



# **El Colegio de la Frontera Sur**

## **Riqueza de especies arbóreas en regiones montañosas de Chiapas: aproximaciones con datos de herbarios e inventarios florísticos**

**TESIS**

**Presentada como requisito parcial para optar al grado de  
Maestría en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural**

Por

**Elizabeth Campos Sánchez**

**2015**



# El Colegio de la Frontera Sur

San Cristóbal de las Casas Chiapas, a 30 de Octubre de 2015.

Las personas abajo firmantes, integrantes del jurado examinador de Elizabeth Campos Sánchez, hacemos constar que hemos revisado y aprobado la tesis titulada: "Riqueza de especies arbóreas en regiones montañosas de Chiapas: aproximaciones con datos de herbarios e inventarios florísticos". Para obtener el grado de **Maestra en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural**.

Director Dr. Mario González Espinosa

---

Asesor Dr. Neptalí Ramírez Marcial

---

Asesor Dr. Darío Alejandro Navarrete Gutiérrez

---

Asesor Dr. Miguel Ángel Pérez Farrera

---

Sinodal adicional Dra. Sandra Chediack

---

Sinodal adicional Dr. Vincenzo Bertolini

---

Sinodal suplente Dr. Miguel Ángel Castillo Santiago

---

***A Celia, Mario y Mariana***

***A mi familia Chiapaneca (si, todos ustedes)***

***Al Triunfo, el que niebla, verdea y llueve***

## **Agradecimientos**

Agradezco a mi tutor, el Dr. Mario González Espinosa y a mi comité tutorial, Dr. Neptalí Ramírez Marcial, Dr. Darío Alejandro Navarrete Gutiérrez y Dr. Miguel Ángel Pérez Farrera por la confianza depositada en mí y mi trabajo, los importantes aportes y observaciones que dieron forma y enriquecieron esta tesis. Asimismo, brindo mi reconocimiento a los lectores externos: Dra. Sandra Chediack, Dr. Vincenzo Bertolini y Dr. Miguel Ángel Castillo por haber leído y comentado este documento.

A Rubén Martínez Camilo por aportar información original a la base de datos. A Laila Yunes Jiménez y Silvia María Patricia López Romo por las correcciones a la versión final. Al Colegio de la Frontera Sur, no la institución aislada, sino aquella que formamos investigadores, trabajadores y alumnos, por haberme permitido ampliar mis inquietudes y conocimientos. Agradezco a todas las personas que me encontré en este camino, con quienes pude compartir viajes, malviajes y sueños. Un poco —bastante— de mi corazón, mi tripa y seso, se queda con ustedes, y me permito llevármelos hasta donde llegue.

Finalmente, agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Conacyt) por otorgar una beca para estudios de posgrado (núm. CVU. 501587) que hicieron posible la realización de este proyecto.

## ÍNDICE

<b>RESUMEN</b> .....	<b>3</b>
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>4</b>
<b>Objetivos Generales</b> .....	<b>11</b>
<b>Objetivos Particulares</b> .....	<b>11</b>
<b>Predicciones</b> .....	<b>11</b>
<b>MÉTODOS</b> .....	<b>12</b>
Delimitación y ubicación de los polígonos evaluados .....	12
Descripción de las regiones de estudio.....	14
Fuentes de información.....	16
Registros de especímenes de herbario .....	16
Inventarios .....	19
Descripción de los conjuntos de datos.....	19
Riqueza de especies ( <i>S</i> ).....	20
Elección de celdas informativas: especímenes en herbarios.....	20
Elección de celdas informativas: inventarios .....	21
Cálculo de la similitud entre celdas.....	21
Estimación de la riqueza de especies .....	22
Variable explicativa.....	22
Variables predictivas.....	23
Ajuste de modelos .....	25
Elección y validación de modelos .....	26
<b>RESULTADOS</b> .....	<b>28</b>
Análisis general.....	28
Celdas informativas y estimación de <i>S</i> .....	32
Índice de similitud de Sorensen .....	33
Modelación de <i>S</i> .....	35
Modelación con datos de especímenes de herbarios.....	35
Modelación de <i>S</i> con datos de inventarios .....	38
Comparación de los modelos de <i>S</i> .....	40
<b>DISCUSIÓN</b> .....	<b>43</b>

Los herbarios representan mejor la diversidad regional.....	43
Los datos de inventario representan mejor la estructura de la diversidad .....	45
Celdas bien colectadas: diversidad beta y modelos predictivos .....	46
<b>CONCLUSIONES .....</b>	<b>50</b>
<b>Perspectivas y recomendaciones.....</b>	<b>51</b>
<b>REFERENCIAS.....</b>	<b>53</b>
<b>Anexo 1. Listado total de especies arbóreas registradas en los tres polígonos de estudio .....</b>	<b>62</b>
<b>Anexo 2. Celdas informativas de datos de especímenes de herbario.....</b>	<b>88</b>
<b>Anexo 3. Celdas informativas de datos de individuos en inventarios.....</b>	<b>89</b>

## RESUMEN

Un esfuerzo de recolección con fines taxonómicos no tiene el mismo objetivo ni sigue los mismos métodos o procedimientos que el levantamiento de inventarios ecológicos o forestales sistemáticos dirigidos a evaluar la composición y estructura de la vegetación. Es por lo anterior que se compara la estimación de la riqueza de especies arbóreas ( $S$ ) desde ambos conjuntos de datos, en tres polígonos de regiones montañosas del estado de Chiapas; las Montañas del norte, los Altos y la Reserva de la Biosfera del Triunfo (REBITRI). A nivel subregional las Montañas del norte resultó ser el área menor explorada botánicamente e inventariada, mientras que los Altos es el polígono mejor evaluado. Con ambos conjuntos de datos se recopiló un listado de 792 especies arbóreas. Se encontró una mayor estimación regional y subregional de la  $S$  a partir de los especímenes de herbario. A nivel de riqueza local se presenta un análisis preliminar basado en la modelación de la  $S$ , más allá de dilucidar los determinantes bióticos y abióticos de la riqueza de especies nos centramos en caracterizar la información desde la cual estamos infiriendo estos patrones con miras a la conservación: inventarios y herbarios. Los datos de inventario representan un aporte importante en el sentido de que son la fotografía de la equitatividad o dominancia de especies en campo y para entender cuestiones funcionales de la diversidad representan un mejor acervo. Por su parte, los datos de herbario se contraponen al mostrar que en la estructura de dicha diversidad también existen una gran cantidad de especies raras o infrecuentes.

## INTRODUCCIÓN

La riqueza de especies o número de especies ( $S$ ) es un atributo de las comunidades ecológicas que, a primera vista, puede parecer una variable descriptiva sencilla, aparentemente fácil de calcular. Debido a que resume una parte importante de la información ecológica de una comunidad determinada, frecuentemente, puede ser un indicador del estado de conservación de un ecosistema y se puede utilizar como un criterio para definir y aplicar políticas encaminadas a la conservación (Ferrier et al. 2004). Sin embargo, ¿puede el número de especies de una comunidad ser realmente determinado?

Las comunidades ecológicas son mayoritariamente sistemas abiertos que no poseen un número de especies fijo, por lo que podemos considerar que  $S$  es un concepto abstracto, cuya aproximación está casi siempre ligada al número de especies encontradas por unidad de área o número de individuos muestreados (Peet 1974, Gotelli y Colwell 2001). Es por lo anterior que la evaluación de  $S$  se ha abordado tradicionalmente con base en inventarios sistemáticos, en los cuales dicho atributo es espacial y temporalmente comparable (Gotelli y Colwell 2001). Es común que sea calculado como el número de especies en un tamaño de muestra arbitrario pero constante, para luego hacer uso de índices que calculan el número de especies esperado dada la acumulación de registros en un muestreo; ello supone una relación funcional constante entre el número de especies esperado y el número de especies en una muestra (Peet 1974). Este tipo de estimadores son llamados paramétricos y tienden a subestimar las especies presentes debido a la incapacidad de detectar a las especies raras,



razón que ha motivado investigaciones dirigidas a encontrar estimadores no paramétricos que lidian con las diferencias entre el esfuerzo de muestreo y la abundancia encontrada (Gotelli y Colwell 2001). Más allá de estas consideraciones estadísticas, los inventarios sistemáticos que puedan ser “suficientes”, están limitados en tiempo y espacio debido al costo y esfuerzo que requieren. Por lo anterior, en el caso de las plantas, y ante la necesidad de realizar inferencias relacionadas con el estado de conservación de algunas regiones de una forma más rápida, se han implementado distintos métodos para poder inferir patrones emergentes de las comunidades a partir sólo de datos de presencia de las especies o de la recolección de especímenes de museos o herbarios (Zaniewski et al. 2002, Schmidt et al. 2005, Dorazio et al. 2010, Pyke y Ehrlich 2010, Garcillán y Ezcurra 2011).

Un herbario es una colección de plantas secas o especímenes que están arreglados sistemáticamente ya sea por familia o por región. Son utilizados principalmente para la comparación botánica en aras de revisar la taxonomía de las especies y las variaciones geográficas (Bebber et al. 2010). Normalmente, cada espécimen etiquetado con el nombre del colector, la fecha y el lugar donde se colectó. Históricamente, la información de los herbarios ha sido útil para conocer la flora de sitios determinados y representa un importante reservorio de información taxonómica por región. Se ha calculado que es probable que casi el 50% de las especies de angiospermas que aún faltan por descubrir, se encuentren ya en los herbarios, esperando a ser descritas (Bebber et al. 2010).

Los métodos para inferir la  $S$  a partir de este tipo de datos se pueden dividir en dos: (1) los que modelan la distribución potencial de cada especie por separado (modelación de nichos) para luego sobreponer las distribuciones y obtener una estimación de  $S$  en un área determinada y (2) las que modelan la riqueza acumulada de los registros (Ferrier et al. 2006, Cayuela et al. 2009, Chapman y Purse 2011, Benito et al. 2013). Para el primer caso, aunque a nivel taxonómico, las plantas son organismos relativamente bien conocidos, la información que se tiene acerca de la distribución de las especies es bastante deficiente (Küper et al. 2006). Aunque la estimación de  $S$  basada en la acumulación de las distribuciones de los organismos es bastante promisoria, aún existen ciertas restricciones al tipo de datos que esta familia de modelos puede incluir. Por ejemplo, para utilizar información de herbario en estos modelos se requieren al menos de 20 a 50 especímenes de la misma especie para modelar su distribución con menor incertidumbre (Feeley y Silman 2011). Esta cifra —que parece bastante modesta— está muy lejos de la realidad para la vegetación de los trópicos; se ha calculado que 38% de las especies de plantas de las áreas tropicales de Sudamérica, África y el sureste de Asia, únicamente están representadas por un registro o espécimen, la media es de dos y sólo para 2.3% de las especies se dispone de más de 20 registros (Feeley y Silman 2011). Esto quiere decir que nueve de cada diez especies de plantas tropicales en el mundo están pobremente colectadas y son “esencialmente invisibles para las herramientas de modelación y conservación” (Feeley y Silman 2011).

En el caso de la modelación de los atributos ecológico-estadísticos de las comunidades, la principal limitación es que no se puede modelar la composición o

identidad de cada especie en cada celda del espacio geográfico, sino que se modela el atributo, —en este caso la *S*— para el total del área seleccionada (Ferrier et al. 2006, Hortal y Lobo 2006, Hortal et al. 2007, Lobo 2008). Este caso también puede adolecer de un insuficiente esfuerzo de recolección.

En este trabajo se decidió utilizar el segundo enfoque en áreas relativamente bien exploradas botánicamente para determinar si las estimaciones de *S* son similares basados en datos de colectas botánicas e inventarios ecológicos o forestales. Un esfuerzo de recolección con fines taxonómicos no tiene el mismo objetivo ni sigue los mismos métodos o procedimientos que el levantamiento de inventarios ecológicos o forestales sistemáticos dirigidos a evaluar la composición y estructura de la vegetación (Cayuela et al. 2009, 2012, ter Steege et al. 2013). Al respecto, nos preguntamos si dichos conjuntos de datos independientes arrojan estimaciones comparables de *S*.

La información digital disponible de datos de recolecciones históricas de especímenes en los herbarios ha crecido y mejorado en años recientes. Así, conforme mejoran los equipos y programas para realizar su análisis, se han puesto a disposición en línea conjuntos de datos suficientemente grandes para intentar realizar inferencias ecológicas a partir de información taxonómica y geográfica acumulada en dichos repositorios. Se calcula que existen alrededor de 250 millones de especímenes vegetales resguardados en unos 3,000 herbarios en el mundo (Krupnick et al. 2008). Los registros de la recolección de especímenes proveen dos tipos de datos relevantes para la conservación: dónde

están o estuvieron las especies y una descripción de su hábitat (de extensión y detalle muy variables. Las ventajas y desventajas que conllevan los inventarios forestales, respecto a los datos de herbario, pueden resumirse en el cuadro 1.

Cuadro 1. Ventajas y desventajas de ambos tipos de datos

	Herbarios <sup>1</sup>	Inventarios <sup>2</sup>
<b>Ventajas</b>	Línea de base del conocimiento botánico en áreas geográficas determinadas	Se pueden inferir varias propiedades emergentes de las comunidades ecológicas (diversidad, estructura, cobertura, equidad, entre otras)
	Ahorran los costos de realizar inventarios sistemáticos a gran escala	Existen numerosos métodos para calcular estimadores de riqueza de especies que pueden lidiar con el problema de lo incompleto de estos levantamientos
	Calidad y certidumbre taxonómica, ya que los especímenes recolectados son regularmente revisados por los especialistas en los diferentes grupos taxonómicos	En la medida en que los muestreos sean constantes en el espacio y tiempo se pueden identificar cambios temporales en la estructura y composición de especies del bosque
	Pueden ofrecer su información electrónicamente	
	Los registros pueden estar disponibles para escalas temporales y espaciales amplias, con lo cual se podría suponer la detección de cambios en el tiempo	
<b>Desventajas</b>	Las especies comunes pueden estar proporcionalmente menos representadas que las raras; la recolección de los especímenes no es aleatoria ya que existen sesgos temporales, taxonómicos y propios del recolector en cada conjunto de datos	La cantidad de esfuerzo y financiamiento que implican son generalmente bastante altas
	La nomenclatura taxonómica puede no estar actualizada	La mayor parte de los inventarios son incompletos debido a que frecuentemente cubren menor área
	La limitada representación de las áreas remotas o poco exploradas o en épocas poco favorables para la recolección	No todos los levantamientos realizados por diferentes grupos de trabajo siguen un protocolo estandarizado relativo a sus métodos de muestreo, lo que impide comparaciones entre conjuntos de datos recolectados en proyectos independientes
	La ausencia de recolección exhaustiva de las especies presentes en una localidad dada;	No todos los inventarios utilizan el mismo sistema o proceso de identificación por lo que podría haber sesgos en las determinaciones y por ende, en el número de especies
	Las variaciones climáticas de las regiones pueden no estar bien representadas	
	Posibles errores de nomenclatura, o de error o falta de detalles en la información geográfica de las localidades	

<sup>1</sup> Küper et al. 2006, Hortal et al. 2007, Feeley y Silman 2011, Garcillán y Ezcurra 2011, ter Steege et al. 2013

<sup>2</sup>. Gotelli y Colwell 2001, Mao y Colwell 2005, Jayakumar et al. 2011, Cayuela et al. 2012

Con todo y la clara necesidad de un esfuerzo aún mayor de exploración botánica, Chiapas es un estado relativamente bien conocido respecto a otras entidades de México y de la región neotropical, ya que se cuenta con un número importante de especímenes arbóreas resguardados en herbarios nacionales y del extranjero (Breedlove 1981, 1986, Long y Heath 1991, González-Espinosa et al. 2004 y 2008, González-Espinosa y Ramírez-Marcial 2004, 2013). Además, aunque se concede la necesidad de su actualización, desde hace muchos años se concluyó el proyecto *Flora of Guatemala*, país con el que Chiapas tiene grandes coincidencias florísticas (González-Espinosa et al. 2009, González-Espinosa y Ramírez-Marcial 2013).

A nivel de tipos de vegetación, en la zona templada destaca el bosque de niebla o bosque mesófilo de montaña (BMM) que en México ocupa solamente el 0.5 al 1% de la superficie nacional y se estima que este tipo de vegetación alberga alrededor de 12% de la diversidad florística del país (Rzedowski 1996; Toledo-Aceves et al. 2011).

El presente trabajo estudia la variación espacial de la riqueza de especies arbóreas en distintos tipos de bosques de montaña del estado de Chiapas, a partir de la modelación de *S* desde dos fuentes de información complementarias: (1) proveniente de recolecciones taxonómicas depositadas históricamente en herbarios nacionales y del extranjero, y (2) a partir de datos de inventarios de la flora leñosa obtenidos en distintas localidades ([www.biotree.net](http://www.biotree.net), Cayuela et al.

