



DOI: <https://doi.org/10.29298/rmcf.v10i54.590>

Artículo

Distribución y correlación espacial de especies arbóreas por gradiente altitudinal en la Selva Lacandona, Chiapas

Distribution and spatial correlation of tree species along an altitudinal gradient in the *Selva Lacandona, Chiapas*

Facundo Sánchez-Gutiérrez^{1,2}, Juan Ignacio Valdez-Hernández^{1*}, Patricia Hernández-de la Rosa¹ y Leonardo Beltrán-Rodríguez³

Abstract

In this paper the distribution and spatial correlation patterns of tree species along an altitudinal gradient in the *Metzabok* Protected Natural Area (PNA) in the *Selva Lacandona, Chiapas* State was analyzed. A 20 × 50 m sampling unit (SU) was installed in each altitudinal strata (AS), and divided into 10 sampling subunits (SSU) of 10 × 10 m targeting pole-sized trees. Within each SSU, one 5 × 5 m plot was installed to register the saplings, and within this, another two 2 × 2 m plots were established for the sampling of seedlings. The spatial distribution of pole-sized trees, saplings and seedlings was analyzed with the Morisita-Horn index; whereas the distribution and spatial correlation of pole-sized trees by height categories (lower, middle and higher) and AS was evaluated using Ripley's univariate $K(t)$ and bivariate $K_{12}(t)$ functions. The mean spatial pattern of the pole-sized class for the three height categories along the altitudinal gradient was clumped ($I_{\delta} = 1.04$), as were the patterns of the saplings and the seedlings ($I_{\delta} = 1.16$). Ripley's $K_{12}(t)$ function indicates that AS 2, 3 and 5 of the lower-middle height classes showed both spatial repulsion and attraction, while lower-higher and middle-higher had a behavior of independence and of spatial repulsion, respectively. These findings provide the basis for the implementation of forestry strategies focused on the conservation of the tree species distributed in the *Metzabok* PNA.

Key words: Protected Natural Area of *Metzabok*, community dynamics, spatial ecology, Ripley's $K(t)$ function, Morisita-Horn index, distribution patterns.

Resumen

Se analizó el patrón de distribución y correlación espacial de las especies arbóreas a lo largo de un gradiente altitudinal en el Área Natural Protegida (ANP) Metzabok, Selva Lacandona, Chiapas. En cada estrato altitudinal (EA) se instaló una unidad de muestreo de 20 × 50 m, que fue dividida en 10 subunidades de muestreo (SUM) de 10 × 10 m, donde se registraron los fustales. En las SUM se delimitó un cuadro de 5 × 5 m para el registro de latizales, y en su interior se establecieron dos cuadros de 2 × 2 m para el reconocimiento de brinzales. La distribución espacial de fustales, latizales y brinzales se analizó con el índice de *Morisita-Horn*; mientras que, la distribución y correlación espacial de los fustales por categorías de altura (inferior, intermedia y superior) y EA se evaluó mediante la función univariada $K(t)$ y bivariada $K_{12}(t)$ de *Ripley*. El patrón espacial promedio de la clase fustal para las tres categorías de altura a lo largo del gradiente altitudinal fue agregado ($I_{\delta} = 1.04$), similar que en latizales y brinzales ($I_{\delta} = 1.16$). La función $K_{12}(t)$ indica que los EA 2, 3 y 5 de la categoría inferior-intermedia mostraron, tanto repulsión como atracción espacial, mientras las denominadas inferior-superior e intermedia-superior tuvieron un comportamiento de independencia y repulsión espacial, respectivamente. Estos hallazgos aportan bases para la implementación de estrategias silvícolas enfocadas a la conservación de las especies arbóreas presentes en el ANP Metzabok.

Palabras clave: Área Natural Protegida Metzabok, dinámica de comunidades, ecología espacial, función $K(t)$ de *Ripley*, índice *Morisita-Horn*, patrones de distribución.

Fecha de recepción/Reception date: 12 de junio de 2019

Fecha de aceptación/Acceptance date: 19 de julio de 2019

¹Posgrado en Ciencias Forestales, Colegio de Postgraduados, *Campus* Montecillo, México.

²Facultad Maya de Estudios Agropecuarios, Universidad Autónoma de Chiapas, México.

³Laboratorio de Etnobotánica Ecológica, Jardín Botánico, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

*Autor por correspondencia; correo-e: ignaciov@colpos.mx.

Introducción

La ecología espacial ofrece diversas herramientas que evalúan el grado de agregación y permiten inferir la escala de variación de los parámetros ecológicos (Ver Hoef *et al.*, 2018). En general, se trata de métodos que descomponen la variabilidad de un parámetro y que definen las escalas de análisis en función de distintos radios de acción en los que se establecen distancias a vecinos más próximos (Dale y Fortin, 2014). Todos los métodos determinan y describen los patrones espaciales que permiten evaluar hipótesis sobre diversos procesos ecológicos asociados con la dinámica forestal de un ecosistema (Rozas y Camarero, 2005; Martensen *et al.*, 2017).

Condit *et al.* (2002) plantean que el análisis del patrón espacial describe, cuantitativamente, la distribución horizontal de los individuos en una comunidad, y es crucial para entender como un grupo de especies usa los recursos del entorno. De acuerdo con Hubbell (2001), existen tres patrones generales de distribución: i) aleatorio, donde los individuos están distribuidos al azar por la homogeneidad ambiental y siguen un patrón no selectivo; ii) uniforme, que se presenta a ciertas distancias, como resultado de las interacciones negativas entre individuos; y iii) agregado, en el cual los individuos de una especie están aislados de otras, por la limitación en dispersión o especialización de hábitat.

Existen varios métodos para identificar los patrones espaciales en forma de índices (Aguirre-Calderón, 2002; Rozas y Camarero, 2005; Ledo *et al.*, 2012; Dale y Fortin, 2014), entre los más robustos se pueden citar al de *Morisita-Horn* (Morisita, 1959), que estima la variación del tipo y la intensidad del patrón a lo largo de un gradiente escalar espacial; la función *K* de *Ripley*, que analiza la distancia al vecino más próximo e informa sobre el patrón espacial observado como una función de la distancia *d* (Ripley, 1977; Dixon, 2013).

En selvas tropicales se ha descrito que las especies se distribuyen de acuerdo a jerarquías de abundancia, y lo común es que haya menos taxones raros, pocos abundantes y muchos con una abundancia intermedia (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995; Franklin y Rey, 2007; Yili *et al.*, 2013). Algunos autores (John *et al.*,

2007; Blach-Overgaard *et al.*, 2010) plantean que las principales limitantes para que una especie exhiba determinado patrón espacial son de tipo abiótico (altitud, latitud, temperatura, luminosidad, precipitación, evapotranspiración, tipo de suelo, topografía y pendiente) y biótico (competencia intra e interespecífica y depredación). De acuerdo con Fossa (2004) y Hernández *et al.* (2018), la evaluación de los patrones espaciales a lo largo de gradientes altitudinales es una herramienta fundamental para predecir el comportamiento de las especies y la dinámica de flujo vegetal entre estratos, particularmente, ante escenarios de cambio climático y con propósitos de conservación (Cruz, 2013). Los meta-análisis a nivel global han planteado que las especies arbóreas se están desplazando hacia altitudes mayores, producto del cambio climático, y, precisamente, en las zonas altas de los trópicos se han registrado con mayor constancia estos cambios, debido a la reducción del intervalo de distribución de dichas taxa (Parmesan, 2006; Brown *et al.*, 2015).

