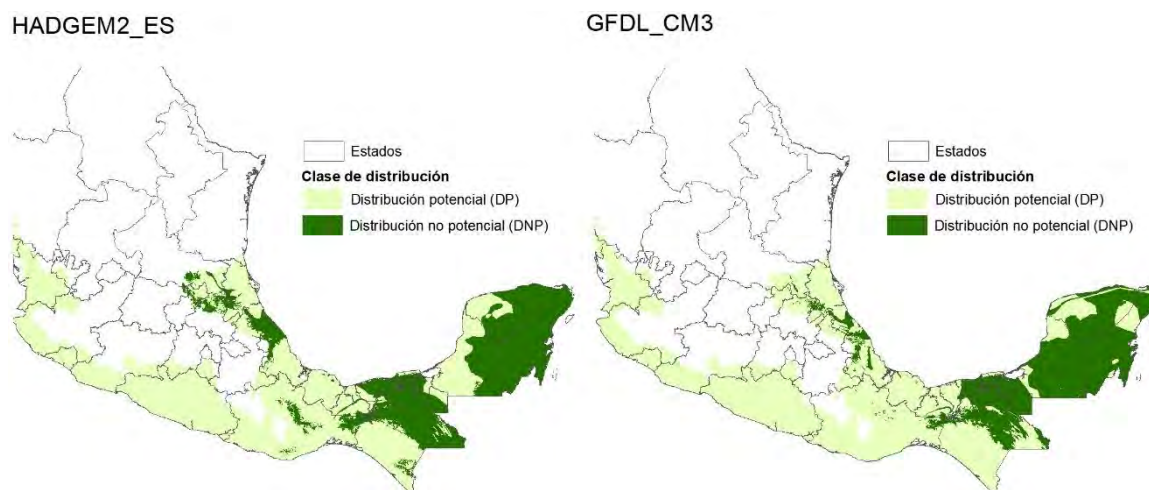


Figura 52. Cambios en la distribución potencial actual y futura para *Manilkara zapota*.

En el escenario HADGEM RPC 8.5 en aquellos estados que tienen mayor área de distribución potencial solo Chiapas tiene una ganancia neta en superficie de distribución potencial futura, esto es 137% respecto a su distribución potencial actual; en Quintana Roo y Tabasco se mantiene; los otros estados pierden (Campeche 46.8%, Yucatán 73.2% y Veracruz 79.4%). En Veracruz es estado que pierde mayor superficie (59%) pero también gana un buen porcentaje (39.1%).

En el escenario GFDL_CM3 RPC 8.5 los estados con mayor distribución potencial actual presentan menor superficie neta de distribución potencial futura con respecto a su distribución potencial actual, de menor a mayor porcentaje se tiene a Veracruz con 58.4% hasta Tabasco con 96.8%. En el escenario base en Hidalgo y Puebla no se observa gran superficie de distribución potencial pero se nota que se gana un más del 100% en ambos escenarios de cambio climático.

Cambios porcentuales en la distribución potencial

Se tiene que de la superficie de distribución potencial futura prevista por los escenarios de cambio climático HADGEM2_ES RPC 8.5 y GFDL_CM3 RPC 8.5 es de 17.973 y 16.298 millones de ha respectivamente, respecto a la superficie de distribución potencial actual de 20.915 millones de ha se tendrán reducciones en 30.3% y 30.9%, se conservará 69.8% y 69.1%, se aumentará 16.2% y 8.7% para finalmente quedar en 85.9% y 75.8% respectivamente. En la Figura 53 se observan dichos cambios porcentuales.

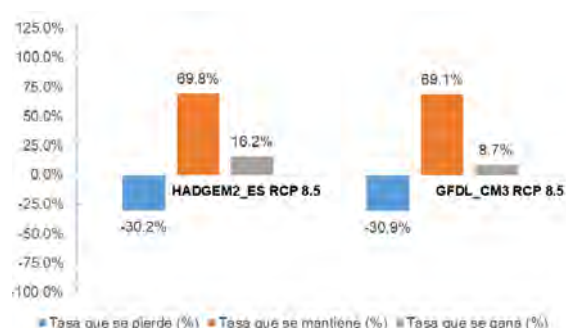


Figura 53. Cambios porcentuales en las áreas con distribución potencial futura respecto a la actual para *Manilkara zapota*

6.5.6 Comparación con otros mapas de distribución potencial

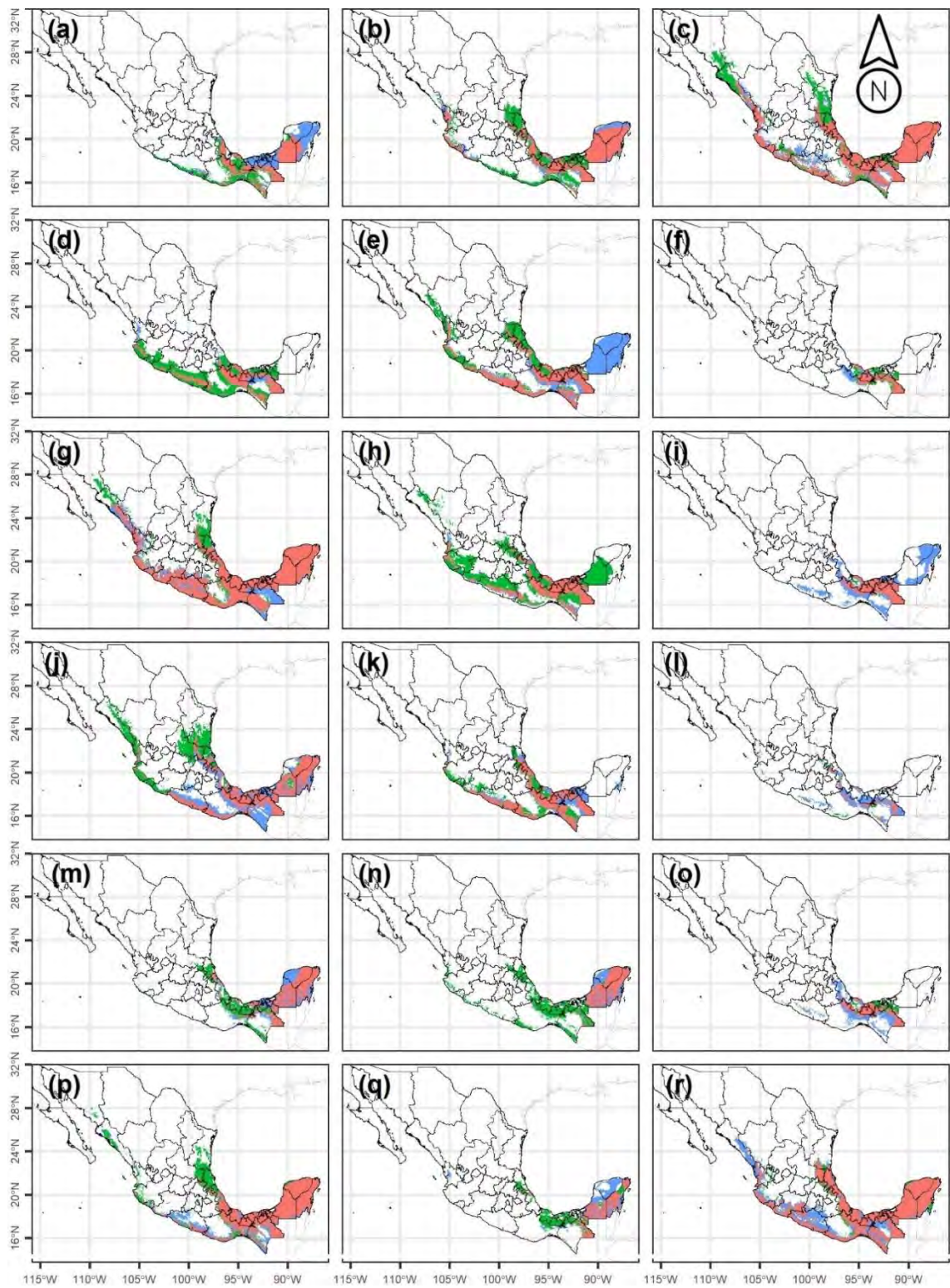
Las mayores diferencias en el área de distribución potencial se reportaron para: *Magnolia mexicana*, las áreas que aquí se encontraron se encuentra muy por encima de la cifra que se reporta en Pennington & Sarukhán (2005); mientras que en *Guarea glabra* y *Calophyllum brasiliense* aquí se encontraron muy por debajo de lo reportado por dichos autores (ver Cuadro 29).

Cuadro 29. Comparación de las áreas de distribución potencial de este estudio con las de Pennington & Sarukhán (2005).

Especie	ÁDP en este estudio (km ²)	ÁDP en PyS (2005) (km ²)	% Indicado en este estudio /Coincidencia	% Indicado en PyS (2005) /Coincidencia
<i>Aspidosperma megalocarpum</i>	226,227	202,465	78.8	60.0
<i>Brosimum alicastrum</i>	270,835	359,354	21.4	61.1
<i>Bursera simaruba</i>	460,765	522,891	20.9	37.2
<i>Calophyllum brasiliense</i>	134,888	273,668	21.5	146.4
<i>Cecropia obtusifolia</i>	353,304	300,209	96.4	66.9
<i>Dialium guianense</i>	65,663	66,562	44.1	46.1
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	550,402	529,113	22.1	17.4
<i>Guarea glabra</i>	170,426	411,564	11.5	169.2
<i>Guatteria anomala</i>	212,249	83,901	163.0	3.9
<i>Heliocarpus donnell-smithii</i>	389,493	393,664	62.6	64.4
<i>Licania platypus</i>	220,228	236,910	38.5	49.0
<i>Magnolia mexicana</i>	95,182	36,784	254.3	36.9
<i>Manilkara zapota</i>	210,010	206,226	55.9	53.1
<i>Pouteria campechiana</i>	134,887	225,563	42.8	138.8
<i>Schefflera morototoni</i>	120,104	71,266	122.9	32.3
<i>Spondias mombin</i>	351,594	378,907	23.7	33.3
<i>Swietenia macrophylla</i>	137,850	136,609	88.3	86.6
<i>Tabebuia rosea</i>	517,953	414,633	36.5	9.3
<i>Terminalia amazonia</i>	82,014	63,116	83.8	41.5
<i>Vatairea lundellii</i>	65,925	84,873	28.9	65.9
<i>Vochysia guatemalensis</i>	90,106	84,925	39.5	31.4

La coincidencia del área de DP actual de nuestro estudio con respecto a la obtenida por Pennington y Sarukhán (Pennington & Sarukhán, 2005) fue relativamente baja: las áreas de DP de *Magnolia mexicana*, *Guatteria anomala* y *Schefflera morototoni* de nuestro estudio difieren con respecto a la DP reportada por Pennington & Sarukhán (2005) en al menos 50% del área y presentan valores superiores. Mientras que las DP de *Guarea glabra*, *Pouteria campechiana* y *Calophyllum brasiliense* de nuestro estudio también presentan esa variación porcentual pero tienen valores inferiores.

Para más detalles ver



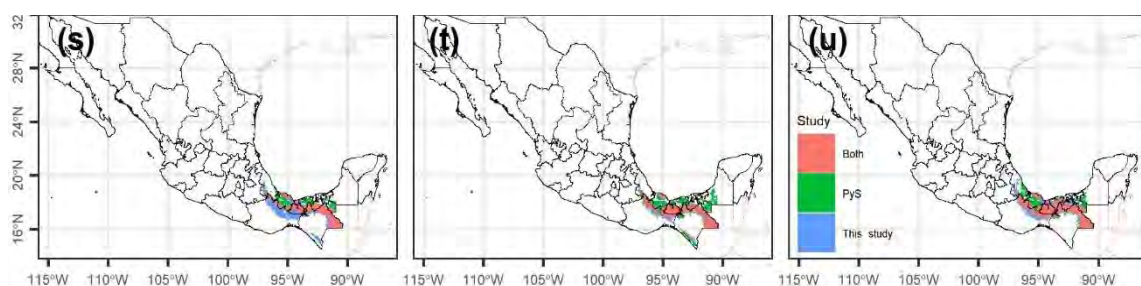


Figura 54. Comparación de la distribución potencial de 21 especies incluidas este estudio con respecto las incluidas en Pennington y Sarukhán (2005). (a) *Aspidosperma megalocarpon*, (b) *Brosimum alicastrum*, (c) *Bursera simaruba*, (d) *Calophyllum brasiliense*, (e) *Cecropia obtusifolia*, (f) *Dialium guianense*, (g) *Enterolobium cyclocarpum*, (h) *Guarea glabra*, (i) *Guatteria anomala*, (j) *Heliocarpus donnell-smithii*, (k) *Licania platypus*, (l) *Magnolia mexicana*, (m) *Manilkara zapota*, (n) *Pouteria campechiana*, (o) *Schefflera morototoni*, (p) *Spondias mombin*, (q) *Swietenia macrophylla*, (r) *Tabebuia rosea*, (s) *Terminalia amazonia*, (t) *Vatairea lundellii* y (u) *Vochysia guatemalensis*. Note que no se incluye a *Annona glabra*.

Cuadro 30. Coincidencia y variación de las áreas de distribución potencial de este estudio con las de Pennington & Sarukhán (2005).

Especie	Coincidencia en ambos (km ²)	Sólo indicado en este estudio (km ²)	Sólo indicado en PyS (km ²)	%Variación en este estudio	%Variación en PyS (2005)
<i>Aspidosperma megalocarpon</i>	126,527	99,700	75,938	44.1	37.5
<i>Brosimum alicastrum</i>	223,067	47,767	136,287	17.6	37.9
<i>Bursera simaruba</i>	381,109	79,656	141,782	17.3	27.1
<i>Calophyllum brasiliense</i>	111,056	23,832	162,612	17.7	59.4
<i>Cecropia obtusifolia</i>	179,871	173,433	120,338	49.1	40.1
<i>Dialium guianense</i>	45,555	20,108	21,007	30.6	31.6
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	450,706	99,697	78,407	18.1	14.8
<i>Guarea glabra</i>	152,871	17,555	258,694	10.3	62.9
<i>Guatteria anomala</i>	80,717	131,532	3,184	62.0	3.8
<i>Heliocarpus donnell-smithii</i>	239,499	149,994	154,165	38.5	39.2
<i>Licania platypus</i>	158,971	61,256	77,939	27.8	32.9
<i>Magnolia mexicana</i>	26,861	68,321	9,923	71.8	27.0
<i>Manilkara zapota</i>	134,673	75,337	71,553	35.9	34.7
<i>Pouteria campechiana</i>	94,446	40,441	131,117	30.0	58.1
<i>Schefflera morototoni</i>	53,888	66,216	17,379	55.1	24.4
<i>Spondias mombin</i>	284,286	67,308	94,620	19.1	25.0
<i>Swietenia macrophylla</i>	73,197	64,652	63,412	46.9	46.4
<i>Tabebuia rosea</i>	379,413	138,540	35,220	26.7	8.5
<i>Terminalia amazonia</i>	44,616	37,398	18,500	45.6	29.3
<i>Vatairea lundellii</i>	51,159	14,766	33,714	22.4	39.7
<i>Vochysia guatemalensis</i>	64,610	25,497	20,316	28.3	23.9

6.5.7 Áreas propuestas para conservación

Se propone la conservación de 16 854.48 km² debido que ahí se prevé que se conserve la DP para al menos 14 especies con ambos escenarios de cambio climático (Ver Figura 55 y Figura 56) que además, se trata de los lugares donde están los relictos mejor conservados de SAP en México (Challenger, 1998), es decir, la Selva Lacandona y las regiones de mayor altitud (con respecto al área de DP actual) y en donde existe SAP según la cartografía oficial (INEGI, 2016a).

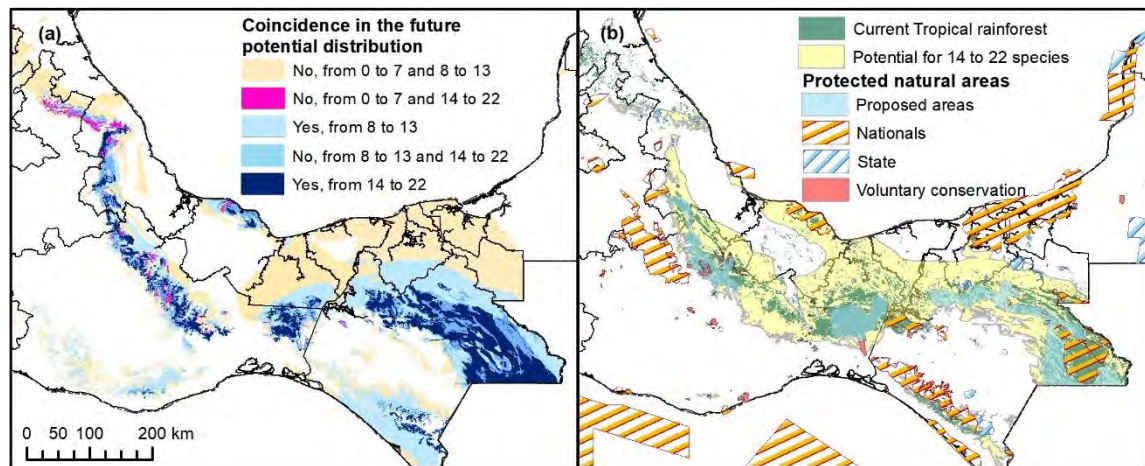


Figura 55. Propuesta de áreas para conservación de selva alta perennifolia en México. (a) Coincidencia en la distribución potencial futura de al menos 14 especies en ambos escenarios de cambio climático y (b) áreas propuestas para su conservación.

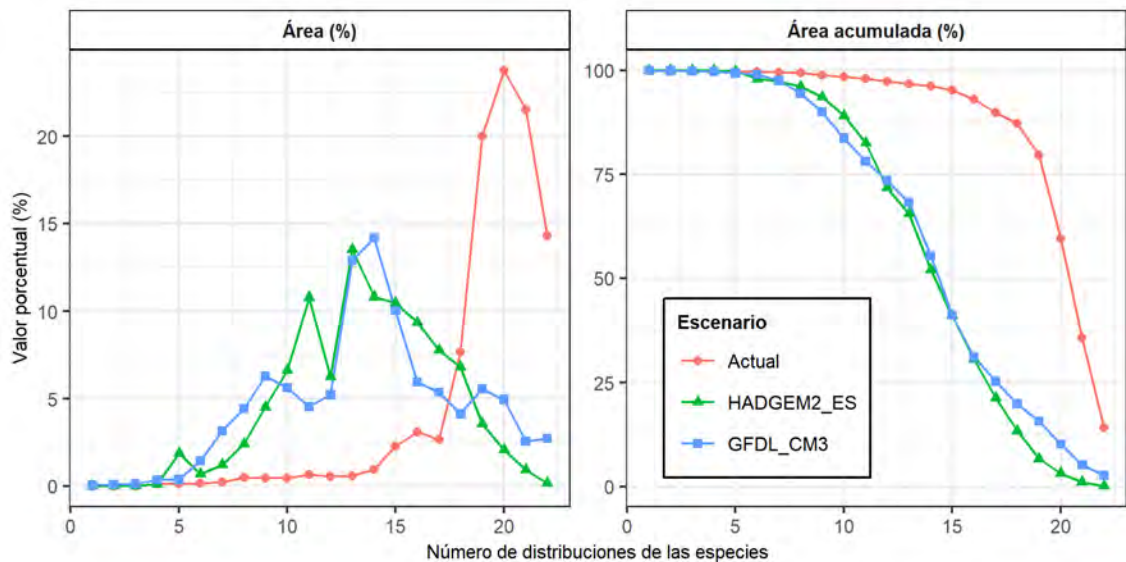


Figura 56. Abundancia de DPs dentro de las áreas propuestas para conservación de SAP.

En la Figura 57 se muestran la abundancia de las DP's al (a) nivel nacional, (b) dentro del área de distribución actual de la SAP reportada por la cartografía oficial de uso de suelo (INEGI, 2016a) y (c) dentro de las áreas propuestas para su conservación. Figura que fue elaborada con el fin de ilustrar el contexto de pérdida de DP's (o reducción en las categorías de DP Adecuada de la SAP) tanto en áreas al nivel nacional como al nivel de comunidad así como la conservación efectiva de DP's dentro del área de la propuesta (igual que en la figura anterior). En tanto que, en el Cuadro 31 se muestra el uso de suelo y vegetación actual dentro de las áreas propuestas para conservación para mostrar las categorías más predominantes que estarían sujetas al programa de conservación: la SAP en fase clímax y en fase arbórea acumularon un 49.9% del área.

Cuadro 31. Uso de suelo y vegetación dentro de las áreas propuestas para conservación.

Uso de suelo y vegetación	Área (km²)	Área (%)	Área acumulada (%)	%Abarcado clase de la clase
Selva alta perennifolia	5 122.62	30.4	30.4	41.82
V.S. arbórea de selva alta perennifolia	3 290.06	19.5	49.9	34.98
Pastizal cultivado	2 898.74	17.2	67.1	2.18
V.S. arbustiva de selva alta perennifolia	1 627.49	9.7	76.8	18.69
Bosque mesófilo de montaña	769.68	4.6	81.4	9.34
Agr. de temporal permanente	677.18	4.0	85.4	4.58
Agr. de temporal anual y permanente	610.07	3.6	89.0	3.61
Agr. de temporal anual	546.10	3.2	92.2	0.31
V.S. arbórea de bosque mesófilo de montaña	313.49	1.9	94.1	6.64
V.S. arbustiva de bosque mesófilo de montaña	285.19	1.7	95.8	5.81
Agr. de temporal semipermanente y permanente	159.34	0.9	96.7	5.20
Pastizal inducido	112.79	0.7	97.4	0.20
Agua	70.42	0.4	97.8	-
Agr. de temporal semipermanente	57.00	0.3	98.1	0.69
Urbano construido	49.66	0.3	98.4	0.23
Agr. de temporal anual y semipermanente	41.52	0.2	98.6	0.51
Bosque de pino	41.46	0.2	98.8	0.08
Bosque de encino-pino	35.06	0.2	99.0	0.12
Bosque de pino-encino	32.15	0.2	99.2	0.06
Agr. de humedad anual y semipermanente	26.49	0.2	99.4	9.49
Restante	87.97	0.6	100	-
Total general	168 54.48	100		0.86

V.S.: Vegetación secundaria. Agr.: Agricultura.

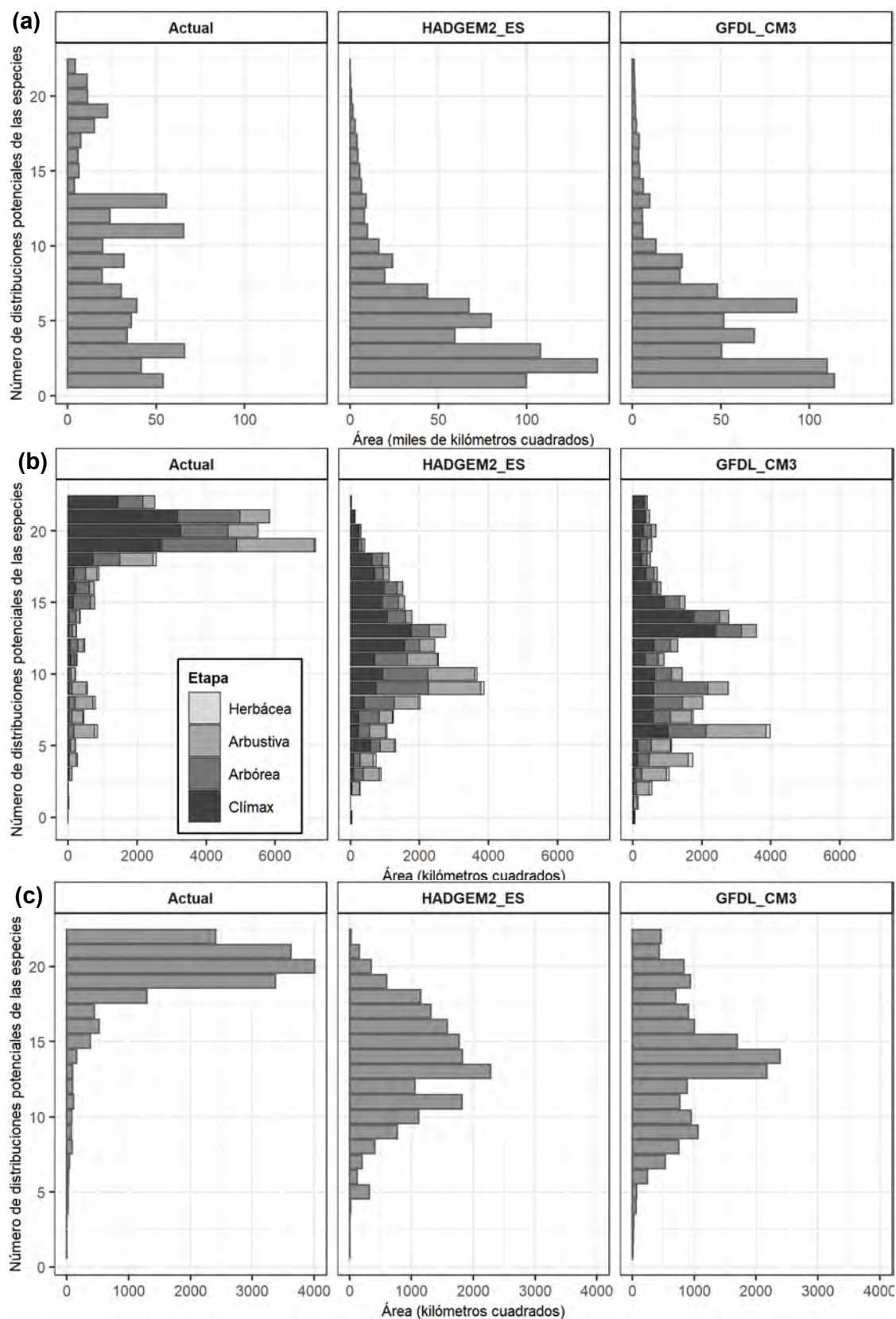


Figura 57. Abundancia de las DPs en los tres escenarios. Dentro (a) del país, (b) del área actual de la comunidad y (c) de las áreas propuestas para conservación.