2012). Cabe aclarar que el objetivo del presente trabajo no consiste en entender la variación causal de la riqueza de especies de la región de estudio, sino únicamente se plantea evaluar qué tan diferentes son las estimaciones de  $S$  en función del conjunto de datos con los que se alimentan los modelos.

### **Objetivos Generales**

Generar una línea base de conocimiento de las especies arbóreas que hay o hubo en las áreas incluidas en las regiones de estudio

### **Objetivos Particulares**

- Conocer el esfuerzo de muestreo (recolección de especímenes o inventarios) efectuado en las regiones de estudio
- Comparar la similitud o diferencia que arrojan ambos tipos de datos y cuáles podrían incentivarse para optimizar los esfuerzos de conocimiento botánico y conservación de la riqueza vegetal en estos

### **Predicciones**

1. Un esfuerzo de muestreo diferenciado geográficamente entre inventarios y recolectas de especímenes, con algunas áreas mejor evaluadas que otras
2. El conjunto de datos de especímenes botánicos arrojará valores más altos de  $S$  debido a la más frecuente incorporación de especies raras
3. La composición de especies recopilada con base en los inventarios representará un subconjunto de aquella recopilada por las recolecciones taxonómicas y
4. La  $S$  será mayor en áreas de bosques mesófilos de montaña.

## MÉTODOS

### **Delimitación y ubicación de los polígonos evaluados**

Mediante un modelo digital de elevaciones (DEM: INEGI 2013) se identificaron las áreas del estado de Chiapas ubicadas a más de 1,500 m de altitud. Estas áreas se eligieron porque en ellas coincide la existencia de datos provenientes de especímenes de herbario y datos de inventarios ecológicos o forestales. Se delimitaron tres polígonos que corresponden a: las Montañas del norte, Los Altos y la Reserva de la Biosfera de El Triunfo (REBITRI). Las áreas elegidas se encuentran dentro de las regiones fisiográficas definidas por Müllerried (1957) denominadas: sistema de las Montañas del norte, zona de la meseta central y La Sierra Madre de Chiapas, respectivamente. Los polígonos incluyeron un número variable de celdas de 10 km<sup>2</sup> de extensión cada una. Las capas de información obtenidas fueron estandarizadas con una proyección de coordenadas métricas (UTM) para la zona 15 con el *Datum* WGS 84 y divididas en 617 cuadros o celdas de 10 km<sup>2</sup> en el programa *QGis* (QGIS Development Team 2009) (Figura 1).



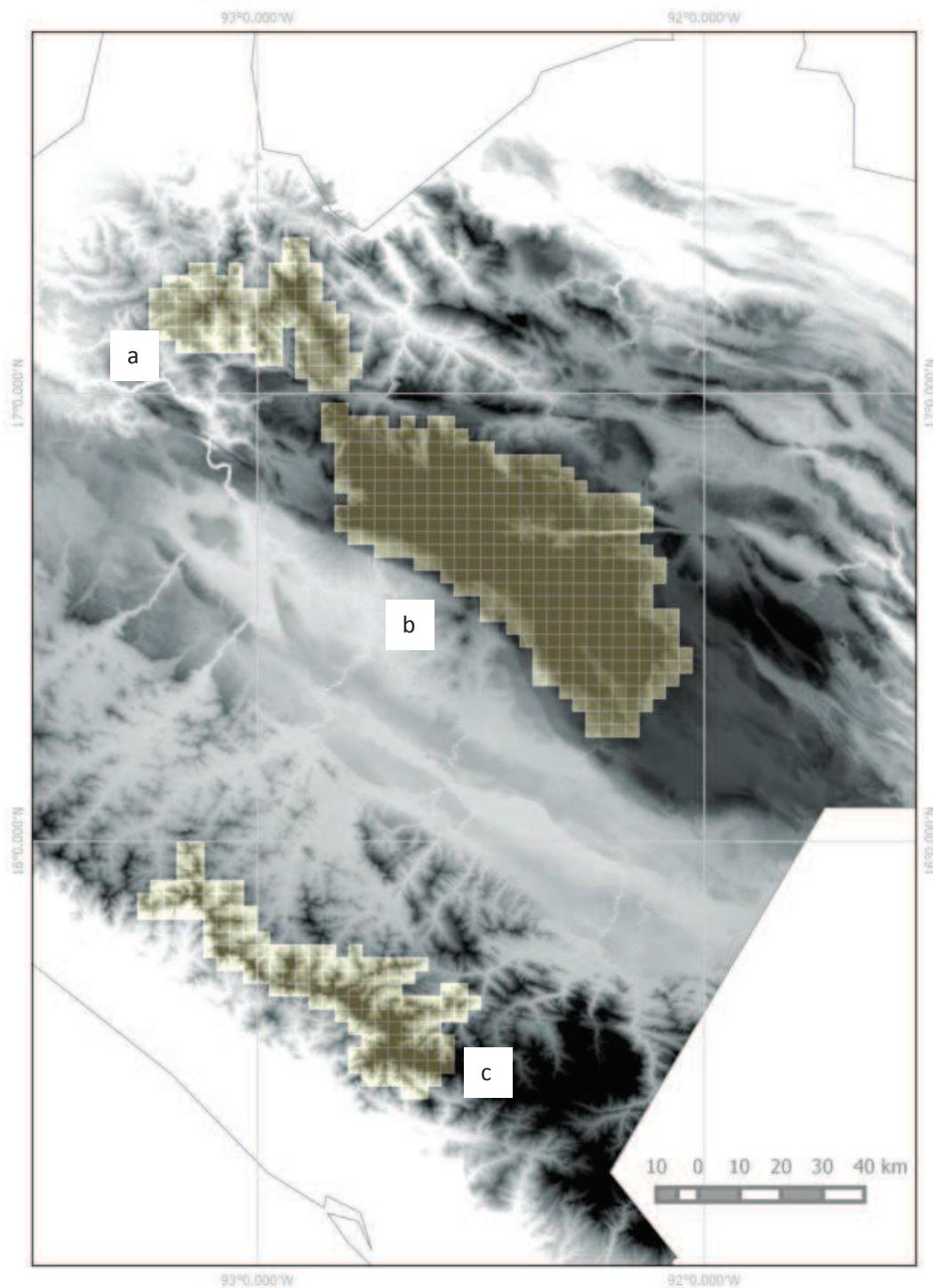


Figura 1. Modelo digital de elevaciones inscrito en la mayoría de la extensión del estado de Chiapas que muestra los tres polígonos de interés con celdas de 10 km<sup>2</sup> de extensión cada una. a) Montañas del norte, b) los Altos, c) REBITRI

## **Descripción de las regiones de estudio**

El estado de Chiapas se ubica en la parte más sureña de México y limita con Guatemala, Oaxaca, Veracruz, Tabasco y el océano Pacífico. Su posición latitudinal, aunada a una compleja orografía e historia geológica, determina una amplia gama de condiciones ambientales y tipos de vegetación que se traducen en una gran diversidad biológica (Breedlove 1981, González-Espinosa et al. 2005, González-Espinosa y Ramírez-Marcial 2013). Las Montañas del Norte de Chiapas son un conjunto de serranías geológicamente complejo; en cuanto a tipos de vegetación resalta en las partes altas y húmedas el Bosque Mesófilo de Montaña (BMM) y en las partes bajas los bosques de pino-encino, pino-encino-liquidámbar y bosques estacionales perenifolios y subperenifolios. No posee grandes centros de concentración de población humana (Breedlove 1981). Al sureste se encuentra la región conocida como Los Altos de Chiapas, la cual ocupa aproximadamente 11,000 km<sup>2</sup>; se calcula que dentro de ella se presenta 30% de la diversidad de plantas vasculares del estado (Breedlove 1981). Estas dos regiones presentan altitudes de más de 1,500 m y son regiones dominadas por climas templados y templado-fríos (García 1987). Se ha documentado que existen en ambas regiones alrededor de 300 especies de árboles que pueden ser componentes del BMM (González-Espinosa et al. 2011, González-Espinosa y Ramírez-Marcial 2013); en la actualidad, la mayor parte de los bosques remanentes se encuentran en diferentes fases de vegetación secundaria derivadas del uso agrícola (Breedlove 1981), con un proceso de “pinarización” provocado por el uso diferenciado de especies del dosel (pinos vs. encinos) que

provocan cambios en la composición y estructura del interior del bosque. El aprovechamiento de los pinos para madera implica dejarlos más tiempo a diferencia de otras especies *Quercus* que se aprovechan continuamente para leña (González-Espinosa et al. 1995, 2009, Ochoa-Gaona y González-Espinosa 2000, Galindo-Jaimes et al. 2002, Cayuela et al. 2006). La vegetación original incluía asociaciones de bosques de encino, bosques de pino-encino y bosques mesófilos de montaña (Miranda 1952, Breedlove 1981, González-Espinosa y Ramirez-Marcial 2013).

Por su parte, la REBITRI posee una superficie de 1,191 km<sup>2</sup> (Arreola-Muñoz et al. 2004; Cortina-Villar et al. 2012) y se inserta dentro de los límites del norte de la región del Soconusco. Presenta un gradiente altitudinal desde los 460 a los 2,500 m, lo que da lugar a que se presenten al menos cuatro tipos de clima que van desde el cálido húmedo, hasta el templado húmedo. Debido a esta amplia heterogeneidad ambiental, diversas clasificaciones como las de Breedlove (1981), Rzedowski (1978), Miranda y Hernández X. (1963) y Pérez-Farrera (2004), han reconocido entre 10 a 11 tipos de vegetación. Destaca por su extensión y riqueza florística el bosque mesófilo de montaña (BMM) en las partes más altas y conservadas de la REBITRI. De la superficie total que conforma la REBITRI, desde 1988, el 25.1 % (30,000 ha) está bajo la categoría de conservación. Actualmente cuenta con cinco zonas núcleo decretadas en 1990 (Cortina-Villar et al. 2012).

## Fuentes de información

### Registros de especímenes de herbario

Se recopiló una base de datos con información de especímenes de especies arbóreas resguardadas en los herbarios MEXU, CAS, DS, XAL, ECOSUR, CHIP y MO (Holmgren et al. 1990) La información fue obtenida de tres fuentes: (1) una base de datos recopilada por el grupo académico de Conservación y Restauración de Bosques de El Colegio de la Frontera Sur, la cual consiste en un compendio de especímenes de especies arbóreas recolectados en Chiapas durante los 150 años previos a 2000 (González-Espinosa et al. 2004), (2) la información disponible en línea de *The Global Biodiversity Information Facility* (GBIF 2013), una base abierta auspiciada por varios países que opera en coordinación con instituciones gubernamentales como la CONABIO, en el caso de México; por último (3) la base de datos del herbario Eizi Matuda de la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas (UNICACH) correspondientes a especímenes arbóreos recolectados en la Sierra Madre de Chiapas (Martínez-Meléndez et al. 2008, Martínez-Camilo et al. 2012, Pérez-Farrera y Gómez-Domínguez 2010, Pérez-Farrera et al. 2012). Se realizó una estandarización en la nomenclatura botánica con ayuda de la rutina Taxonstand (Cayuela et al. 2012), que identifica errores ortográficos y sinonimias en el ambiente de programación R (R Core Team 2013), al establecer una conexión a [The Plant List](http://www.theplantlist.org) (www.theplantlist.org) – base taxonómica de plantas vasculares auspiciada por los *Royal Botanic Gardens*, en Kew (Reino Unido) y el *Missouri Botanical Garden* (EEUU). Posteriormente se eliminaron los registros repetidos. Solamente se

utilizaron registros de especies arbóreas (Grandter 2005, Parker 2008, González-Espinosa et al. 2011, González-Espinosa y Ramírez-Marcial 2013; Ramírez Marcial com. pers.) y aquellos que contaban con referencias geográficas explícitas o bien, que pudieran ubicarse espacialmente con la información de las etiquetas. La base final incorporó la información de la localidad, fecha de colecta, colector, altitud y la información taxonómica de los especímenes recolectados en los polígonos de interés. En total se utilizaron 7,431 registros de especímenes que corresponden a 740 especies arbóreas (Figura 2).

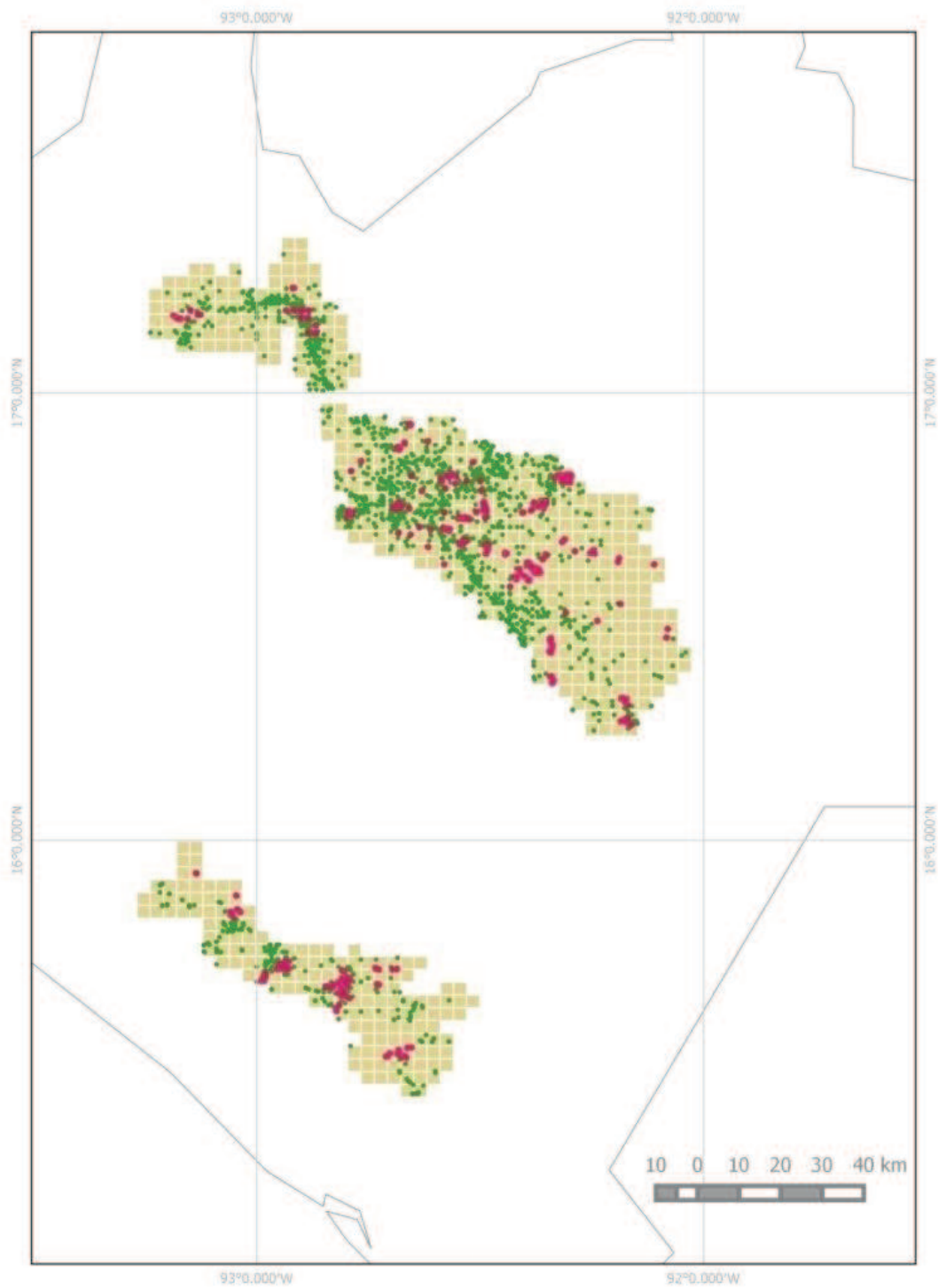


Figura 2. Distribución espacial de los especímenes de especies arbóreas recolectados (verde) y ubicación de los inventarios (rosa) utilizados en los polígonos de estudio.

## **Inventarios**

Se utilizó la información de inventarios disponibles en línea en el proyecto BIOTREE (<http://www.biotreenet.com/espanol/html/>), una red de inventarios forestales de México y Centro América (Cayuela et al. 2012). Dicho conjunto de datos incluye una lista de especies, la abundancia de cada especie por unidad de muestreo, los métodos de obtención de la información, fechas e información geográfica de los levantamientos, así como el nombre de la institución o persona encargada del mismo. Se realizó un filtro de especies para eliminar las especies introducidas que aparecen en los listados (Ramírez-Marcial, com. pers.). Para los polígonos de interés, se incluyeron 395 inventarios que en conjunto evaluaron a más de 40 mil individuos correspondientes a 367 especies (Figura 2).