Montañez *et al.* (2010) proponen que a mayor altitud se incrementa la probabilidad de encontrar un patrón agrupado de individuos arbóreos, por lo que se infiere que en las tierras bajas tropicales el patrón de distribución será diferente (Hubbell, 2001). En consecuencia, las especies que no logren adaptarse a estos cambios ambientales desaparecerán por estrés fisiológico (Parmesan, 2006; Brown *et al.*, 2015), y las que sí, serán afectadas sus relaciones interespecíficas actuales (Root *et al.*, 2003).

En México, Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla (1995) indican que los árboles en las selvas húmedas se distribuyen, por lo general, de manera agregada, debido a que presentan una baja dispersión y alta mortalidad en las etapas tempranas. En contraste, Zarco *et al.* (2010) en una selva de Tabasco señalan una distribución, principalmente, aleatoria para las especies arbóreas; aunque en algunos sitios observaron un patrón agregado en el estrato inferior; lo cual es similar a lo citado en los trabajos de Martínez-Ramos (2006), quien registró un patrón agregado en la Reserva de la Biósfera Montes Azules, Chiapas, que relaciona con terrenos de topografía irregular y a la disponibilidad lumínica en el sotobosque. Pese a estas investigaciones, los estudios de distribución espacial a lo largo de gradientes altitudinales son escasos en el país (Hernández *et al.*, 2018), y más aún en selvas tropicales.

Con base en lo expuesto, destaca la importancia de identificar los patrones espaciales de distribución de los taxa arbóreos en las selvas tropicales, dada la alta complejidad funcional y estructural de esos ambientes (Condit *et al.*, 2002; Lohbeck *et al.*, 2015), así como a las amenazas que enfrentan (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2017).

Particularmente en Chiapas, la Selva Lacandona es uno de los ecosistemas más frágiles, cuya cobertura forestal se ha reducido 70 % en las últimas décadas debido a la expansión agrícola-ganadera y a la extracción ilegal de madera (Martínez-Ramos, 2006); mismos factores que afectan a varias de sus áreas naturales protegidas, como es el caso del Área de Protección de Flora y Fauna Metzabok (Conanp, 2006).

El presente trabajo tiene como objetivo analizar y describir el patrón de distribución y correlación espacial de las especies arbóreas a lo largo de un gradiente altitudinal en el Área Natural Protegida Metzabok, Selva Lacandona, Chiapas. Se espera que el patrón de distribución espacial sea diferente entre etapas de desarrollo (brinzal, latizal y fustal), categorías de altura (inferior, intermedia, superior) y a lo largo del gradiente altitudinal, independientemente del índice utilizado.

Materiales y Métodos

Área de estudio

El presente trabajo se realizó en el Área Natural Protegida (ANP) Metzabok, localizada al noreste de la Selva Lacandona (17°08'36" latitud norte y 91°34'42" longitud oeste), en la subcomunidad lacandona Puerto Bello Metzabok, Ocosingo, Chiapas. Esta ANP tiene una superficie de 3 368 ha, y se ubica a una altitud de 545-950 m (Conanp, 2006). El clima es Af(m)w"(i)g, cálido húmedo con lluvias todo el año, temperatura media anual de 24 °C y una precipitación media anual de 3 160 mm (García, 2004). Los tipos de suelo corresponden a: redzinas, luvisoles, gleysoles, vertisoles, cambisoles y litosoles (Sánchez-Gutiérrez *et al.*, 2017). De acuerdo con la clasificación de Miranda y Hernández-X (2014), la vegetación predominante es la Selva Alta Perennifolia.

Estratificación altitudinal y muestreo

Se determinaron cinco estratos altitudinales (EA1= < 600 msnm, EA2= 600–700 msnm, EA3= 700–800 msnm, EA4= 800–900 msnm y EA5= > 900 msnm) con base en la generación de curvas de nivel en intervalos de 100 m con el *Software Global Mapper v15*. En cada estrato se instaló una unidad de muestreo (UM) de 20 × 50 m (1 000 m²), como se muestra en la Figura 1; estas se dividieron en 10 subunidades de muestreo (SUM), de 10 × 10 m (100 m²). En cada SUM todos los individuos de la clase fustal (árboles reproductivos) con diámetro normal (DN) ≥ 2.5 cm fueron medidos con cinta diamétrica (marca *Richter Messwerkzeuge* modelo 283D/10M) y ubicados mediante sus coordenadas cartesianas (x, y) (Linzaga-Román *et al.*, 2011; Dale y Fortin, 2014), se consideró la esquina inferior izquierda del plano con respecto a la pendiente de cada UM como el origen (0, 0) (Ruiz-Aquino *et al.*, 2015). Dentro de cada SUM se instaló al azar un cuadro de 5 × 5 m para el registro de los individuos de la clase latizal (juveniles con DN < 2.5 cm y altura > 1.5 m), y al interior de estos se establecieron dos cuadros de 2 × 2 m, para el reconocimiento de los individuos categorizados como brinzales (plántulas con una altura < 1.5 m) (Zarco *et al.*, 2010).