6.5.8 Cambios proyectados en la distribución altitudinal de la SAP

Se presentan estadísticos de resumen de la altitud (msnm) en el área de distribución reportada para la SAP (Cuadro 32) y de la categoría definida como potencial para esta (DP Adecuada de SAP) en el escenario actual y en los de cambio climático (Cuadro 33). Se observa que la SAP actualmente tiene una altitud media de 468 msnm (518 la etapa clímax); en el caso de la SAP Adecuada en el escenario actual presentó un valor de 381 msnm, en los escenarios de cambio climático este valor aumenta drásticamente unos 670 m.

Cuadro 32. Altitud de la SAP actual

Etapas	Área (km²)	Media (msnm)	Mediana (msnm)	Desviación estándar (msnm)
Clímax	12 248.91	517.95	422	355.80
V.S. arbórea	9 406.48	505.34	428	374.36
V.S. arbustiva	8 706.72	372.22	258	330.38
V.S. herbácea	519.93	234.11	149	244.87
Total	30 882.04	468.25	373	328.35

Cuadro 33. Altitud de la categoría Adecuada de SAP (14 a 22 especies)

Escenario	No. de DPs	Área (km²)	Media (msnm)	Mediana (msnm)	Desviación estándar (msnm)
Actual	14	3 755.56	503.49	319	508.9
Actual	15	6 266.09	678.68	679	526.2
Actual	16	5 795.16	328.69	40	495.1
Actual	17	7 364.79	236.91	47	391.4
Actual	18	15 192.35	312.59	101	405.3
Actual	19	22 421.87	282.12	150	322.9
Actual	20	11 084.06	531.99	494	314.2
Actual	21	10 921.98	463.72	398	297.1
Actual	22	4 346.14	487.03	492	230.7
Actual	14 a 22	87 148	380.97	320	388.0
HADGEM2_ES	14	6 400.99	1 049.67	1 025	603.8
HADGEM2_ES	15	5 397.18	917.18	949	534.1
HADGEM2_ES	16	4 420.20	1 018.83	1 050	446.4
HADGEM2_ES	17	3 974.23	1 114.51	1 156	433.5
HADGEM2_ES	18	2 987.42	1 142.33	1 138	313.3
HADGEM2_ES	19	1 576.44	1 265.80	1 279	229.2
HADGEM2_ES	20	881.30	1 266.94	1 282	203.3
HADGEM2_ES	21	300.03	1 273.97	1 260	200.2
HADGEM2_ES	22	53.56	1 282.44	1 293	149.8
HADGEM2_ES	14 a 22	25 991.35	1 061.02	1 074	461.2

GFDL_CM3	14	6 163.18	786.78	704	517.6
GFDL_CM3	15	4 052.46	980.34	958	433.3
GFDL_CM3	16	3 483.11	1 121.66	1 123	402.3
GFDL_CM3	17	3 889.14	1 156.85	1 169	338.8
GFDL_CM3	18	2 208.43	1 206.85	1 204	335.9
GFDL_CM3	19	1 650.68	1 143.98	1 085	342.8
GFDL_CM3	20	1 470.68	1 064.34	1 030	326.6
GFDL_CM3	21	1 130.59	1 198.35	1 101	307.0
GFDL_CM3	22	1 020.08	1 262.35	1 271	202.3
GFDL_CM3	14 a 22	25 068.35	1 036.74	1037	399

6.6 Discusión

6.6.1 Especies

El uso de sólo algunas especies en la planificación de la conservación de redes tróficas mayores busca que las demás especies coexistentes también sean conservadas, en el área de la biología de la conservación son llamadas especies sobrilla (subconjunto de las especies sucedáneas), su uso es frecuente en especies animales y parece prometedor en comunidades vegetales. De hecho, es frecuente en la definición del tamaño mínimo del área a conservar, pero con pocas especies no se abarca la conservación de especies focales o raras (Caro & O'Doherty, 1999; Roberge & Angelstam, 2004). Es por ello que se consideraron las especies que presentaban mayores índices estructurales y las que muy frecuentemente se mencionaban en la literatura (Ver Cuadro 8).

Por otro lado, el uso de especies de amplia distribución para modelar niveles organizacionales mayores que el específico ha sido criticado debido a que con esto se incluyen tipos de vegetación contiguos como si se tratara de uno mismo (Clark et al., 2014; Flores-Tolentino et al., 2019). Por esta razón es que algunos autores optan por usar especies de distribución restringida, endémica o exclusiva de ese nivel organizacional (Flores-Tolentino et al., 2019; Hernandez et al., 2006). Nuestro argumento es diferente debido a que las especies que aquí se consideraron son clásicas de la SAP, además el uso de estas tiene un fuerte fundamento ecológico al considerar la valoración estructural de toda la comunidad (D. Granados Sánchez & Tapia Vargas, 1990). Especies de los

géneros *Cecropia* y *Heliocarpus* son especies características de la vegetación secundaria de las selvas húmedas de México, que surgen tras la deforestación de la selva primaria (Miranda & Hernández-X, 1963), también se ha reportado que especies de los géneros *Tabebuia* y *Enterolobium* se presentan en dicha condición (Pennington & Sarukhán, 2005). A pesar de ser de amplia distribución (Flores-Tolentino et al., 2019; Gomes et al., 2018; Miranda & Hernández-X, 1963), dichas especies se consideraron en este estudio debido a que forman parte estructural de la comunidad vegetal y esta no sería funcional sin alguno de esos elementos (Maldonado-Sánchez et al., 2016). Además, las transiciones entre etapas sucesionales se da de forma paulatina (D. Granados Sánchez & López Rios, 2000) y la presencia de estas especies puede ser un reflejo de tal condición.

En este estudio especies como *Dendropanax arboreum*, *Ampelocera hottlei* (Standl) Standl y *Trophis racemosa* (L.) se encontraron como importantes al presentar altos índices de importancia estructural al igual que en otros estudios de valoración estructural de SAP (Maldonado-Sánchez & Maldonado-Mares, 2010), sin embargo se excluyeron para asegurar la representatividad de especies de distribución reducida, que nuestro análisis no priorizó pero que son mencionadas continuamente en la literatura (como *Dialium guianense* y *Magnolia mexicana*) (Miranda & Hernández-X, 1963; SEMARNAT, 2010).

6.6.2 Registros geográficos y variables bioclimáticas

Algunos autores destacan que el número y la calidad de los RG influyen directamente en el desempeño de los modelos, y consecuentemente en la aproximación de la DP de las especies (Elith et al., 2011; Hijmans et al., 2005). En el presente estudio se utilizó un número adecuado de RG, puesto que tras depuración and filtrado aleatorio (adelgazamiento o *thinning*) se obtuvo que la especie con el menor número de RG fue *Guatteria anomala* con 85, mientras que Maxent se desempeña bien con menos de 25 RG (Elith et al., 2011; Hernandez et al., 2006). Sin embargo, los errores de muestreo en bases de datos grandes como GBIF son frecuentes, esto se debe a la heterogeneidad de condiciones en

las que se obtienen los datos (Gomes et al., 2018), lo que conlleva a sesgos de muestreo (Elith et al., 2006, 2011) y por supuesto, a registros duplicados. Los sesgos de muestreo se dan debido a que ciertas áreas no son muestreadas de forma intensiva e incluso no son muestreadas, mientras que otras se muestrean de manera excesiva (Gomes et al., 2018). La ubicación de las muestras se ve influenciada por la accesibilidad y a veces por la condición climática, lo cual propicia que la probabilidad de presencia del MDE se cargue hacia áreas muestreadas de manera excesiva (Elith et al., 2011). Cuando se hace el filtrado aleatorio (*thinning*) de los RG, se reduce este sesgo de muestreo en áreas que han sido muestreadas de forma excesiva (Gomes et al., 2018), pero se aumenta el riesgo de omitir datos importantes (Hernandez et al., 2006). Por esta razón fue que a los RG se les aplicó el procedimiento de adelgazamiento (*thinning*) de manera aleatoria para evitar errores sistemáticos del software.

El riesgo de sobreajustar un modelo cuando se incluyen muchas variables es alto debido a que puede existir colinealidad entre las variables; lo cual se acentúa más cuando el método de modelado no puede lidiar con esta colinealidad. Aunado a que su marcada presencia ocasiona que el MDE predicho refleje en mayor medida lo que indican las variables con mayor correlación (Elith et al., 2010, 2011). En la preselección de variables se tomaron en cuenta los valores extremos, es decir, del mes y no del trimestre o el valor anual, debido a que su significancia biológica es menor (Hijmans et al., 2005) y se buscó obtener modelos sensibles al cambio global.

En la mayoría de los modelos se encontró gran contribución de los valores extremos para la explicación del modelo. En contraste, en la literatura solo se refieren a la comunidad vegetal con las medias anuales, esto es, precipitación media anual mayor a 1 500 mm (hasta 2000 mm) con hasta tres o cuatro meses con 60 mm, temperatura media anual de 22 a 26 °C pero no menor a 20 °C y temperatura media mensual superior a 18 °C con oscilaciones de 5 a 7 °C, referidos al clima “tropical lluvioso” que se presenta en la SAP (Garcia, 2004; Pennington & Sarukhán, 2005). Por lo que las variables con mayor contribución para los modelos de las especies (como precipitación del mes más húmedo y

estacionalidad de la precipitación) deben ser consideradas en la definición de programas de conservación a largo plazo puesto que tienen gran influencia en la DP de las principales especies de la SAP. Aquí se encontró que la precipitación del mes más húmedo tiene gran influencia en la DP de varias especies estudiadas (9). Lo anterior coincide con lo que afirman Miranda y Hernández-X sobre la distribución de la SAP: no sólo es necesaria precipitación abundante, también es necesaria su disponibilidad (de forma abundante) durante el año (Miranda & Hernández-X, 1963).

6.6.3 Modelado del nicho y de la distribución de las especies

Los modelos óptimos de Maxent que se obtuvieron son mejores que uno dado por el azar (partial ROC = 0), su complejidad y tasas de omisión fueron variables. Aplicar el filtrado (*thinning*) de los RG y descartar las variables con mayor coeficiente de correlación de Pearson y de menor importancia biológica pudieron ser determinantes en la obtención de valores intermedios de AUC (AUC=0.5 equivale a un modelo dado por el azar), pero un AUC demasiado alto (cercano a 1) no es un indicio de un buen modelo, de hecho, puede ser un indicio de sobreajuste (Peterson et al., 2008; Phillips et al., 2017). Con la aplicación de la metodología aquí usada se obtienen modelos que se desempeñan mejor con datos nuevos si el modelo es bueno pese a que no presenten AUCs altos (Cobos et al., 2019; Elith et al., 2011). Lo anterior se vio reflejado en los modelos obtenidos, debido a que la mayoría no presento AUCs altos pero se desempeñaron de forma aceptable con datos nuevos (0 a 15.4% de tasas de omisión en la fase de evaluación final). El uso de un solo conjunto de RG puede haber sido la razón del mayor valor de omisión (15.4% para *Vochysia guatemalensis*). De forma alternativa, el conjunto de datos de entrenamiento puede ser iterativo (variante para un grupo de RG de entrenamiento), para ello se deben hacer réplicas con cada grupo de RG y luego obtener el mapa promedio (Robert J Hijmans et al., 2020), lo cual seguramente habría mejorado los resultados. Se ha encontrado que la precisión de los modelos es mayor cuando se consideran especies de rangos geográficos reducidos y de limitada tolerancia

ambiental (Hernandez et al., 2006), es decir, que de especies raras se obtienen modelos más precisos que de especies de distribución amplia.

Los modelos de Maxent destacan de los demás (Elith et al., 2006), sin embargo, es posible usar múltiples métodos de modelación para la obtención de áreas consensuales que dan mayor certeza a los resultados (Marmion et al., 2009). Este estudio da una primera aproximación de la DP de la SAP, se observan más consistencias en los datos al solo considerar en el análisis de traslape a la etapa clímax de la comunidad y excluir a sus etapas sucesionales tempranas. Lo anterior puede deberse a que existe variación entre tolerancias ambientales de sus elementos florísticos y en la composición de especies aún entre etapas sucesionales de una misma comunidad vegetal, proceso enmarcado en la dinámica sucesional (D. Granados Sánchez & López Rios, 2000).

Con el fin de mejorar el proceso de selección de modelos se pueden usar otros métodos de selección tales como el CIB, LMD, entre otros. Ya que en simulaciones computacionales se ha demostrado que el criterio AICc (así como el AIC) sobreestima la selección ya que elige modelos más complejos que el modelo del que se partió para la generación de los datos (Hansen & Yu, 2001).

6.6.4 Cartografía de la distribución potencial y cambios porcentuales

Es posible que considerar a las especies de la región de las Huastecas hubiera mejorado la representatividad de todas las etapas sucesionales de la SAP, pero como se dijo, al menos 14 especies tienen potencial de ocupar casi la totalidad del área actual de SAP (97.4%), lo cual es suficiente para representar la comunidad en etapa de viejo crecimiento y planificar su conservación. Además, un porcentaje considerable de 87.7% del área actual de su etapa arbórea quedó comprendida con la categoría de SAP Adecuada. Del área de todas las etapas de SAP actual, 85.3% quedó comprendida por dicha categoría. Lo que indica que la planificación de la conservación de la comunidad de viejo crecimiento también beneficiaría la conservación de etapas sucesionales tempranas.

La tendencia general de la DP de las especies en el escenario base se concentra en las regiones de SAP con mayor superficie, esto es, los Chimalapas y la Selva

Lacandona. Pero existe mayor riqueza de DP en las regiones ocupadas por tierras de uso agrícola y pecuario (52%), lo cual coincide con la historia de deforestación que ha experimentado la SAP en México durante las últimas décadas (Challenger, 1998; Miranda & Hernández-X, 1963). Desde hace medio siglo atrás, en las regiones donde existía SAP se cultivaban varias especies de pastos, pero también existían especies nativas; estas mantienen el estado sucesional herbáceo debido al uso continuo del fuego por sus habitantes para acelerar el rebrote de los pastizales (Miranda & Hernández-X, 1963) y por ende evita el desarrollo de etapas sucesionales posteriores (D. Granados Sánchez & López Rios, 2000), aún existe dicha condición (Villavicencio-Enríquez & Valdez-Hernández, 2003). Si esta alteración cesa, la comunidad podría repoblar las áreas circundantes (D. Granados Sánchez & López Rios, 2000; Miranda & Hernández-X, 1963). Las variantes de esta comunidad vegetal son muy diversas así como la vegetación secundaria emergente (Miranda & Hernández-X, 1963). Por tal complejidad en las variantes y en los estados sucesionales secundarios de la SAP, se consideró que esa fue la razón por la que no se abarcó de forma total al área de distribución actual, que, aunque no era el objetivo del trabajo, se tomó como una guía para medir el grado de certeza de los resultados.

Las áreas de traslape más considerables con otras comunidades se dan con la etapa arbustiva de bosque mesófilo de montaña (2%) y con su etapa de viejo crecimiento (1.8%) así como con la etapa arbórea de bosque de pino-encino (1.6%). Los traslapes parecen desalentadores para el objetivo del estudio pero pueden ayudar a identificar ecotonos, lugares donde existe combinación de elementos vegetales de diferentes comunidades y que normalmente presentan mayor diversidad florística (Odum, 1953). Las comunidades y sus etapas sucesionales no tienen límites bien definidos y suceden de forma paulatina, además, son el resultado de su ambiente y las interacciones entre sus elementos bióticos y abióticos (D. Granados Sánchez & López Rios, 2000; D. Granados Sánchez & Tapia Vargas, 1990).

Si bien es cierto que para obtener una aproximación más refinada de la DP de una especie se deben considerar las interacciones (incluidas las interacciones

excluyentes, no solo las de simbiosis), estos resultados tienen una gran aproximación a la comunidad original (aquella que existiría con las condiciones climáticas actuales pero sin la fragmentación y reducción del hábitat que sufrió en el pasado por causas antropogénicas) debido a que en la metodología se consideró al menos de forma parcial a las interacciones (componente biótico, B); fueron consideradas de forma amplia tanto las variables ambientales (componente abiótico, A) como el área M o área accesible (componente M). Así, casi se abarcó por completo el diagrama BAM de Soberón & Peterson (2005) que indica las condiciones necesarias para que una especie pueda vivir.

Análisis de cambio de la distribución potencial actual y futura

De manera general, con los escenarios de cambio climático se obtuvieron disminuciones en la DP futura, pero también hubo ganancias en ciertas regiones focales. Sin embargo, lo ideal sería obtener poca variación, lo cual se traduce como poca alteración en el hábitat de las especies y consecuentemente en su adecuada conservación. La tendencia general para el hábitat de las especies de ecosistemas tropicales húmedos es la fragmentación y la reducción, el escenario empeora para las especies raras o de reducida distribución (Arce-Romero et al., 2017; Carrara et al., 2015; Estrada-Contreras et al., 2015; Trejo et al., 2011). Patrón que se repitió tanto de manera individual como para el conjunto de las especies estudiadas, pues las áreas de DP actual con respecto a las futuras no están vinculadas geográficamente, además se prevé su reducción en las áreas más grandes de su distribución actual y su desplazamiento hacia regiones de mayor altitud. Las áreas con categoría DP Adecuada de la SAP (14 a 22 especies) de los escenarios futuros se situaron en las áreas que actualmente corresponden a bosque mesófilo de montaña y en zonas contiguas a la Selva Lacandona; si se comparan con los estudios similares para bosque mesófilo de montaña (López-Arce et al., 2019), se prevén una combinación de elementos florísticos entre ambas comunidades por el cambio en la DP de estas.

6.6.5 Comparación con otros mapas de distribución potencial

La variación en las DP de este estudio con respecto a las de Pennington y Sarukhán (Pennington & Sarukhán, 2005) posiblemente se deba al desempeño tan distinto entre los algoritmos Maxent y GRAP (Hernandez et al., 2006; Phillips et al., 2006), al límite usado en la definición de las capas binarias (variable: determinado por estadísticos; fijo: 0.3 de probabilidad de presencia respectivamente), así como en el conjunto de variables y RG usados en la creación de los modelos (Hijmans et al., 2005) y los tiempos en que fue realizado (2005 y ahora). Sin embargo, existen consistencias generales hacia el centro de DP en la mayoría de los casos, posiblemente debido a que los algoritmos tienden a acentuarse en las áreas con mayor densidad de GR, esto quiere decir que es posible que el sesgo no se redujo de forma adecuada para todas las especies, o bien, que falten áreas por muestrear, es decir, la información de los RG esté incompleta.

6.6.6 Áreas propuestas para conservación

En la elección de áreas propuestas para conservación se tomó en cuenta el largo plazo, debido a que es el más adecuado para modelar los cambios en los sistemas naturales (SEMARNAT & INECC, 2018). Además, se consideraron áreas consensuales de DP para dos escenarios de cambio climático. Así, se ubicaron las áreas donde las condiciones ambientales pueden prevalecer. De tal forma que, si estas áreas se protegen desde ahora pueden servir como áreas de resiliencia para elementos bióticos de la SAP, para que de este modo, pueda continuar como el refugio florístico de innumerables especies que hasta estos días ha podido subsistir. Se debe tener en cuenta que los procesos de especiación, selección natural y la misma raza humana pueden tener efectos negativos sobre algunos de sus elementos bióticos, pero aquí se busca la conservación de la SAP al nivel organizacional de comunidad vegetal. Sin embargo, para lograr una planificación adecuada no deberá perderse de vista y dar prioridad a los elementos raros que se encuentren en algún nivel de riesgo de desaparecer del medio natural.

6.7 Conclusiones

Se encontraron correlaciones positivas entre RG y variables bioclimáticas, fue posible localizar las áreas de mayor riqueza de DP con los ensambles en todos los escenarios de cambio climático considerados, lo que permitió formular las áreas propuestas para la conservación de la SAP en México. Aunque la categoría de DP Adecuada de SAP no abarcó un porcentaje considerable de áreas donde actualmente existe la SAP en cualquiera de sus etapas sucesionales (15%), ayudó a identificar aquellas áreas que tienen potencial de albergar a al menos 14 especies, al nivel nacional esto representa 4.4% mientras que la comunidad en sus diferentes etapas sucesionales actualmente ocupa 1.6%. De la superficie potencial, más de la mitad corresponde a uso agrícola y pecuario. Además, al tomar en cuenta que existe más fragmentación de esta comunidad que en las demás comunidades y que prevalece la presión antrópica sobre esta, es imprescindible su conservación y manejo sustentable. Es muy importante la protección de las áreas donde se prevé que las condiciones ambientales adecuadas prevalecerán, ya que se indicó una reducción general de DP para las especies tanto individual como colectivamente.

Son muchas las implicaciones y retos que presenta la obtención de la DP de una comunidad tan diversa y compleja como esta, pero este trabajo da una primera aproximación a la DP de la SAP usando métodos de aprendizaje de máquina de forma intensiva, además de que tiene sustento en la consideración de las especies con mayores índices estructurales (en simbiosis).

Para investigaciones futuras se sugiere poner atención en: la elección de especies, se sugiere que sean las de distribución exclusiva a la comunidad; modelar la comunidad por etapa sucesional y luego ensamblar sus mapas; considerar interacciones entre las especies; examinar el registro histórico de la distribución de las especies directamente en campo. Así como probar diferentes métodos para la detección de áreas consensuales tanto en el escenario actual como en los de cambio climático. Y por último, usar más y diferentes GCM tan actuales y confiables como sea posible.

6.8 Agradecimientos

El autor agradece la beca otorgada por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) para la realización de sus estudios de maestría en ciencias. También se agradece enérgicamente a los profesores-investigadores que guiaron la presente investigación y a los que contribuyeron en la culminación de los estudios de preparatoria, licenciatura y maestría del autor. Así como a la Universidad Autónoma Chapingo y al posgrado de la División de Ciencias Forestales.