## **Descripción de los conjuntos de datos**

El Anexo 1 presenta el listado de las especies arbóreas evaluadas y recopiladas de ambos conjuntos de datos. Asimismo, se realizó una descripción del número total de familias, géneros y especies encontradas por conjunto de datos y polígonos de estudio. Adicionalmente, los datos se ajustaron a un modelo no lineal o curva de acumulación de especies por conjunto total de datos realizada con el programa EstimateS (Colwell 1997) y con el uso de *R* (*R* Core Team 2013).

## Riqueza de especies (S)

### Elección de celdas informativas: especímenes en herbarios

Las recolectas se asociaron a las celdas realizadas para cada polígono y se eligieron las celdas informativas (CI) con base en el número de registros por celda. Para elegir las celdas informativas, o suficientemente bien recolectadas, únicamente se utilizaron celdas con más de 40 registros registros (González-Espinosa et al. 2004, 2005). En cada una, se calculó una curva de recolección de especímenes, utilizando este número como medida indirecta del esfuerzo de muestreo (Soberón y Llorente 1993). Las curvas resultantes fueron ajustadas al modelo exponencial de Clench ( $S_{clench} = [an/1+bn]$ ) con un método de iteración *quasi-Newton*, donde  $n$  = unidades de esfuerzo (en este caso, los registros),  $a$  representa la tasa de incremento de especies al principio del inventario, y  $b$  se relaciona con la forma de la curva. Este ajuste fue elegido debido a que se recomienda para áreas extensas y para casos en los que entre más tiempo se esté en campo mayor sea la probabilidad de añadir nuevas especies (Jiménez-Valverde y Hortal 2003).

Para obtener el número total de especies predicho por el modelo (o la asíntota de la curva), se divide el factor  $a/b$ . Sin embargo, debido a que los registros de herbarios se acumulan rápidamente, se siguió la recomendación de Hortal y Lobo (2002) de utilizar la ecuación  $r_{0.01} = 1/b \cdot \ln(1 + b/0.01)$  con la que se calcula el número de registros necesarios para una tasa de incremento de una especie por cada 100 nuevos registros. De este modo, se eligieron las celdas que poseían



igual o mayor número de registros estimados con la fórmula anterior. Estos análisis fueron realizados con los programas Estimates 9.10 (Colwell 1997) y Statistica (StatSoft 1998).

### **Elección de celdas informativas: inventarios**

Para elegir las CI, en este caso se calculó el número de individuos por celda para representar 80% de la  $S$  total con la fórmula:  $(n_{0.80}=0.8/[b \cdot (1-0.8)])$ ; se eligieron las celdas que contenían éste o un mayor número de individuos con base en la recomendación de Jiménez-Valverde y Hortal (2003). Únicamente se utilizaron las celdas que contenían parcelas que evaluaron 1,000 m<sup>2</sup>, con el fin de estandarizar los modelos de las curvas de acumulación. En cada celda se construyeron dichas curvas con las abundancias (por 0.1 ha) de cada especie. Se utilizaron los individuos (abundancias de cada especie) y se consideró como el esfuerzo de muestreo. Las curvas se ajustaron al modelo de Clench para poder comparar los resultados obtenidos con base en especímenes disponibles en herbarios y, adicionalmente, se estimó la  $S$  con el modelo de Chao (Colwell, 1997).

### **Cálculo de la similitud entre celdas**

La diversidad alfa o riqueza local de especies ( $S$ ) para una comunidad en un sitio dado nos muestra las diferencias que existen entre el tipo y esfuerzo de muestreo de cada conjunto de datos. Pero ¿qué tan diferentes pueden ser los resultados sobre la composición de especies en una celda en particular, obtenidos mediante

especímenes de herbario por individuos dentro de inventarios? Con base en la composición de especies de cada CI fue posible calcular el índice de similitud de Sorensen para cada par de las CI de cada conjunto de datos y entre conjuntos. Éste es un índice de incidencia con la fórmula  $2c/(a+b)$ , donde  $a$  representa el número de especies en la celda  $a$ ;  $b$  el número de especies en la celda  $b$  y  $c$ , el número de especies compartidas.

Paralelamente, se calculó una matriz de distancia geográfica entre los centroides de cada CI con el programa *QGis* (QGIS Development Team 2009). De esta manera, se obtuvieron correlaciones entre la distancia geográfica y el índice de similitud dentro de y entre los conjuntos de datos. Para cada correlación se realizó un *bootstrap* de 1,000 reiteraciones y se calcularon el coeficiente de determinación ( $R^2$ ) y los coeficientes de correlación y sus intervalos de confianza. Estos análisis fueron realizados en el programa *R*, mediante la rutina *boot*.

## **Estimación de la riqueza de especies**

### **Variable explicativa**

Se utilizaron diferentes estimaciones de  $S$  con cada tipo de dato; con el conjunto de datos de herbario, se encontró que algunas de las estimaciones de  $S$  con la función Clench ( $S_{Clench}$ ) tienden a sobrestimar la riqueza debido a que las especies se acumulan rápidamente con nuevos registros. Por ello, se decidió utilizar para la modelación de este conjunto de datos la  $S$  observada ( $S_{obs}$ ) por celda. En el caso de los inventarios, se decidió utilizar la  $S_{est}$  con el ajuste de los

datos con el modelo Clench debido a que es de esperarse que los inventarios no estén completos (Mao y Colwell 2005).

### **Variables predictivas**

Se obtuvieron diversas variables ambientales (Cuadro 1; DEM INEGI 2013, Cuervo-Robayo et al. 2013) en formato raster con una resolución de 1km<sup>2</sup>. Cada capa fue proyectada y muestreada para la resolución del análisis con el método de interpolación bilinear, y posteriormete, fue cortada para la extensión del área de estudio (Hartkamp et al. 1999). Se extrajeron los valores de cada celda y se realizó una base de datos de variables predictivas estandarizando los datos a valores de media igual a cero y varianza igual a uno. La latitud y longitud fueron estandarizadas restando el valor de la media a cada caso (Hortal y Lobo 2002). Únicamente se utilizaron variables climáticas y topográficas (Cuadro 2), ya que a menudo tienen alta capacidad predictiva por su relación directa a adaptaciones fisiológicas de los organismos y funcionan mejor a mesoescalas y macroescalas como la del presente estudio (O'Brien et al. 2000, Whittaker y Field 2000, Hortal y Lobo 2002, González-Espinosa et al. 2004). Se calcularon tres variables adicionales: la evapotranspiración real anual (ETR), y la de las épocas seca y húmeda con la fórmula de Turc (1954 en González-Espinosa et al. 2004, 2005):  $ETR = P / (0.9 + (P/L)^{1/2})$ , donde  $P$  es la precipitación anual o de la época seca y húmeda y  $L$  es igual a  $L = 300 + 25T + 0.005T^3$ , donde  $T$  es la temperatura media anual o del periodo a evaluar.

Cuadro 2. Variables ambientales para generar los modelos ambientales

<b>Generales</b>	
LAT	Latitud
LONG	Longitud
<b>Características topográficas</b>	
<i>Alt_max</i>	Altitud maxima (m)
<i>Alt_med</i>	Altitud media (m)
<i>Alt_min</i>	Altitud mínima (m)
<i>Alt_rng</i>	Rango de Altitud (m)
<i>Pend</i>	Exposición de la pendiente (grados)
<b>Características climáticas</b>	
<i>ETR<sub>A</sub></i>	Evapotranspiración real anual (mm)
<i>ETR<sub>S</sub></i>	Evapotranspiración real de la época seca (mm)
<i>ETR<sub>H</sub></i>	Evapotranspiración real de la época húmeda (mm)
<i>ETR<sub>TASA</sub></i>	Tasa estacional de evapotranspiración
<i>b1</i>	Temperatura media anual (°C)
<i>b2</i>	Rango medio diurno (media mensual (temperatura máx – temperatura min))
<i>b3</i>	Isotermalidad $(b2/b7)(100)$
<i>b4</i>	Estacionalidad de la temperatura (coeficiente de variación)
<i>b5</i>	Temperatura máxima del mes más cálido (°C)
<i>b6</i>	Temperatura mínima del mes más frío (°C)
<i>b7</i>	Rango de temperatura anual ( $b5 - b6$ ) (°C)
<i>b8</i>	Temperatura media del trimestre más húmedo (°C)
<i>b9</i>	Temperatura media del trimestre más seco (°C)
<i>b10</i>	Temperatura media del trimestre más caliente (°C)
<i>b11</i>	Temperatura media del Trimestre más frío (°C)
<i>b12</i>	Precipitación anual (mm)
<i>b13</i>	Precipitación del mes más lluvioso (mm)
<i>b14</i>	Precipitación del mes más seco (mm)
<i>b15</i>	Estacionalidad precipitación (coeficiente de variación)
<i>b16</i>	Precipitación del trimestre más húmedo (mm)
<i>b17</i>	Precipitación del trimestre más seco (mm)
<i>b18</i>	Precipitación del trimestre más caliente (mm)
<i>b19</i>	Precipitación del trimestre más frío (mm)

## Ajuste de modelos

Se ajustaron modelos lineales generalizados (GLM) con una distribución de errores gamma y una función *link* logarítmica (Guisan y Edwards 2002, Hortal y Lobo 2002, Cayuela et al. 2006): uno para los datos de especímenes de herbario y otro para los datos de inventarios. Para poder ajustar los modelos se realizó un análisis exploratorio de las variables predictivas (ambientales) con una matriz de correlaciones. En cada caso —debido a que la intención de modelar la *S* en este estudio no fue encontrar una relación causal entre las variables predictivas y las explicativas, sino maximizar el ajuste sin considerar la colinearidad de las variables—, se evitó utilizar variables altamente correlacionadas ( $>0.8$ , Cayuela et al. 2006) para que ésta no enmascarare la importancia o peso de una variable en particular. Se realizó una búsqueda iterativa de las variables a elegir; primero, se incorporó en el modelo cada variable y sus funciones cuadrática y cúbica de manera independiente. De este procedimiento se eligió la que presentaba una disminución mayor en la devianza residual sobre el modelo nulo. Se construyó el modelo comenzando con las variables que más explicaban la *S* y que no estuvieran altamente correlacionadas. Posteriormente, se eliminaron de los modelos las variables que tuvieran menos influencia en la devianza total del modelo (*backward stepwise selection*, selección por pasos hacia atrás) y que no fueran significativas. Al final de un procedimiento de ajuste, cuando todas las variables fueron significativas, se añadió el polinomio de nueve términos de las variables espaciales (latitud y longitud; *Trend Surface Analysis*, según Hortal y Lobo 2002) para aminorar la autocorrelación espacial. Estos nueve términos,

posteriormente, también fueron sometidos a una selección de pasos hacia atrás hasta que todos los parámetros resultantes fueran significativos.

### **Elección y validación de modelos**

De cada modelo resultante se analizaron los residuos para identificar valores extremos o *outliers* con gráficos de (1) residuos contra predicciones y (2) *qq plot* de normalidad. Para los modelos candidatos se realizó una prueba de autocorrelación de la *I* de Moran sobre los residuos y categorías de distancia geográfica similares a la longitud de las unidades territoriales, en *R* con la rutina *ape* (Hortal y Lobo 2002, Cayuela et al. 2006). Después, se realizaron mapas de pronóstico para verificar si el modelo arrojaba datos coherentes en la extrapolación. Con los modelos generados se siguió un procedimiento de validación cruzada (*leave one out cross validation*) consistente en correr el modelo *N*-1 veces omitiendo en cada corrida caso por caso. Con ello se estimó el porcentaje de error absoluto de cada modelo con la fórmula  $\frac{1}{n} \sum \frac{|y - \hat{y}|}{y} \times 100$  (Cayuela et al. 2006) donde *y* es la *S<sub>obs</sub>* y  $\hat{y}$  es la *S* estimada de cada modelo. El inverso de este número corresponde al poder predictivo del modelo y con base en él y en el criterio de información de Akaike se eligieron los modelos con mayor poder explicativo (Hortal y Lobo 2002). Para evaluar qué tan congruente era la información arrojada por cada modelo, se realizó un *bootstrap* de la correlación entre las *S* estimadas en cada celda por ambos modelos. Posteriormente, se realizó un análisis de correlación para ver las afinidades y discrepancias de los

modelos a nivel regional. Finalmente, se realizó un mapa consensuado con el promedio de las celdas de ambos modelos.

## **RESULTADOS**

### **Análisis general**

De las 617 celdas, 104 corresponden al polígono de las Montañas de norte, 361 al de los Altos y 152 al de la REBITRI. Al sobreponer los puntos de especímenes de herbario e inventarios en el total de celdas que componen los tres polígonos de estudio (Figura 2), se obtuvo que los exploradores botánicos han visitado al menos una vez 62.1% de las celdas evaluadas, mientras que los inventarios —disponibles— únicamente cubren 16.5% de las celdas. De este modo, la recolección de especímenes ha podido abarcar mayor territorio de evaluación, lo cual se reproduce a nivel temporal ya que los especímenes más antiguos registrados y utilizados en este estudio datan de mediados del siglo XX, mientras que los inventarios más antiguos son de 1995. Aún con estas diferencias espaciales y temporales, a nivel de individuos recolectados/inventariados, los inventarios han realizado más de 41 mil registros de presencia de las especies de árboles, en comparación con los 7, 431 especímenes recolectados incluidos en este estudio (Cuadro 2). Cuando se conjuntan ambas fuentes de información para obtener un listado general de especies arbóreas, la riqueza total o diversidad regional incluye 792 especies, de las cuales 740 se encuentran en el listado de especímenes de herbario, mientras que los inventarios han reconocido únicamente 367 y sólo aportan 52 especies nuevas (6%) del total recopilado en este estudio. Cabe aclarar que el hecho de que estas 52 especies no se encuentren dentro del conjunto de datos de especímenes taxonómicos no implica



que las mismas no se hayan recolectado en otras partes del estado con estos fines (Cuadro 3).

Cuadro 3. Número de registros y las familias, géneros y especies que representan en los dos conjuntos de datos de cada región utilizados en este estudio

		Especímenes	Familias	Géneros	Especies
Especímenes de herbario	Montañas del norte	1,065	73	153	266
	Los Altos	4,522	82	233	478
	REBITRI	1,844	87	236	483
	Total	7,431	98	312	740
		Registros	Familias	Géneros	Especies
Inventarios	Montañas del norte	4,069	49	73	116
	Los Altos	29,938	65	133	209
	REBITRI	7,584	64	132	210
	Total	41,591	78	198	367
Total			98	331	792

Por otro lado, en ambos conjuntos de datos a nivel de región, Los Altos de Chiapas resultó ser el área más extensa y más ampliamente recolectada o inventariada, seguida de la REBITRI y de las Montañas del norte. El patrón de la riqueza de familias, géneros y especies encontrada en cada polígono pareció de acuerdo al conjunto de datos utilizado. El número de familias, géneros y especies encontradas en las Montañas del norte fue el menor con ambos tipos de datos. La identificación del área con mayor riqueza de familias y géneros con ambos datos fue la REBITRI, con un número de especies muy cercano a la región de los Altos.

La riqueza de especies encontrada en la REBITRI y Los Altos es notablemente similar, independientemente de las diferencias en el área de ambas regiones y del tipo de datos que la documentan. Se encontró que con los datos de inventario ambas regiones poseen casi la misma cantidad de especies y con los especímenes taxonómicos hay una diferencia de sólo dos especies. Lo anterior resalta debido a que en la REBITRI el número de especímenes de herbario es casi dos veces menor y la región ha sido inventariada con una intensidad cinco veces menor que Los Altos (Cuadro 2)

A nivel supraespecífico, el conjunto de especies representadas por los especímenes de herbario incluyó todas las familias encontradas en ambos conjuntos de datos y 96.6% de los géneros de especies arbóreas recopiladas. La composición de familias en los sistemas de climas templados evaluados mostró a las leguminosas entre las cinco familias con mayor número de especies, seguidas como más diversas, con ambos conjuntos de datos, por las rubiáceas, las lauráceas y las compuestas. De las quince familias con mayor representación, ambos conjuntos de datos coinciden en 11, aunque no en el mismo orden de importancia, resalta que la riqueza con los datos de especímenes es el doble que con los datos de herbario (Figura 3).