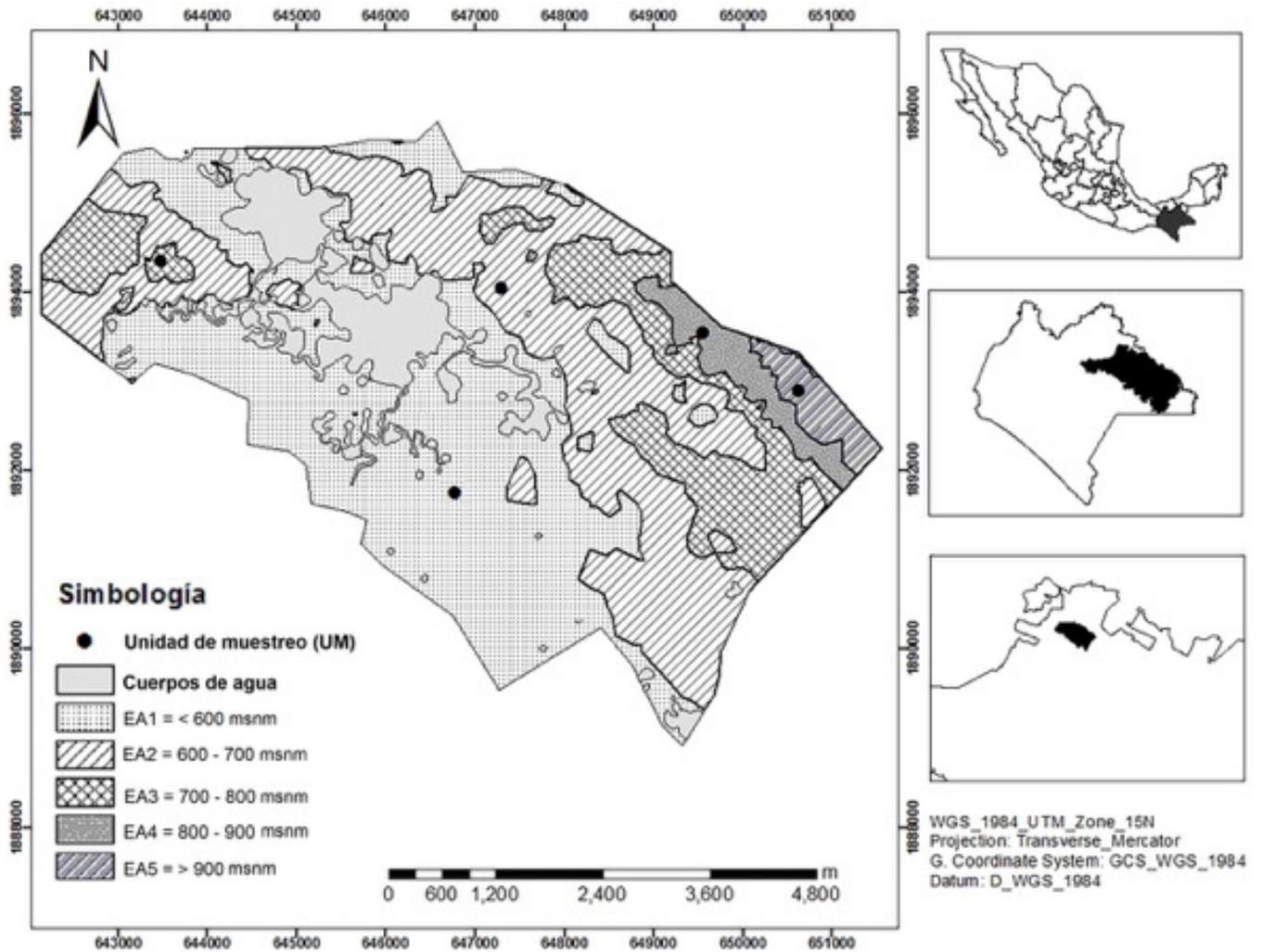


Figura 1. Ubicación de las unidades de muestreo (UM) por estrato altitudinal (EA) en el Área Natural Protegida Metzabok, Selva Lacandona, Chiapas.

La identidad taxonómica de los individuos se determinó con el apoyo del personal del Herbario "ECOSC-H", del Colegio de la Frontera Sur (Ecosur) de San Cristóbal de las Casas, Chiapas. La nomenclatura se validó en el sitio web *Tropicos.org* del *Missouri Botanical Garden* (2008).

Análisis de distribución espacial

Para calcular la distribución espacial de los fustales se utilizaron tres categorías de alturas (inferior, intermedia, superior) obtenidas en las curvas de inflexión del trabajo de Sánchez-Gutiérrez *et al.* (2017). La determinación de los patrones de distribución espacial de los estados de desarrollo brinzal y latizal, así como de las categorías de altura de los fustales, se llevó a cabo mediante el índice de *Morisita-Horn* (Morisita, 1959); cuando su valor es igual a 1, la distribución es aleatoria, mayor que 1, agregada y menor que 1, uniforme (Morisita, 1959; Zarco *et al.*, 2010; Rivera-Fernández *et al.*, 2012). El índice de *Morisita-Horn* se define en la ecuación (1):

$$I_{\delta} = q \sum_{i=1}^q ni \frac{(ni - 1)}{N(N - 1)} \quad (1)$$

Donde:

I_{δ} = Índice de distribución espacial

q = Número de cuadros

ni = Número de individuos en el i -ésimo cuadro

N = Número total de individuos en todos los q cuadros

Con el propósito de obtener un índice estadísticamente más robusto y gráficamente representativo (Rozas y Camarero, 2005; Ledo *et al.*, 2012; Dale y Fortin, 2014), también se calculó la función $K(t)$ de Ripley (Ripley, 1977) para la distribución espacial de las categorías de altura de los fustales, a partir de la ecuación (2):

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

Donde:

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

$|A|$ = Área de la UM-A (m^2)

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

t = Distancia entre dos árboles (m)

$I_t(u) = 1$ si $u \leq t$ y 0 $u > t$

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

Para estabilizar la varianza, se utilizó la transformación de la raíz cuadrada de $K(t)$ de Ripley, y para determinar la significancia ($p \leq 0.01$) de la función $L(t)$ se realizaron simulaciones *Monte Carlo* (Besag, 1977). Los límites máximos y mínimos de $L(t)$ se definieron con 99 % de confiabilidad:

$$L(t) = \sqrt{\frac{K(t)}{\pi} - t} \quad (3)$$

Donde:

$K(t)$ = Función univariada de Ripley

$\pi = 3.1416$

t = Distancia (m)

Si el valor de $L(t) = 0$, el patrón espacial con radio t es aleatorio, $L(t) > 0$ indica agrupación, y $L(t) < 0$, un patrón uniforme.

Correlación espacial

Se analizó la correlación espacial entre categorías de alturas (inferior-intermedia, inferior-superior e intermedia-superior) de las especies arbóreas de la clase fustal, mediante la función bivariada $L_{12}(t)$, derivada de la $K_{12}(t)$ (Ripley, 1977):

$$L_{12}(t) = \sqrt{\frac{K_{12}(t)}{\pi}} - t \quad (4)$$

Donde:

$K_{12}(t)$ = Función bivariada de *Ripley*

$\pi = 3.1416$

t = Distancia (m)

Un valor de $L_{12}(t) = 0$ indica que los dos grupos son espacialmente independientes, $L_{12}(t) > 0$ refiere a una asociación positiva (atracción), y $L_{12}(t) < 0$ expresa una asociación negativa (repulsión). La significancia ($p \leq 0.01$) de $L_{12}(t)$ se determinó por simulaciones de *Monte Carlo* (Besag, 1977; Dale y Fortin, 2014), y los límites máximos y mínimos se definieron con 99 % de confiabilidad. Los patrones univariados y bivariados de *Ripley* se generaron con el programa *Toolbox* (Fisher, 2000).

Resultados y Discusión

Patrones de distribución espacial de especies arbóreas

De acuerdo al índice de *Morisita-Horn*, el patrón de distribución espacial de las especies arbóreas para la clase fustal en los cinco EA y para las tres categorías de altura (inferior, intermedia y superior) tuvo un comportamiento promedio tipo agregado ($I_\delta = 1.04$) (Cuadro 1), contrario a la hipótesis planteada. Este hallazgo es semejante al consignado en el estudio de Martínez-Ramos (2006) en la Selva Lacandona, Chiapas, quien registró que más de 60 % de los taxones arbóreos se distribuían de forma agregada.

Cuadro 1. Valores del índice de *Morisita-Horn* para fustales (categorías de altura: inferior, intermedia, superior) latizales y brinzales en cinco estratos altitudinales (EA) del Área Natural Potegida Metzabok, Selva Lacandona, Chiapas.