6.9 Literatura citada

- Aarts, G., Fieberg, J., & Matthiopoulos, J. (2012). Comparative interpretation of count, presence-absence and point methods for species distribution models. *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 177–187. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00141.x>
- Aiello-Lammens, M. E., Boria, R. A., Radosavljevic, A., Vilela, B., & Anderson, R. P. (2015). spThin: An R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models. *Ecography*, 38, 541–545. <https://doi.org/10.1111/ecog.01132>
- Akaike, H. (1974). A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*, 19(6), 716–723. <https://doi.org/10.1109/TAC.1974.1100705>
- Anderson, R. P., Lew, D., & Peterson, A. T. (2003). Evaluating predictive models of species' distributions: Criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling*, 162(3), 211–232. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(02\)00349-6](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00349-6)
- Arce-Romero, A. R., Monterroso-Rivas, A. I., Gómez-Díaz, J. D., & Cruz-León, A. (2017). Ciruelas mexicanas (*Spondias* spp.): Su aptitud actual y potencial con escenarios de cambio climático para México. *Revista Chapingo, Serie Horticultura*, 23(1), 5–19. <https://doi.org/10.5154/r.rchsh.2016.06.020>

- 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. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12153>
- Bezaury-Creel, J. E., Torres, J. F., Ochoa-Ochoa, L. M., Castro-Campos, M., & Moreno, N. (2010). Base de Datos Geográfica de Áreas Naturales Protegidas Estatales y del Distrito Federal de México (2009). CONABIO, México.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Recuperado de http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadatos/gis/anpe09gw.xml?xsl=/db/metadatos/xsl/fgdc_html.xsl&indent=no (Consultado el 20 de octubre de 2020).
- Booth, T. H., Nix, H. A., Busby, J. R., & Hutchinson, M. F. (2014). Bioclim: The first species distribution modelling package, its early applications and relevance to most current MaxEnt studies. *Diversity and Distributions*, 20, 1–9. <https://doi.org/10.1111/ddi.12144>
- Boulton, C. A., Good, P., & Lenton, T. M. (2013). Early warning signals of simulated Amazon rainforest dieback. *Theoretical Ecology*, 6, 373–384. <https://doi.org/10.1007/s12080-013-0191-7>
- Butt, N., Seabrook, L., Maron, M., Law, B. S., Dawson, T. P., Syktus, J., & McAlpine, C. A. (2015). Cascading effects of climate extremes on vertebrate fauna through changes to low-latitude tree flowering and fruiting phenology. *Global Change Biology*, 21, 3267–3277. <https://doi.org/10.1111/gcb.12869>
- Caro, T. M., & O'Doherty, G. (1999). On the use of surrogate species in conservation biology. *Conservation Biology*, 13(4), 805–814. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1999.98338.x>
- Carrara, E., Arroyo-Rodríguez, V., Vega-Rivera, J. H., Schondube, J. E., de Freitas, S. M., & Fahrig, L. (2015). Impact of landscape composition and configuration on forest specialist and generalist bird species in the

- fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Biological Conservation*, 184, 117–126. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.01.014>
- Cavanaugh, J. E. (1997). Unifying the derivations for the Akaike and Corrected Akaike Information Criteria. *Statistics & Probability Letters*, 33(2), 201–208. [https://doi.org/doi:10.1016/s0167-7152\(96\)00128-9](https://doi.org/doi:10.1016/s0167-7152(96)00128-9)
- Challenger, A. (1998). Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: Pasado, presente y futuro. UNAM, Instituto de Biología. México.
- Clark, J. S., Gelfand, A. E., Woodall, C. W., & Zhu, K. (2014). More than the sum of the parts: Forest climate response from joint species distribution models. *Ecological Applications*, 24(5), 990–999. <https://doi.org/10.1890/13-1015.1>
- Cobos, M. E., Peterson, T. A., Barve, N., & Osorio-Olvera, L. (2019). kuenm: an R package for detailed development of ecological niche models using Maxent. *PeerJ*, 7(e6281). <https://doi.org/10.7717/peerj.6281>
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. (2017). Áreas Naturales Protegidas Federales de la República. Retrieved December 27, 2020, from http://sig.conanp.gob.mx/website/pagsig/info_shape.htm
- CONAFOR. (2009). Metodología del Inventario Nacional Forestal y de Suelos 2004 – 2009. Recuperado de <https://www.conafor.gob.mx/biblioteca/Inventario-Nacional-Forestal-y-de-Suelos.pdf>
- CONAFOR, & UACH. (2009). Inventario Nacional Forestal y de Suelos 2004-2009. Comisión Nacional Forestal – Universidad Autónoma Chapingo.
- Conde, C., Estrada, F., Martínez, B., Sánchez, O., & Gay, C. (2011). Regional climate change scenarios for México. *Atmósfera*, 24(1), 125–140. Recuperado de <http://www.scielo.org.mx/pdf/atm/v24n1/v24n1a9.pdf>
- Elith, J., H. Graham, C., P. Anderson, R., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., ... E. Zimmermann, N. (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29, 129–151. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x>

- Elith, J., Kearney, M., & Phillips, S. (2010). The art of modelling range-shifting species. *Methods in Ecology and Evolution*, 1, 330–342. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210x.2010.00036.x>
- Elith, J., & Leathwick, J. R. (2009). Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40(1), 677–697. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159>
- Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y. E., & Yates, C. J. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17(1), 43–57. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>
- Estrada-Contreras, I., Equihua, M., Castillo-Campos, G., & Rojas-Soto, O. (2015). Climate change and effects on vegetation in Veracruz, Mexico: An approach using ecological niche modelling. *Acta Botanica Mexicana*, 2015(112), 73–93.
- Estrada, F., Guerrero, V. M., Gay-García, C., & Martínez-López, B. (2013). A cautionary note on automated statistical downscaling methods for climate change. *Climatic Change*, 120(1), 263–276. <https://doi.org/10.1007/s10584-013-0791-7>
- Fernández Eguiarte, A., Zavala Hidalgo, J., & Romero Centeno, R. (2009). Atlas climático digital de México. Recuperado de <http://uniatmos.atmosfera.unam.mx/ACDM/> (Consultado el 20 de octubre de 2020).
- Flores-Tolentino, M., Ortiz, E., & Villaseñor, J. L. (2019). Ecological niche models as a tool for estimating the distribution of plant communities. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 90(e902829). <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2019.90.2829>
- García, E. (2004). Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppe. (UNAM, Ed.) (5° Ed.). México. Recuperado de <http://www.publicaciones.igg.unam.mx/index.php/ig/catalog/book/83>

- GBIF [Global Information Facility]. (2019). Free and open access to biodiversity data. Recuperado de www.gbif.org
- Gomes, V. H. F., Ijff, S. D., Raes, N., Amaral, I. L., Salomão, R. P., Coelho, L. D. S., ... Ter Steege, H. (2018). Species Distribution Modelling: Contrasting presence-only models with plot abundance data. *Scientific Reports*, 8(1), 1–12. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-18927-1>
- Gómez, J. D., Etchevers, J. D., Monterroso, A. I., Gay, C., Campo, J., & Martínez, M. (2008). Spatial estimation of mean temperature and precipitation in areas of scarce meteorological information. *Atmosfera*, 21(1), 35–56. Recuperado de <http://www.scielo.org.mx/pdf/atm/v21n1/v21n1a3.pdf>
- Granados Sánchez, D., & López Rios, G. F. (2000). *Sucesión Ecológica, Dinámica del Ecosistema* (Primera ed). México: Universidad Autónoma Chapingo.
- Granados Sánchez, D., & Tapia Vargas, R. (1990). *Comunidades vegetales*, 235.
- Hansen, M. H., & Yu, B. (2001). Model selection and the principle of minimum description length. *Journal of the American Statistical Association*. <https://doi.org/10.1198/016214501753168398>
- Hernandez, P. A., Graham, C. H., Master, L. L., & Albert, D. L. (2006). The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography*, 29(5), 773–785. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2006.04700.x>
- Hijmans, R.J., Cameron, S. E., Parram, J. L., Jones, P. G., & Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for land areas. *International Journal of Climatology*, 25(15), 1965–1978. <https://doi.org/10.002/joc.1276>
- Hijmans, Robert J., Etten, J. van, Mattiuzzi, M., Sumner, M., Greenberg, J. A., Lamigueiro, O. P,... Shortridge, A. (2014). Package “raster.” R Core Team.

- Hijmans, Robert J, Phillips, S., Leathwick, J., & Elith, J. (2020). Vignette of package “dismo”. Species Distribution Modeling package. CRAN (1.3-2). Recuperado de <https://cran.r-project.org/web/packages/dismo/dismo.pdf>
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remark. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 22, 415–427. <https://doi.org/10.1201/9781315366746>
- INEGI. (2016a). Conjunto de datos vectoriales de Uso del suelo y vegetación. Escala 1:250 000. Serie VI. (Capa Unión). México: Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI).
- INEGI. (2016b). División política estatal 1:250 000. 2015. México: Geoportal de Geoinformación de la CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). Recuperado de http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadatos/gis/dest_2015gw.xml? httpcache=yes& xsl=/db/metadatos/xsl/fgdc_html.xsl& indent=no
- INEGI, CONABIO, & INE. (2008). Ecorregiones terrestres de México. México: Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI), Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) e Instituto Nacional de Ecología (INE). Recuperado de http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadatos/gis/ecort08gw.xml? xsl=/db/metadatos/xsl/fgdc_html.xsl& indent=no
- IPCC. (2014). AR5 Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Intergovernmental Panel on Climate Change. Recuperado de <https://www.ipcc.ch/report/ar5/wg2/>
- López-Arce, L., Ureta, C., Granados-Sánchez, D., Rodríguez-Esparza, L., & Monterroso-Rivas, A. (2019). Identifying cloud forest conservation areas in Mexico from the potential distribution of 19 representative species. *Heliyon*, 5(3), 1–21. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2019.e01423>
- Maldonado-Sánchez, E.A., & Maldonado-Mares, F. (2010). Estructura y diversidad arborea de una Selva Alta Perennifolia en Tlacotalpa, Tabasco, México. *Universidad y Ciencia Trópico Humedo*, 26(3), 235–245.

- Maldonado-Sánchez, Emerson A., Ochoa-Gaona, S., Ramos-Reyes, R., Guadarrama-Olivera, M. de los Á., González-Valdivia, N., & H. J. de Jong, B. (2016). La selva inundable de Canacoite en Tabasco, México, una comunidad vegetal amenazada. *Acta Botanica Mexicana*, 115, 75–110. <https://doi.org/10.21829/abm115.2016.1113>
- Marmion, M., Parviainen, M., Luoto, M., Heikkinen, R. K., & Thuiller, W. (2009). Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling. *Diversity and Distributions*, 15, 59–69. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00491.x>
- Miranda, F., & Hernández-X, E. (1963). Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Bol. Soc. Bot. Méx*, 28(5), 29–179. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.17129/botsci.1084>
- Moreno-Sanchez, R., Moreno-Sanchez, F., & Torres-Rojo, J. M. (2011). National assessment of the evolution of forest fragmentation in Mexico. *Journal of Forestry Research*, 22(4), 167–174. <https://doi.org/10.1007/s11676-011-0145-0>
- Muscarella, R., Galante, P. J., Soley-Guardia, M., Boria, R. A., Kass, J. M., Uriarte, M., & Anderson, R. P. (2014). ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent ecological niche models. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(11), 1198–1205. <https://doi.org/10.1111/2041-210x.12261>
- O'Donnell, M. S., & Ignizio, D. A. (2012). Bioclimatic Predictors for Supporting Ecological Applications in the Conterminous United States. United States. Data Series 691.
- Odum, E. P. (1953). *Fundamentals of ecology*. Philadelphia: Saunders.
- Pennington, T., & Sarukhán, J. (2005). *Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies*. (D. UNAM, FCE. México, Ed.) (Tercera ed). Fondo de Cultura Económica.

- Peterson, A. T., Papeş, M., & Soberón, J. (2008). Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling*, 213, 63–72. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.11.008>
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., Dudík, M., Schapire, R. E., & Blair, M. E. (2017). Opening the black box: an open-source release of Maxent. *Ecography*, 40(7), 887–893. <https://doi.org/10.1111/ecog.03049>
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(3–4), 231–259. <https://doi.org/10.1016/J.ECOLMODEL.2005.03.026>
- R Core Team. (2019). R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria. Recuperado de <https://www.r-project.org/> (Consultado el 24 de noviembre de 2019)
- Roberge, J.-M., & Angelstam, P. (2004). Usefulness of the Umbrella Species Concept as a Conservation Tool. *Conservation Biology*, 18, 76–85. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00450.x>
- SEMARNAT. NORMA Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo., Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales § (2010). México. Recuperado de <http://biblioteca.semarnat.gob.mx/janium/Documentos/Ciga/agenda/DOFsr/DO2454.pdf> (Consultado el 14 de Agosto de 2019).
- SEMARNAT, & INECC. (2018). Sexta Comunicación Nacional y Segundo Informe Bienal de Actualización ante la Convención Marco de las Naciones Unidas sobre el Cambio Climático. (G. Patiño Mendiola & B. Helena, Eds.) (Primera ed). México: Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales and Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático. Recuperado de <http://cambioclimatico.gob.mx:8080/xmlui/handle/publicaciones/117> (Consultado el 25 de julio de 2020).

- Sierra, R., Campos, F., & Chamberlin, J. (2002). Assessing biodiversity conservation priorities: ecosystem risk and representativeness in continental Ecuador. *Landscape and Urban Planning*, 59(2), 95–110. [https://doi.org/10.1016/S0169-2046\(02\)00006-3](https://doi.org/10.1016/S0169-2046(02)00006-3)
- Soberón, J., Osorio-Olvera, L., & Peterson, T. (2017). Diferencias conceptuales entre modelación de nichos y modelación de áreas de distribución. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88, 437–441. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.03.011>
- Soberón, J., & Peterson, A. T. (2005). Interpretation of Models of Fundamental Ecological Niches and Species' Distributional Areas. *Biodiversity Informatics*, 2, 1–10. <https://doi.org/10.17161/bi.v2i0.4>
- Soepadmo, E. (1993). Tropical rain forests as carbon sinks. *Chemosphere*, 27(6), 1025–1039. [https://doi.org/10.1016/0045-6535\(93\)90066-E](https://doi.org/10.1016/0045-6535(93)90066-E)
- Trejo, I., Martínez-Meyer, E., Calixto-Pérez, E., Sánchez-Colón, S., Vázquez De La Torre, R., & Villers-Ruiz, L. (2011). Analysis of the effects of climate change on plant communities and mammals in México. *Atmosfera*, 24(1), 1–14.
- Van Vuuren, D. P., Edmonds, J., Kainuma, M., Riahi, K., Thomson, A., Hibbard, K., ... Rose, S. K. (2011). The representative concentration pathways: an overview. *Climatic Change*, 109(1), 5. <https://doi.org/10.1007/s10584-011-0148-z>
- Villavicencio-Enríquez, L., & Valdez-Hernández, J. I. (2003). Análisis de la estructura arbórea del sistema agroforestal rusticano de café en san miguel, Veracruz, México. *Agrociencia*, 37(4), 413–422. Recuperado de <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=30237410>
- Warren, D. L., & Seifert, S. N. (2011). Ecological niche modeling in Maxent: The importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecological Applications*, 21(2), 335–342. <https://doi.org/10.1890/10-1171.1>

- Whittaker, R. H. (1953). A Consideration of Climax Theory: The Climax as a Population and Pattern. *Ecological Monographs*, 23(1), 41–78. <https://doi.org/10.2307/1943519>
- Whittaker, R. H., & Levin, S. A. (1977). The role of mosaic phenomena in natural communities. *Theoretical Population Biology*, 12(2), 117–139. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0040-5809\(77\)90039-9](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0040-5809(77)90039-9)
- Whittaker, R. J., Araújo, M. B., Jepson, P., Ladle, R. J., Watson, J. E. M., & Willis, K. J. (2005). Conservation biogeography: Assessment and prospect. *Diversity and Distributions*, 11, 3–23. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2005.00143.x>
- WorldClim. (2015). Global Climate Data. Recuperado de www.worldclim.org (Consultado el 07 de agosto de 2020).
- Zelazowski, P., Malhi, Y., Huntingford, C., Sitch, S., & Fisher, J. B. (2011). Changes in the potential distribution of humid tropical forests on a warmer planet. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 369, 137–160. <https://doi.org/10.1098/rsta.2010.0238>

7 CAPÍTULO 5. CONCLUSIONES GENERALES

Se pudo verificar que la selva alta perennifolia presenta una alta diversidad de formas y especies arbóreas como se indica en la literatura. Fue posible evaluar los efectos del cambio climático en sus principales especies arbóreas a la vez que se trató de aproximar la distribución potencial de la comunidad entera ante el calentamiento global. Lo anterior se logró con el modelado del nicho ecológico de las especies mediante técnicas intensivas de aprendizaje de máquina (Maxent y Kuenm). Dichas especies fueron seleccionadas con base en la valoración estructural de datos oficiales correspondientes a su etapa clímax y con base en revisión de literatura. Se logró aproximar la distribución espacial de la comunidad, puesto que al comparar la distribución reportada para sus diferentes estados sucesionales hubo un 85.3% de coincidencia y 97.4% con la etapa de viejo crecimiento o clímax, que según consideraciones personales, se tiene una precisión suficiente para planear su conservación. Aunque es necesario explorar las zonas ubicadas más al norte del país (zonas de las huastecas), ya que en esos lugares es dónde menos hubo coincidencia.

En la valoración estructural llevada a cabo se pudo constatar la gran variabilidad de especies arbóreas que se presentan en esta comunidad vegetal, las cuales van desde especies típicas o características de estados sucesionales maduros (e incluso de los que se piensa, son vegetación primaria o clímax) hasta especies clásicas de áreas perturbadas (vegetación secundaria). En esta evaluación, los valores más altos correspondieron a especies de uso múltiple como *Brosimum alicastrum* y *Bursera simaruba* así como a especies de portes grandes como *Terminalia amazonia* y *Dialium guianense*.

Con respecto al uso de especies de amplia distribución en el modelado, algunos autores consideran que deben excluirse, en este estudio se ha decidido incluirlas tras la consideración de que formaron parte indispensable la estructura de la comunidad (análisis realizado en el capítulo 3). Por ende, estas se deben considerar al menos de forma parcial (sin su sobre representación), y tratar, en la medida de lo posible, compensar la cantidad de especies características de

cada uno de los diferentes estados sucesionales y regiones de las cuales se tenga registro. También es posible, hacer un análisis como el de esta tesis pero por etapa sucesional o región con una cantidad de especies equitativa, obtener los ensambles de cada condición y unirlos para tener un análisis más generalizable.

Las áreas de distribución potencial más grandes correspondieron a especies de sucesión secundaria (como *Tabebuia rosea* y *Cecropia obtusifolia*), lo cual era de esperarse debido a la amplia gama de condiciones, estados de perturbación y comunidades vegetales en las cuales estas pueden vivir. Con la consideración de los escenarios de cambio climático, *Guarea glabra* es la especie que presentó áreas potenciales más grandes para su distribución; *Enterolobium cyclocarpum* presentó la menor variación porcentual; *Brosimum alicastrum* presentó mayor pérdida en área de distribución potencial (km²); aunque algunas de las especies más afectadas por pérdida en el sentido porcentual fueron *T. amazonia* y *Magnolia mexicana*. Esta última se encuentra en la norma mexicana de protección de especies (NOM 059 de SEMARNAT), así que su protección y conservación debe ser llevada a cabo lo más pronto posible para que al largo plazo no se afecte su área de distribución. Por otro lado, la especie que a consideración del autor no tuvo una representación tan adecuada fue *Pouteria sapota* debido a que su mapa de distribución cargó las probabilidades de presencia hacia la Península de Yucatán, es posible que la reducción del sesgo de muestreo en esta especie en particular no haya sido el suficiente, por lo cual se recomienda un adelgazamiento con un espaciamiento entre registros mayor al utilizado.

En general, en el entrenamiento y prueba de los modelos de Maxent se encontró que las tasas de omisión fueron más altas en especies de distribución amplia, pero en el caso particular de *Terminalia amazonia* se encontró lo mismo, a pesar de ser una especie típica de estados sucesionales maduros y a pesar de haber usado cuadrículas de adelgazamiento de diferentes tamaños en el adelgazamiento de los registros geográficos, lo cual posiblemente se deba que exista cierto sesgo de muestreo o referencias erróneas en sus registros, lo cual

debe tomarse en cuenta para futuras investigaciones. También es posible que el modelo elegido no haya sido el más adecuado. En la evaluación final de los modelos y en el caso particular de los mejores modelos de *Annona glabra*, *Licana platypus*, *Magnolia mexicana*, *Schefflera morototoni*, *Terminalia amazonia*, *Vatairea lundellii* y *Vochysia guatemalensis*, las tasas de omisión fueron muy grandes (>10%). Para mejorar esta métrica se recomienda el uso de diferentes criterios en la selección de los modelos y de diferentes tamaños de cuadrícula en el adelgazamiento de los registros geográficos.

La selección de los modelos de Maxent se basó en complejidad con el Criterio de Información de Akaike (que tiene su origen en el enfoque frecuentista de la estadística) el cual ha sido criticado por algunos especialistas en la materia debido a que, en simulaciones computacionales selecciona modelos demasiado complejos cuando los modelos originales (del que se generan los datos) son más simples. Así que se recomienda usar junto con el anterior, otros criterios que se basan en diferentes enfoques que se han indicado como más robustos en dicha labor. Algunos ejemplos son el criterio de la longitud mínima de la descripción (MDL), el criterio de información bayesiano (BIC) y algunas de sus modificaciones.

Se notó ausencia de RG del INFyS en regiones cercanas a la selva Lacandona, lo cual podría pensarse como un factor que pudiera haber reducido la cantidad de especies que ahí se pueden distribuir, sin embargo hubo mucha abundancia de DPs en estas regiones, lo cual hace pensar que el sesgo del muestreo no es tan considerable como para cargar la distribución de la especie hacia áreas con mayor cantidad de registros (muestreadas de manera más intensiva). Cabe recalcar que en los escenarios de cambio climático también se sitúan a estas áreas con las mayores cantidades de DPs (ensambladas).

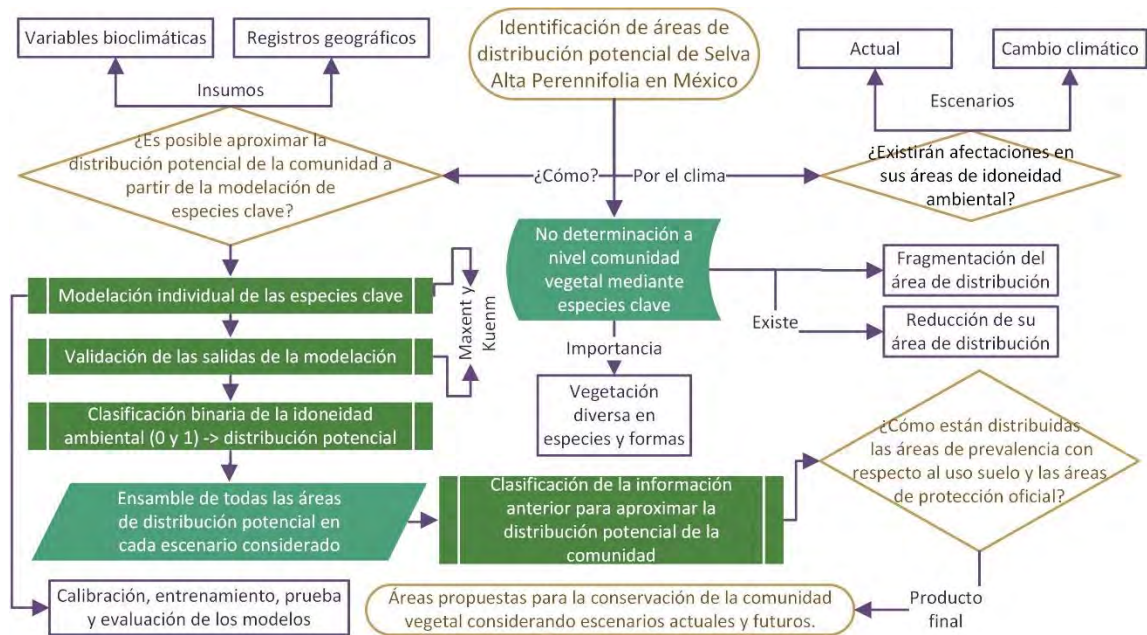
Se sugiere la inclusión de este tipo de información en los programas de manejo de las Áreas Naturales Protegidas y en la definición de nuevas áreas debido a que, en algunos de los lugares donde existen y en dónde se prevé que existan las condiciones adecuadas para un gran número de especies, no se cuenta con

áreas bajo ninguna categoría de protección. La categoría más adecuada para la DP de la comunidad vegetal (SAP Adecuada, coincidencia en la DP de 14 a 22 especies) según los escenarios considerados, se reduce drásticamente de 4.45% a alrededor de 1% al nivel nacional. Por esta razón, las áreas que se han propuesto para la conservación de este invaluable recurso natural son estratégicas ante las condiciones adversas previstas por calentamiento global para esta y otras comunidades vegetales en México. Lo anterior se afirma debido a que, según los resultados de estudios similares realizados en comunidades vegetales contiguas así como los resultados de esta investigación, puede haber mezcla de elementos florísticos por su migración a lugares más idóneos. Por otro lado, se encontró que más del 50% del uso de suelo en el área que correspondió a la categoría de SAP Adecuada era de uso pecuario y agrícola. Estas áreas debieron corresponder a la selva primaria original con la que se contaba en el país hasta mediados del siglo pasado, cuando comenzaron los programas de expansión de la agricultura y la ganadería en México; y como consecuencias se tuvieron el cambio de uso de suelo, fragmentación y pérdida acelerada de su área de distribución. De manera general y a nivel nacional, el escenario futuro más pesimista fue GFDL_CM3 RCP 8.5 debido a que la categoría de SAP Adecuada pasaría a áreas con menor cantidad de DPs: en alrededor de 1.6% a la categoría de 8 a 13 especies (SAP Posible) y casi en el mismo porcentaje pasaría de 1 a 7 especies (No SAP); mientras que HADGEM2_ES RCP 8.5 indicó un porcentaje de SAP Posible en alrededor de 2.5% y No SAP en cerca de 1.1%.