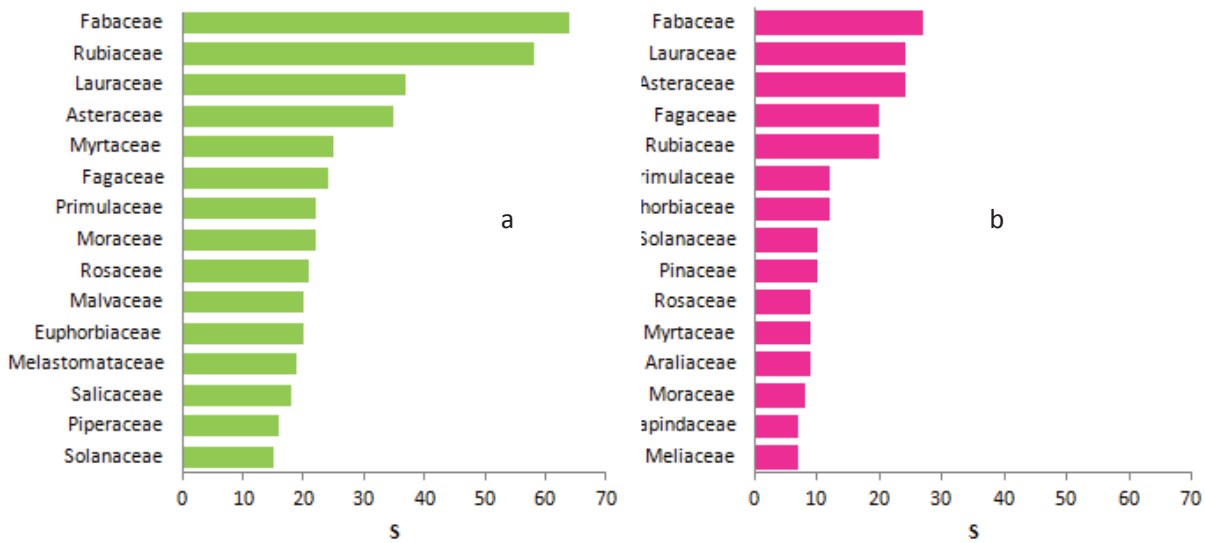


Figura 3. Riqueza de las quince familias botánicas más diversas calculado con número de especímenes de herbario (a) y datos de número de individuos en inventarios (b)

A nivel de especies, al realizar una curva de acumulación total por conjunto de datos se encontró que el número de especies estimado con los datos de inventario se acumuló mucho más lentamente que cuando se utilizaron los especímenes taxonómicos. Con las curvas ajustadas por el modelo de Clench se estimó el doble de especies esperadas para el conjunto de datos de herbario que para el de inventarios. De este modo se puede apreciar cómo resulta más probable que un registro de herbario pueda aportar una especie adicional a la lista total de especies que un registro de inventario (Figura 4).

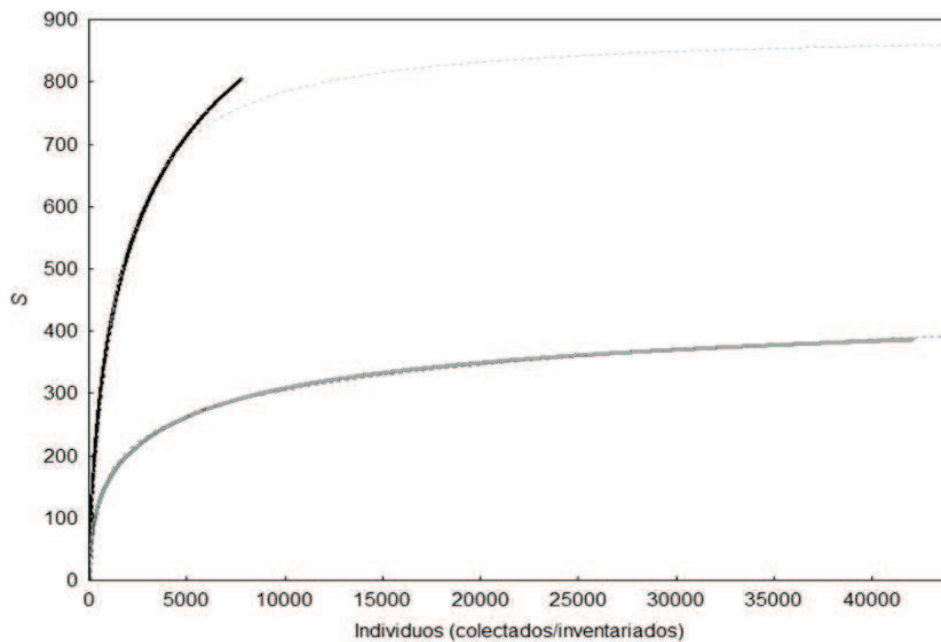


Figura 4. Curvas de acumulación suavizadas obtenidas con bases de datos de especímenes de herbario (negro) e inventarios (gris). Las líneas punteadas representan el ajuste del modelo Clench inventarios  $S_n = 0.17n/1 + (0.0004n)$ .  $N = 41,591$ ,  $a/b = 425$ . Colectas,  $S_n = 0.69n/1 + (0.0008)$ ,  $N = 7,431$ ,  $a/b = 862.2$

### Celdas informativas y estimación de S

Con el conjunto de datos de especímenes de herbario se encontraron 27 celdas que se pudieron considerar como bien muestreadas (Figura 5; Anexo 2), mientras que para los datos de inventario se obtuvieron 28 celdas informativas o suficientemente muestreadas (Figura 5; Anexo 3).

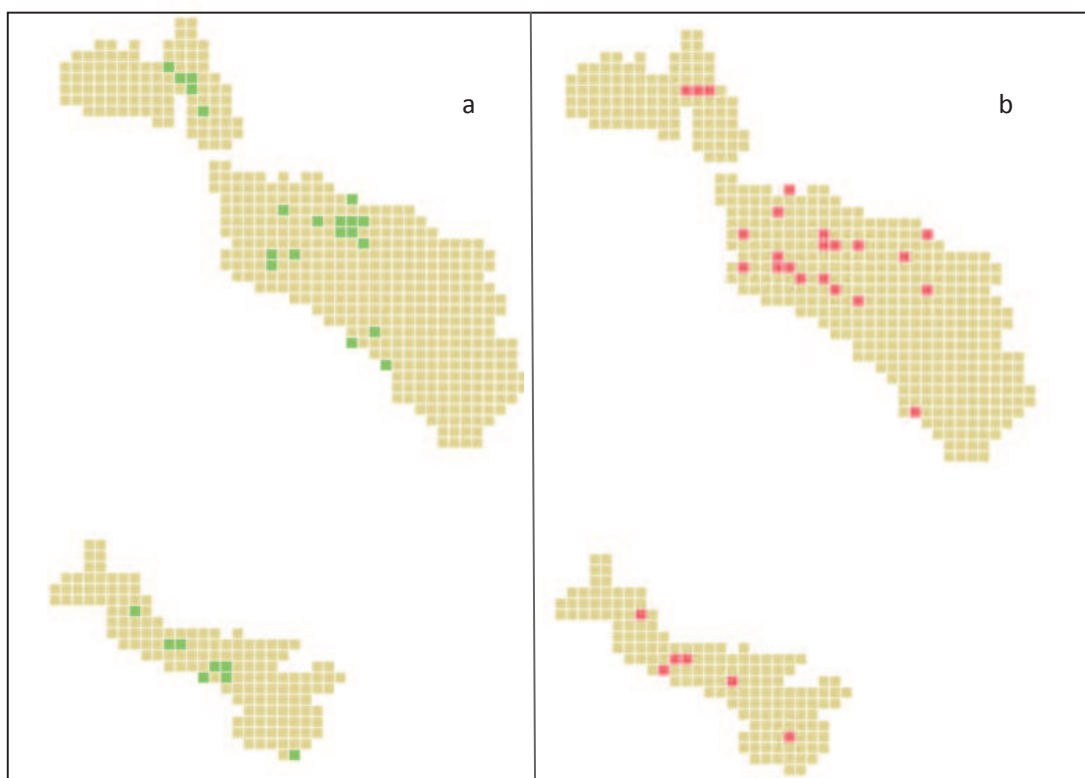


Figura 5. Ubicación de las celdas informativas de datos de especímenes de herbario (a) y de los inventarios (b) resultantes del ajuste de curvas de acumulación bajo el modelo de Clench.

### Índice de similitud de Sorensen

En la relación del índice de similitud de Sorensen con la distancia geográfica de entre cada CI (Figura 6) se encontró en todas las comparaciones una relación negativa y significativa (Figura 7) de la similitud conforme las celdas se encontraban más alejadas. No obstante, esta relación fue más acentuada cuando se estima a partir del conjunto de datos de inventarios que para el de especímenes de herbario, y fue aún menor al comparar las CI entre los conjunto de datos.

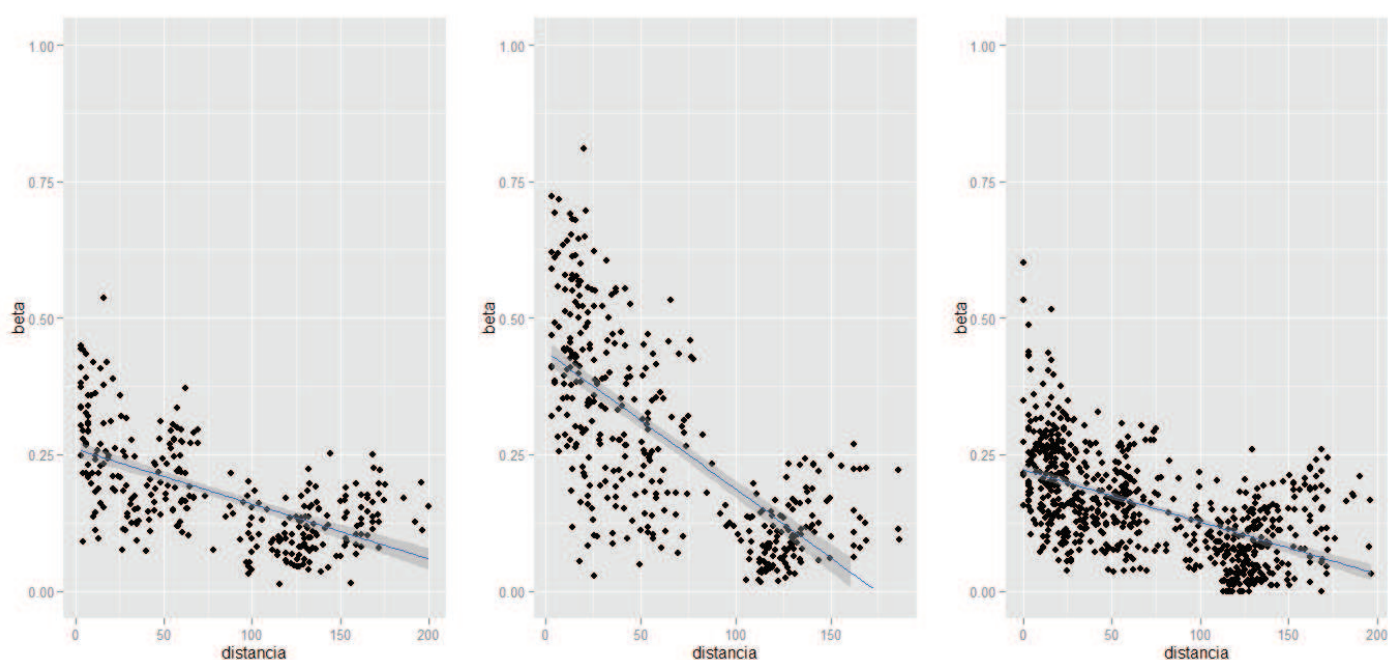


Figura 6. Correlación entre el índice de Similitud de Sorensen (similitud en composición de especies) y la distancia entre cada par de celdas derivada de (a) especímenes de herbario,  $Y = 0.26 - 0.001X$ , (b) individuos en inventarios,  $Y = 0.43 - 0.002X$ , y (c) ambos conjuntos de datos,  $Y = 0.22 - 0.0009X$ . El área sombreada muestra el intervalo de confianza de 95% para cada regresión.

Los resultados indicaron que la correlación fue distinta en todas las comparaciones (Figura 6). Estos resultados muestran que en los inventarios ecológicos se tiende a registrar un número mayor de especies compartidas entre más cerca estén las parcelas de muestreo. Por otro lado, con el conjunto de datos derivado de especímenes de herbario no es posible reconocer composiciones muy similares en celdas cercanas.

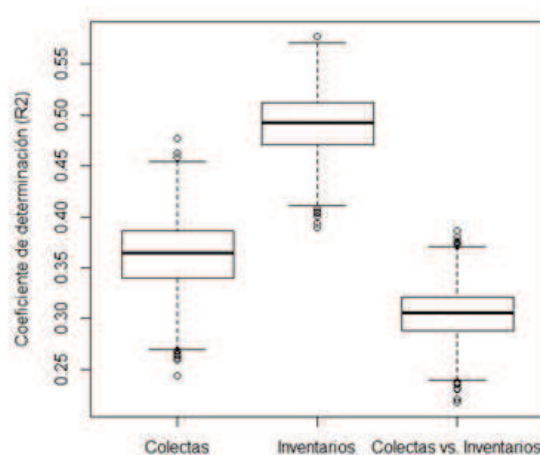


Figura 7. Resultados de *bootstrap* de 1,000 muestras del coeficiente de determinación ( $R^2$ ) de las regresiones lineales obtenidas con los diferentes conjuntos de datos y la distancia geográfica entre cada CI.

## Modelación de S

### Modelación con datos de especímenes de herbarios

Se eligió el modelo de S con base en el criterio de información de Akaike (AIC). El modelo que presentó el valor más bajo fue:

$$S_{obs} = \exp[4.45 (-0.41ETR_{TASA}) + (-0.85b2) + (0.68b13) + (-0.33Alt_{rng}) + (0.33(b6 + b6^2)) + (0.27Alt_{max}) + (-0.5ETR_S) + (0.4b7)]$$

Este modelo brindó una explicación de la devianza de 85.5%, un poder predictivo de 89.8% y un AIC final de 227 (Cuadro 4). La  $I$  de Moran obtenida ( $I = -0.052$ ) mostró que las clases de distancia geográfica con la estructura de los residuos no están espacialmente correlacionados ( $P=0.83$ ). Al extrapolar el modelo a las 617 celdas que

componen los polígonos de estudio se obtuvo el mapa de la Figura 8, que predice una mayor riqueza de especies al este de la REBITRI, al noroeste de la región de Los Altos y al noreste de la región de las Montañas del norte. En este caso, ninguna de las nueve variables espaciales del polinomio “*trend surface analysis*” resultó significativa.

Cuadro 4. Ajuste de modelos de variables ambientales para explicar  $S_{obs}$  con los datos de especímenes de herbarios.

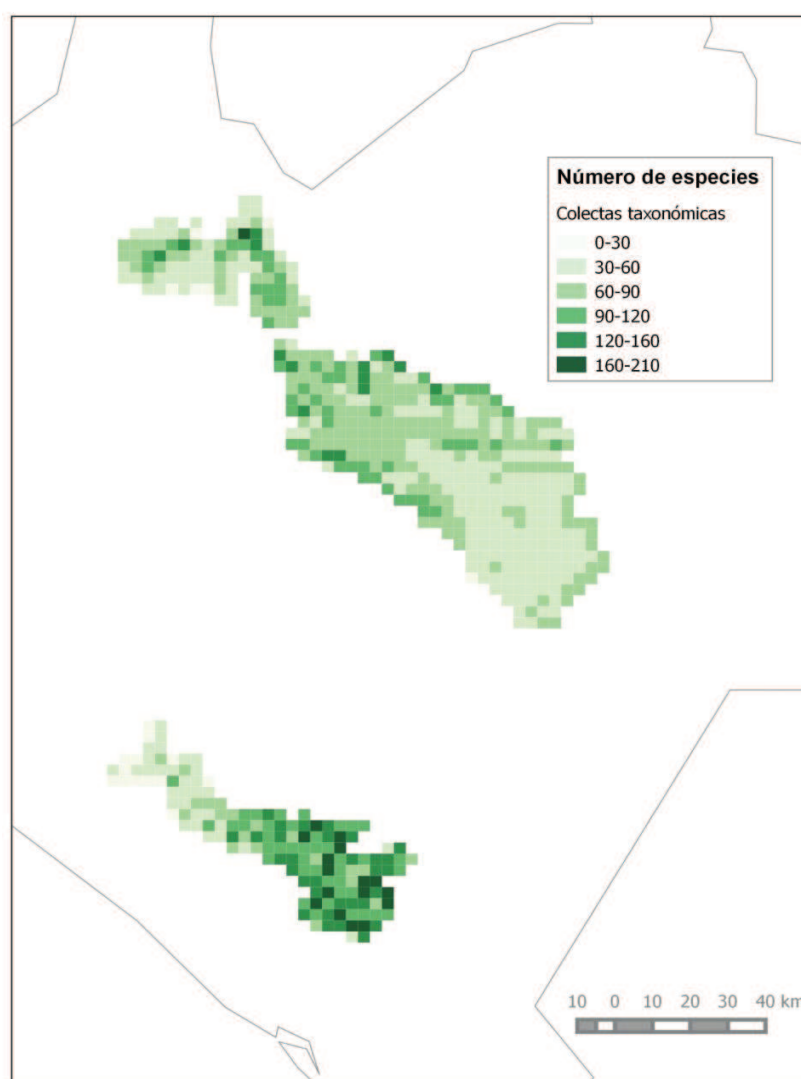
Variable	Abreviatura	Devianza	F	gl*	** $D^2$	P	***AIC	Signo
Modelo nulo		3.016		27			266.47	
Tasa de evapotranspiración	$ETR_{TASA}$	2.64	17.4	26	12.29	0.0005	264.68	-
Rango medio diario ( $\bar{X}$ mensual $T_{max}-T_{min}$ )	$b2$	2.00	29.5	25	33.55	0.00003	258.84	-
Precipitación del mes más lluvioso	$b13$	1.49	23.6	24	50.49	0.0001	252.52	+
Rango de altitud	$Alt_{rng}$	1.38	5	23	54.15	0.0376	252.4	-
Temperatura mínima del mes más frío	$b6+b6^2$	1.08	13.9	22	64.31	0.0014	247.49	+
Altitud máxima	$Alt_{max}$	0.95	6	21	0.68	0.025	245.93	+
Evapotranspiración de la época seca	$ETR_S$	0.78	8	20	74.13	0.0107	242.31	-
Rango de temperatura anual	$b7$	<b>0.43</b>	16.2	19	85.54	0.0007	<b>227.65</b>	+

\* gl= grados de libertad, \*\* $D^2$ = devianza residual, \*\*\*AIC= criterio de información de Akaike.