Estrato	Fustales			Latizales	Brinzales	
	Altitudinal (EA)	Inferior	Intermedia			Superior
EA1 (< 600)		1	1	1.1	1.3	1.1
EA2 (600 – 700)		1	1.3	1.3	1.1	1.1
EA3 (700 – 800)		1	1	0.8	1.1	1.2
EA 4 (800 – 900)		1.1	1	1	1.1	1.6
EA5 (> 900)		1.3	1	0.8	1.0	1.0

Cabe precisar que el patrón general registrado en el presente estudio muestra diferencias al analizarse por EA. La categoría de altura inferior presentó un patrón aleatorio y agregado a menor y mayor altitud, respectivamente (EA4 y 5) (Cuadro 1). Se considera que el patrón agregado puede deberse a los claros formados por los disturbios naturales: caída o muerte de los árboles, plagas y enfermedades (Brown *et al.*, 2015); mismos que son colonizados por especies pioneras, cuya regeneración depende de luz solar y semillas con menor alcance de dispersión (Hubbell, 2001).

Sin embargo, la presencia de ambos patrones espaciales (aleatorio y agregado) registrados en el presente estudio pueden ser, también, el resultado de las actividades humanas que han modificado el hábitat y afectado, de manera directa, la sobrevivencia, reproducción y establecimiento de las especies, como lo demostraron Pavón-Hernández y Rico-Gray (2004) para un paisaje transformado en el estado de Veracruz, México.

La categoría de altura intermedia mostró un comportamiento aleatorio ($I_{\delta} = 1.0$) a lo largo del gradiente altitudinal, con excepción del EA2, el cual exhibió un comportamiento agregado ($I_{\delta} = 1.3$) (Cuadro 1). Este último patrón se debe a la elevada inclinación de la pendiente (30

a 70°) que exhibe el estrato; así como a los suelos pocos profundos que impiden el crecimiento del sistema radicular de los árboles, como lo plantean John *et al.* (2007) para el caso de diversos taxa tropicales en el mundo.

Algunas otras investigaciones (Blach-Overgaard *et al.*, 2010) han demostrado que el patrón agregado en las selvas tropicales se explica porque la temporada de lluvias está asociada a vientos fuertes, que promueven la caída de los árboles, lo que forma microclimas que propician la repoblación en grupos. Martínez-Ramos (2006) documentan que el patrón agregado está relacionado con las características topográficas y edáficas; pero, además, se sugiere que puede deberse a deficientes mecanismos de dispersión de semillas y baja depredación de las mismas (Franklin y Rey, 2007; Hosaka *et al.*, 2017).

Para la categoría de altura superior, la distribución de las especies (*Sebastiania longicuspis* Standl, *Pseudolmedia spuria* (Sw.) Griseb, *Manilkara zapota* (L.) Royen y *Pouteria reticulata* (Engl.) Eyma) fue uniforme a mayor altitud y agregada, cuando disminuyó (Cuadro 1). Se considera que el patrón agregado en esa categoría se atribuye a la cercanía con la comunidad, ya que son áreas donde los comuneros extraen maderas para el uso doméstico, situación que genera la formación de claros que son aprovechados por un grupo de especies (*Dialium guianense* (Aubl.) Sandwith, *Heliocarpus appendiculatus* Turcz. y *Pseudolmedia oxiphyllaria* Donn. Sm.) que necesitan la luz directa para su desarrollo y crecimiento (Conanp, 2006; Rivera-Fernández *et al.*, 2012).

Los estados de desarrollo latizal y brinzal presentaron un patrón agregado, con excepción del último EA5 (> 900 msnm), en el que se observó un comportamiento aleatorio (Cuadro 1). Los claros permiten la entrada de luz, lo cual afecta la incorporación y crecimiento de las plantas del sotobosque (Martínez-Ramos, 2006), como es el caso de los brinzales y latizales. Por lo tanto, cualquier alteración en las características del dosel influye en la germinación, tasa de crecimiento, sobrevivencia y distribución de las plantas (Brienen y Zuidema 2006; Yili *et al.*, 2013), dadas las condiciones específicas dominantes al interior del claro que promueven la aglomeración de las especies.

Martínez-Ramos (2006) cita que el patrón agregado es mayor en individuos pequeños (1 a 5 cm de DN), en comparación con aquellos de mayores dimensiones (≥ 10 cm de DN), que se distribuyen de manera aleatoria. De hecho en el patrón aleatorio, los individuos son completamente independientes de la posición de cualquier otro en la población, comportamiento que se observa en ciertas especies de bosques templados (Hernández *et al.*, 2018), pero es muy común en individuos arbóreos de las selvas tropicales (Franklin y Rey, 2007; Yili *et al.*, 2013).

Los resultados de este estudio sugieren cierta tendencia con los gradientes altitudinales, e indican que en el ANP Metzabok existe una variación climática por gradiente que modifica la estructura y la composición de la selva, lo que concuerda con otras investigaciones sobre la estructura, composición y diversidad arbórea realizados en la misma área de estudio (Martínez-Ramos, 2006; Sánchez-Gutiérrez *et al.*, 2017). En cambio, Cruz (2013) en Costa Rica registró que en altitudes de 400 a 900 m no existe influencia del gradiente altitudinal en el patrón de distribución espacial, y explica que puede deberse a que el intervalo de la altitud es, relativamente, pequeño; y por lo tanto, las condiciones climáticas no varían entre estratos. En consecuencia, se ha sugerido que los trabajos de vegetación en gradientes altitudinales deberían realizarse en extensiones geográficas amplias (Fossa, 2004).

Distribución espacial de especies arbóreas con la función $K(t)$ de Ripley

De acuerdo con la función univariada de $K(t)$ de Ripley, la distribución espacial de las tres categorías de altura de la clase fustal evidenció un patrón significativo ($p \leq 0.01$) entre agregado, aleatorio y uniforme a diferentes distancias, por lo que se acepta la hipótesis planteada (Figura 2). Este resultado fue similar al obtenido con el índice de *Morisita-Horn* para los fustales (Cuadro 1).