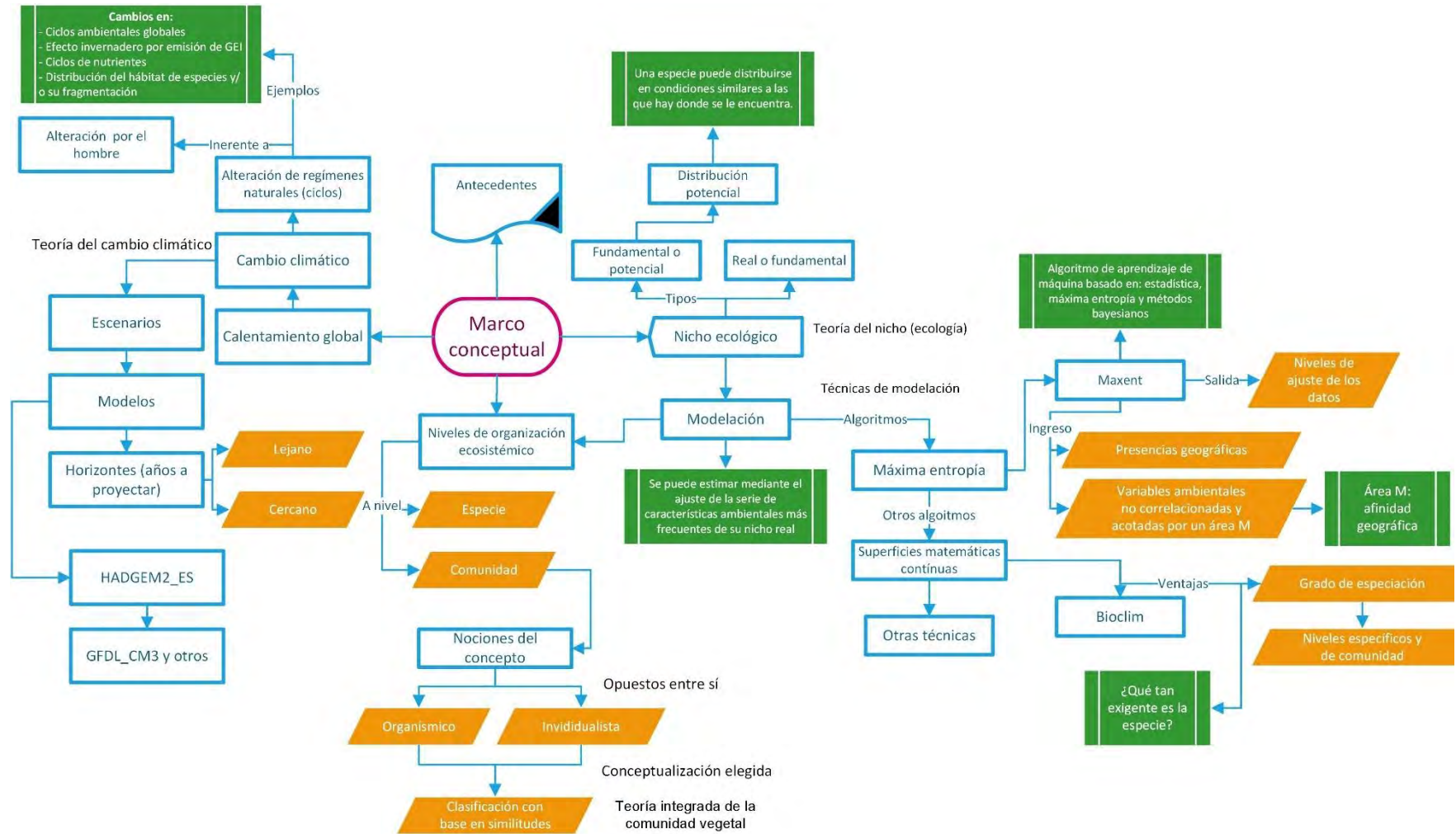
En promedio, las áreas de distribución actual de la SAP se encuentran cargadas hacia áreas de mayor altitud (468 msnm) con respecto a las de distribución potencial actual (SAP Adecuada, media de 381 msnm). Con ambos escenarios futuros se encontraron cambios considerables en la altitud media de las áreas en donde se encontraría la SAP Adecuada (DPs de 14 a 22 especies): 1 061 msnm por HADGEM2_ES y 1 036 msnm por GFDL_CM3.

8 ANEXOS

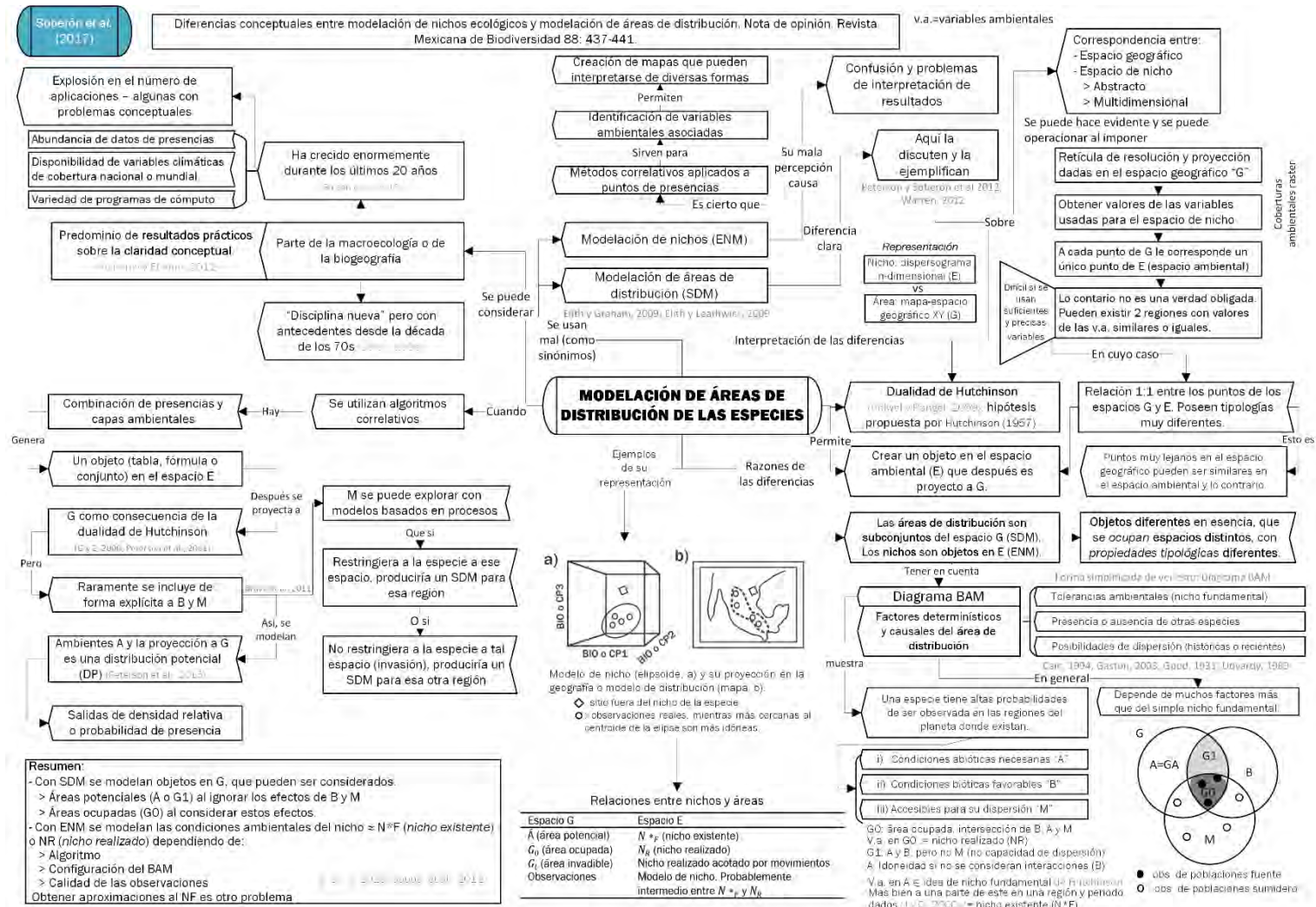
8.1 Anexo 1. Diagrama del problema de investigación



8.2 Anexo 2. Mapa conceptual del marco de referencia



8.3 Anexo 3. Mapas mentales de lecturas relevantes para la investigación



8.4 Anexo 4. Medias de las variables bioclimáticas del escenario actual por especie

Especie	Bio 2	Bio 3	Bio 4	Bio 5	Bio 6	Bio 7	Bio 13	Bio 14	Bio 15	Bio 18
<i>Annona glabra</i>	11.5±0.21	64.0±0.79	2.0±0.05	33.7±0.30	15.7±0.32	18.0±0.21	356.3±2.13	47.9±4.38	69.7±1.58	488.9±2.25
<i>Aspidosperma megalocarpon</i>	12.6±0.17	67.1±0.56	1.9±0.05	34.5±0.23	15.7±0.16	18.8±0.21	307.1±1.60	37.6±2.57	69.7±1.26	433.8±1.86
<i>Brosimum alicastrum</i>	12.7±0.07	66.8±0.26	2.0±0.02	34.1±0.08	15.1±0.10	19.1±0.09	277.2±0.62	33.4±1.11	70.8±0.60	453.5±0.74
<i>Bursera simaruba</i>	13.2±0.07	66.7±0.23	2.1±0.03	34.2±0.09	14.3±0.11	19.9±0.11	257.1±0.43	27.2±0.84	76.0±0.58	437.0±0.60
<i>Calophyllum brasiliense</i>	11.6±0.16	65.0±0.63	1.9±0.05	33.1±0.23	15.2±0.23	17.9±0.16	410.6±1.32	47.6±3.32	74.6±1.54	545.2±1.73
<i>Cecropia obtusifolia</i>	12.3±0.13	66.5±0.46	1.9±0.04	33.1±0.19	14.5±0.19	18.6±0.15	363.2±1.12	41.1±2.52	75.9±1.22	522.1±1.46
<i>Dialium guianense</i>	10.7±0.10	61.8±0.51	2.0±0.03	33.5±0.22	16.2±0.21	17.3±0.13	472.4±1.42	66.6±3.41	65.8±0.82	569.2±1.86
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	13.2±0.15	67.3±0.51	2.0±0.05	34.0±0.17	14.3±0.23	19.7±0.21	267.0±0.88	21.4±1.81	84.8±1.26	453.8±1.38
<i>Guarea glabra</i>	11.6±0.15	65.0±0.55	1.9±0.05	32.4±0.24	14.6±0.25	17.8±0.16	413.0±1.17	48.1±3.05	75.8±1.34	557.0±1.53
<i>Guatteria anomala</i>	11.7±0.27	66.0±1.07	1.8±0.10	32.8±0.50	15.1±0.46	17.7±0.28	427.1±2.73	52.2±6.29	70.8±2.46	539.0±3.40
<i>Heliocarpus donnell-smithii</i>	12.1±0.13	65.3±0.54	1.9±0.05	32.7±0.24	14.0±0.27	18.6±0.17	363.1±1.16	42.6±2.49	75.5±1.20	501.7±1.43
<i>Licania platypus</i>	11.7±0.27	65.9±1.25	1.8±0.12	33.0±0.44	15.3±0.51	17.7±0.27	388.0±2.09	41.9±5.13	77.8±2.83	521.9±3.00
<i>Magnolia mexicana</i>	11.4±0.31	64.8±0.99	1.9±0.08	31.0±0.57	13.5±0.55	17.5±0.31	449.1±2.51	61.8±6.83	69.7±2.45	592.6±3.25
<i>Manilkara zapota</i>	12.9±0.09	67.6±0.28	2.0±0.02	34.6±0.10	15.6±0.10	19.1±0.11	241.1±0.58	31.1±0.93	68.1±0.59	400.8±0.69
<i>Pouteria campechiana</i>	13.1±0.07	68.7±0.24	1.9±0.02	34.5±0.10	15.5±0.11	19.1±0.10	240.9±0.57	32.4±0.96	66.8±0.51	417.1±0.70
<i>Schefflera morototoni</i>	11.3±0.22	63.8±1.00	1.9±0.07	32.2±0.51	14.5±0.51	17.7±0.21	401.2±2.08	49.6±4.51	72.0±1.89	492.4±2.69
<i>Spondias mombin</i>	12.9±0.10	67.5±0.33	1.9±0.03	34.4±0.12	15.3±0.14	19.1±0.12	273.5±0.72	32.4±1.32	72.6±0.88	423.1±0.83
<i>Swietenia macrophylla</i>	12.8±0.13	67.1±0.40	2.0±0.03	34.5±0.16	15.5±0.14	19.0±0.15	266.4±1.01	34.5±1.64	68.0±0.86	431.2±1.49
<i>Tabebuia rosea</i>	12.9±0.15	66.8±0.56	2.0±0.06	34.2±0.16	14.8±0.21	19.40±0.2	292.4±0.97	26.8±1.93	81.0±1.26	465.6±1.34
<i>Terminalia amazonia</i>	11.0±0.10	62.9±0.54	2.0±0.03	33.2±0.24	15.8±0.23	17.4±0.11	452.6±1.34	60.7±3.15	67.5±0.91	547.8±1.78
<i>Vatairea lundellii</i>	10.9±0.15	62.5±0.75	1.9±0.06	33.2±0.29	15.6±0.27	17.5±0.15	482.9±1.75	65.5±4.6	67.8±1.51	590.0±2.42
<i>Vochysia guatemalensis</i>	10.9±0.16	62.3±0.56	2.1±0.04	33.0±0.36	15.6±0.36	17.4±0.19	428.6±1.66	58.1±3.94	68.4±1.19	525.2±2.19
Media general	12.6±0.03	66.4±0.10	2.0±0.01	33.9±0.04	14.9±0.04	18.9±0.04	306.2±0.24	36.1±0.46	73.0±0.24	464.5±0.28

Los intervalos de confianza se obtuvieron con una confiabilidad del 95%.

Fórmula: $\left| \mu - \bar{x} \leq t \frac{s}{\sqrt{n}} \right| = -t \frac{s}{\sqrt{n}} < \mu - \bar{x} < t \frac{s}{\sqrt{n}} = \bar{x} - t \frac{s}{\sqrt{n}} < \mu < \bar{x} + t \frac{s}{\sqrt{n}} ; \therefore \mu \in \left[\bar{x} - t \frac{s}{\sqrt{n}}, \bar{x} + t \frac{s}{\sqrt{n}} \right] ; \therefore \text{Intervalo}_{\text{confianza}} = \pm t \frac{s}{\sqrt{n}}$

8.5 Anexo 5. Valores porcentuales de la distribución potencial actual de las especies por estado

Estado	<i>Annona glabra</i>	<i>Aspidosperma megalocarpum</i>	<i>Brosimum alicastrum</i>	<i>Bursera simaruba</i>	<i>Calophyllum brasiliense</i>	<i>Cecropia obtusifolia</i>	<i>Dialium guianense</i>	<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	<i>Guarea glabra</i>	<i>Guatteria anomala</i>	<i>Heliocarpus donnell-smithii</i>	<i>Licania platypus</i>	<i>Magnolia mexicana</i>	<i>Manilkara zapota</i>	<i>Pouteria campechiana</i>	<i>Schefflera morototoni</i>	<i>Spondias mombin</i>	<i>Swietenia macrophylla</i>	<i>Tabebuia rosea</i>	<i>Terminalia amazonia</i>	<i>Vatairea lundellii</i>	<i>Vochysia guatemalensis</i>	Área estatal (km ²)
Campeche	43.3	88.9	89.1	95.2		92.8		99.7	5.4	29.8	80.1	10.6		99.2	88.6		99.6	79.9	99.6			0.9	55 498
Chiapas	41.2	53.7	45.7	77.9	55.5	84.0	32.3	90.2	59.3	66.4	92.2	77.1	46.5	36.7	7.5	54.0	77.7	24.3	89.4	41.4	37.2	37.5	72 672
Chihuahua				0.1																			247 394
Colima			79.2	89.4	2.2	7.5		94.1	4.2			9.9		20.2			33.9	0.7	92.9				5 764
Durango			0.4	3.4	0.0	0.2		6.9	0.0		0.0								3.8				123 364
Guanajuato				0.2				0.0						0.2									30 607
Guerrero	3.8	6.8	0.3	59.5	25.0	51.3		97.3	26.4	19.1	67.4	46.7	9.8			9.8	51.1	0.2	89.9	0.2		0.0	63 531
Hidalgo	0.6	0.4	13.5	21.9	0.0	17.2		16.2	10.6	4.7	24.9	1.9	2.4	0.0	0.6	0.3	8.2	0.0	13.9			0.0	20 821
Jalisco	0.2		10.2	22.2	7.1	9.0		28.3	8.4		4.1	2.4	1.1	1.0		0.2	3.1	0.1	22.2				78 591
México				8.7	0.2	0.9		19.1	0.4		10.7	0.7	0.0			0.2	2.9		15.8				22 351
Michoacán	0.4	0.8	9.9	37.4	4.5	7.1		53.6	5.1	0.6	3.8	7.3	0.0	0.9		1.5	7.3	0.4	48.6				58 587
Morelos				39.2		1.3		70.6			7.6	0.0					0.1		54.3				4 879
Nayarit	0.6		42.8	61.1	18.7	24.4		72.6	23.5		15.3	19.6	1.0			1.1	3.8	10.4	61.3				27 909
Nuevo Leon											0.0												64 156
Oaxaca	29.7	26.7	22.8	45.8	31.6	51.6	18.0	63.8	34.5	36.4	61.3	44.6	26.5	9.7	2.2	31.5	45.9	3.7	55.3	23.2	18.6	22.7	92 649
Puebla	3.4	3.3	10.6	25.3	2.9	12.7	0.9	34.3	11.6	9.2	18.2	11.9	11.1	1.3	0.8	7.9	8.9	5.0	23.9	1.7	1.3	1.9	34 309
Queretaro	0.8		2.6	11.5	0.0	3.2		5.7	1.9	1.3	6.0	0.1	0.9	1.5			1.3	0.0	2.1				11 691
Quintana Roo	74.7	80.2	96.1	97.9	0.7	96.1		96.1	0.7	57.8	97.1	7.6		98.0	98.0	1.3	97.9	83.9	90.2				43 330
San Luis P.	0.2	0.0	4.6	15.7	0.0	6.2		12.9	1.3	0.3	11.8	0.5	0.4	1.0			1.9	0.1	16.7		0.0		61 138
Sinaloa			5.4	30.1		0.0		45.9	0.0			0.9					0.1		29.8				55 518
Sonora				0.4																			180 144
Tabasco	85.0	97.3	33.4	65.3	33.3	81.7	26.5	99.4	89.9	99.4	99.4	99.3	11.0	77.4	0.2	36.8	99.4	19.8	99.4	30.5	19.3	69.0	24 222
Tamaulipas	0.0		0.6	8.6		0.7		4.7			3.2								10.1				78 086
Veracruz	56.4	32.9	50.9	76.7	36.6	44.3	26.2	75.9	41.1	41.5	72.2	58.4	30.9	20.1	1.2	43.1	62.8	4.5	89.6	30.9	23.2	32.8	70 587
Yucatán	79.9	62.7	92.2	99.8		88.6		99.8		44.4	65.0			99.7	86.7	2.0	92.2	57.4	92.2				39 436
Zacatecas				0.2				0.0															75 275
Total (km²)	210	225	269	459	134	352	65	548	169	211	388	219	94	209	134	119	350	137	516	81	65	89	
	243	383	976	576	329	216	367	940	602	374	264	034	893	148	726	495	397	551	555	495	754	419	

8.6 Anexo 6. Referencias de los registros geográficos de GBIF

Especie	Referencie
<i>Annona glabra</i> L.	GBIF.org (28 September 2019). GBIF Occurrence Download. https://doi.org/10.15468/dl.f1stn1
<i>Aspidosperma megalocarpon</i> Müll. Arg.	GBIF.org (04 August 2019). GBIF Occurrence Download. https://doi.org/10.15468/dl.bey5ex
<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	GBIF.org (08 August 2019). GBIF Occurrence Download. https://doi.org/10.15468/dl.kfx4ut
<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	GBIF.org (04 August 2019). GBIF Occurrence Download. https://doi.org/10.15468/dl.oz4ynm
<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	GBIF.org (04 August 2019). GBIF Occurrence Download. https://doi.org/10.15468/dl.3ntst0
<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.	GBIF.org (25 September 2019). GBIF Occurrence Download. https://doi.org/10.15468/dl.w11hj8
<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandwith	GBIF.org (08 August 2019). GBIF Occurrence Download. https://doi.org/10.15468/dl.5zzeoe
<i>Enterolobium cyclocarpum</i> (Jacq.) Griseb.	GBIF.org (28 September 2019). GBIF Occurrence Download. https://doi.org/10.15468/dl.9p52qr
<i>Guarea glabra</i> Vahl	GBIF.org (28 September 2019). GBIF Occurrence Download. https://doi.org/10.15468/dl.uiarge
<i>Guatteria anomala</i> R.E. Fr.	GBIF.org (04 August 2019). GBIF Occurrence Download. https://doi.org/10.15468/dl.28bmi7
<i>Heliocarpus donnell-smithii</i> Rose ex Donn. Sm.	GBIF.org (28 September 2019). GBIF Occurrence Download. https://doi.org/10.15468/dl.omurum
<i>Licania platypus</i> (Hemsl.) Fritsch	GBIF.org (06 August 2019). GBIF Occurrence Download. https://doi.org/10.15468/dl.uryxkd
<i>Magnolia mexicana</i> DC.	GBIF.org (11 September 2019). GBIF Occurrence Download. https://doi.org/10.15468/dl.i2p0vm
<i>Manilkara zapota</i> (L.) P. Royen	GBIF.org (08 August 2019). GBIF Occurrence Download. https://doi.org/10.15468/dl.ebpr7v
<i>Pouteria campechiana</i> (Kunth) Baehni	GBIF.org (09 August 2019). GBIF Occurrence Download. https://doi.org/10.15468/dl.v6fmwr
<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Maguire, Steyerl. & Frodin	GBIF.org (28 September 2019). GBIF Occurrence Download. https://doi.org/10.15468/dl.2vzwhd
<i>Spondias mombin</i> Jacq.	GBIF.org (28 September 2019). GBIF Occurrence Download. https://doi.org/10.15468/dl.nlibyr
<i>Swietenia macrophylla</i> King	GBIF.org (08 August 2019). GBIF Occurrence Download. https://doi.org/10.15468/dl.i75pxx
<i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) Bertero ex A.DC.	GBIF.org (28 September 2019). GBIF Occurrence Download. https://doi.org/10.15468/dl.2vzwhd
<i>Terminalia amazonia</i> (J.F.Gmel.) Excell	GBIF.org (28 September 2019). GBIF Occurrence Download. https://doi.org/10.15468/dl.2vzwhd
<i>Vatairea lundellii</i> (Standl.) Killip ex Record	GBIF.org (08 August 2019). GBIF Occurrence Download. https://doi.org/10.15468/dl.3mqopx
<i>Vochysia guatemalensis</i> Donn. Sm.	GBIF.org (09 August 2019). GBIF Occurrence Download. https://doi.org/10.15468/dl.epychv

8.7 Anexo 7. Resumen de los modelos de distribución de Maxent

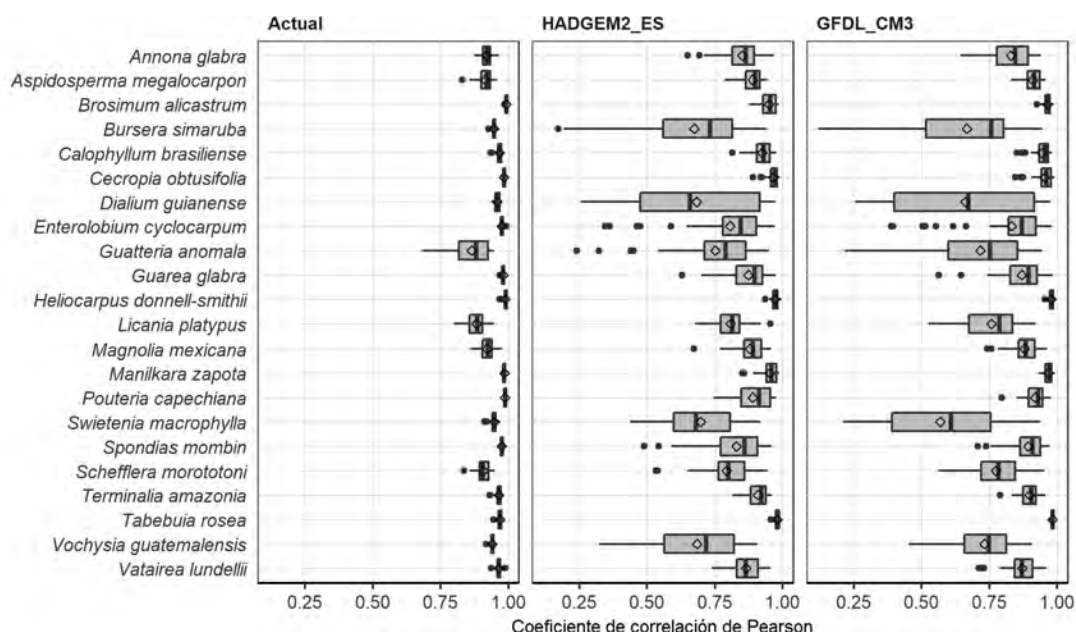


Ilustración 1. Gráficos de cajas de los coeficientes de correlación de Pearson (r) de las 10 réplicas de los modelos de distribución de Maxent por especie.