Las variables incorporadas relacionadas con la temperatura son el rango medio diario (-b2), el rango medio anual temperatura (+ b7) y la ecuación cuadrática de la temperatura del mes más frío (+b6), en orden de aportación al modelo. En cuanto a variables de precipitación, se obtuvo que la precipitación del mes más lluvioso (+b13) fue la que tuvo mayor aporte a la ecuación final. También se integraron la tasa de evapotranspiración real (-) y la evapotraspiración real del mes más seco (-).



Finalmente, la altitud máxima y el rango de altitud (-) son las variables con menor poder explicativo en la regresión final. Cabe destacar que cuatro de estas variables representan medidas de heterogenidad climática y topográfica.



**Figura 8.** Predicción de la distribución espacial de la riqueza de especies en celdas de 10 km<sup>2</sup> con datos de especímenes de herbarios.

## Modelación de S con datos de inventarios

El ajuste final del modelo elegido fue:

$$S_{Clench} = \exp[4.072 + (-0.51(b2 + b2^2)) + (7.172b17) + (-7.05ETR_S) + (0.32Alt_{max}) + (2.282e^{-10}XY)]$$

Al omitir dos datos extremos ( $N=26$ ), este modelo explicó 86.1% de la devianza, tuvo un poder predictivo de 79.4% y un AIC final de 204.2. El análisis de autocorrelación espacial de Moran tampoco arrojó un resultado significativo ( $I = -0.06$ ,  $P = 0.74$ ), lo cual indicó independencia espacial entre las celdas estudiadas. Este modelo posee menos términos que el obtenido con datos de herbarios, y tres de ellos coinciden con el anterior en cuanto a sus signos, aunque en este caso el término cuadrático del rango medio diario de temperatura ( $b2^2$ ) resultó con mayor poder explicativo que la variable a la primera potencia. En el modelo obtenido con datos de inventarios la variable de precipitación que se incorporó fue la del trimestre más seco ( $b17$ ) y se añadió el término de interacción entre la longitud y latitud por resultar significativa (Cuadro 5).

Cuadro 5. Ajuste de variables ambientales para explicar S obtenida del modelo  $S_{Clench}$  con los datos de inventarios.

Variable		Devianza	F	*df	** $D^2$	P	***AIC	Signo
Modelo nulo		7.23		25			244	
Rango medio diario ( $\bar{X}$ mensual $T_{max} - T_{min}$ )	$Bio2 + Bio2^2$	3.58	65.4	24	50.48	0.00000009	227.54	-
Precipitación del trimestre más seco	$Bio17$	2.35	21.94	23	67.5	0.00014	218.43	+
Evapotranspiración de la época seca	$ETR_S$	2.12	4.03	22	70.7	0.053	212.78	-
Altitud máxima	$Alt_{max}$	1.64	8.68	21	77.31	0.007	212.97	+
Latitud*Longitud	$XY$	1.08	9.9	20	85.06	0.005	204.19	+

\* gl= grados de libertad,  $D^2$ = devianza residual, \*\*\*AIC= criterio de información de Akaike.

Al extrapolar este modelo un el mapa (Figura 9) se registró mayor riqueza en la parte de la REBITRI, coincidiendo con el modelo derivado de datos de herbario; sin embargo, en este caso es la parte oeste en la cual se concentró la riqueza de especies. En cuanto a los otros dos polígonos estudiados, el modelo obtenido con datos de inventarios también identifica una mayor riqueza en la parte noroeste de Los Altos y en el noreste de las Montañas del norte.

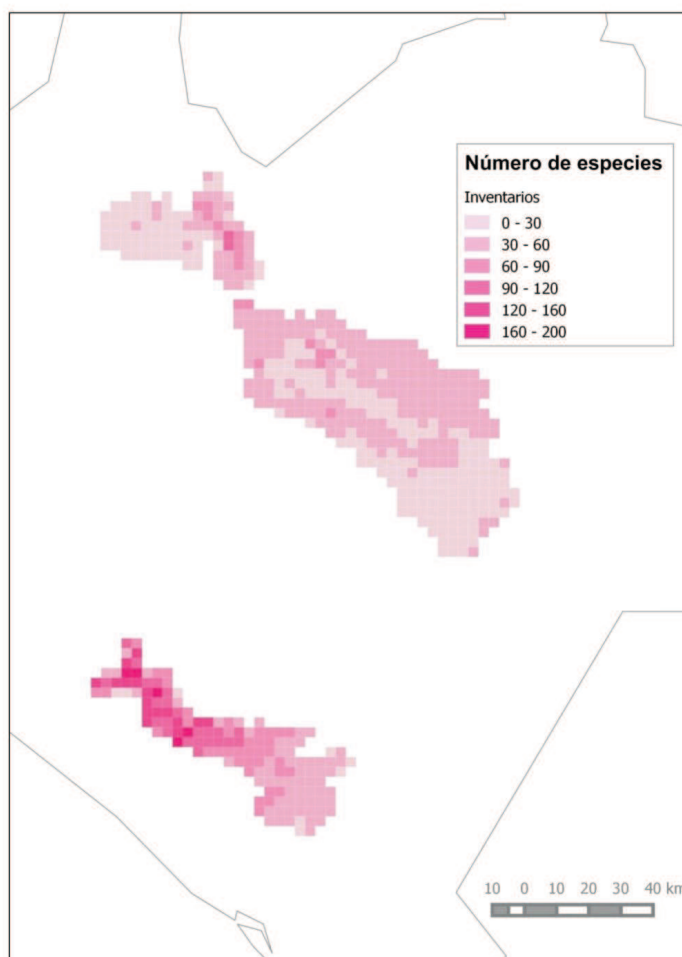


Figura 9. Predicción de la distribución espacial de la riqueza de especies en celdas de 10 km<sup>2</sup> con datos de inventarios.

### Comparación de los modelos de S

Al correlacionar el valor de las celdas que arrojaron ambos modelos, se obtuvo una relación mínima pero significativa ( $r= 0.18$ ,  $p < 0.001$ ,  $N=617$ ), la cual se muestra en la Figura 10. Se encontró que los valores estimados de S por el modelo derivado de inventarios fueron menores a las estimaciones con los datos de herbarios.

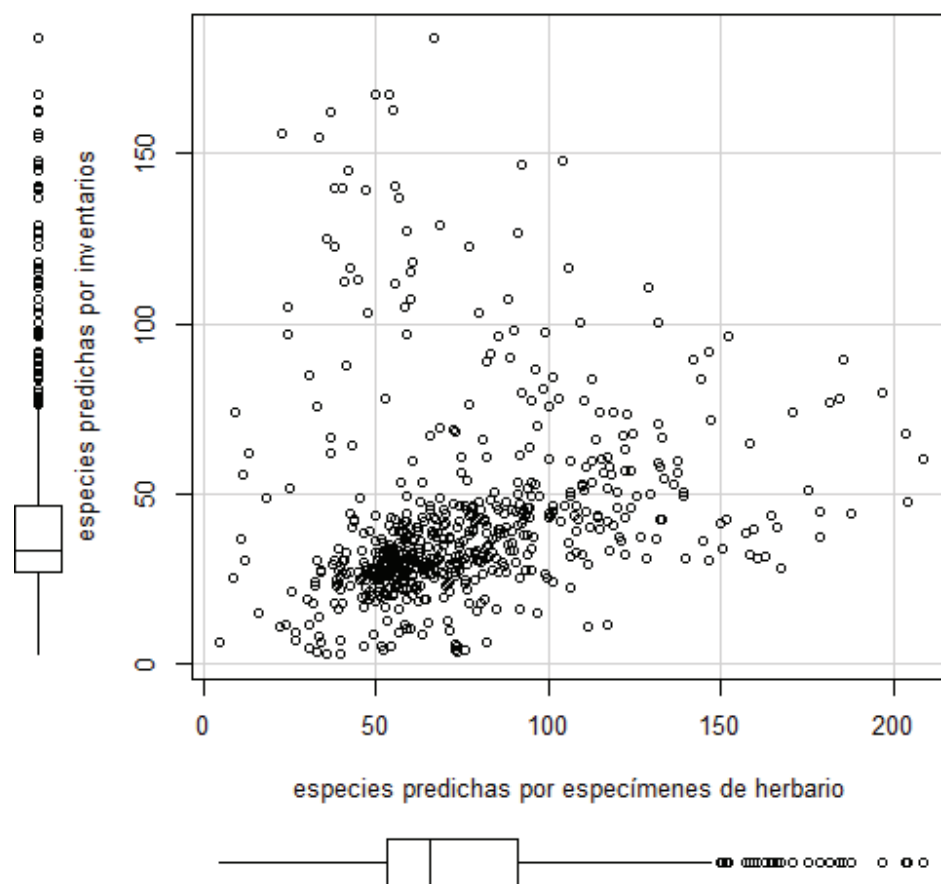


Figura 10. Relación entre la riqueza predicha por ambos modelos en cada celda evaluada.

A nivel de cada una de las tres regiones estudiadas, se encontró una relación positiva de la riqueza de especies estimada a partir de ambos conjuntos de datos en Los Altos y las Montañas del norte, con valores de correlaciones de Pearson mayores de 0.5. Al contrario, en la región de la REBITRI se observó una relación negativa de -0.3 (Figura 11).

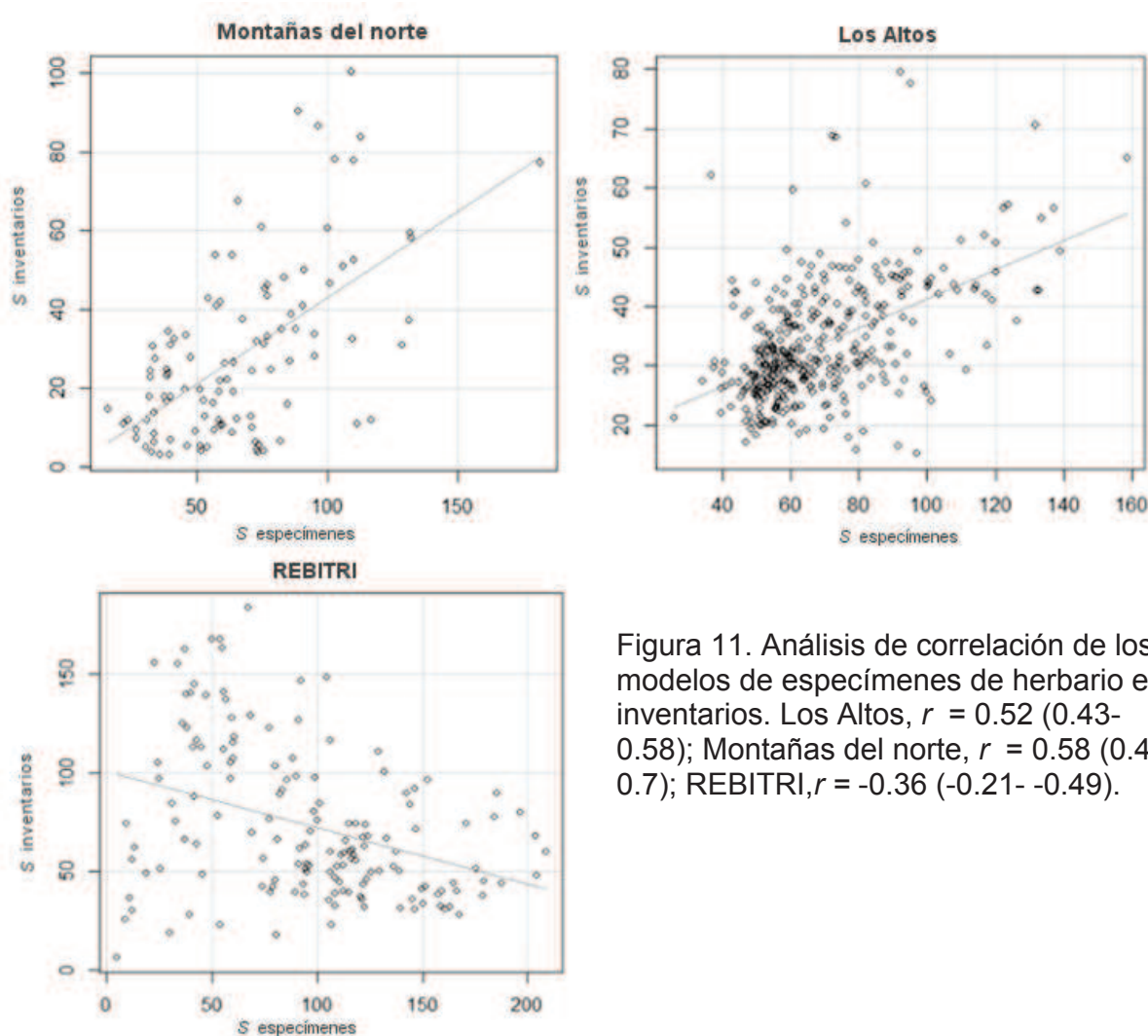


Figura 11. Análisis de correlación de los modelos de especímenes de herbario e inventarios. Los Altos,  $r = 0.52$  (0.43-0.58); Montañas del norte,  $r = 0.58$  (0.47-0.7); REBITRI,  $r = -0.36$  (-0.21- -0.49).

Finalmente, al promediar los valores obtenidos, ambos modelos en cada celda, se obtuvo el mapa de la Figura 12, el cual calcula valores más conservadores de riqueza.

Resalta de manera más uniforme la mayor riqueza alfa promedio de la REBITRI respecto a las otras dos regiones.

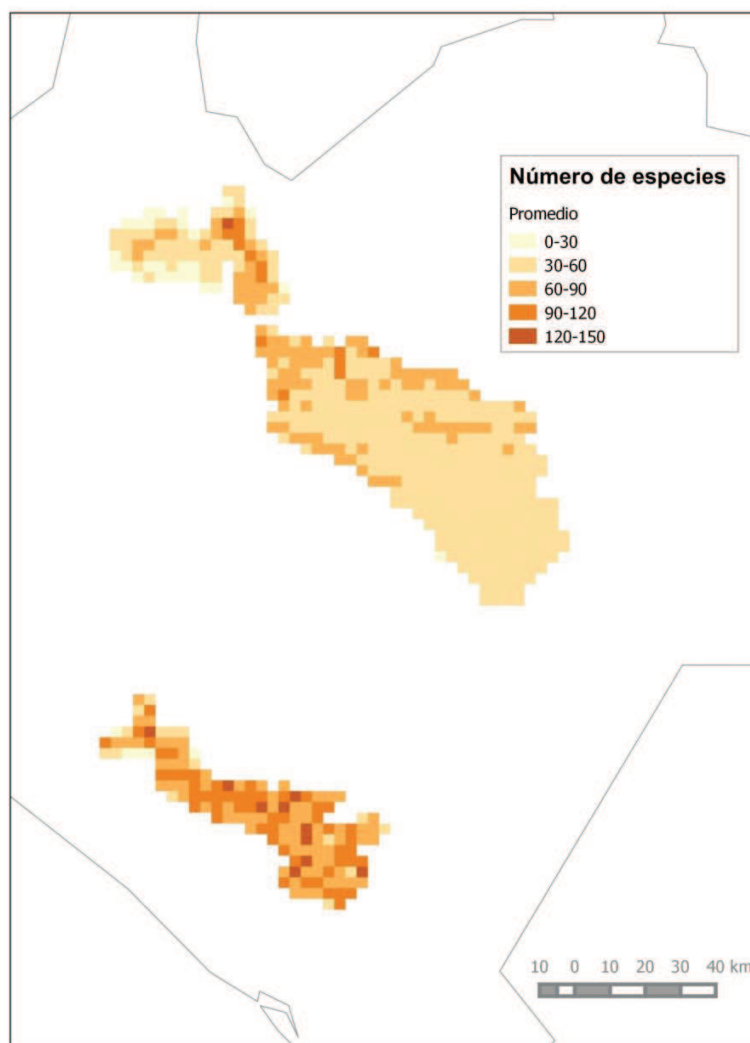


Figura 12. Predicción de la distribución espacial de la riqueza de especies en celdas de 10 km<sup>2</sup> con base en el promedio de los dos modelos.