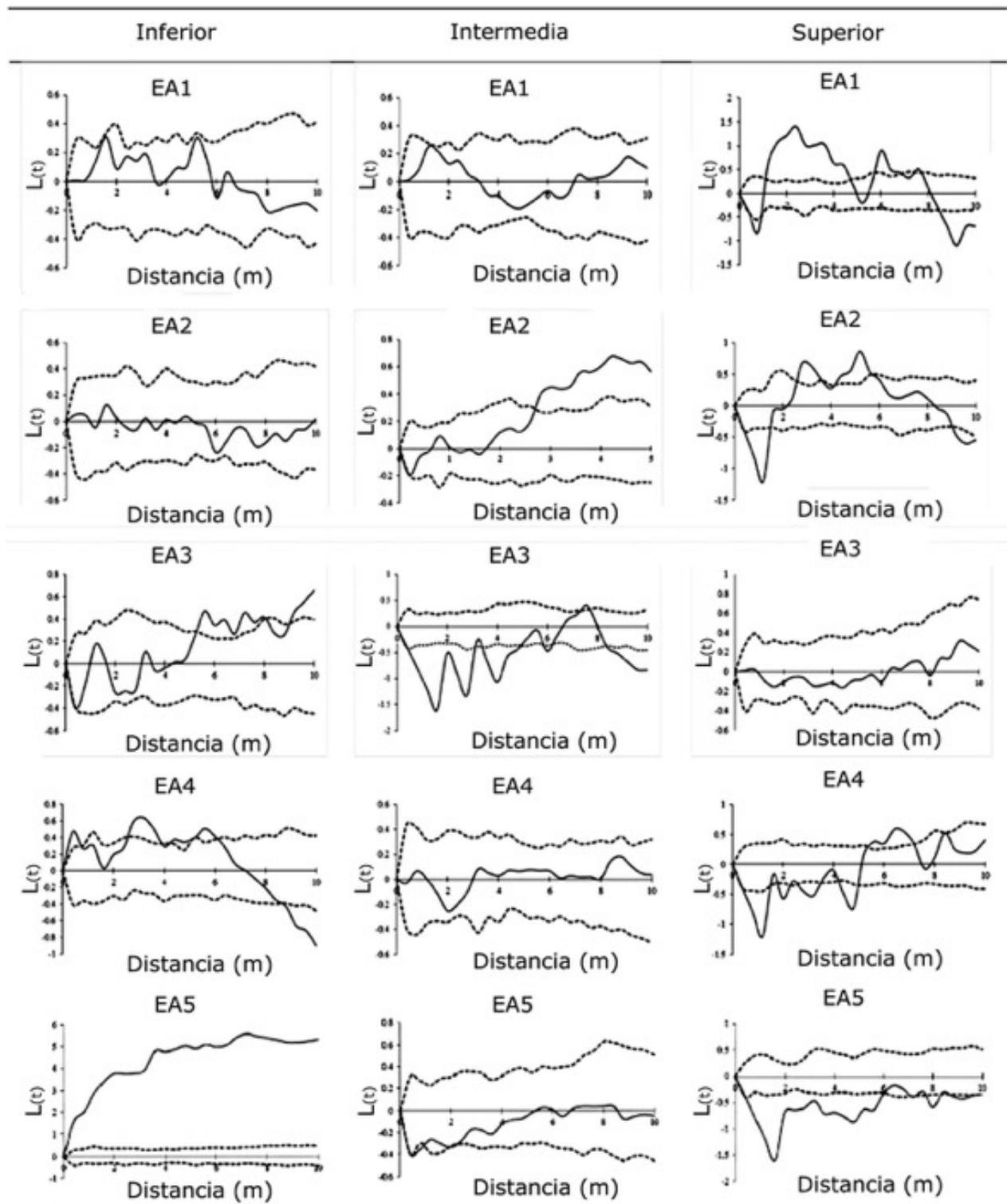


Figura 2. Valores de distribución univariada $L(t)$ para las tres categorías de altura de fustales en especies arbóreas en cinco estratos altitudinales (EA) en el Área Natural Protegida Metzabok, Selva Lacandona, Chiapas.

La categoría de altura inferior tuvo, en general, un patrón agregado, con variación a distintas distancias y estratos altitudinales (Figura 2). Los EA1 y 4 se distribuyen de forma agregada en distancias de 1 a 6 m, y uniforme a más de 7 m; en cambio, el EA2 tuvo un comportamiento aleatorio, y el EA3 a distancias de 1 a 2 m fue uniforme, mientras que de 3 a 10 m cambió a una distribución agregada (Figura 2). El EA5 mostró una distribución agregada en todas las distancias.

La variación en los patrones de distribución en los diferentes EA se relaciona con los claros generados por las categorías intermedias y superiores, ya que al ser afectados por algún disturbio (caída de ramas o el árbol completo, tala, muerte por plagas y enfermedades), dichas superficies son repobladas por especies demandantes de luz, que mediante procesos de mortalidad transforman su patrón inicial (agregado) a uno aleatorio (Franklin y Rey, 2007; Barreto-Silva *et al.*, 2014). En el área de estudio, los claros son colonizados por *Rinorea guatemalensis* (S. Watson) Bartlett, lo cual concuerda con los resultados de Zarco *et al.* (2010) en selvas de Tabasco, quienes indican que esa especie se desarrolla y domina en el estrato inferior de las selvas donde hay disturbio.

La categoría de altura intermedia presentó una distribución, principalmente, aleatoria; aunque en distancias menores los árboles se ubican de manera uniforme, con excepción del EA2 que tiene una distribución agregada a distancias de 2 a 10 m (Figura 2). La distribución aleatoria en esta categoría se debe, sobre todo, a la extracción de madera que ocurrió durante la década de los 70 en el área de estudio (Conanp, 2006), que promovió la mortalidad de un conjunto heterogéneo de especies en el espacio. Los patrones agregados, en cambio, podrían ser una respuesta a la variabilidad ambiental entre estratos, y son comunes, ecológicamente, en individuos con dimensiones grandes (Dixon, 2013).

En la categoría de altura superior, los EA1 y 2 exhibieron un patrón agregado a distancias menores de 8 m (Figura 2), relacionado tanto con la muerte natural de algunos árboles viejos, como con la extracción selectiva de maderas preciosas como la caoba (*Swietenia macrophylla* King) y el cedro (*Cedrela odorata* L.). De hecho, en

los años 1975 y 1984 se autorizó el aprovechamiento de 55 000 m³ y 20 000 m³ de corrientes tropicales en la Selva Lacandona (Vásquez-Sánchez *et al.*, 1992), y continúa la extracción maderable para construcción de viviendas, por parte de los pobladores en ciertas zonas del ANP (Conanp, 2006), los cuales dejan en pie agrupaciones de *M. zapota*, *P. reticulata*, *Manilkara chicle* (Pittier) Gilly y *Brosimum alicastrum* Sw; especies de menor valor por la complejidad del manejo de su madera (duras y densas).

Lo anterior coincide con lo señalado por Franklin y Rey (2007) y Dale y Fortin (2014), quienes indican que la evolución lógica del patrón espacial al aumentar la edad de los individuos responde al efecto acumulado de los disturbios, la competencia y el ataque de patógenos. Por lo tanto, un patrón aleatorio puede cambiar a uno agregado o uniforme, en función de las características ambientales y antrópicas del medio.

Si bien, el comportamiento uniforme es poco común en los ensamblajes naturales, es posible encontrarlo en ambientes estables en donde existen disturbios mínimos (Antos y Parish, 2002). De hecho, el modelo propuesto por Janzen (1970) afirma que la mortalidad de los árboles tiene como consecuencia una distribución uniforme en los individuos adultos sobrevivientes; como lo corroboraron Lan *et al.* (2009) en las selvas tropicales de China donde observaron que, en ambientes con múltiples especies, estas tienden a distribuirse de forma uniforme.