Mapas promedio y desviación estándar de las 10 réplicas de los modelos

<i>Annona glabra</i> L.	165
<i>Aspidosperma megalocarpum</i> Müll. Arg.	166
<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	167
<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	168
<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	169
<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.	170
<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandwith	171
<i>Enterolobium cyclocarpum</i> (Jacq.) Griseb.	172
<i>Guarea glabra</i> Vahl	173
<i>Guatteria anomala</i> R.E. Fr.	174
<i>Heliocarpus donnell-smithii</i> Rose ex Donn. Sm.	175
<i>Licania platypus</i> (Hemsl.) Fritsch	176
<i>Magnolia mexicana</i> DC.	177
<i>Manilkara zapota</i> (L.) P. Royen	178
<i>Pouteria campechiana</i> (Kunth) Baehni	179
<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Maguire, Steyerl. & Frodin	180
<i>Spondias mombin</i> Jacq.	181
<i>Swietenia macrophylla</i> King	182
<i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) Bertero ex A.DC.	183
<i>Terminalia amazonia</i> (J.F.Gmel.) Excell	184
<i>Vatairea lundellii</i> (Standl.) Killip ex Record	185
<i>Vochysia guatemalensis</i> Donn. Sm.	186

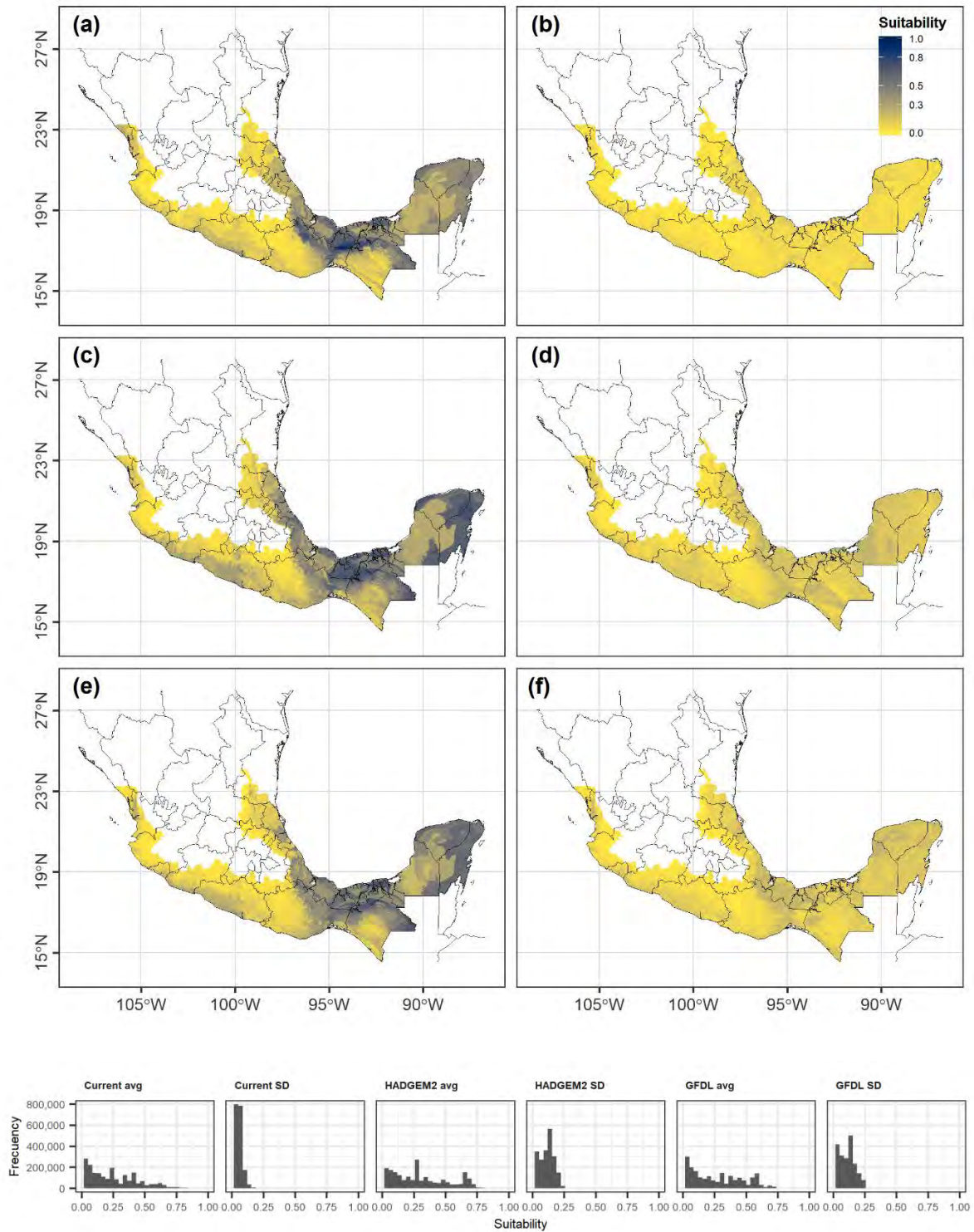


Ilustración 2. Modelos de distribución de *Annona glabra* L. (a) Mapa promedio del escenario actual y (b) su mapa de desviaciones estándar. (c) Mapa promedio del escenario de cambio climático HADGEM2_ES RCP 8.5 y (d) su mapa de desviaciones estándar. (e) Mapa promedio del escenario de cambio climático GFDL_CM3 RCP 8.5 y (f) su mapa de desviaciones estándar.

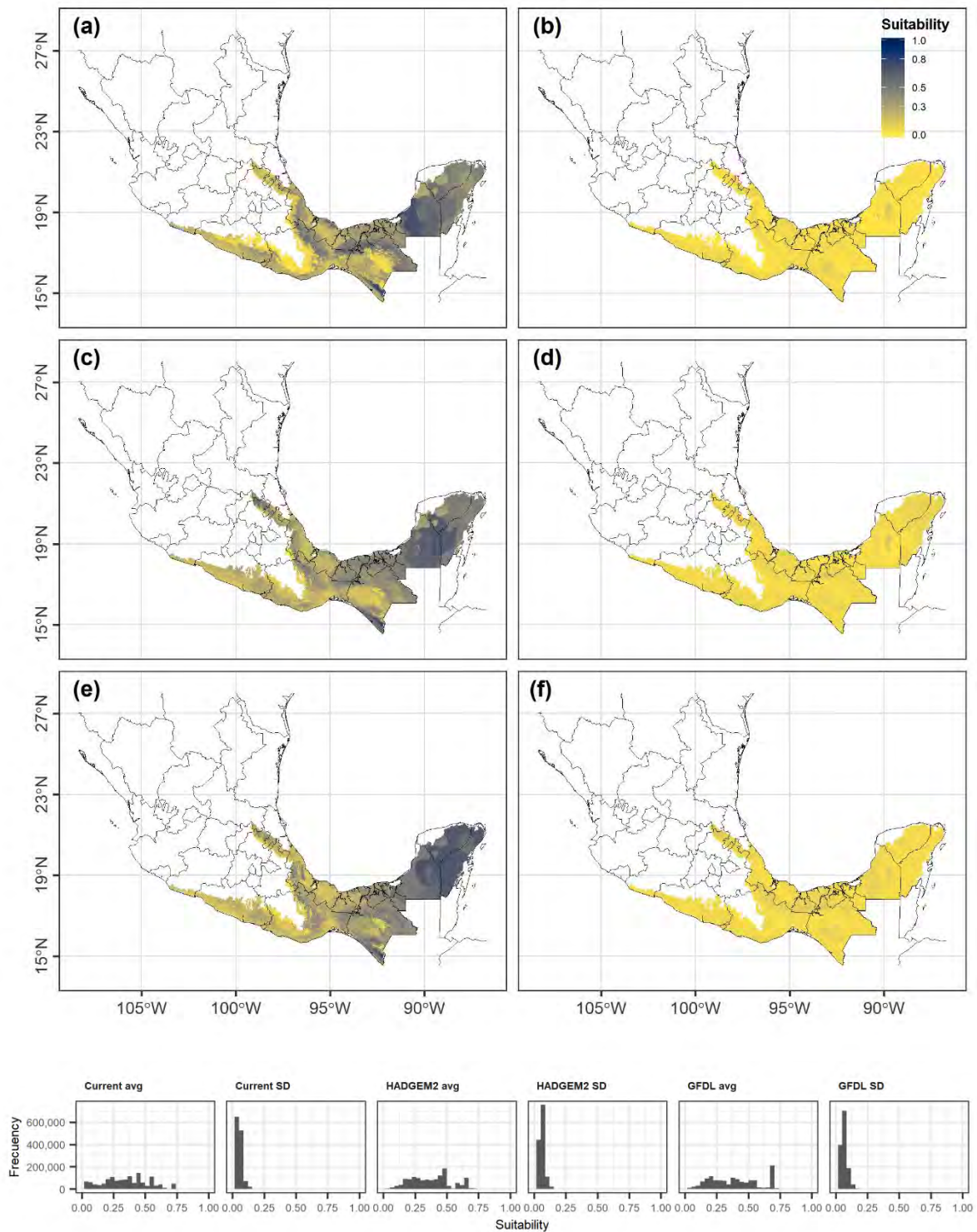


Ilustración 3. Modelos de distribución de *Aspidosperma megalocarpon* Müll. Arg. (a) Mapa promedio del escenario actual y (b) su mapa de desviaciones estándar. (c) Mapa promedio del escenario de cambio climático HADGEM2_ES RCP 8.5 y (d) su mapa de desviaciones estándar. (e) Mapa promedio del escenario de cambio climático GFDL_CM3 RCP 8.5 y (f) su mapa de desviaciones estándar.

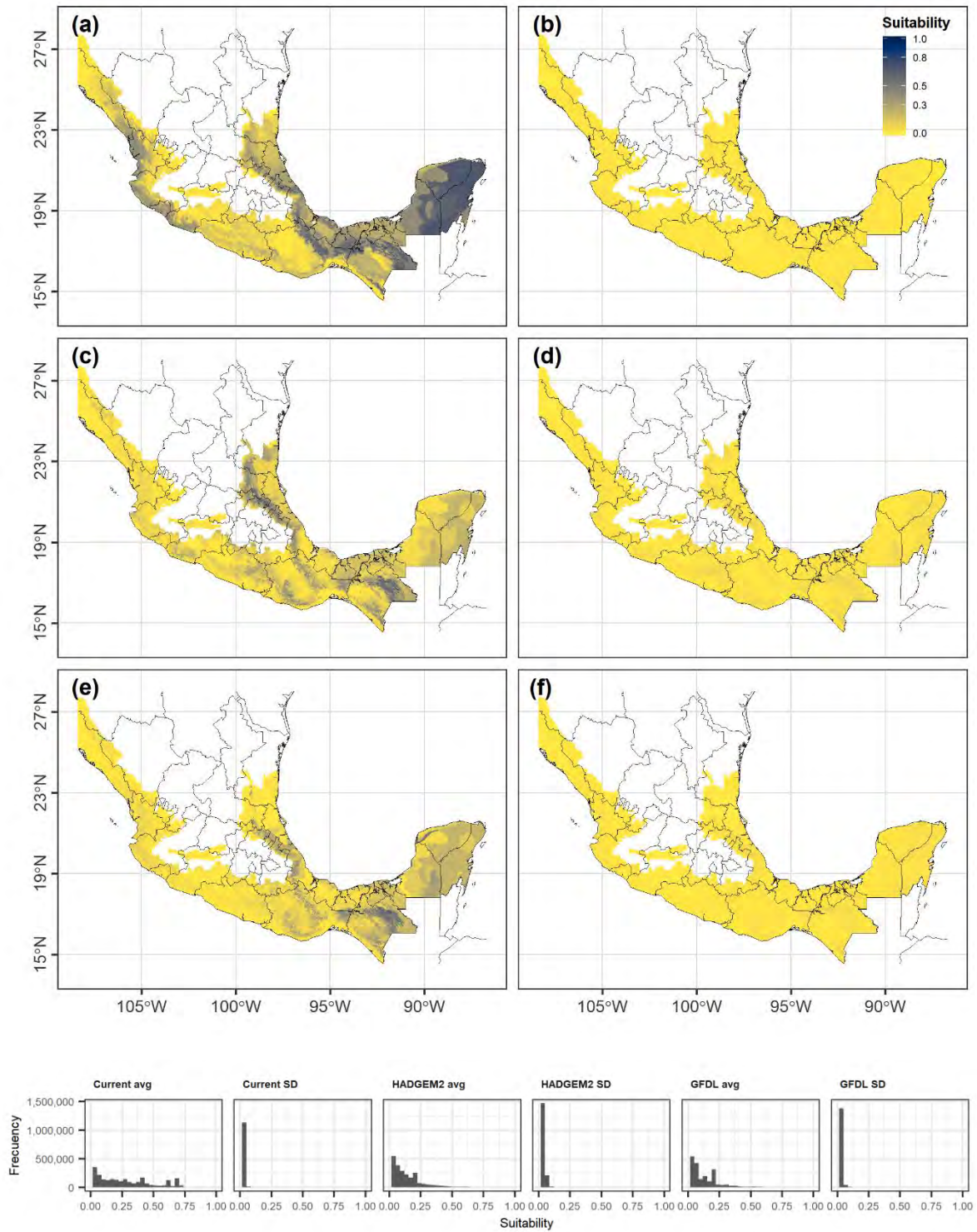


Ilustración 4. Modelos de distribución de *Brosimum alicastrum* Sw. (a) Mapa promedio del escenario actual y (b) su mapa de desviaciones estándar. (c) Mapa promedio del escenario de cambio climático HADGEM2_ES RCP 8.5 y (d) su mapa de desviaciones estándar. (e) Mapa promedio del escenario de cambio climático GFDL_CM3 RCP 8.5 y (f) su mapa de desviaciones estándar.

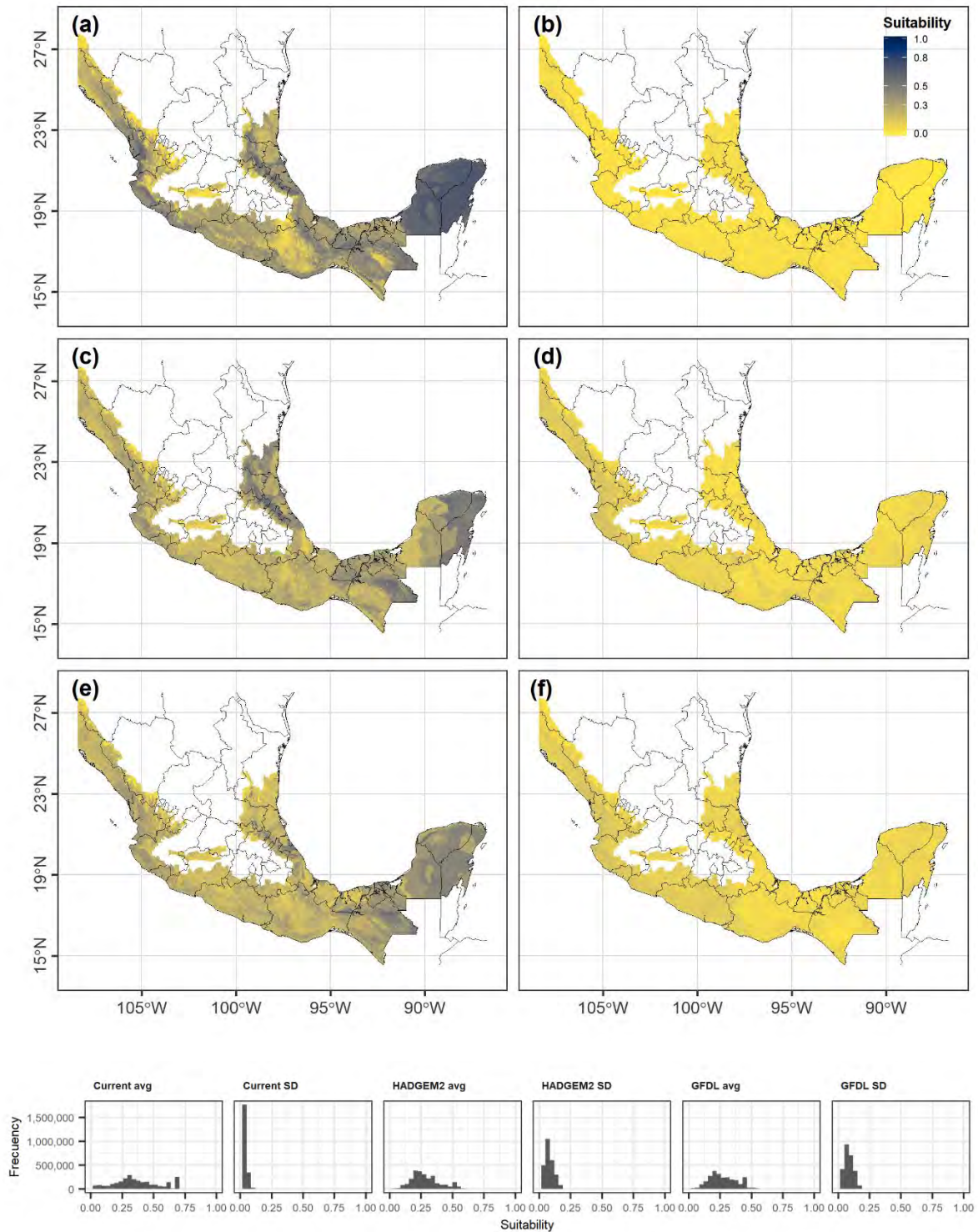


Ilustración 5. Modelos de distribución de *Bursera simaruba* (L.) Sarg. (a) Mapa promedio del escenario actual y (b) su mapa de desviaciones estándar. (c) Mapa promedio del escenario de cambio climático HADGEM2_ES RCP 8.5 y (d) su mapa de desviaciones estándar. (e) Mapa promedio del escenario de cambio climático GFDL_CM3 RCP 8.5 y (f) su mapa de desviaciones estándar.

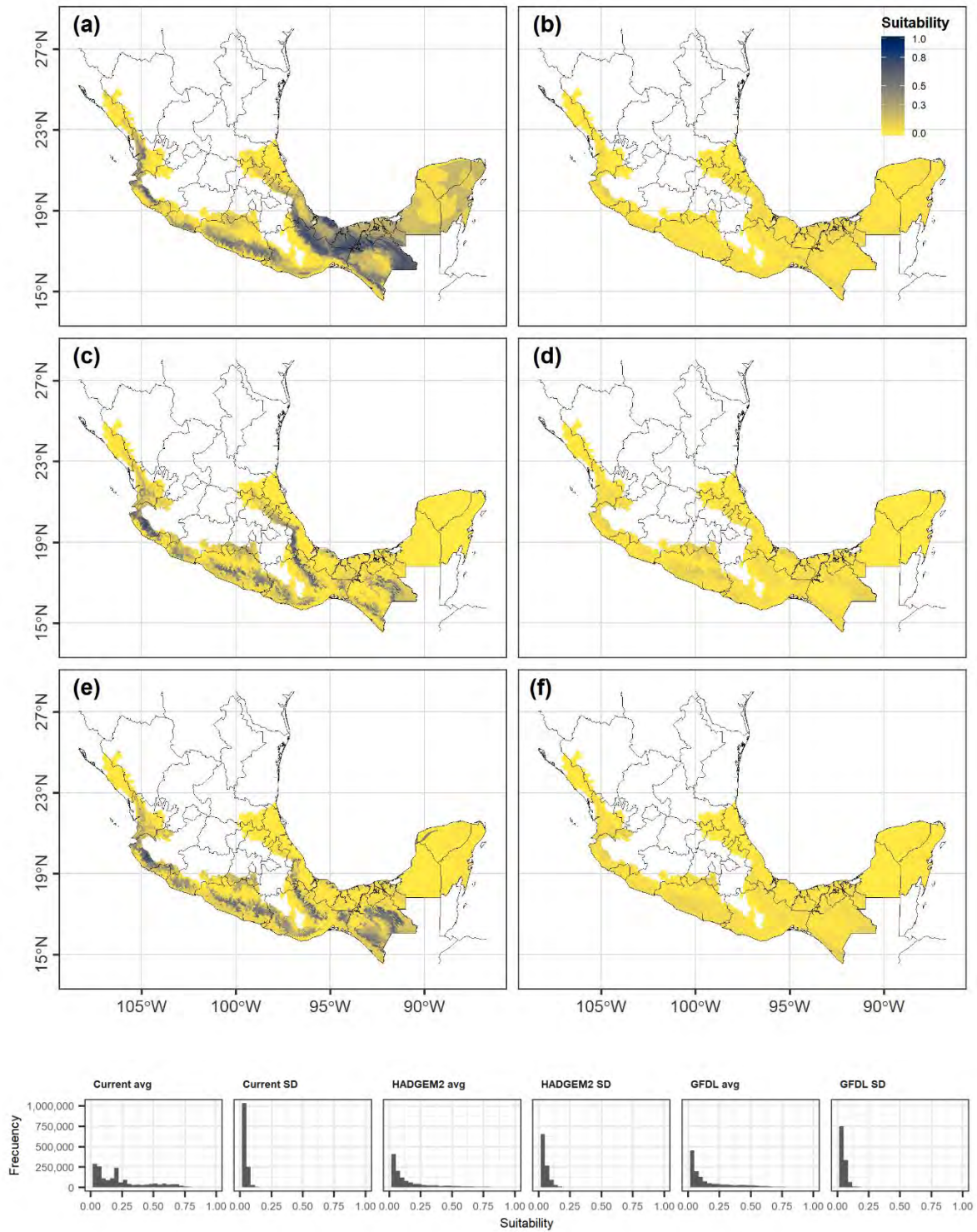


Ilustración 6. Modelos de distribución de *Calophyllum brasiliense* Cambess. (a) Mapa promedio del escenario actual y (b) su mapa de desviaciones estándar. (c) Mapa promedio del escenario de cambio climático HADGEM2_ES RCP 8.5 y (d) su mapa de desviaciones estándar. (e) Mapa promedio del escenario de cambio climático GFDL_CM3 RCP 8.5 y (f) su mapa de desviaciones estándar.