## DISCUSIÓN

### Los herbarios representan mejor la diversidad regional

A primera vista, la pregunta parece sencilla. ¿Cuántas especies arbóreas hay en las regiones montañosas de Chiapas? Resulta interesante que la respuesta que podemos dar dependa en alto grado desde dónde nos planteemos hacer dicha aproximación. Únicamente con base en las estimaciones de las curvas de acumulación de las especies con los datos de inventarios ecológicos la respuesta hubiera sido alrededor de 400. Con los especímenes de recolectas taxonómicas este número se duplica. Las 792 especies arbóreas recopiladas de ambos conjuntos de datos en los polígonos de estudio —que en su conjunto son la diversidad regional o gama conocida— representan 52.2% de las 1,516 especies arbóreas conocidas para los 17 tipos de vegetación con dominancia de árboles en Chiapas (González-Espinosa y Ramírez-Marcial 2013). A su vez, dicha riqueza corresponde a 19.8% de las 4,044 especies de árboles estimadas para todo el país por Villaseñor y Ortiz (2013).

Aún cuando los árboles tienen una importancia como componentes estructurales de los ecosistemas que influyen sobre la diversidad local (Gentry 1992, Laurance et al. 2006; Novotny et al. 2006; Pereira et al. 2010, Slik et al. 2015), la realidad es que aún no se pueden realizar estimaciones certeras sobre su riqueza en regiones megadiversas (Gentry 1992, Silk et al. 2015), y más aún si los métodos de obtención de la información son ampliamente diferentes. Recientemente, se realizó un cálculo de cuántas especies de árboles tropicales hay en el mundo con base en la extrapolación de los rangos de abundancias de las especies obtenidos con inventarios, con lo que se llega a una estimación de entre 43 000 y 53 000 especies, de las cuales únicamente se observaron

11, 371 (Slik et al. 2015). Específicamente, para la región neotropical se calculan entre 18 mil y 23 mil, de las cuales se encuentran en los inventarios solamente cerca de 4,000 (Slik et al. 2015). Esto tiene al menos dos consecuencias importantes: (i) realmente hay una gran laguna de conocimiento respecto a la riqueza e identidad de las especies de árboles tropicales y (ii) si esta cifra fuera cierta, hay una proporción de al menos un tercio de la diversidad con especies muy raras y con poblaciones muy pequeñas (ter Steege et al. 2013, Hubbell 2015) que no son ni han sido identificables en los inventarios ecológicos. Con base en los resultados de este trabajo, y aún si se considera que en los herbarios se encuentra depositada sólo una parte de lo que es la riqueza de especies real, resalta que para estimaciones de tipo regional el uso de información de especímenes taxonómicos es claramente útil. De hecho, con el nivel de conocimiento de la riqueza florística que actualmente se tiene, cualquier estimación que no los incorpore carecería de un importante aporte de información. Es un hecho que los estimadores del número de especies, calculados con base en curvas de acumulación, pueden aproximarnos a cuántas especies nos faltan por muestrear, pero no cuáles. Normalmente son las especies raras las que estarían en necesidad de una mayor prioridad de atención para su conservación; en este estudio se confirma que estas especies no alcanzan a ser identificadas en muestreos o inventarios sistemáticos al nivel de detalle en el que se han realizado a la fecha. En análisis de los patrones de diversidad enfocados a especies raras, los conjuntos de información derivada de los herbarios pueden ser más útiles, prácticos y confiables que los inventarios ecológicos. Es por ello que con fines de listas regionales –en este estado del conocimiento acerca de la diversidad– estos acervos representarían, sobre cualquier otro medio, lo más cercano a reconocer la riqueza regional e identidad de las especies (Gotelli 2004).



### **Los datos de inventario representan mejor la estructura de la diversidad**

Basados en las curvas de acumulación de los conjuntos totales de especies obtenidas en el presente estudio, se observa cómo con los especímenes de herbario la adición de especies nuevas es mucho más rápida al compararla con el conjunto de datos de inventario. ¿Por qué los inventarios, habiendo evaluado seis veces el número de individuos que los colectores incorporaron a los herbarios, fallan en encontrar la riqueza que estos últimos encuentran? Se ha propuesto que si basamos nuestras estimaciones de la diversidad de especies en datos de herbarios se obtienen visiones distorsionadas de su estructura. Ello se debe a que en estos acervos las especies raras están sobrerrepresentadas con respecto a las especies comunes y más abundantes (Guralnick y van Cleve 2005, Garcillán y Escurra 2011). Un levantamiento de inventarios ecológicos invariablemente está dominado por las especies comunes ya que las especies raras no alcanzan a estar representadas en los sitios de estudio y sólo pueden emerger cuando se han muestreado amplios espacios y tiempos (Gotelli 2004). Este patrón no aleatorio de la distribución espacial de las especies de árboles es especialmente importante en organismos de hábitos sésiles en la naturaleza; de ahí la importancia de la aleatoriedad de los muestreos para la evaluación de su diversidad (Gotelli 2004, Magnussen 2011) y de la elección de los estimadores de riqueza. Por lo anterior, la mayoría de los índices relacionados con la diversidad requieren una estimación de “la importancia” de cada especie, dada por su abundancia, para caracterizar de una manera más objetiva a una comunidad (Peet 1974). Por ello, con fines de caracterizar una comunidad a nivel ecológico y acercarnos a los patrones y

procesos que influyen en la distribución, persistencia y abundancia de las especies, son necesarios los inventarios sistemáticos. Es evidente que la acumulación de los registros de especímenes a nivel local dista mucho de representar la acumulación natural de las especies respecto a su abundancia en campo. A cuenta de ello, se realizó un estudio en la selva amazónica en el cual se ha calculado una riqueza estimada de alrededor de 16,000 especies de árboles, y reconocen una hiperdominancia de únicamente 211 especies; esto quiere decir que 1.4% de las especies son las más comunes y son responsables de la mayor parte de las funciones ecosistémicas (ter Steege et al. 2013).

### **Celdas bien colectadas: diversidad beta y modelos predictivos**

Con la metodología que se utiliza en el presente estudio se pretende aminorar el sesgo anterior, lo cual se intentó con el uso de la información de únicamente las celdas bien colectadas (Lobo et al. 2001, Hortal, et al. 2008, Lobo 2008). Esta elección nos priva de una cantidad importante de información de herbarios e inventarios para el análisis, pero nos permite realizar comparaciones al nivel de composición de especies —Índice de similitud de Sorensen— y poder ajustar modelos predictivos. Para el primer caso, y contrario a una de las predicciones del presente estudio, la composición de especies obtenida de los datos de inventario no representa un subconjunto de aquella recopilada por los especímenes de herbario derivados de recolectas taxonómicas. Con el análisis de similitud, se esperaba una afinidad en la composición dependiente de la distancia (Engen et al. 2008), más que del origen de los datos. No obstante, tenemos que el conjunto de datos de inventario son más parecidos entre ellos mismos (en celdas cercanas) que entre la misma celda comparada con el conjunto de datos de herbarios

(Figura 6), los cuales resultan también bastante diferentes entre ellas mismas. Lo anterior podría deberse a que, al igual de la riqueza de especies, la composición y por lo tanto similitud de las celdas, también debe verse afectada por la variación en la intensidad del muestreo (Chao et al. 2005). Con esto, se evidencia que las metodologías y técnicas de recolección de información de un conjunto de datos respecto a otro presentan una gran variación y, por lo tanto, no son comparables para estos fines.

Con respecto a los modelos presentados en este estudio, es preciso hacer una distinción entre los modelos ecológicos explicativos, cuyo objetivo es entender las variables determinantes de los parámetros bajo estudio —en este caso la riqueza de especies— y los modelos predictivos, que están enfocados a explicar estadísticamente una variable dada una serie de datos. Los últimos pueden no tener hipótesis previas y están encaminados a buscar modelos sencillos para maximizar el ajuste de los datos a las variables climáticas que se evalúan (Lobo et al. 2001, Guisan y Edwards 2002). Es común que los modelos de este tipo no puedan extrapolarse fuera del área de estudio. En particular, los que resultaron del presente análisis, fallan en predecir un consenso en el área de la REBITRI, donde cada modelo predice una acumulación de riqueza en sitios opuestos. Se ha reconocido que los errores pueden concentrarse en las áreas del espectro geográfico y ambiental que han estado menos muestreados; de este modo, hay áreas poco o mal representadas (Hortal et al. 2007). En este sentido, el área menos inventariada o recolectada entre las consideradas en este estudio fue la de las Montañas del Norte; sin embargo, en el área de la REBITRI muchos de los trabajos realizados se han centrado en el llamado Polígono 1 debido a su accesibilidad (Long y

Heath 1991). Eizi Matuda, así como Faustino Miranda y Efraím Hernández X. obtuvieron especímenes de herbario hace más de 60 años en la zona de cerro Ovando (Breedlove 1981) y recientemente se han publicado inventarios florísticos de áreas dentro de los polígonos III y IV (Martínez-Meléndez et al. 2008, Pérez-Farrera y Gómez-Domínguez 2010, Martínez-Camilo et al. 2012, Pérez-Farrera et al. 2012). Lo anterior, y la naturaleza de amplia heterogenidad y amplia riqueza arbórea del sitio —donde se ha estimado una densidad arbórea de más de 1,900 individuos por hectárea (Gómez-Velasco et al. 2004)—, pueden haber provocado estas discrepancias.

Estos modelos tampoco pretenden dar una explicación causal de la riqueza de especies asociada a variables ambientales. Sin embargo, estudios que sí han estado encaminados a entender los procesos, indican que algunas de las variables predictivas que resultaron significativas en los modelos están relacionadas con la riqueza de especies: la altitud (Lobo et al. 2001), la evapotranspiración (Alba-López et al. 2003, González.-Espinosa et al. 2004) y otros aspectos climáticos relacionados con la dinámica de precipitación y energía (O'Brien et al. 2000). Esta riqueza es consecuencia directa de la interacción de factores bióticos y físicos dados por la amplia heterogenidad e historia geológica compleja que se traducen en una alta variedad de formaciones forestales en el estado (Breedlove 1981, González-Espinosa et al. 2005). Aún con lo anterior, es innegable que la “fotografía” de la riqueza obtenida en este estudio también tiene que ver —en mucho menor medida— con el nivel de esfuerzo de muestro dado por la recopilación de cada tipo de datos en cada zona. A nivel subregional, la riqueza de especies encontrada en cada polígono tiene que ver con el área, esfuerzo de muestreo y la accesibilidad. La región más rica en especies arbóreas

con ambos tipos de datos ha resultado ser la REBITRI, que no es ni la más grande en superficie ni la más ampliamente colectadas. Se puede decir que, en su conjunto, las regiones de estudio son lugares con una alta riqueza arbórea para sistemas con climas templados (Breedlove 1981) y presentan una alta diversidad regional asociadas a valores de alfa o  $S$  de magnitud variable. Al respecto, ambos modelos arrojaron valores estimados de magnitud parecida, aunque no en la misma proporción, ya que con los datos de herbario se reconocen más celdas con mayor riqueza. Lo ideal para este tipo de comparaciones sería realizar un tercer modelo donde se conjunten los datos de inventario a manera de incidencias con los de colectas para obtener otro conjunto de CI y ajustar la  $S_{obs}$  con otras variables (Hortal y Lobo 2002), que por razones de tiempo disponible no se realizó en este estudio. Sin embargo, en el mapa de los promedios de ambos modelos ajustados (Figura 12), aunque se reportan menores valores de riqueza, se identifican más áreas con más especies y se alcanza un mayor consenso.

A un nivel más local, dentro de las formaciones forestales donde se espera que esta riqueza se concentre, resalta el Bosque Mesófilo de Montaña. La extensión y distribución de estos bosques ha sido relativamente bien estudiada en el estado y sabemos que se restringen a áreas montañosas aisladas (Rzedowski 1978, Cayuela et al. 2006, Toledo-Aceves et al. 2011). En estos bosques convergen especies de distribución restringida, algunas típicas de selvas altas o medianas de climas cálido-húmedos y especies de bosques de climas templados, cuya coexistencia se facilita por la altitud y la humedad (Villaseñor 2010). Dentro de los polígonos de estudio Challenger (1998) reconoce al menos 6 localidades con BMM; i) los cerros de Tapalapa y Pueblo Nuevo Solistahuacan, en las Montañas del Norte. La primera ubicada en al este del

polígono y la segunda un poco más debajo del lado oeste, ii) en el este de los Altos; los cerro Huitepec, Tsontehuitz y la sierra de Larrainzar, iii) toda la reserva del Triunfo, donde se pueden ubicar cinco localidades que corresponden a los polígonos de conservación: el cerro el Triunfo en el polígono 1, el monte Ovando en el 2, el cerro Queztal en el 3, el Venado en el 4 y el Cebú en el 5 (Martínez-Meléndez et al. 2008, Pérez-Farrera y Gómez-Domínguez 2010, Martínez-Camilo et al 2012, Pérez-Farrera et al. 2012). Aunque más pequeña, el área de la REBITRI es sumamente heterogénea y es la región del país donde se concentra la mayor superficie de BMM conservado (Toledo-Aceves et al. 2011). Es probable que en esta zona se concentre la mayor riqueza de los ecosistemas templados del estado. Ante ello se puede decir que el mapa consenso presentado puede ser el que mejor ubica alta riqueza en las zonas anteriormente descritas.

## CONCLUSIONES

- La aproximación de modelación de la riqueza de especies presentada en este estudio confiere beneficios para su aplicación en zonas de alta diversidad, particularmente cuando las especies han sido infrecuentemente colectadas y puede ser complementaría la información de la distribución potencial para taxones mejor conocidos (Ferrier et al. 2006).
- Más allá de dilucidar los determinantes bióticos y abióticos de la riqueza de especies, nos centrarnos en caracterizar la información desde la cual estamos infiriendo estos patrones con miras a la conservación; inventarios y herbarios. Los datos de inventario representan un aporte importante en el sentido de que son la fotografía de la equitatividad o dominancia de especies en campo, y para

entender cuestiones funcionales de la diversidad representan un mejor acervo. Por su parte, los datos de herbario se contraponen al mostrar que en la estructura de dicha diversidad también existen una gran cantidad de especies raras o infrecuentes. El presente trabajo sintetiza la complejidad de ambos conjuntos de datos a algo más interpretable para los tomadores de decisiones. Es indudable que para avanzar en el modelaje de la riqueza de especies las predicciones deben de ser comparadas con datos empíricos

- Se han reconocido áreas poco estudiadas por lo que se aporta información para identificar futuras áreas tanto de recolectas como de muestreos, en las regiones de estudio
- Se presenta un listado de las 792 especies arbóreas recopiladas desde inventarios ecológicos y colectas taxonómicas, regionalmente se identifica a las zona de los Altos de Chiapas como la región mejor conocida desde ambos acercamientos, lo que lleva a incentivar trabajos en la región de las Montañas del Norte, por ser el polígono menos colectado/inventariado y en la REBITRI por ser la zona con mayor riqueza arbórea de los sistemas templados evaluados.

### **Perspectivas y recomendaciones**

- El presente trabajo aporta una lista de especies arbóreas para las regiones evaluadas que puede utilizarse como línea base para estudios futuros en la región. Como ejemplo se podría incentivar la identificación de especies en

peligro o restringidas en su distribución o áreas con probabilidad de encontrar una mayor proporción de las mismas.

- Exhortamos a la comunidad científica que estudia la región a que sigan recolectando datos particularmente en los polígonos 2, 3, 4 y 5 de la zona de la REBITRI y en las Montañas del Norte de Chiapas. Así como incentivar la digitalización y el acceso libre a la información por medios electrónicos
- A su vez recomendamos que se fomente la estandarización de muestreos sistemáticos y complementarlos con la recolecta de especímenes taxonómicos.
- Es evidente que se pueden y deben realizar más y mejores ejercicios de modelación, tal vez con un enfoque más explicativo que pueda integrar la detección de patrones y procesos de la diversidad de árboles en el estado.
- Toda la información debería integrarse a un régimen de manejo y políticas forestales que integre el análisis de la pérdida de cobertura forestal registrada en la zona, los procesos de degradación en la composición de especies, cambio climático global y el manejo y uso de los árboles por parte de la población en zonas templadas.