El patrón espacial tan variable registrado en los EA3, 4 y 5 (Figura 2), se debe, posiblemente, al difícil acceso a dichos estratos, ya que no hay registro de aprovechamiento de madera, y es posible observar individuos de *Calophyllum brasiliense* Cambess., *Terminalia amazonia* (J.F. Gmel.) Exell, *Guatteria anomala* R.E. Fr., *M. chicle* y *M. zapota* hasta con 190 cm de diámetro y alturas superiores a 50 m. Algunos autores (Rozas y Camarero, 2005; Linzaga-Román *et al.*, 2011) proponen que un comportamiento tan variable en el patrón de distribución se explica por los factores topográficos del sitio. De tal manera que es factible plantear que la distribución de las especies en el ANP de Metzabok podría asociarse tanto con la heterogeneidad ambiental inducida por el relieve, como con los disturbios

ocasionados en cada sitio, como lo sugieren Montañez *et al.* (2010) y Barreto-Silva *et al.* (2014) para algunas selvas tropicales de Colombia.

Patrones de correlación espacial

De acuerdo con la correlación espacial de $K_{12}(t)$ de Ripley, los patrones bivariados de los EA2, 3 y 5 de la categoría de altura inferior-intermedia indicaron repulsión espacial en distancias menores a 2 m y atracción entre los 3 a 10 m (Figura 3). La repulsión a pequeña escala entre ambas categorías sería una consecuencia de la mortandad densodependiente de las plántulas situadas bajo las copas de las categorías intermedias y superiores, por lo que especies de las categorías inferiores (*Myriocarpa longipes* Liebm. y *Piper psilorhachis* C. DC.) colonizan los espacios disponibles, excepto bajo la copa de taxones de categorías superiores, como *C. brasiliense*, *T. amazonia* y *G. anomala* (Lan *et al.*, 2009).



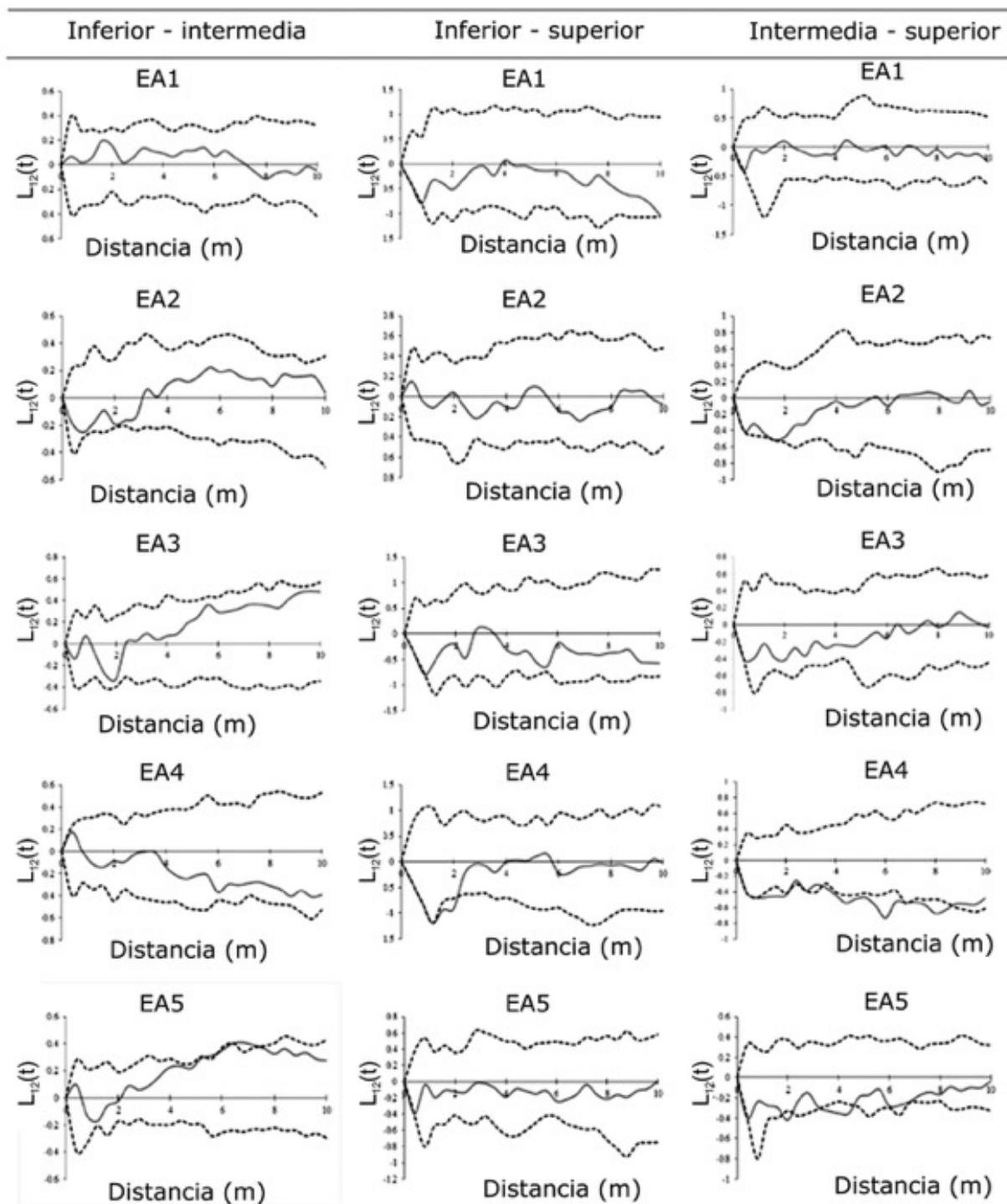


Figura 3. Matriz de relación de los valores de la distribución bivariada $L_{12}(t)$ para las tres categorías de altura de fustales de especies arbóreas en cinco estratos altitudinales (EA) en el Área Natural Protegida Metzabok, Selva Lacandona, Chiapas.

Ese comportamiento también es factible que responda a procesos de depredación, dado que es más probable que los depredadores eliminen a los individuos que se localizan más próximo al árbol semillero (Hosaka *et al.*, 2017); lo cual explicaría la existencia de repulsión entre la categoría inferior-superior a distancias cercanas, y atracción en la intermedia-superior, a medida que incrementa la distancia respecto al árbol parental (Rozas y Camarero, 2005; Barreto-Silva *et al.*, 2014).

Lo anterior contrasta con los EA1 al 4, en los cuales el patrón de correlación fue independiente, que coincide con el observado para todos los estratos de la categoría inferior-superior. En la intermedia-superior (*Haematoxylum campechianum* L. y *Hauya elegans* DC. vs. *D. guianense* y *Pouteria durlandii* (Standl.) Baehni, respectivamente) a diferentes distancias se presentan asociaciones negativas (repulsión), lo cual fue más notable en el EA4 (Figura 3). Este tipo de comportamiento quizás es una respuesta a la alta mortalidad de semillas e individuos inferiores cerca de los árboles superiores. Las enfermedades y la depredación se concentran en las inmediaciones de los individuos progenitores, lo que causa mortalidad vía denso-dependencia, ya que existe mayor probabilidad de supervivencia a medida que aumenta la distancia entre la descendencia y los adultos productores de semillas (Janzen, 1970; Franklin y Rey. 2007; Hosaka *et al.*, 2017).