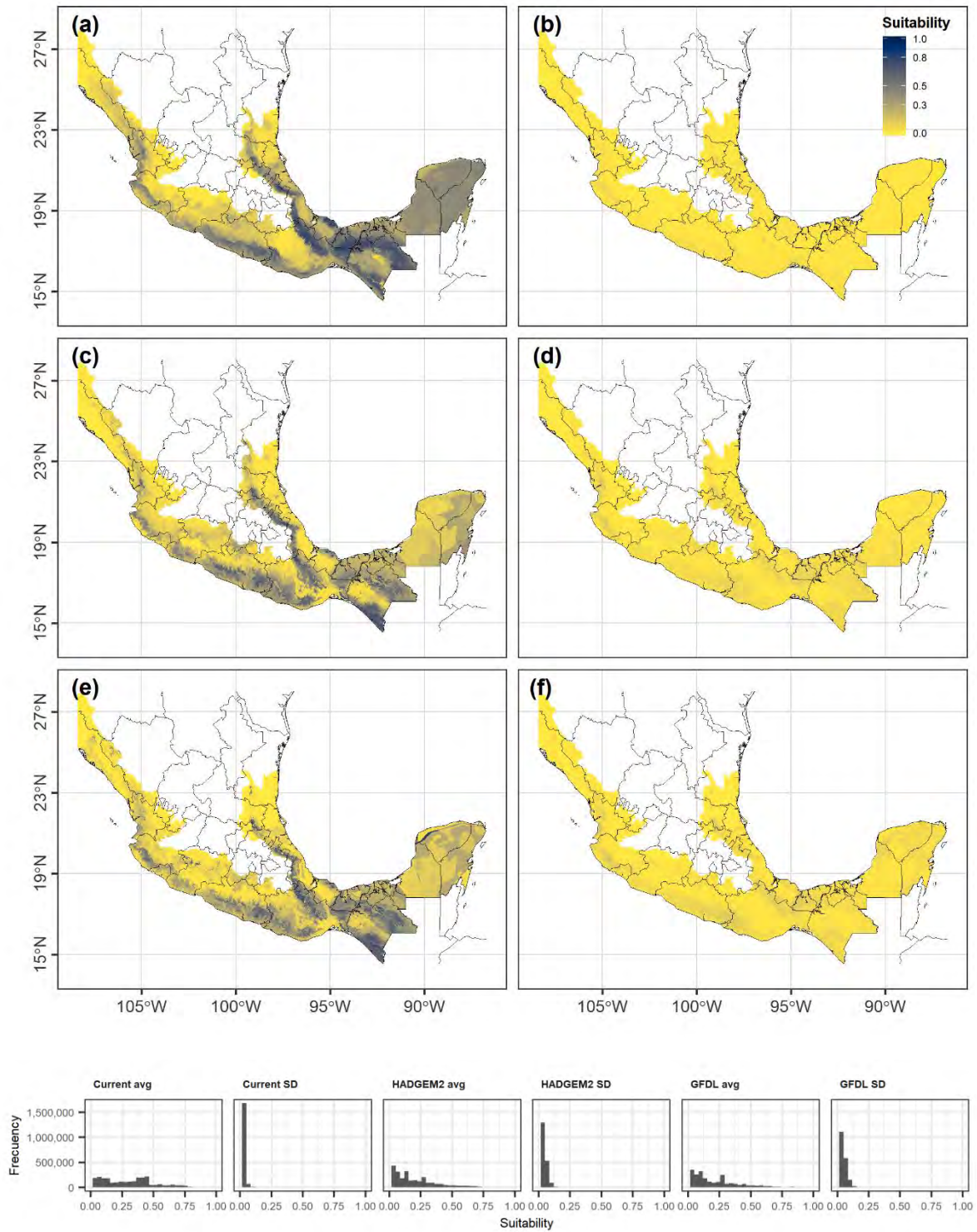


Ilustración 7. Modelos de distribución de *Cecropia obtusifolia* Bertol. (a) Mapa promedio del escenario actual y (b) su mapa de desviaciones estándar. (c) Mapa promedio del escenario de cambio climático HADGEM2_ES RCP 8.5 y (d) su mapa de desviaciones estándar. (e) Mapa promedio del escenario de cambio climático GFDL_CM3 RCP 8.5 y (f) su mapa de desviaciones estándar.

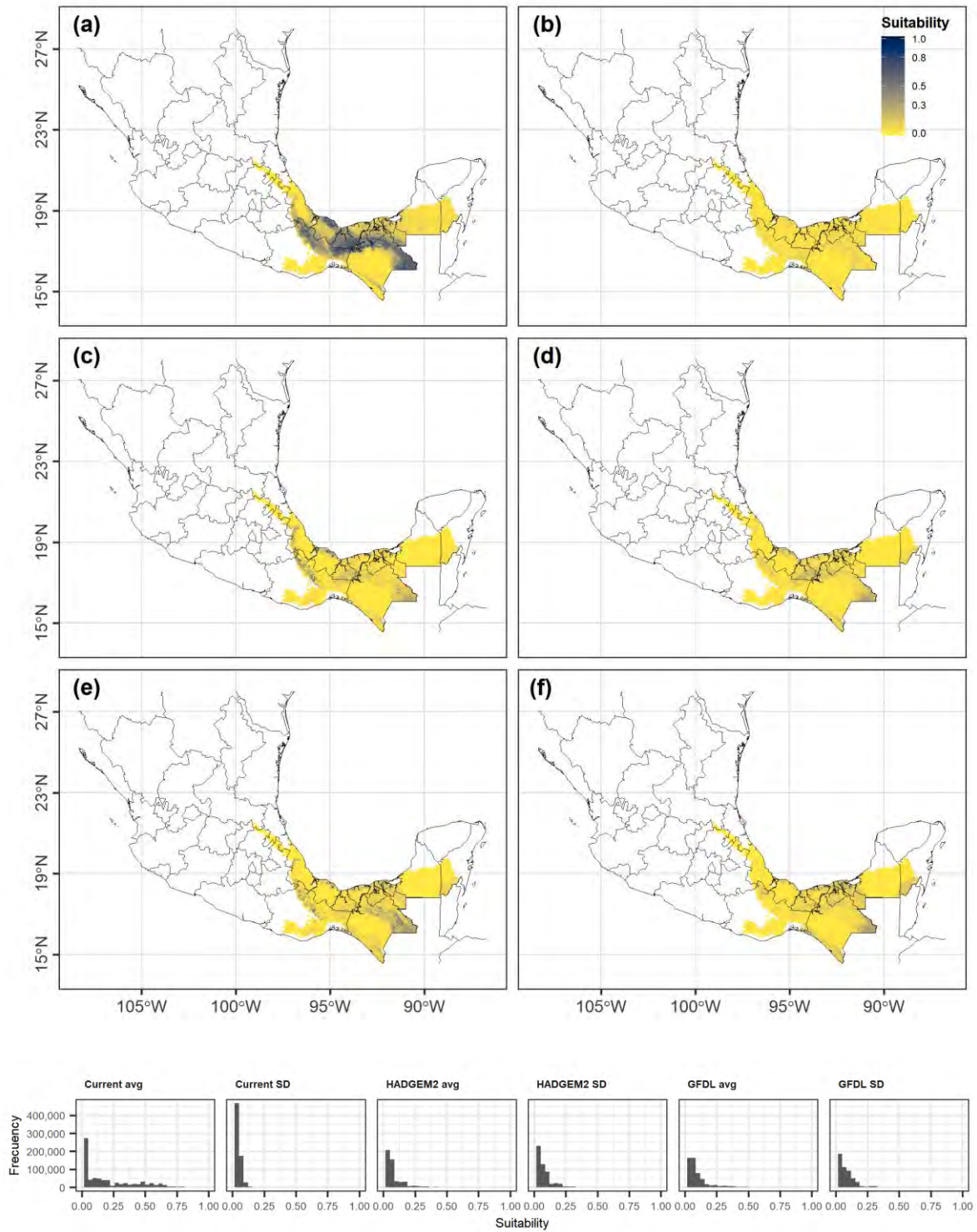


Ilustración 8. Modelos de distribución de *Dialium guianense* (Aubl.) Sandwith. (a) Mapa promedio del escenario actual y (b) su mapa de desviaciones estándar. (c) Mapa promedio del escenario de cambio climático HADGEM2_ES RCP 8.5 y (d) su mapa de desviaciones estándar. (e) Mapa promedio del escenario de cambio climático GFDL_CM3 RCP 8.5 y (f) su mapa de desviaciones estándar.

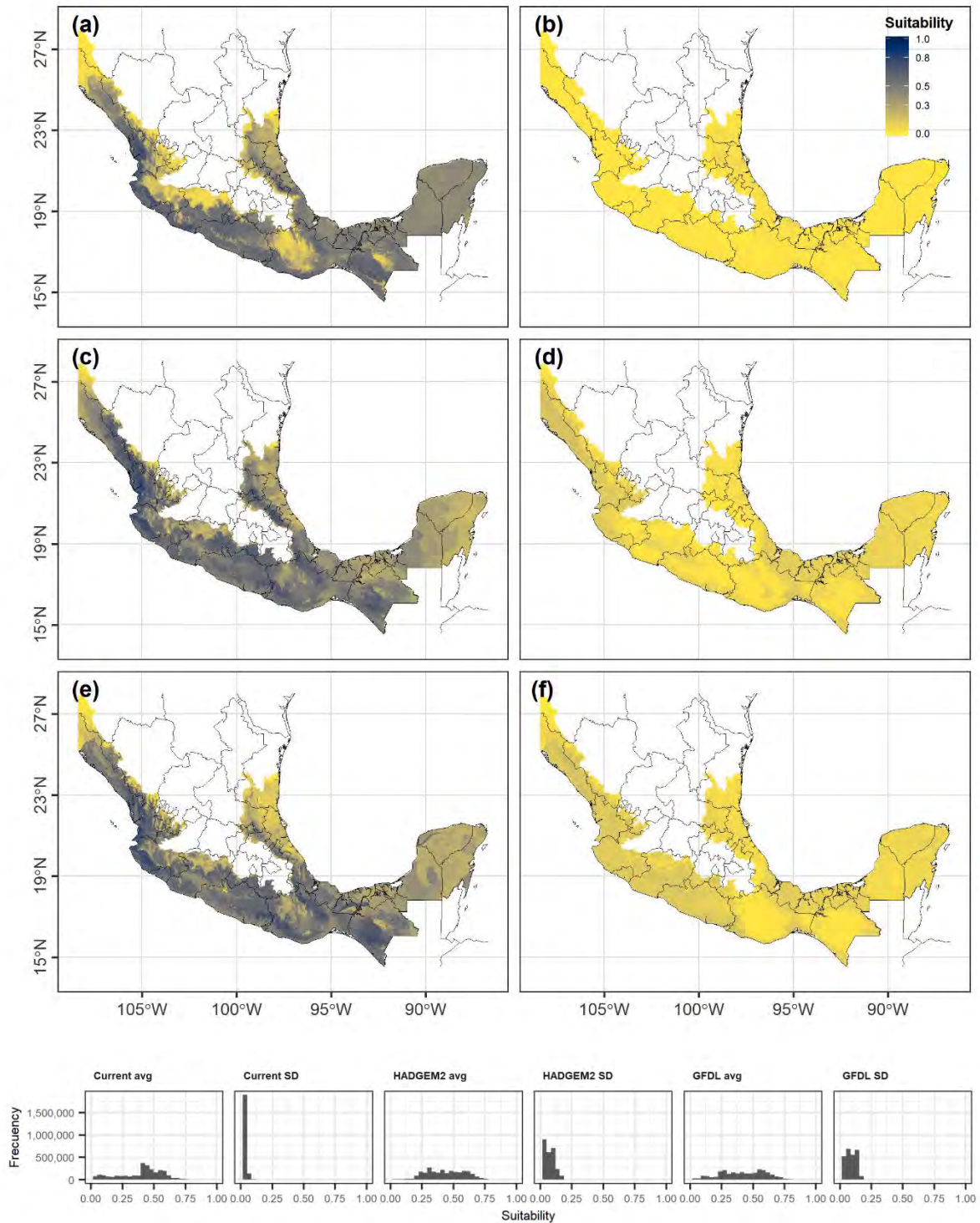


Ilustración 9. Modelos de distribución de *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb. (a) Mapa promedio del escenario actual y (b) su mapa de desviaciones estándar. (c) Mapa promedio del escenario de cambio climático HADGEM2_ES RCP 8.5 y (d) su mapa de desviaciones estándar. (e) Mapa promedio del escenario de cambio climático GFDL_CM3 RCP 8.5 y (f) su mapa de desviaciones estándar.

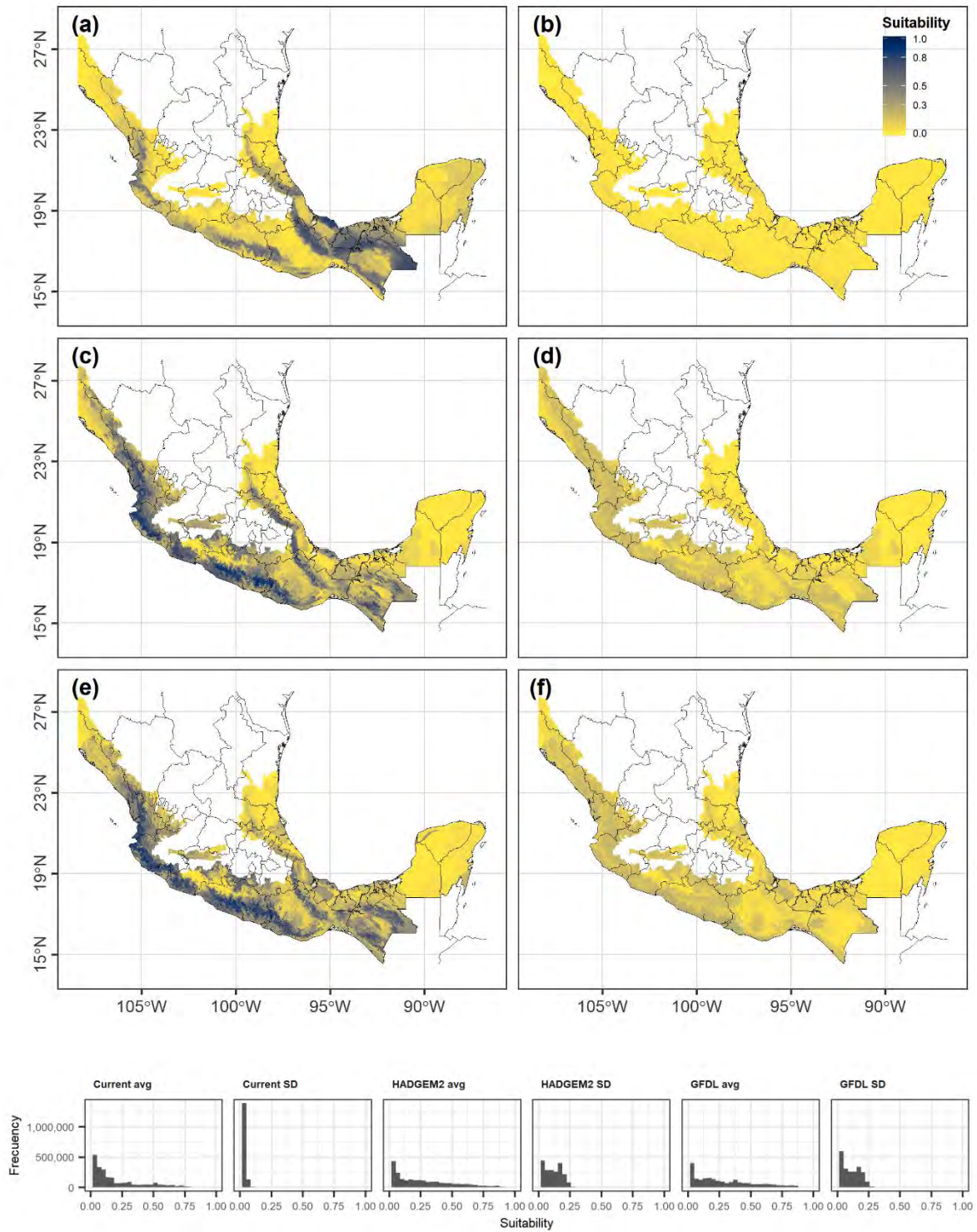


Ilustración 10. Modelos de distribución de *Guarea glabra* Vahl. (a) Mapa promedio del escenario actual y (b) su mapa de desviaciones estándar. (c) Mapa promedio del escenario de cambio climático HADGEM2_ES RCP 8.5 y (d) su mapa de desviaciones estándar. (e) Mapa promedio del escenario de cambio climático GFDL_CM3 RCP 8.5 y (f) su mapa de desviaciones estándar.

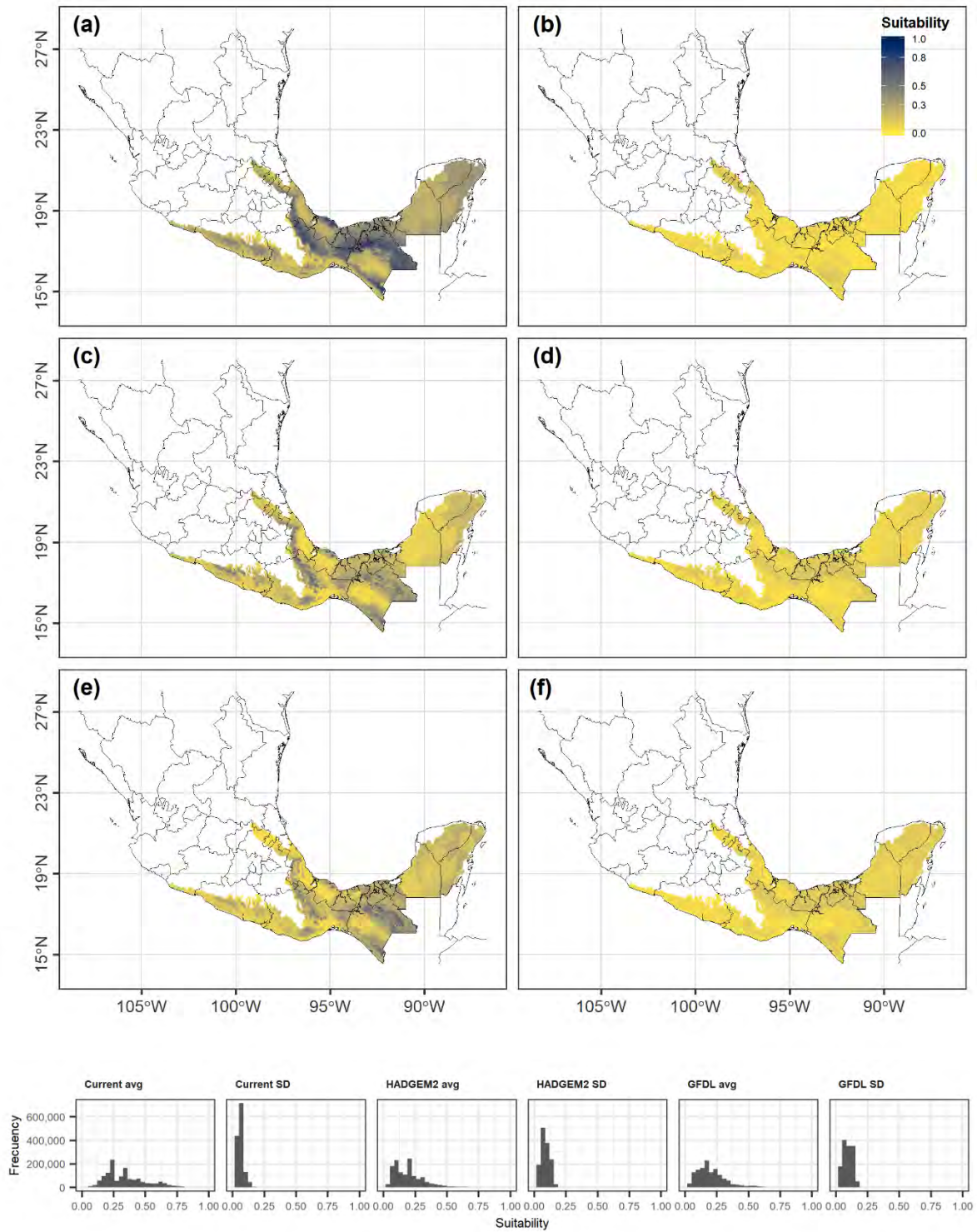


Ilustración 11. Modelos de distribución de *Guatteria anomala* R.E. Fr. (a) Mapa promedio del escenario actual y (b) su mapa de desviaciones estándar. (c) Mapa promedio del escenario de cambio climático HADGEM2_ES RCP 8.5 y (d) su mapa de desviaciones estándar. (e) Mapa promedio del escenario de cambio climático GFDL_CM3 RCP 8.5 y (f) su mapa de desviaciones estándar.

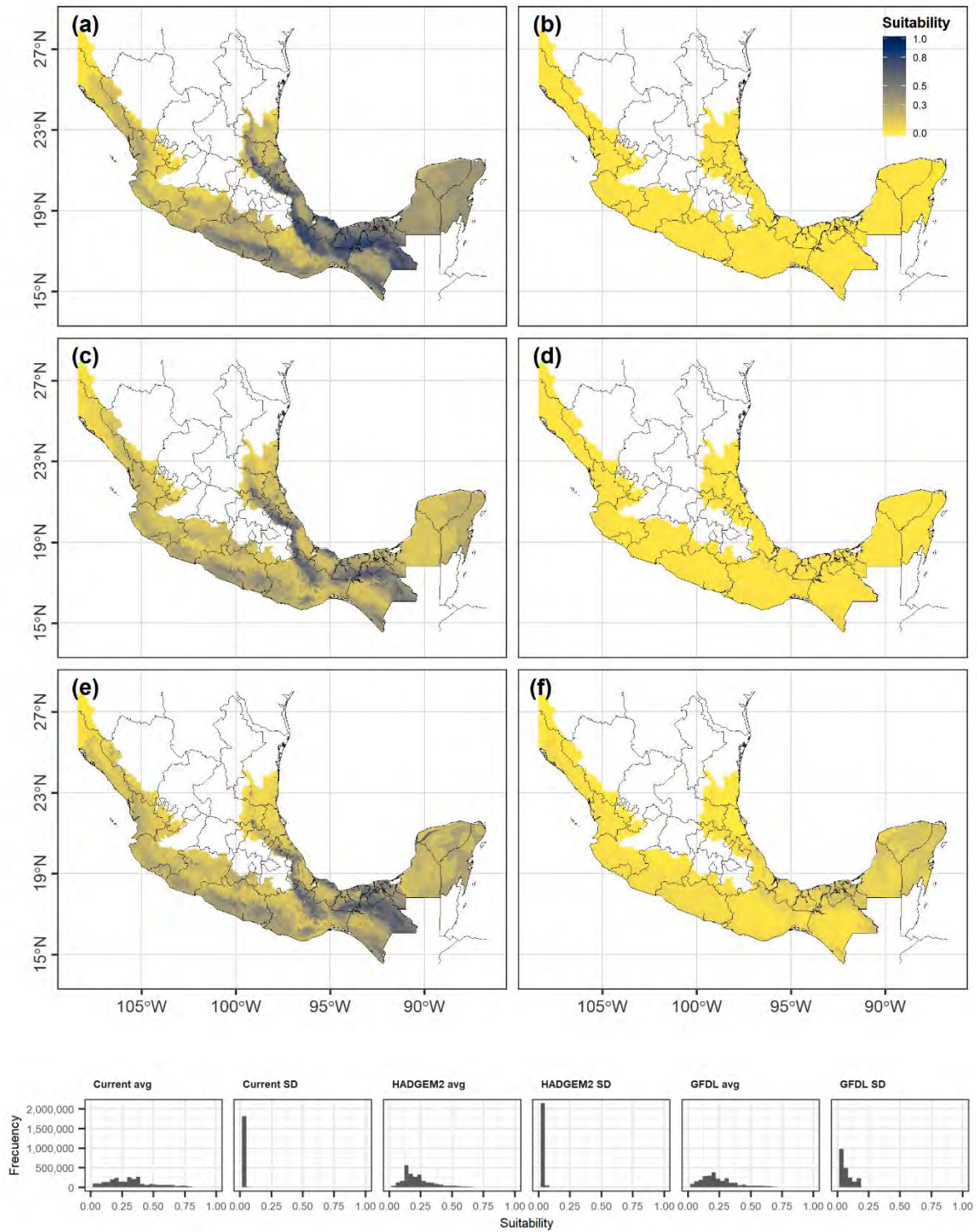


Ilustración 12. Modelos de distribución de *Heliocarpus donnell-smithii* Rose ex Donn. Sm. (a) Mapa promedio del escenario actual y (b) su mapa de desviaciones estándar. (c) Mapa promedio del escenario de cambio climático HADGEM2_ES RCP 8.5 y (d) su mapa de desviaciones estándar. (e) Mapa promedio del escenario de cambio climático GFDL_CM3 RCP 8.5 y (f) su mapa de desviaciones estándar.