## REFERENCIAS

- Alba-López M. M. González-Esponosa, N. Ramírez-Marcial y M.A. Castillo-Santiago. 2003. Determinantes de la distribución de *Pinus* spp en la Altiplanicie-Central de Chiapas, Boletín de la Sociedad Botánica de México 73: 7-15
- Arreola-Muñoz, A., G. Cuevas García, R. Becerril-Macal, L. Noble-Camargo y M. Altamirano. 2004. El medio físico y geográfico de La Reserva de la Biosfera, El Triunfo, Chiapas. En Pérez-Farrera M. A., N. Martínez-Meléndez, A. Areola y A. Hernández (Editores). La Reserva de la Biosfera El Triunfo, Tras Una Década de Conservación. Edit. UNICACH, México D.F. 117-119.
- Bebber, D.P., M. A. Carine, J. R. I. Wood, A. H. Wortley, D. Harris, G.T. Prance, G. Davidse, J. Paige, T. D. Pennington, N. K. B. Robson y R. W. Scotland. 2010. Herbaria are a major frontier for species discovery. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 107(51), pp.22169–7.
- Benito, B.M., Cayuela, L. y Albuquerque, F.S., 2013. The impact of modelling choices in the predictive performance of richness maps derived from species-distribution models: Guidelines to build better diversity models. Methods in Ecology and Evolution, 4(4): 327–335.
- Breedlove D. E. 1981. Flora de Chiapas. Part 1: Introduction to the flora of Chiapas. California Academy of Sciences, San Francisco, California, EU. Volumen 3. 90 pp.
- Breedlove D.E. 1986. Listados Florísticos de México IV. Flora de Chiapas. Instituto de Biología, Universidad Autónoma de México, México D. F.
- Cayuela, L., Benayas, J.M.R., Justel, A. y Salas-Rey, J., 2006. Modelling tree diversity in a highly fragmented tropical montane landscape. Global Ecology and Biogeography, 15(6): 602–613.
- Cayuela, L., Golicher, D., Newton, A., Kolb, H., de Albuquerque, F.S., Arets, E.J.M.M., Alkemade, J.R.M. y Pérez, a. M., 2009. Species distribution modeling in the tropics: problems, potentialities, and the role of biological data for effective species conservation. Tropical Conservation Science 2(3): 319–352.
- Cayuela, L., Albuquerque, F.S. De, Golicher, D.J. y Rey, J.M., 2012. La Red Internacional de Inventarios Forestales ( BIOTREE-NET ) en Mesoamérica : avances , retos y perspectivas futuras. Ecosistemas, 21(31):126–135.

- Challenger A. 1998. Utilización y Conservación de los Ecosistemas Terrestres de México, Pasado, Presente y Futuro. CONABIO/UNAM/ Agrupación Sierra Madre, México D.F.
- Chao, A., R. L. Chazdon, R. K. Colwell, y T.-J. Shen. 2005. A new statistical approach for assessing compositional similarity based on incidence and abundance data. *Ecology Letters*, 8:148-159.
- Chapman, D.S. y Purse, B. V., 2011. Community versus single-species distribution models for British plants. *Journal of Biogeography*, 38(8):1524–1535.
- Colwell, R. 1997. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7.5. User's guide and application published online. (URL: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>)
- Cortina-Villar S, Plascencia-Vargas H, Vaca R, Schroth G, Zepeda, Soto-Pinto L y Nahed-Toral J. 2012. Resolving the conflict between ecosystem protection and land use in protected areas of the Sierra Madre de Chiapas, Mexico. *Environmental Management*; 49(3):649-62.
- Cuervo-Robayo, A.P., Téllez-Valdés, O., Gómez-Albores, M. A., Venegas-Barrera, C.S., Manjarrez, J. y Martínez-Meyer, E., 2013. An update of high-resolution monthly climate surfaces for Mexico. *International Journal of Climatology*, 34(7): 2427–2437.
- Dorazio, R.M., Gotelli N. y Ellison A.M. S., 2010. Modern Methods of Estimating Biodiversity from Presence-Absence Surveys. En : Grillo O. y G. Venora (ed.) *Biodiversity Loss in a Changing planet*. Intech. Open Science. USA. pp.1–25.
- Engen, S., Sæther, B.-E., Sverdrup-Thygeson, A., Grøtan, V. y Ødegaard, F., 2008. Assessment of species diversity from species abundance distributions at different localities. *Oikos*, 117(5):738–748.
- Feeley, K.J. y Silman, M.R., 2011. The data void in modeling current and future distributions of tropical species. *Global Change Biology*, 17(1): 626–630.
- Ferrier, S., Powell, G.V.N., Richardson, K.S., Manion, G., Overton, J.M., Allnutt, T.F., Cameron, S.E., Mantle, K., Burgess, N.D., Faith, D.P., Lamoreux, J.F., Kier, G., Hijmans, R.J., Funk, V. a, Cassis, G. a, Fisher, B.L., Flemons, P., Lees, D., Lovett, J.C. y Van Rompaey, R.S. a R., 2004. Mapping more of terrestrial biodiversity for global conservation assessment. *BioScience* 54(12):1101–1109.
- Ferrier, S., Guisan, A., Elith, J., Graham, C.H., Anderson, R.P., Dudi, M., Hijmans, R.J., Huettmann, F., Leathwick, J.R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L.G., Loiselle, B.A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J.M., Peterson, A.T., Phillips, S.J., Richardson, K., Scachetti-pereira, R., Schapire,

- R.E., Williams, S., Wisz, M.S. y Zimmermann, N.E., 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29: 129-151
- Galindo-Jaimes L. M González-Esponosa, P. Quintana-Ascencio y L. García-Barrios. 2002. Tree composition and structure in disturbed stands with varying dominance by *Pinus* spp. In the highlands of Chiapas, México. *Plant Ecology* 162: 259-272.
- García, E. 1987. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koeppen. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México, Distrito Federal, México.
- Garcillán, P. y Ezcurra, E., 2011. Sampling procedures and species estimation: testing the effectiveness of herbarium data against vegetation sampling in an oceanic island. *Journal of Vegetation Science*, 22(2), pp.273–280.
- GBIF. 2013. <http://data.gbif.org> (2013), Kingdom Plantae, 120790 records, accessed on 12 January 2013.
- Gentry, A.H., 1992. Tropical Forest Biodiversity: Distributional Patterns and Their Conservational Significance. *Oikos*, 63(1):19–28.
- Gómez-Velazco G., R. Pérez-Díaz, M. García-Villafuerte, J- Rodríguez, J. Rodríguez-García, S. López-Bueno. 2004. Estructura y composición florística del Bosque mesófilo de montaña del Polígono 1, Reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas, México, en: M.A Pérez-Farrera, N. Martínez.Meléndez, A. Hernandez-Yañez y A. Arreola-Muñoz (ed). La reserva de la Biosfera El Triunfo, tras una década de conservación, UNICACH, Tuxtla Gutiérrez p. 55-76.
- González-Espinosa M., S. Ochoa-Gaona, N. Ramírez-Marcial y P. Quintana-Ascencio. 1995. Current land use trends and conservation of old growth forest habitats in the Highlands of Chiapas, Mexico, Simposio-Taller de la Conservación de las Aves Neotropicales de México. Los Tuxtlas, Veracruz, México.
- González Espinosa, M. y Ramirez Marcial, N., 2004. Comunidades vegetales terrestres de Chiapas. *La Biodiversidad de Chiapas*, pp.96–119.
- González-Esponosa M. J. M. Rey-Benayas, N. Ramírez-Marcial, M. A. Huston y D. Golicher. 2004. Tree diversity in the northern Neotropics: regional patterns in highly diverse Chiapas, Mexico. *Ecography* 27: 741-756.
- González-Espinosa M., N. Ramírez-Marcial, G. Méndez-Dewar, L. Galindo-Jaimes y D. Golicher. 2005. Capítulo 2: Riqueza de árboles en Chiapas: variación espacial y dimensiones ambientales asociadas al nivel regional. En González-Espinosa M., N. Ramírez-Marcial y Ruiz-Montoya. *Diversidad Biológica en Chiapas*. ECOSUR, COCYTECH y Plaza y Valdés, México, pp. 81-125.

- González-Espinosa M., N. Ramírez-Marcial, A. Camacho-Cruz y J.M. Rey-Benayas. 2008. Capítulo 8. Restauración de bosques en montañas tropicales de territorios indígenas de Chiapas, México. En: González-Espinosa M., J.M. Rey-Benayas y N. Ramírez-Marcial (eds.). Restauración de bosques en América Latina. Mundi-Prensa México, México. pp 137-162.
- González-Espinosa, M. N. Ramírez- Marcial, L. Galindo-Jaimes, A. Camacho-Cruz, D. Golicher, L. Cayuela y J. M. Rey-Benayas. 2009. Tendencias y proyecciones del uso del suelo y la diversidad florística en Los Altos de Chiapas, México. *Investigación Ambiental* 1: 40-53.
- González-Espinosa, J. A. Meave, F.G. Lorea-Hernández, Ibarra-Manríquez G. y A. Newton eds. 2011. The Red List of Mexican Cloud Forest Trees. Fauna Flora International, Cambridge, Reino Unido. 152 p.
- González-Espinosa M., y Ramírez-Marcial N. 2013. Comunidades vegetales terrestres. En: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). La Biodiversidad en Chiapas: Estudio de Estado, Volumen II. pp. 21-42.
- Gotelli, N.J. y Colwell, R.K., 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4(4), pp.379–391.
- Gotelli, N.J., 2004. A taxonomic wish-list for community ecology. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, [online] 359(1444): 585–97.
- Grandtner, M., 2005. Elsevier's Dictionary of Trees: Volume 1: North America. [online] disponible en:  
<<https://books.google.es/books?hl=es&lr=&id=yjc5ZYWtkNAC&oi=fnd&pg=PP1&dq=elsevier+dictionary+of+north+american+trees&ots=89LoUklh9n&sig=4qf1Wp hvWfUNfXNJysFYJGcpKSc>> [Accessed 4 May 2015].
- Guisan, A. y Edwards, T.C., 2002. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene, *Ecological Modelling*, 157 (2–3): 89-100.
- Guralnick, R. y Van Cleve, J., 2005. Strengths and weaknesses of museum and national survey data sets for predicting regional species richness: Comparative and combined approaches. *Diversity and Distributions*, 11(4):349–359.
- Hartkamp, a D., De Beurs, K., Stein, A. y White, J.W., 1999. Interpolation Techniques for Climate Variables Interpolation. *Soil Science*, [online] p.26.

- Holmgren P.K., N.H. Holmgren y L.C. Barnett 1990. Index herbariorum. Part 1: the herbaria of the world, 8a edición N.Y., EU.
- Hortal, J. y Lobo, J.M., 2006. Towards a synecological framework for systematic conservation planning. *Biodiversity Informatics*, 3:16–45.
- Hortal, J. y Lobo, J.M., 2002. Una metodología para predecir la distribución de la diversidad biológica. *Ecología*, 16, pp.405–432.
- Hortal, J., Lobo, J.M. y Jiménez-Valverde, A., 2007. Limitations of biodiversity databases: case study on seed-plant diversity in Tenerife, Canary Islands. *Conservation biology*, 21(3): 853–863.
- Hubbell, S.P. 2015. Estimating the global number of tropical tree species, and Fisher's paradox. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, [online] 112(24), p.201507730.
- INEGI 2013. Modelo digital de Terreno del Estado de Chiapas. Disponible en línea en: <http://www.inegi.org.mx/geo/contenidos/datosrelieve/continental/continuoelevaciones.aspx>.
- Jayakumar S. S. Sam-Kim y J. Heo. 2011. Floristic inventory and diversity assessment. *Proceedings of the International Academy of Ecology and Environmental Sciences*, 1(3-4): 151-168.
- Jiménez-Valverde, A. y Hortal, J., 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología*, 8(9):151–161.
- Krupnick, G. a., Kress, W.J. y Wagner, W.L., 2008. Achieving Target 2 of the Global Strategy for Plant Conservation: building a preliminary assessment of vascular plant species using data from herbarium specimens. *Biodiversity and Conservation*, 18(6):1459–1474.
- Küper, W., Sommer, J.H., Lovett, J.C. y Barthlott, W., 2006. Deficiency in African plant distribution. *Botanical Journal of the Linnean Society* 150 (3): 355–368.
- Laurance, W. F.; Nascimento, H. E. M.; Laurance, S. G.; Andrade, A.; Ribeiro, J. E. L. S.; Giraldo, J. P.; Lovejoy, T. E.; Condit, R.; Chave, J.; Harms, K. E.; D'Angelo, S. 2006. Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103 (50): 19010-19014.
- Lobo, J.M., 2008. Database records as a surrogate for sampling effort provide higher species richness estimations. *Biodiversity and Conservation*, 17(4): 873–881.

- Lobo, J.M., Castro, I. y Moreno, J.C., 2001. Spatial and environmental determinants of vascular plant species richness distribution in the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Biological Journal of the Linnean Society*, 73(2): 233–253.
- Long, A. y Heath, M., 1991. Flora of the el triunfo biosphere reserve, chiapas, mexico: a preliminary floristic inventory and the plant communities of polygon I. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 62(2):133–172.
- Magnussen S. 2011. Sample-based Estimation of Regional Forest Tree Species Richness. *Environment and Natural Resources Research* 1(1): 2-16.
- Mao, C. X., y R. K. Colwell. 2005. Estimation of species richness: mixture models, the role of rare species, and inferential challenges. *Ecology* 86:1143-1153.
- Martínez-Camilo R., Pérez-Farrera M.A., Martínez-Meléndez N. 2012. Listado de plantas endémicas y en riesgo de la reserva de la biosfera El Triunfo, Chiapas, México. *Botanical Science*. 90 (3): 263-285.
- Martínez-Meléndez J., Pérez-Farrera M. A., Farrera-Sarmiento O. 2008. Inventario Florístico del Cerro El Cebú y Zonas Adyacentes en la Reserva de La Biosfera El Triunfo (Polígono V), Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 82: 21-40.
- Miranda F. y E. Hernández X. 1963. “Los tipos de vegetación de México y su clasificación”. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28: 29-179
- Miranda, F. 1952. *Vegetación de Chiapas, Volumen 1*. Ediciones del Gobierno del Estado, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.
- Müllerried F. 1957. *La geología de Chiapas*. Gobierno Constitucional del estado de Chiapas, México, Tuxtla Gutierrez, 180p.
- Novotny V., P. Drzod, S. E. Miller, M. Kulfan, M. Janda, Y. Basset y G.D. Weiblen, 2006. Why are so many species of hervivorous insects in tropical rainforests? *Science* 313:1115-1118.
- O’Brien, E., 2000. Climatic gradients in woody plant (tree and shrub ) diversity : water - energy dynamics , residual variation , and topography. *Oikos*, 89(3):588–600.
- Ochoa-Gaona, S. y y M. González-Espinosa. 2000. Land-use and deforestation in the highlands of Chiapas, Mexico. *Applied Geography* 20: 17-42
- Parker, T., 2008. *Trees of Guatemala*. The Tree Press. Texas, USA. 1033 pp
- Peet R.K., 1974. The Measurement of Species Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 285–307.