Conclusiones

El patrón de distribución espacial de las especies arbóreas está relacionado con la altitud, pero también tiene influencia de los disturbios naturales y antrópicos. Las especies de las etapas de desarrollo latizal (*Chamaedorea oblongata* Mart., *Chamaedorea pinnatifrons* (Jacq.) Oerst., *P. oxiphyllaria* y *Chionanthus oblanceolatus* (B.L. Rob.) P.S. Green) y brinzal (*R. guatemalensis*, *Eugenia acapulcensis* Steud., *Aphananthe monoica* (Hemsl.) J.-F. Leroy y *P. reticulata*) se presentan en forma agregada, ya que la mayoría se desarrolla en áreas perturbadas con existencia de claros, pero bajo el dosel de fustales residuales, dado el requerimiento de mayor intensidad de luz solar para su desarrollo y crecimiento.

El patrón de correlación espacial entre categorías de altura es variable. En la categoría inferior-intermedia (con especies dominantes como *R. guatemalensis* y *P. psilorhachis* vs. *Garcinia intermedia* (Pittier) Hammel y *Trophis mexicana* (Liebm.) Bureau) e intermedia-superior (con dominancia de *H. campechianum* L. y *H. elegans* vs. *D. guianense* y *P. durlandii*) hay repulsión a menor distancia, debido a la sombra que proyectan los individuos de mayor tamaño, lo cual impide la entrada de luz; y atracción a mayor distancia, principalmente promovida por una mayor probabilidad de supervivencia del ataque de depredadores.

Con base en los resultados es posible proponer estrategias de reforestación y restauración forestal que consideren las interacciones positivas de los ensamblajes ecológicos formados por latizales, brinzales y fustales de las distintas categorías de altura y gradientes altitudinales, a fin de conservar la estructura y composición espacial de la Selva Lacandona.

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca doctoral otorgada al primer autor para la realización de esta investigación (becario N° 347396), así como al Colegio de Postgraduados *Campus* Montecillo por el financiamiento parcial para trabajo de campo.

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener conflicto de intereses.

Contribución por autor

Facundo Sánchez-Gutiérrez: diseño de la investigación, toma de datos de campo, análisis de información y redacción del documento; Juan Ignacio Valdez-Hernández: coordinación de trabajo en gabinete y campo, revisión del manuscrito; Patricia Hernández-de la Rosa: diseño y estructura del manuscrito, revisión de los diferentes borradores del documento; Leonardo Beltrán-Rodríguez: análisis de información, redacción y revisión de los diversos borradores y del documento final.

Referencias

- Aguirre-Calderón, O. A. 2002. Índices para la caracterización de la estructura del estrato arbóreo de ecosistemas forestales. *Ciencia Forestal en México* 27(92): 5-27.
- Arroyo-Rodríguez, V., F. P. L. Melo, M. Martínez-Ramos, F. Bongers, R. L. Chazdon, J. A. Meave, N. Norden, B. A. Santos, I. R. Leal and M. Tabarelli. 2017. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biological Reviews* 92(1):326-340. <https://doi.org/10.1111/brv.12231>.
- Antos, J. A. and R. Parish, 2002. Structure and dynamics of a nearly steady-state subalpine forest in south-central British Columbia, Canada. *Oecologia* 130(1): 126-135. <https://doi.org/10.1007/s004420100787>.
- Barreto-Silva, J. S., D. Cárdenas-López y A. J. Duque-Montoya. 2014. Patrones de distribución de especies arbóreas de dosel y sotobosque a escala local en bosques de tierra firme, Amazonia colombiana. *Revista de Biología Tropical* 62(1): 373-383.
- Besag, J. 1977. Contribution to the discussion on Dr. Ripley's paper. *Journal of the Royal Statistical Society B* 39(2): 192-212. <https://doi.org/10.1111/j.2517-6161.1977.tb01616.x>.
- Blach-Overgaard, A., S. Jens-Christian, J. Dransfield, M. Greve and H. Balslev. 2010. Determinants of palm species distributions across Africa: the relative roles of climate, non-climatic environmental factors, and spatial constraints. *Ecography* 33(2): 380-391. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06273.x>.
- Brienen, R. J. W. and P. A. Zuidema. 2006. Lifetime growth patterns and ages of Bolivian rain forest trees obtained by tree ring analysis. *Journal of Ecology* 94(2): 481-493. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01080.x>.

Brown, C. J., M. I. O'Connor, E. S. Poloczanska, D. S. Schoeman, L. B. Buckley, M. T. Burrows, C. M. Duarte, B. S. Halpern, J. M. Pandolfi, C. Parmesan and A. J. Richardson. 2015. Ecological and methodological drivers of species' distribution and phenology responses to climate change. *Global Change Biology* 22(4): 1548-1560. <https://doi.org/10.1111/gcb.13184>.

Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). 2006. Programa de Conservación y Manejo del Área de Protección de Flora y Fauna Metzabok. CONANP-SEMARNAT. México, D.F., México. 179 p.

Condit, R., N. Pitman, E. Leigh, J. Chave, J. Terborgh, R. B. Foster, P. Núñez, S. Aguilar, R. Valencia, G. Villa, H. Muller-Laundau, E. Losos and S. P. Hubbell. 2002. Beta-Diversity in tropical forest trees. *Science* 295: 666-668. <https://doi.org/10.1126/science.1066854>.

Cruz, B. F. 2013. Distribución espacial de la regeneración natural de especies arbóreas dentro del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills, Costa Rica y su relación con variables bioclimáticas. Tesis de Maestría. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE). Turrialba, Costa Rica. 130 p.

Dale, M. R. and M. J. Fortin. 2014. *Spatial Analysis: A Guide for Ecologists*. 2nd edition. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 438 p.

Dixon, P. M. 2013. Ripley's K function. *Encyclopedia of Environmetrics* 3:1796-1803. <https://doi.org/10.1002/9781118445112.stat07751>.

Fisher, M. 2000. *Toolbox: Software available for sophisticated spatial statistics*. University of the South Pacific. Suva, Fiji. 28 p.

Fossa, A. M. 2004. Biodiversity patterns of vascular plant species in mountain vegetation in the Faroe Islands. *Diversity and Distributions* 10(3): 217-223. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2004.00080.x>.

Franklin, J. and S. J. Rey. 2007. Spatial patterns of tropical forest trees in Western Polynesia suggest recruitment limitations during secondary succession. *Journal of Tropical Ecology* 23(1): 1-12. <https://doi.org/10.1017/S0266467406003774>.

García, E. 2004. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Serie Libros. Núm. 6. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. 98 p.

Hernández, F., C. B. Navarro, R. Peña y A. Nájera. 2018. Patrón de distribución espacial de las especies arbóreas de la región de El Salto, Durango. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 9(47): 169-186. <https://doi.org/10.29298/rmcf.v9i47.161>.