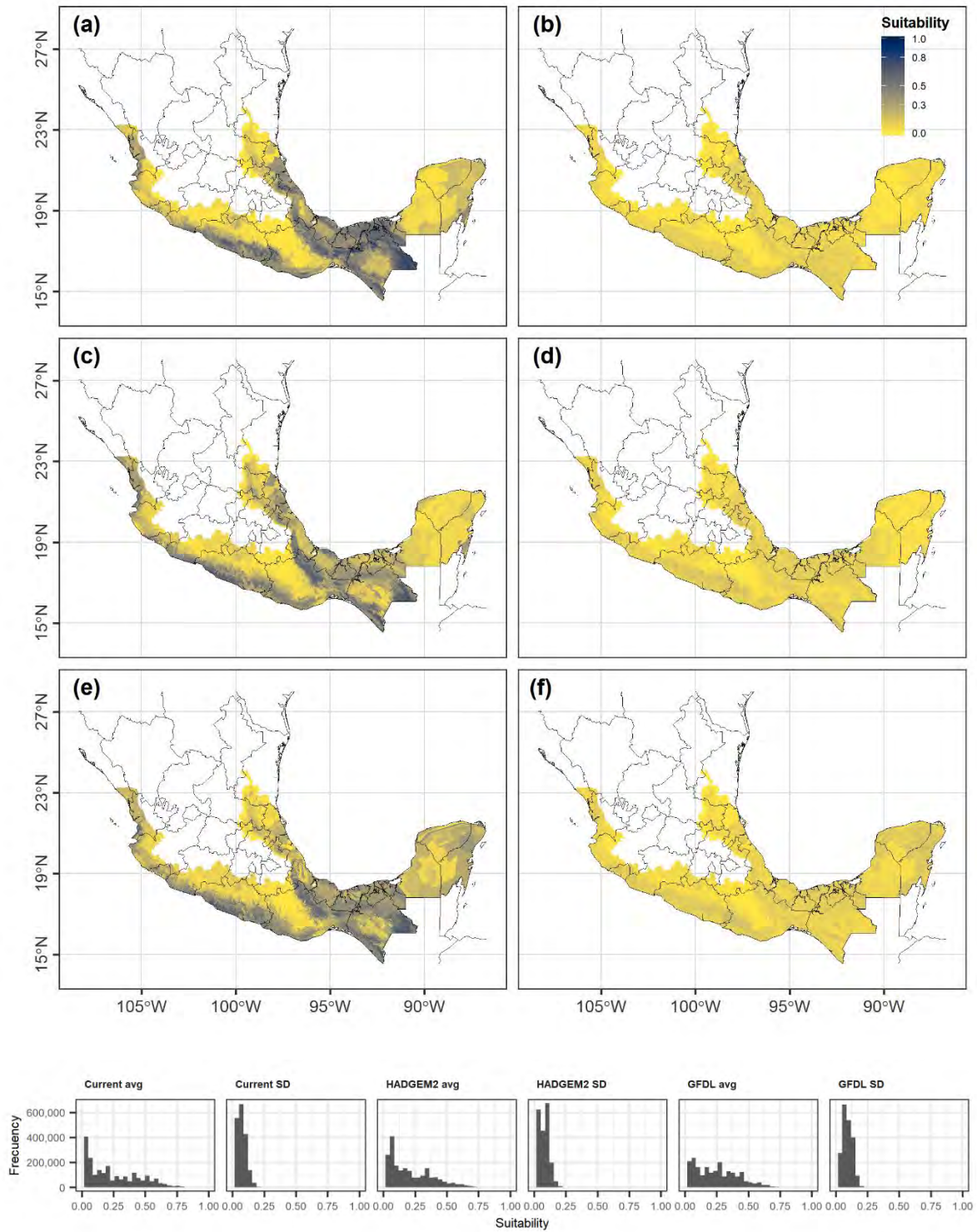


Ilustración 13. Modelos de distribución de *Licania platypus* (Hemsl.) Fritsch. (a) Mapa promedio del escenario actual y (b) su mapa de desviaciones estándar. (c) Mapa promedio del escenario de cambio climático HADGEM2_ES RCP 8.5 y (d) su mapa de desviaciones estándar. (e) Mapa promedio del escenario de cambio climático GFDL_CM3 RCP 8.5 y (f) su mapa de desviaciones estándar.

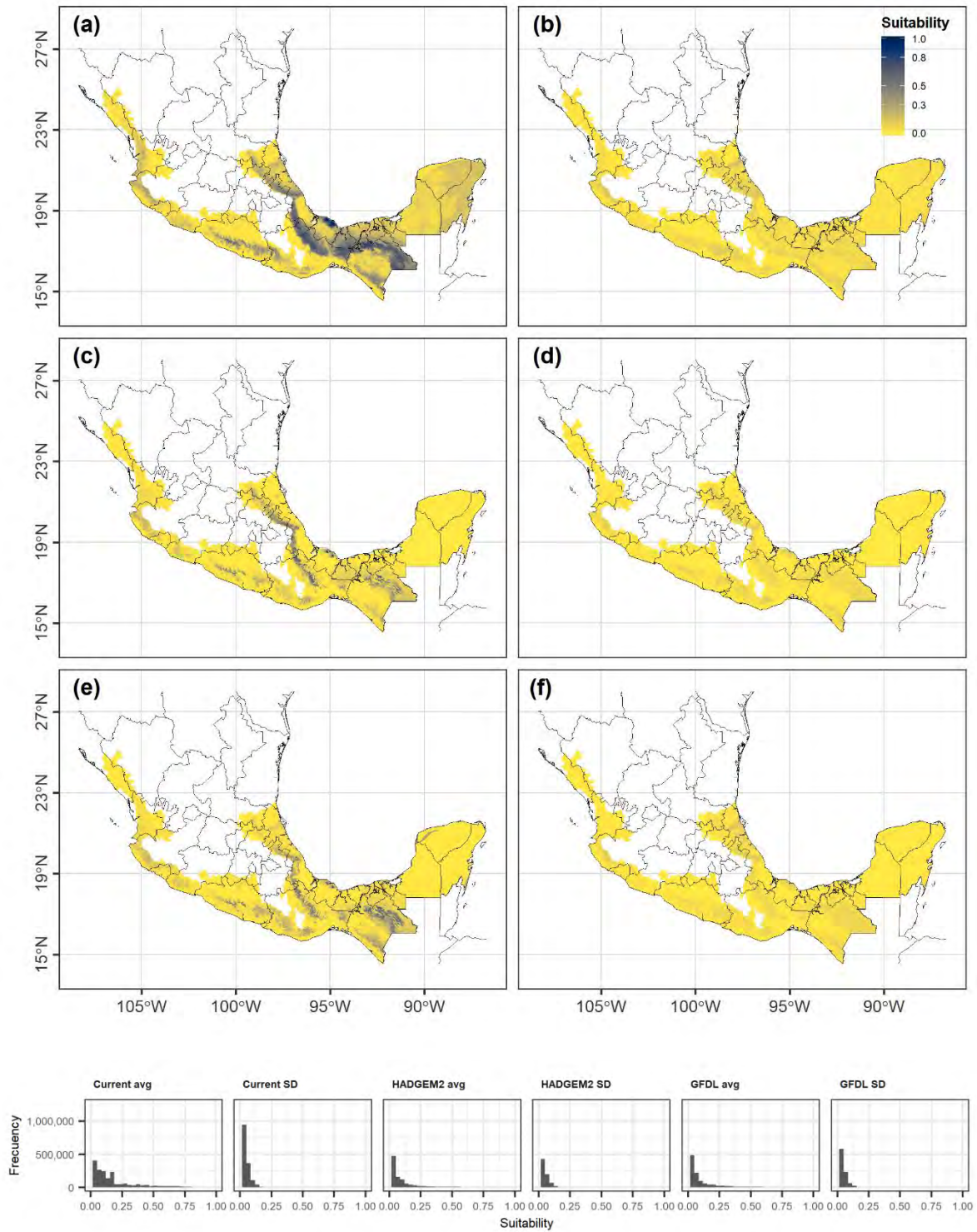


Ilustración 14. Modelos de distribución de *Magnolia mexicana* DC. (a) Mapa promedio del escenario actual y (b) su mapa de desviaciones estándar. (c) Mapa promedio del escenario de cambio climático HADGEM2_ES RCP 8.5 y (d) su mapa de desviaciones estándar. (e) Mapa promedio del escenario de cambio climático GFDL_CM3 RCP 8.5 y (f) su mapa de desviaciones estándar.

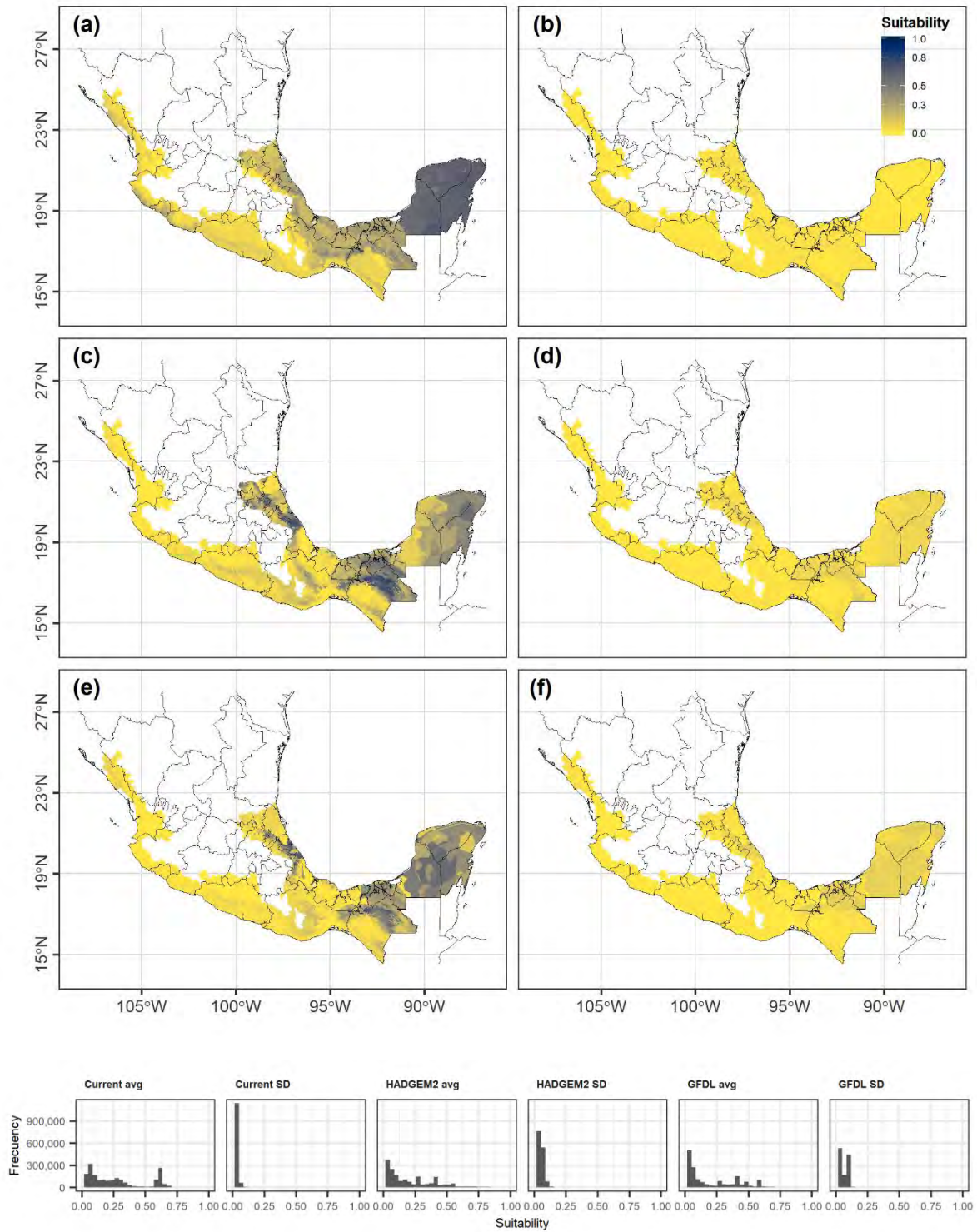


Ilustración 15. Modelos de distribución de *Manilkara zapota* (L.) P. Royen. (a) Mapa promedio del escenario actual y (b) su mapa de desviaciones estándar. (c) Mapa promedio del escenario de cambio climático HADGEM2_ES RCP 8.5 y (d) su mapa de desviaciones estándar. (e) Mapa promedio del escenario de cambio climático GFDL_CM3 RCP 8.5 y (f) su mapa de desviaciones estándar.

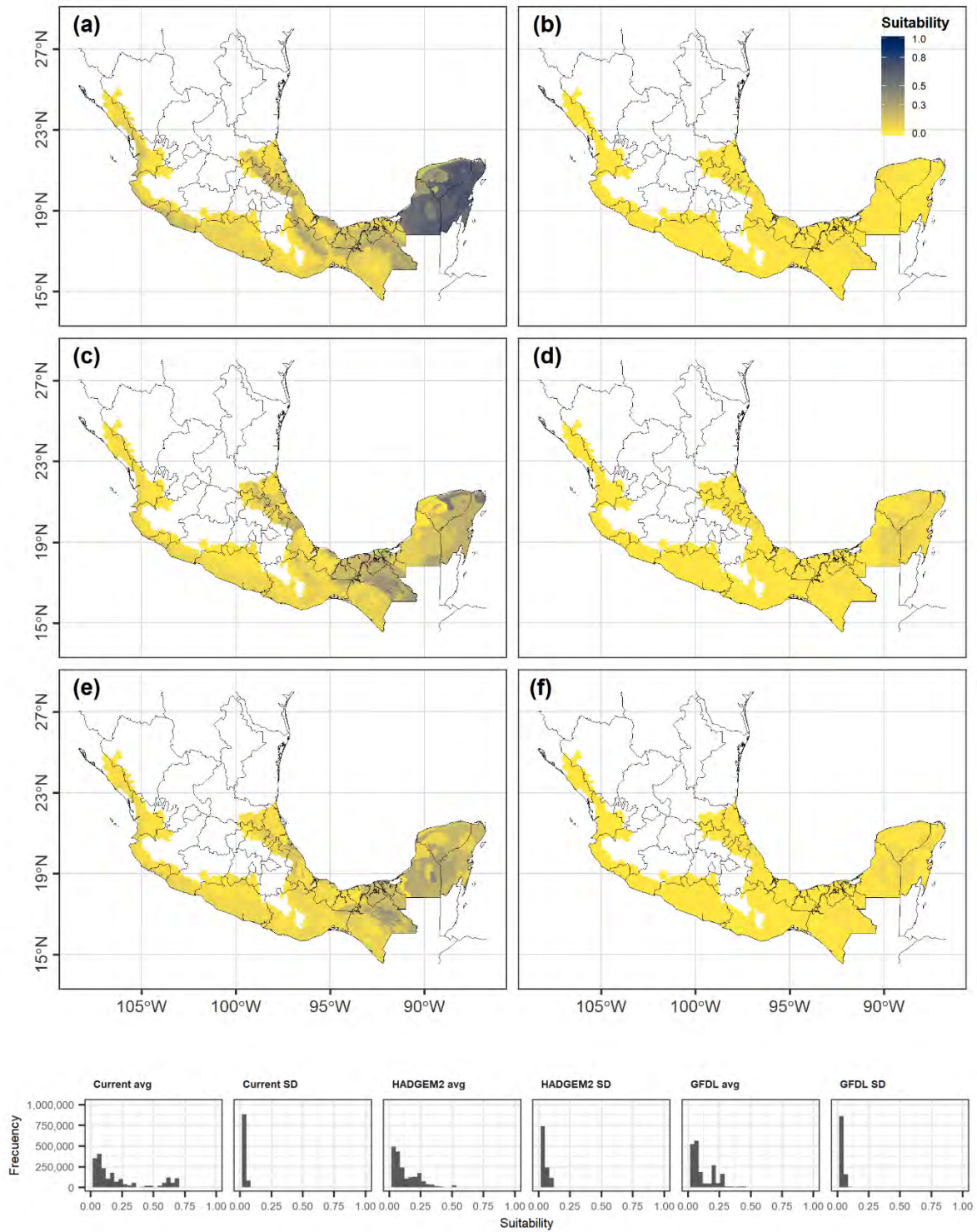


Ilustración 16. Modelos de distribución de *Pouteria campechiana* (Kunth) Baehni. (a) Mapa promedio del escenario actual y (b) su mapa de desviaciones estándar. (c) Mapa promedio del escenario de cambio climático HADGEM2_ES RCP 8.5 y (d) su mapa de desviaciones estándar. (e) Mapa promedio del escenario de cambio climático GFDL_CM3 RCP 8.5 y (f) su mapa de desviaciones estándar.

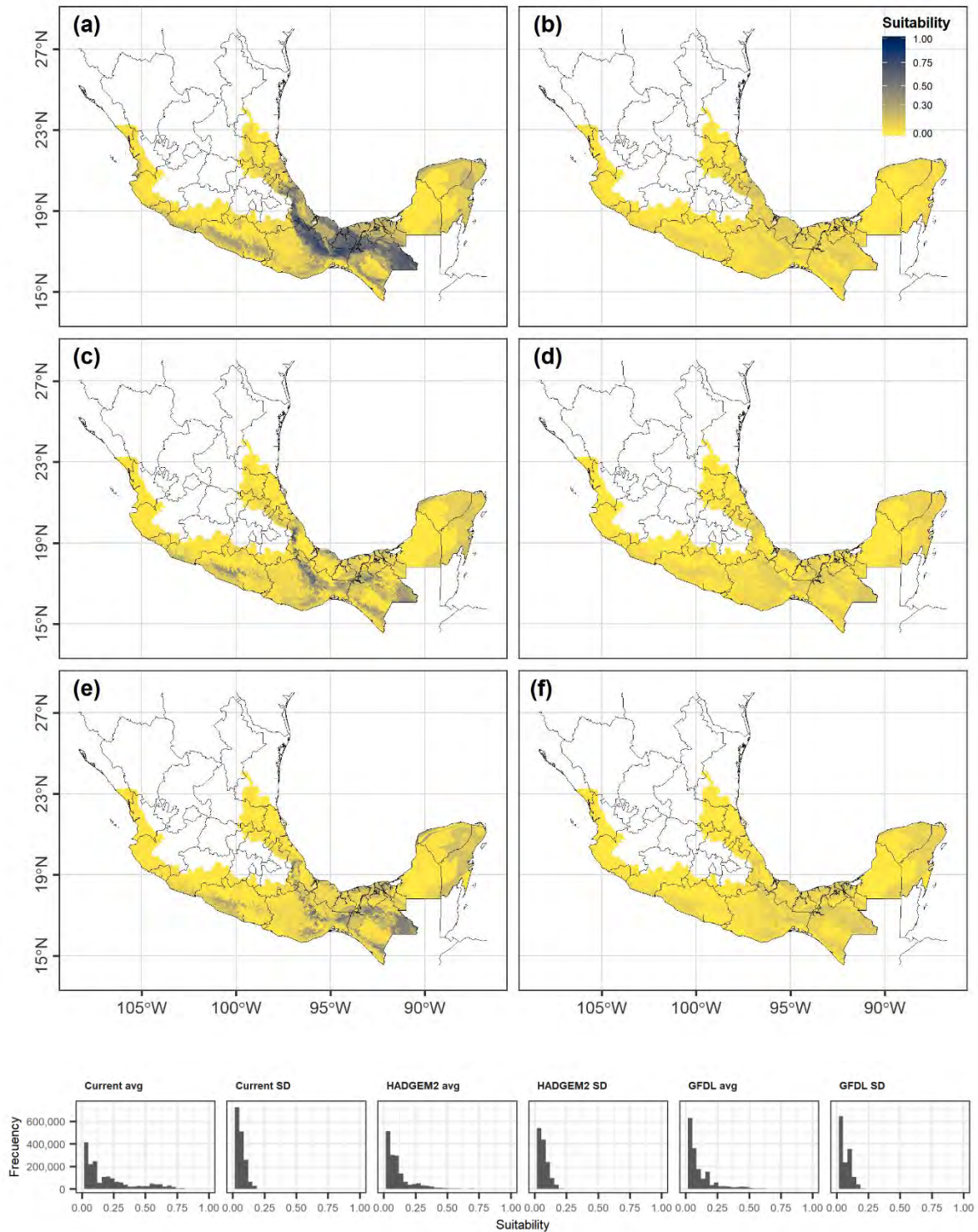


Ilustración 17. Modelos de distribución de *Schefflera morototoni* (Aubl.) Maguire, Steyer. & Frodin. (a) Mapa promedio del escenario actual y (b) su mapa de desviaciones estándar. (c) Mapa promedio del escenario de cambio climático HADGEM2_ES RCP 8.5 y (d) su mapa de desviaciones estándar. (e) Mapa promedio del escenario de cambio climático GFDL_CM3 RCP 8.5 y (f) su mapa de desviaciones estándar.

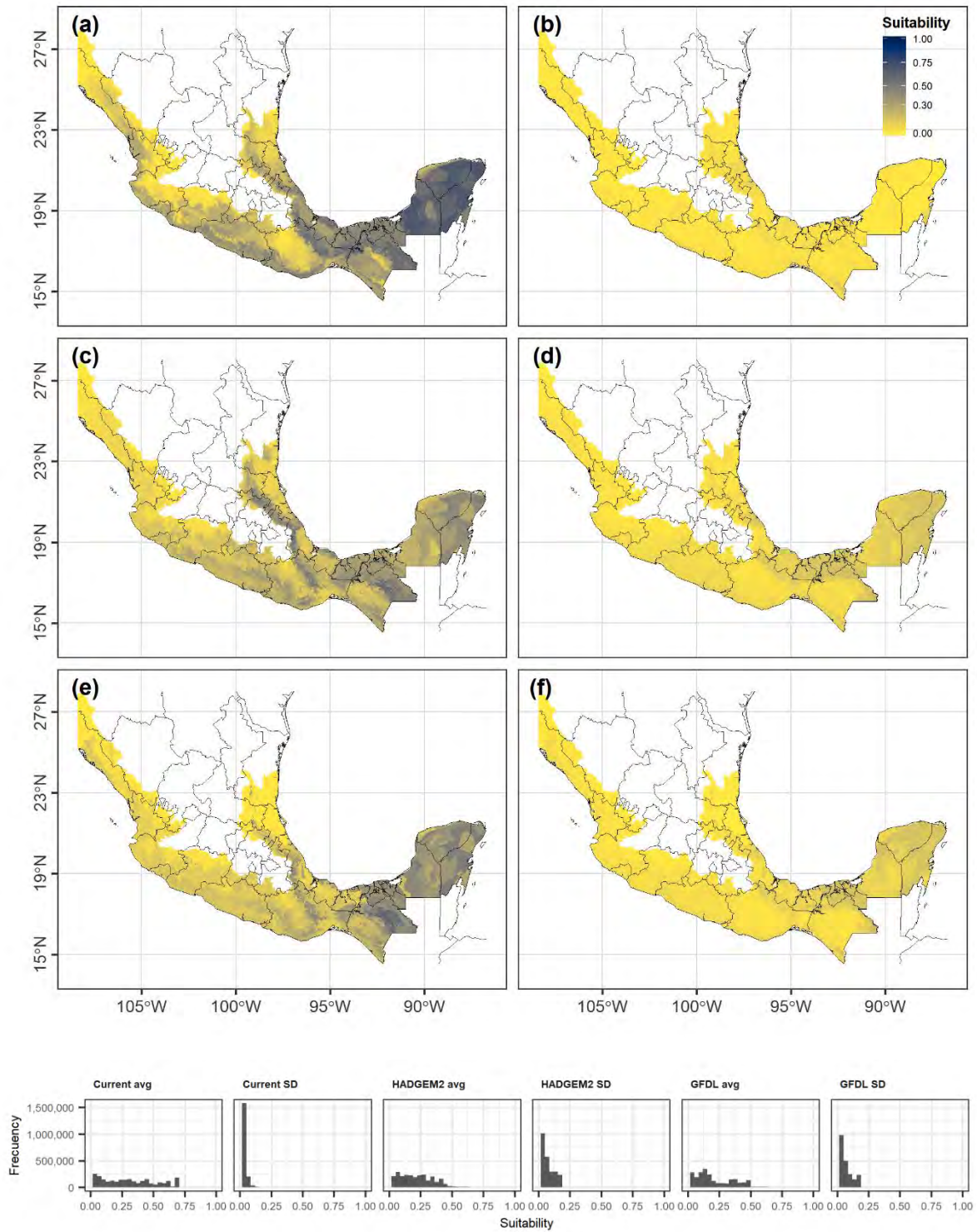


Ilustración 18. Modelos de distribución de *Spondias mombin* Jacq. (a) Mapa promedio del escenario actual y (b) su mapa de desviaciones estándar. (c) Mapa promedio del escenario de cambio climático HADGEM2_ES RCP 8.5 y (d) su mapa de desviaciones estándar. (e) Mapa promedio del escenario de cambio climático GFDL_CM3 RCP 8.5 y (f) su mapa de desviaciones estándar.