- Pereira H. M., P. W. Leadley, V. Proença, R. Alkemade, J. P. W. Scharlemann, J. F. Fernandez-Manjarrés, M. B. Araújo, P. Balvanera, R. Biggs, W. W. L. Cheung, L. Chini, H. D. Cooper, E. L. Gilman, S. Guénette, G. C. Hurtt, H. P. Huntington, G. M. Mace, T. Oberdorff, C. Revenga, P. Rodrigues, R. J. Scholes, U. R. Sumaila, y M. Walpole. 2010. Scenarios for global biodiversity in the 21st Century. *Science* 330:1496-1501
- Pérez-Farrera M. A. y Gómez-Domínguez H. 2010. Definiciones, importancia y origen del bosque mesófilo de montaña en Pérez-Farrera M.A., Tejeda-Cruz C., Silva-Rivera E.(eds) Los bosques mesófilo de Chiapas. Situación actual, diversidad y conservación. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, México.
- Pérez-Farrera M.A. 2004. Flora y Vegetación. En Pérez-Farrera M. A., Martínez-Meléndez N., A. Areola y A. Hernández (Editores). La Reserva de la Biosfera El Triunfo, Tras Una Década de Conservación. Edit. UNICACH, México D.F. p 53.
- Pérez-Farrera M.A., Martínez-Camilo, R., Martínez-Meléndez N., Farrera-Sarmiento O., y Maza Villalobos-Mendez S. 2012. Listado florístico del Cerro Quetzal (Polígono III) de la Reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas, México. *Botanical Science* 90 (2): 1-30
- Pyke, G.H. y Ehrlich, P.R., 2010. Biological collections and ecological/environmental research: A review, some observations and a look to the future. *Biological Reviews*, 85(2): 247–266.
- Quantum GIS Development Team, 2009. Quantum GIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project.
- R core team 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa, México
- Rzedowski J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bisques mesófilos de montaña de México. *Acta Botánica* 35:25-44
- Schmidt, M., Kreft, H., Thiombiano, A. y Zizka, G., 2005. Herbarium collections and field data-based plant diversity maps for Burkina Faso. *Diversity Distributions*, 11(6): 509–516.
- Slik J.W., Arroyo-Rodríguez V, Aiba S, Alvarez-Loayza P, Alves LF, Ashton P, Balvanera P, Bastian ML, Bellingham PJ, van den Berg E, Bernacci L, da Conceição Bispo P, Blanc L, Böhning-Gaese K, Boeckx P, Bongers F, Boyle B, Bradford M, Brearley FQ, Breuer-Ndoundou Hockemba M, Bunyavejchewin S, Calderado Leal Matos D, Castillo-Santiago M, Catharino EL, Chai SL, Chen Y,

Colwell RK, Robin CL, Clark C, Clark DB, Clark DA, Culmsee H, Damas K, Dattaraja HS, Dauby G, Davidar P, DeWalt SJ, Doucet JL, Duque A, Durigan G, Eichhorn KA, Eisenlohr PV, Eler E, Ewango C, Farwig N, Feeley KJ, Ferreira L, Field R, de Oliveira Filho AT, Fletcher C, Forshed O, Franco G, Fredriksson G, Gillespie T, Gillet JF, Amarnath G, Griffith DM, Grogan J, Gunatilleke N, Harris D, Harrison R, Hector A, Homeier J, Imai N, Itoh A, Jansen PA, Joly CA, de Jong BH, Kartawinata K, Kearsley E, Kelly DL, Kenfack D, Kessler M, Kitayama K, Kooyman R, Larney E, Laumonier Y, Laurance S, Laurance WF, Lawes MJ, Amaral IL, Letcher SG, Lindsell J, Lu X, Mansor A, Marjokorpi A, Martin EH, Meilby H, Melo FP, Metcalfe DJ, Medjibe VP, Metzger JP, Millet J, Mohandass D, Montero JC, de Morisson Valeriano M, Mugerwa B, Nagamasu H, Nilus R, Ochoa-Gaona S, Onrizal, Page N, Parolin P, Parren M, Parthasarathy N, Paudel E, Permana A, Piedade MT, Pitman NC, Poorter L, Poulsen AD, Poulsen J, Powers J, Prasad RC, Puyravaud JP, Razafimahaimodison JC, Reitsma J, Dos Santos JR, Roberto Spironello W, Romero-Saltos H, Rovero F, Rozak AH, Ruokolainen K, Rutishauser E, Saiter F, Saner P, Santos BA, Santos F, Sarker SK, Satdichanh M, Schmitt CB, Schöngart J, Schulze M, Sukanuma MS, Sheil D, da Silva Pinheiro E, Sist P, Stevart T, Sukumar R, Sun IF, Sunderland T, Suresh HS, Suzuki E, Tabarelli M, Tang J, Targhetta N, Theilade I, Thomas DW, Tchouto P, Hurtado J, Valencia R, van Valkenburg JL, Van Do T, Vasquez R, Verbeeck H, Adekunle V, Vieira SA, Webb CO, Whitfeld T, Wich SA, Williams J, Wittmann F, Wöll H, Yang X, Adou Yao CY, Yap SL, Yoneda T, Zahawi RA, Zakaria R, Zang R, de Assis RL, Garcia Luize B y Venticinque EM. 2015. An estimate of the number of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, [online] 112(24), p.201423147.

Soberón J y Llorente J. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology*. 7:480–488.

StatSoft 1998. *Statistica for Windows. Computer program manual*. StatSoft, Inc. Tulsa, OK

ter Steege, H, Pitman, NCA, Sabatier, D, Baraloto, C, Salomao, RP, Guevara, JE, Phillips, OL, Castilho, CV, Magnusson, WE, Molino, J-F, Monteagudo, A, Nunez Vargas, P, Carlos Montero, J, Feldpausch, TR, Coronado, ENH, Killeen, TJ, Mostacedo, B, Vasquez, R, Assis, RL, Terborgh, J, Wittmann, F, Andrade, A, Laurance, WF, Laurance, SGW, Marimon, BS, Marimon, B-H, Guimaraes Vieira, IC, Amaral, IL, Brienen, R, Castellanos, H, Cardenas Lopez, D, Duivenvoorden, JF, Mogollon, HF, de Almeida Matos, FD, Davila, N, Garcia-Villacorta, R, Stevenson Diaz, PR, Costa, F, Emilio, T, Levis, C, Schiatti, J, Souza, P, Alonso, A, Dallmeier, F, Duque Montoya, AJ, Fernandez Piedade, MT, Araujo-Murakami, A, Arroyo, L, Gribel, R, Fine, PVA, Peres, CA, Toledo, M, Gerardo, AAC, Baker, TR, Ceron, C, Engel, J, Henkel, TW, Maas, P, Petronelli, P, Stropp, J, Eugene



- Zartman, C, Daly, D, Neill, D, Silveira, M, Rios Paredes, M, Chave, J, de Andrade Lima, D, Jorgensen, PM, Fuentes, A, Schoengart, J, Cornejo Valverde, F, Di Fiore, A, Jimenez, EM, Penuela Mora, MC, Fernando Phillips, J, Rivas, G, van Andel, TR, von Hildebrand, P, Hoffman, B, Zent, EL, Malhi, Y, Prieto, A, Rudas, A, Ruschell, AR, Silva, N, Vos, V, Zent, S, Oliveira, AA, Cano Schutz, A, Gonzales, T, Nascimento, MT, Ramirez-Angulo, H, Sierra, R, Tirado, M, Umana Medina, MN, van der Heijden, G, Vela, CIA, Vilanova Torre, E, Vriesendorp, C, Wang, O, Young, KR, Baider, C, Balslev, H, Ferreira, C, Mesones, I, Torres-Lezama, A, Urrego Giraldo, LE, Zagt, R, Alexiades, MN, Hernandez, L, Huamantupa-Chuquimaco, I, Milliken, W, Palacios Cuenca, W, Pauletto, D, Valderrama Sandoval, E, Valenzuela Gamarra, L, Dexter, KG, Feeley, K, Lopez-Gonzalez, G y Silman, MR. 2013. Hyperdominance in the Amazonian Tree Flora' Science, Science. 342(6156):1-9.
- Toledo-Aceves T., J. A. Meave, M. González-Espinosa y N. Ramírez-Marcial. 2011. Tropical montane cloud forest: Current threats and opportunities for their conservation and sustainable management in Mexico. Journal of Environmental Management. 90: 974-981.
- Villaseñor y Ortiz 2013. Biodiversidad de las plantas con flores (División Magnoliophyta) en México. Revista Mexicana de Biodiversidad, 85: 132-142.
- Villaseñor, J.L., 2010. El bosque húmedo de montaña en México y sus plantas vasculares. CONABIO. México D.F.
- Whittaker, R.J. y Field, R. 2000. Tree species richness modelling: an approach of global applicability? Oikos, 89: 399-402.
- Zaniewski, A.E., Lehmann, A. y Overton, J.M., 2002. Predicting species spatial distributions using presence-only data: a case study of native New Zealand ferns. Ecological Modelling, 157(2-3): 261-280











































	<i>Myrsine coriacea</i>	(Sw.) R.Br. ex Roem. & Schult.	x	x	x	x	x	x	x
	<i>Myrsine guianensis</i>	(Aubl.) Kuntze							
	<i>Myrsine juergensenii</i>	(Mez) Ricketson & Pipoly	x	x	x	x	x	x	x
	<i>Parathesis chiapensis</i>	Fernald	x		x	x	x	x	x
	<i>Parathesis columnaris</i>	Lundell							x
	<i>Parathesis leptota</i>	Lundell		x	x	x	x	x	
	<i>Parathesis sessilifolia</i>	Donn. Sm.		x	x	x			
	<i>Parathesis subcoriacea</i>	Lundell			x			x	
	<i>Parathesis subulata</i>	Lundell			x			x	
Proteaceae	<i>Roupala montana</i>	Aubl.						x	x
	<i>Ceanothus caeruleus</i>	Lag.				x		x	
	<i>Colubrina arborescens</i>	(Mill.) Sarg.						x	
	<i>Colubrina elliptica</i>	(Sw.) Brizicky & W.L.Stern	x						
	<i>Frangula capreifolia</i>	(Schtdl.) Grubov	x	x	x	x	x	x	x
	<i>Frangula mucronata</i>	(Schtdl.) Grubov				x	x	x	
Rhamnaceae	<i>Rhamnus breedlovei</i>	M.C. Johnston. & L.A. Johnston.					x		
	<i>Rhamnus nelsonii</i>	Rose					x		
	<i>Rhamnus serrata</i>	Humb. & Bonpl. ex Willd.					x		
	<i>Frangula discolor</i>	(Donn.Sm.) Grubov		x	x	x	x	x	x
	<i>Sageretia elegans</i>	(Kunth) Brongn.	x			x	x	x	
	<i>Amelanchier denticulata</i>	(Kunth) K. Koch				x	x		
	<i>Crataegus mexicana</i>	Moc. & Sessé ex DC.					x		
	<i>Crataegus orientalis</i>	K.I. Chr.	x				x	x	
	<i>Holodiscus argenteus</i>	(L. f.) Maxim.					x	x	x
	<i>Photinia microcarpa</i>	Standl.			x	x	x	x	
Rosaceae	<i>Prunus barbata</i>	Koehne	x	x	x				
	<i>Prunus brachybotrya</i>	Zucc.	x	x	x	x	x	x	x
	<i>Prunus cortapico</i>	Kerber ex Koehne							x
	<i>Prunus guatemalensis</i>	I.M. Johnston.	x						
	<i>Prunus lundelliana</i>	Standl.	x	x	x	x	x	x	x
	<i>Prunus rhamnoides</i>	Koehne		x	x	x	x	x	x

	<i>Prunus serotina</i>	Ehrh.				X	X		
	<i>Prunus siltepecana</i>	Lundell						X	
	<i>Prunus skutchii</i>	I.M. Johnston.						X	
	<i>Prunus tetradenia</i>	Koehne		X				X	
	<i>Arachnothryx buddleioides</i>	(Benth.) Planch.		X		X		X	X
	<i>Arachnothryx jurgensenii</i>	(Hemsl.) Borhidi						X	
	<i>Arachnothryx laniflora</i>	(Benth.) Planch.		X		X		X	
	<i>Arachnothryx ovandensis</i>	(Lundell) Borhidi						X	
	<i>Arachnothryx pyramidalis</i>	(Lundell) Borhidi				X		X	
	<i>Arachnothryx stachyoidea</i>	(Donn.Sm.) Borhidi				X			
	<i>Balmea stormae</i>	Martinez				X		X	
	<i>Blepharidium guatemalense</i>	Standl.				X			
	<i>Calycophyllum candidissimum</i>	(Vahl) DC.				X		X	X
	<i>Chiococca alba</i>	(L.) Hitchc.				X	X	X	X
	<i>Chiococca belizensis</i>	Lundell						X	
	<i>Chiococca pachyphylla</i>	Wernham		X		X		X	
	<i>Chiococca phaenostemon</i>	Schitdl.				X			
	<i>Chomelia brachypoda</i>	Donn.Sm.				X		X	
	<i>Cosmbuena matudae</i>	(Standl.) L.O.Williams		X					
	<i>Coutarea hexandra</i>	(Jacq.) K.Schum.						X	
	<i>Deppea grandiflora</i>	Schitdl.				X	X	X	
	<i>Exostema mexicanum</i>	A.Gray		X		X			X
	<i>Faramea cobana</i>	Donn.Sm.		X					
	<i>Faramea occidentalis</i>	(L.) A.Rich.						X	
	<i>Genipa americana</i>	L.				X		X	
	<i>Glossostipula concinna</i>	(Standl.) Lorence		X	X	X		X	X
	<i>Gonzalagunia chiapasensis</i>	(Standl.) Standl. & Steyerl.				X		X	
	<i>Gonzalagunia thyrsoides</i>	(Donn.Sm.) B.L.Rob.						X	
	<i>Guettarda combsii</i>	Urb.				X			
	<i>Hamelia barbata</i>	Standl.						X	
	<i>Hamelia patens</i>	Jacq.				X		X	

## Rubiaceae













**Anexo 2. Celdas informativas de datos de especímenes de herbario, con resultados del ajuste de curvas de acumulación bajo el modelo de Clench.**

Celda	Núm. registros	$S_{obs}$	Ajuste curva de Clench			
			$a$	$b$	$r_{0.01}$	$S_{Clench}$
73	115	83	1.01	0.00345	78.49	292.05
90	76	53	1.00	0.00565	70.06	176.56
91	291	118	1.01	0.00511	76.27	196.68
96	201	96	0.96	0.00504	74.95	189.81
107	90	62	1.00	0.00506	72.26	198.03
140	145	98	0.96	0.00301	80.80	320.26
149	151	55	1.00	0.01170	61.32	85.21
151	142	89	1.01	0.00429	75.93	235.40
152	90	59	1.01	0.00604	69.40	167.93
153	137	88	1.00	0.00406	76.63	245.97
163	101	62	0.97	0.00578	70.56	167.21
179	105	58	0.96	0.00708	67.43	135.39
209	97	56	0.99	0.00736	66.47	134.34
229	295	87	0.94	0.00750	71.51	125.54
231	137	77	0.92	0.00480	74.36	192.46
244	139	102	0.96	0.00231	83.90	417.18
245	122	88	0.98	0.00301	80.46	326.96
257	104	77	0.98	0.00320	79.36	307.91
300	125	90	0.99	0.00304	80.37	325.86
301	290	118	0.98	0.00295	81.56	331.42
325	147	106	1.00	0.00266	82.31	376.63
327	238	154	0.99	0.00207	85.86	477.63
460	100	88	1.00	0.00140	88.73	715.05
515	249	163	1.01	0.00210	85.77	479.08
519	108	52	1.02	0.01034	61.37	98.30
118	88	50	1.02	0.00893	62.85	113.68
178	83	54	1.02	0.00680	67.19	149.94
180	86	57	0.96	0.00524	71.65	182.45
434	82	57	1.00	0.00542	70.92	185.17

**Anexo 3. Celdas informativas de datos de individuos en inventarios, con resultados del ajuste de curvas de acumulación bajo el modelo de Clench.**

Celda	No. Individuos	$S_{obs}$	Ajuste curva de Clench				$S_{Chao}$
			$a$	$b$	80%	$S_{Clench}$	
34	642	54	0.59	0.010	412.40	61.00	66.98
89	896	48	0.58	0.011	356.25	51.44	54.99
90	1060	34	0.25	0.007	598.36	37.01	42.99
91	2131	89	0.45	0.005	848.03	94.87	96.00
92	507	37	0.49	0.011	353.06	43.11	39.50
137	589	84	0.79	0.008	510.49	100.56	101.24
142	565	20	0.28	0.013	308.01	21.75	23.30
149	3597	68	0.33	0.005	841.76	69.66	82.99
158	1000	46	0.42	0.008	475.14	49.58	50.50
177	833	45	0.51	0.011	380.20	48.47	52.19
178	846	32	0.39	0.012	341.80	33.52	45.98
180	662	23	0.24	0.009	421.42	25.17	28.24
201	787	34	0.46	0.013	313.75	35.85	38.19
212	717	36	0.19	0.004	710.76	52.24	36.75
226	532	25	0.31	0.011	353.56	27.28	69.92
229	1160	49	0.55	0.011	376.70	52.21	50.67
230	802	19	0.20	0.010	398.70	19.63	25.99
244	609	95	0.68	0.006	695.17	117.52	161.49
245	788	92	0.71	0.007	599.88	106.35	114.97
259	678	17	0.21	0.012	342.61	17.78	24.49
261	1095	26	0.26	0.010	408.22	26.70	32.99
269	1082	67	0.60	0.008	491.39	73.23	73.42
290	1407	26	0.51	0.020	199.95	25.49	35.99
298	724	26	0.51	0.020	204.85	26.07	36.49
301	1155	75	0.49	0.006	674.97	83.48	127.45
320	981	27	0.33	0.011	349.91	28.95	27.20
436	649	50	0.47	0.008	488.79	57.77	59.41
605	652	71	0.75	0.009	426.93	79.62	123.42