Hosaka, T., T. Yumoto, Y. Chen, I. F. Sun, S. J. Wright, S. Numata and M. N. Supardi. 2017. Responses of pre-dispersal seed predators to sequential flowering of Dipterocarps in Malaysia. *Biotropica* 49(2): 177-185. <https://doi.org/10.1111/btp.12371>.

Hubbell, S. P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Series Monographs in Population Biology. Princeton University Press. Princeton, NJ USA. 448 p.

Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the Number of Tree Species in Tropical Forests. *American Naturalist* 104: 501-528.

John, R., J. W. Dalling, K. E. Harms, J. B. Yavitt, R. F. Stallard, M. Mirabello, S. P. Hubbell, R. Valencia, H. Navarrete, M. Vallejo and R. B. Foster. 2007. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the national Academy of Sciences of the United States of America* 104(3): 864-869. <https://doi.org/10.1073/pnas.0604666104>.

Lan, G., H. Zhu, M. Cao, Y. Hu, H. Wang, X. Deng, S. Zhou, J. Cui, J. Huang, Y. He, L. Liu, H. Xu and J. Song. 2009. Spatial dispersion patterns of trees in a tropical rainforest in Xishuangbanna, southwest China. *Ecological Research* 24(5): 1117-1124. <https://doi.org/10.1007/s11284-009-0590-9>.

Ledo, A., S. Condés y F. Montes. 2012. Revisión de índices de distribución espacial usados en inventarios forestales y su aplicación en bosques tropicales. *Revista Peruana de Biología* 19(1): 113-124.

Linzaga-Román, B. E., G. Ángeles-Pérez, C. Catalán-Heverástico y P. Hernández de la Rosa. 2011. Estructura espacial de *Pachycereus weberi* (Coultr.) Backeb., en la Cañada del Zopilote, Guerrero. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 17(2): 189-198. <http://dx.doi.org/10.5154/r.rchscfa.2010.06.039>.

Lohbeck, M., E. Lebrija-Trejos, M. Martínez-Ramos, J. A. Meave, L. Poorter and F. Bongers. 2015. Functional trait strategies of trees in dry and wet tropical forests are similar but differ in their consequences for succession. *PloS ONE* 10(4): e0123741. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123741>.

Martensen, A. C., S. Saura and M. J. Fortin. 2017. Spatio-temporal connectivity: Assessing the amount of reachable habitat in dynamic landscapes. *Methods in Ecology and Evolution* 8(10): 1253-1264. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12799>.

Martínez-Ramos, M. 2006. Aspectos ecológicos de la selva húmeda en la región Lacandona: perspectivas para su estudio y conservación, en K. In: Oyama y A. Castillo (eds.). *Manejo, conservación y restauración de recursos naturales en México. Perspectivas desde la investigación científica*. Siglo XXI Editores. México, D. F., México. pp. 292-325.

Martínez-Ramos, M. y E. Álvarez-Buylla. 1995. Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda de México. Boletín de la Sociedad Botánica de México 56: 121-153. <http://dx.doi.org/10.17129/botsci.1469>.

Miranda, F. y E. Hernández-X. 2014. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Fondo de Cultura Económica y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., México. 214 p.

Montañez, V. R. A., V. C. Y. Escudero y M. A. J. Duque 2010. Patrones de Distribución Espacial de Especies Arbóreas en Bosques de Alta Montaña del Departamento de Antioquia, Colombia. Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín 63 (2): 5629-5638.

Morisita, M. 1959. Measuring of the dispersion and analysis of distribution patterns. Memories of the Faculty of Science, Kyushu University. Series E Biology 2: 215-235.

Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics 37(1): 637-669.

Pavón-Hernández, N. P. y V. Rico-Gray. 2004. Distribución espacial de *Tilia mexicana* schlecht. (Tiliaceae) en el paisaje del centro del estado de Veracruz, México. Universidad y Ciencia 20(39): 29-32.

Ripley, B. D. 1977. Modelling spatial patterns. Journal of the Royal Statistical Society Series B (Methodological) 39:172-212.

Rivera-Fernández, A., P. Octavio-Aguilar, N. G. Sánchez-Coello, L. R. Sánchez-Velásquez, S. M. Vázquez-Torres y L. G. Iglesias-Andreu. 2012. Estructura poblacional y distribución espacial de *Ceratozamia mexicana* Brongn. (Zamiaceae) en un ambiente conservado y en uno perturbado. *Tropical and Subtropical Agroecosystems* 15(2):110-117.

Root, T., J. Price, K. Hall, S. Schneider, C. Rosenzweig and J. Pounds. 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421: 57-60. <https://doi.org/10.1038/nature01333>.

Rozas, V. y J. J. Camarero. 2005. Técnicas de análisis espacial de patrones de puntos aplicadas en ecología forestal. *Investigación Agraria. Sistemas y Recursos Forestales* 14(1): 79-97.

Ruiz-Aquino, F., J. I. Valdez-Hernández, A. Romero-Manzanares, F. Manzano-Méndez and M. E. Fuentes-López. 2015. Spatial distribution of two oak species and ecological attributes of pine-oak woodlands from Ixtlán de Juárez, Oaxaca. *Revista Chapingo serie ciencias forestales y del ambiente* 21(1): 67-80. <http://dx.doi.org/10.5154/r.rchscfa.2014.05.023>.

Sánchez-Gutiérrez, F., A. Valenzuela-Gómez, J. I. Valdez-Hernández y C. A. González-González. 2017. Estructura y diversidad de especies arbóreas del sitio arqueológico "El Mirador", Selva Lacandona, Chiapas. *Polibotánica* 44: 79-94. <https://doi.org/10.18387/polibotanica.44.6>.

Vásquez-Sánchez, M. A., I. J. March y M. A. Lazcano-Barrero. 1992. Características socioeconómicas de la Selva Lacandona. *Ecosfera* 1: 287-323.

Ver Hoef, J. M., E. E. Peterson, M. B. Hooten, E. M. Hanks and M. J. Fortin. 2018. Spatial autoregressive models for statistical inference from ecological data. *Ecological Monographs* 88(1): 36-59. <https://doi.org/10.1002/ecm.1283>.

Yili G., J. Lu, S. B. Franklin, Q. Wang, Y. Xu, K. Zhang, D. Bao, X. Qiao, H. Huang, Z. Lu and M. Jiang. 2013. Spatial distribution of tree species in a species-rich subtropical mountain forest in central China. *Canadian Journal of Forestry Research* 43(9): 826-835. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2013-0084>.

Zarco, V. M., J. I. Valdez-Hernández, G. Ángeles y C. O. Castillo. 2010. Estructura y diversidad de la vegetación arbórea del parque estatal Agua Blanca, Macuspana, Tabasco. *Universidad y Ciencia* 26(1): 1-17.



Todos los textos publicados por la **Revista Mexicana de Ciencias Forestales** –sin excepción– se distribuyen amparados bajo la licencia *Creative Commons 4.0 Atribución-No Comercial (CC BY-NC 4.0 Internacional)*, que permite a terceros utilizar lo publicado siempre que mencionen la autoría del trabajo y a la primera publicación en esta revista.