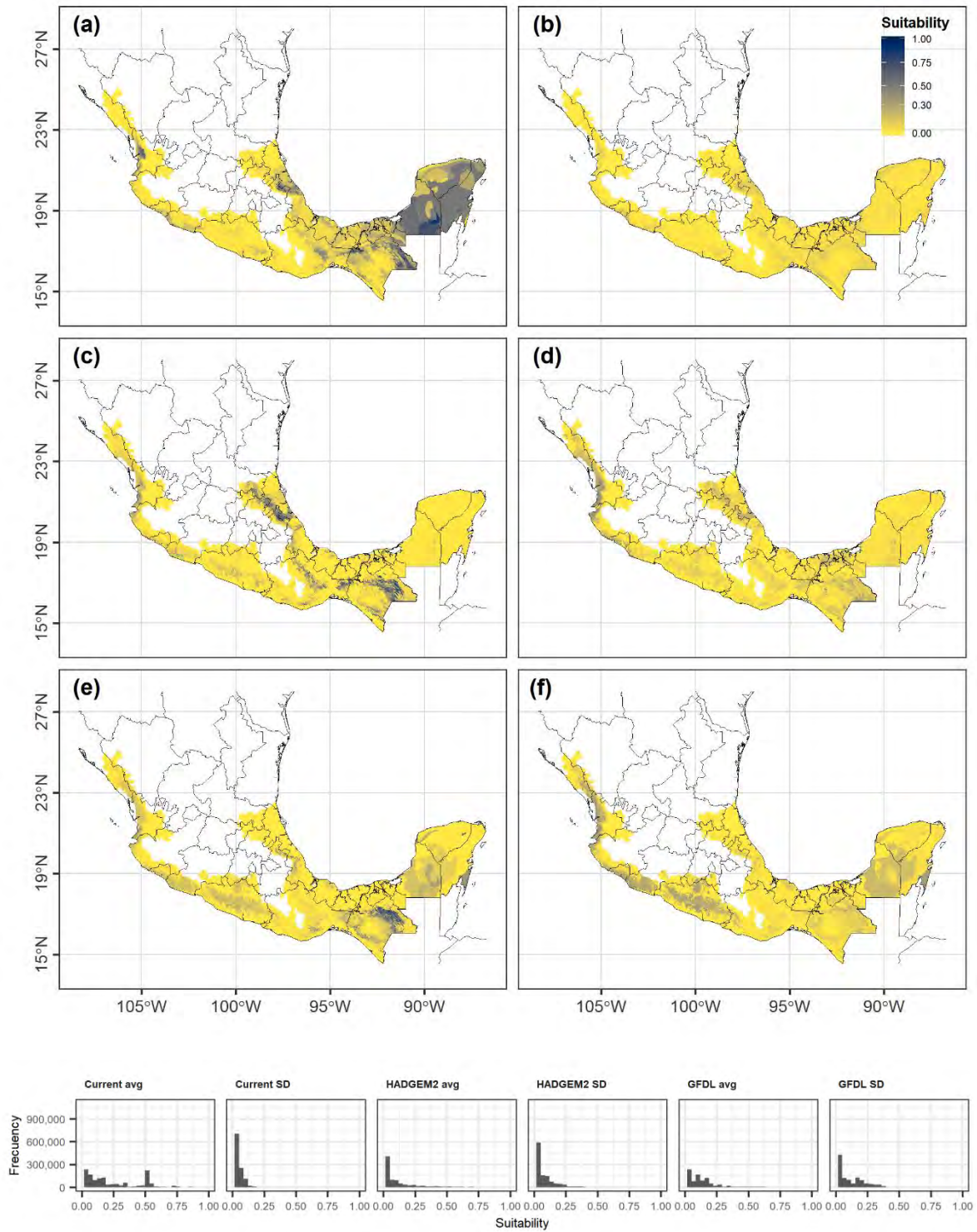


Ilustración 19. Modelos de distribución de *Swietenia macrophylla* King. (a) Mapa promedio del escenario actual y (b) su mapa de desviaciones estándar. (c) Mapa promedio del escenario de cambio climático HADGEM2_ES RCP 8.5 y (d) su mapa de desviaciones estándar. (e) Mapa promedio del escenario de cambio climático GFDL_CM3 RCP 8.5 y (f) su mapa de desviaciones estándar.

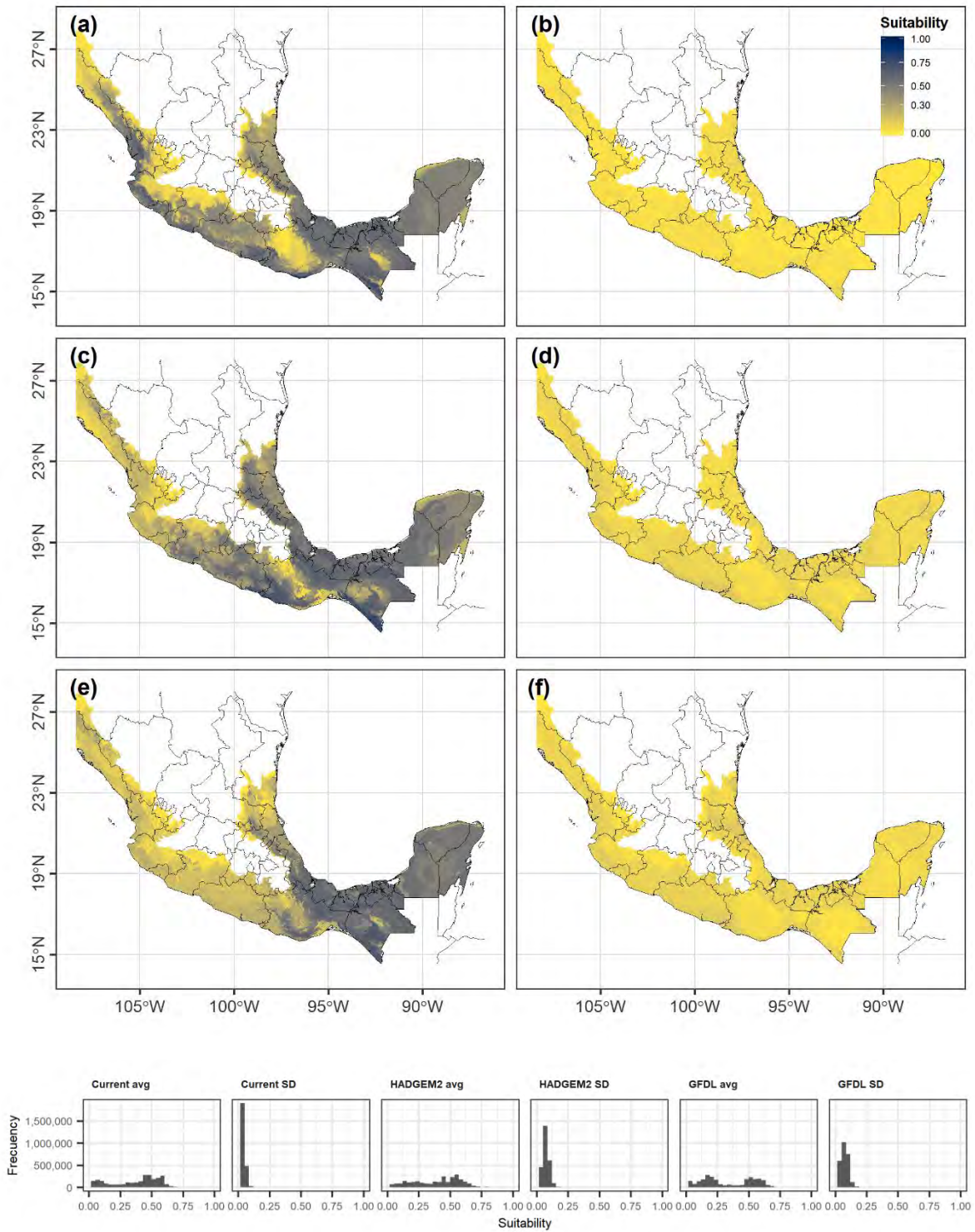


Ilustración 20. Modelos de distribución de *Tabebuia rosea* (Bertol.) Bertero ex A.DC. (a) Mapa promedio del escenario actual y (b) su mapa de desviaciones estándar. (c) Mapa promedio del escenario de cambio climático HADGEM2_ES RCP 8.5 y (d) su mapa de desviaciones estándar. (e) Mapa promedio del escenario de cambio climático GFDL_CM3 RCP 8.5 y (f) su mapa de desviaciones estándar.

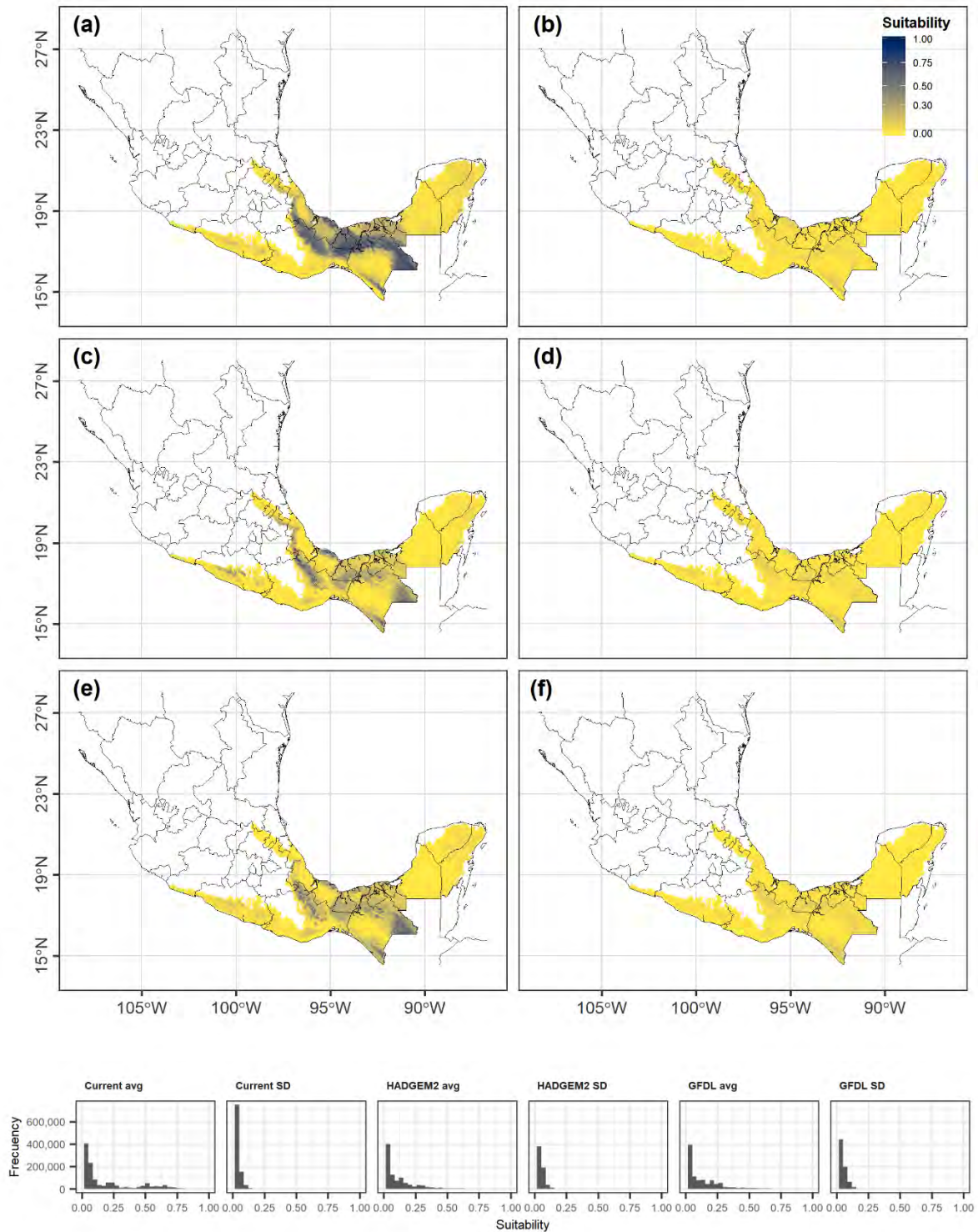


Ilustración 21. Modelos de distribución de *Terminalia amazonia* (J.F.Gmel.) Excell. (a) Mapa promedio del escenario actual y (b) su mapa de desviaciones estándar. (c) Mapa promedio del escenario de cambio climático HADGEM2_ES RCP 8.5 y (d) su mapa de desviaciones estándar. (e) Mapa promedio del escenario de cambio climático GFDL_CM3 RCP 8.5 y (f) su mapa de desviaciones estándar.

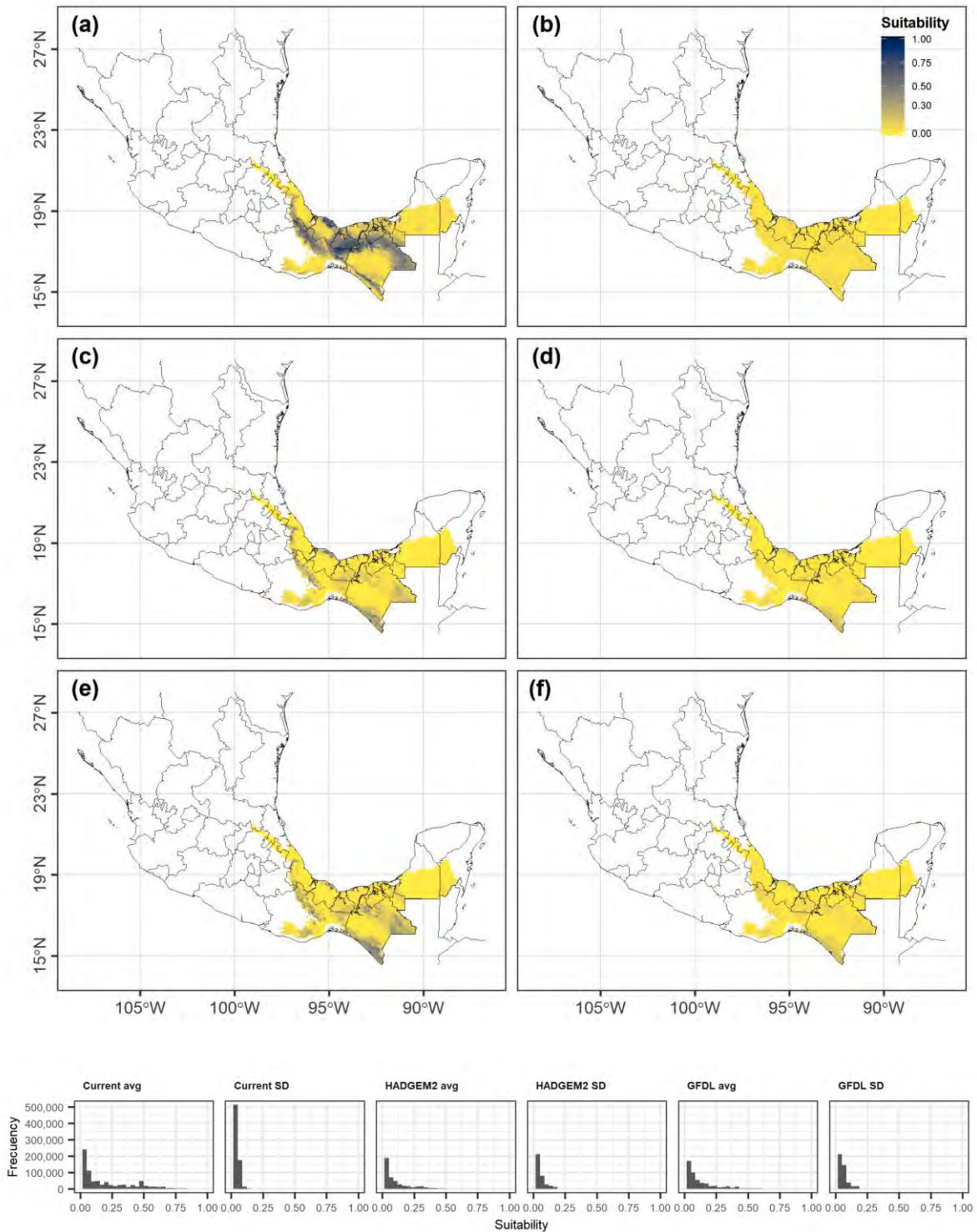


Ilustración 22. Modelos de distribución de *Vatairea lundellii* (Standl.) Killip ex Record. (a) Mapa promedio del escenario actual y (b) su mapa de desviaciones estándar. (c) Mapa promedio del escenario de cambio climático HADGEM2_ES RCP 8.5 y (d) su mapa de desviaciones estándar. (e) Mapa promedio del escenario de cambio climático GFDL_CM3 RCP 8.5 y (f) su mapa de desviaciones estándar.

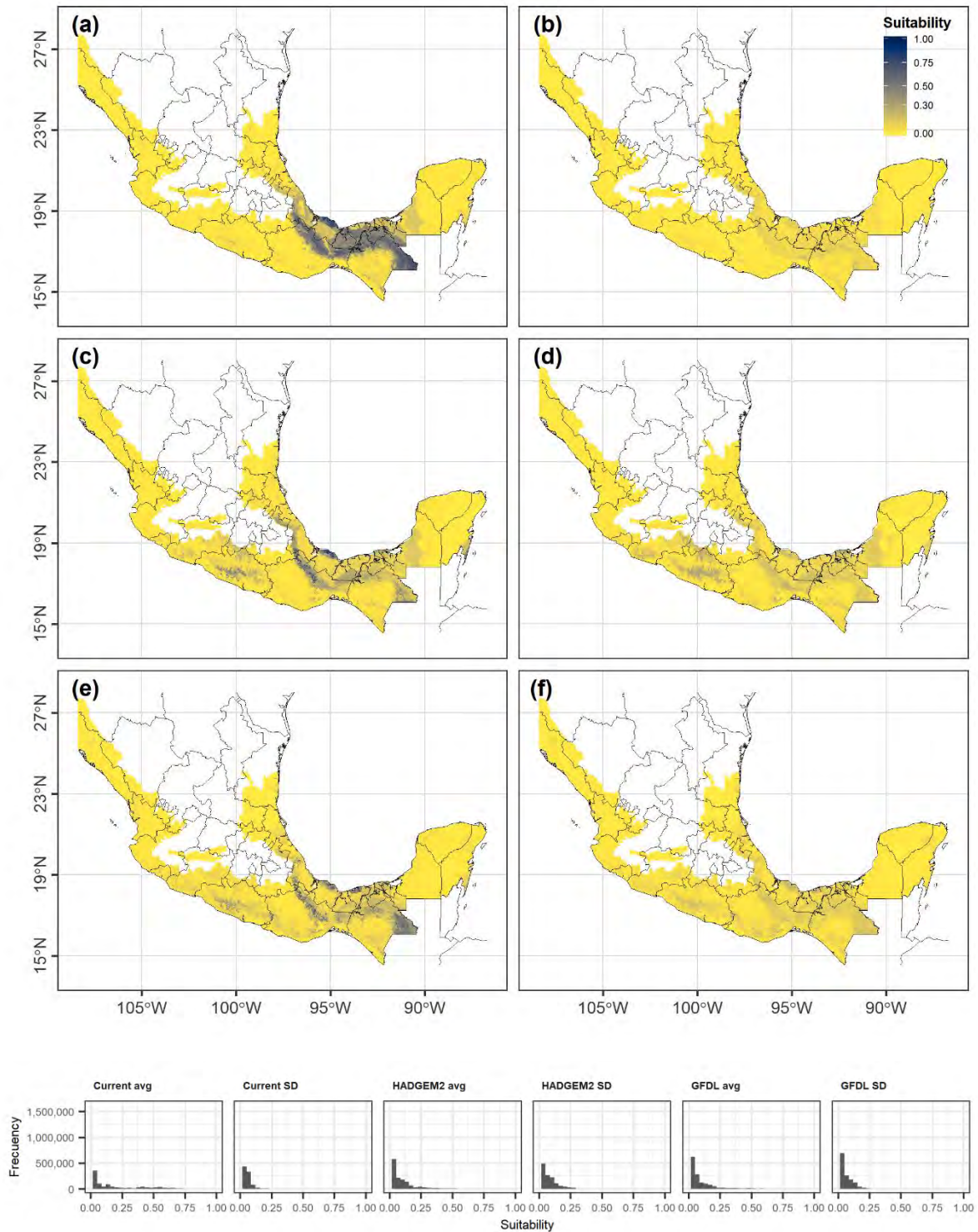
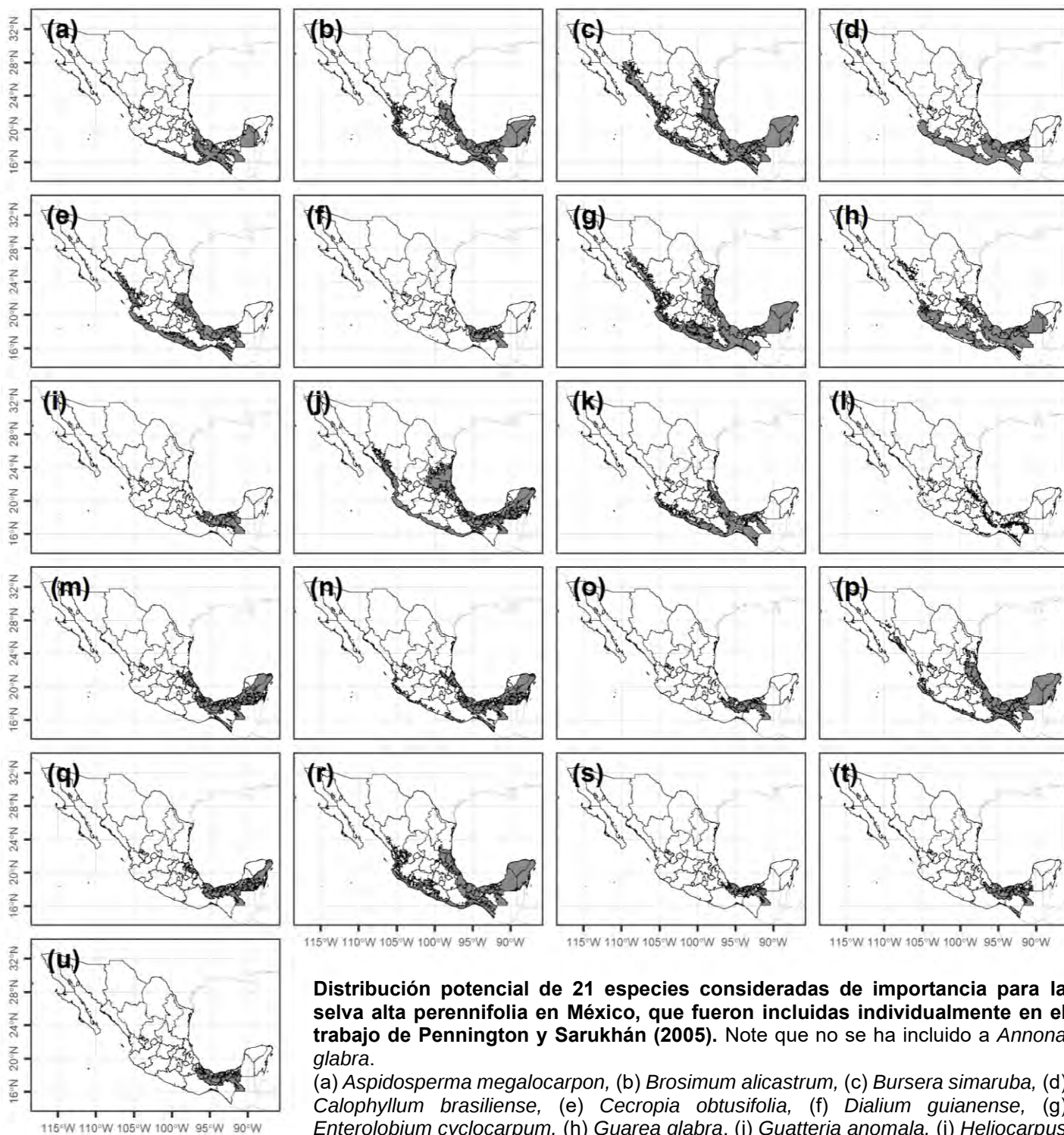


Ilustración 23. Modelos de distribución de *Vochysia guatemalensis* Donn. Sm. (a) Mapa promedio del escenario actual y (b) su mapa de desviaciones estándar. (c) Mapa promedio del escenario de cambio climático HADGEM2_ES RCP 8.5 y (d) su mapa de desviaciones estándar. (e) Mapa promedio del escenario de cambio climático GFDL_CM3 RCP 8.5 y (f) su mapa de desviaciones estándar.

8.8 Anexo 8. Mapas de distribución potencial de las especies consideradas en este estudio, reportadas dentro del trabajo de Pennington y Sarukhán (2005).



Distribución potencial de 21 especies consideradas de importancia para la selva alta perennifolia en México, que fueron incluidas individualmente en el trabajo de Pennington y Sarukhán (2005). Note que no se ha incluido a *Annona glabra*.

(a) *Aspidosperma megalocarpon*, (b) *Brosimum alicastrum*, (c) *Bursera simaruba*, (d) *Calophyllum brasiliense*, (e) *Cecropia obtusifolia*, (f) *Dialium guianense*, (g) *Enterolobium cyclocarpum*, (h) *Guarea glabra*, (i) *Guatteria anomala*, (j) *Heliocarpus donnell-smithii*, (k) *Licania platypus*, (l) *Magnolia mexicana*, (m) *Manilkara zapota*, (n) *Pouteria campechiana*, (o) *Schefflera morototoni*, (p) *Spondias mombin*, (q) *Swietenia macrophylla*, (r) *Tabebuia rosea*, (s) *Terminalia amazonia*, (t) *Vatairea*