

Spatial distribution of two oak species and ecological attributes of pine-oak woodlands from Ixtlán de Juárez, Oaxaca

Distribución espacial de dos especies de encinos y atributos ecológicos del bosque de pino-encino en Ixtlán de Juárez, Oaxaca

Faustino Ruiz-Aquino^{1,2}; Juan I. Valdez-Hernández²; Angélica Romero-Manzanares², Filemón Manzano-Méndez¹; Martha E. Fuentes-López³.

^{1,2}Universidad de la Sierra Juárez, Instituto de Estudios Ambientales. Av. Universidad s/n. C. P. 68725.

Ixtlán de Juárez, Oaxaca, MÉXICO. Correo-e: ruiz.faustino@colpos.mx, tel.: +52 (01) 9515536362

(*Autor para correspondencia). ²Colegio de Postgraduados. km 36.5 Carretera México-Texcoco. C. P. 56239. Montecillo, Texcoco, Estado de México. ³Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), Campo Experimental San Martinito. km. 56.6 Carretera Federal México-Puebla, col.

San Martinito Tlahuapan. C. P. 74100. Puebla, Puebla, MÉXICO.

Abstract

The structure and diversity of pine-oak woodlands in Ixtlán de Juárez, Oaxaca, was analyzed using three sampling units (SU) of 50 x 50 m. The spatial distribution of trees with normal diameter ≥ 2.5 cm was determined. Dasometric variables were recorded; two indices of structural importance (the Relative Importance Value Index [RIVI] and the forest value index [FVI], and three diversity indices (Shannon-Wiener Entropy Index, effective number of diversity, and Sorensen index) were calculated. A total of 799 trees were recorded, belonging to 11 families and 19 species; the most abundant family was Fagaceae (628 individuals, four species). In SU1, the most important species was *Quercus crassifolia* (RIVI = 53; FVI = 57). The highest values of RIVI and FVI in SU2 were for *Q. laurina* (RIVI = 48, FVI = 63). In SU3, the most important species was *Q. crassifolia* (RIVI = 49, FVI = 62). The analysis of both species revealed random distribution in practically all distances. The aggregate pattern of tree species was attributed to regeneration strategies and silvicultural practices. Both species can coexist modifying the structural importance and horizontal distribution pattern of arsenic-contaminated water and soils in the region using native bacterial strains.

Resumen

La estructura y diversidad de un bosque de pino-encino se analizaron en tres unidades de muestreo (UM) de 50 x 50 m, en Ixtlán de Juárez, Oaxaca. Se determinó la distribución espacial de los individuos con diámetro normal ≥ 2.5 cm. Las variables dasométricas se registraron; se calcularon dos índices de importancia estructural (índice de valor de importancia relativa [IVIR] y de valor forestal [IVF]) y tres índices de diversidad (índice de entropía de Shannon-Weiner, número efectivo de diversidad e índice de Sorensen). Se registraron 799 individuos de 11 familias y 19 especies; la familia más abundante fue Fagaceae (628 individuos, cuatro especies). La especie más importante en la UM1 fue *Quercus crassifolia* (IVIR = 53, IVF = 57). Los valores más altos del IVIR e IVF en la UM2 correspondieron a *Q. laurina* (IVIR = 48, IVF = 63). En la UM3, la especie más importante fue *Q. crassifolia* (IVIR = 49, IVF = 62). El análisis de las dos especies en conjunto reveló distribución aleatoria en prácticamente todas las distancias. El patrón agregado de las especies individuales se atribuyó a estrategias de regeneración y prácticas silvícolas. Ambas especies pueden coexistir modificando la importancia estructural y el patrón de distribución horizontal.

Keywords: *Quercus laurina*, *Quercus crassifolia*, species diversity, relative importance value index.

Palabras clave: *Quercus laurina*, *Quercus crassifolia*, diversidad de especies, índice de valor de importancia relativa.

Introduction

The pine-oak woodlands from Ixtlán de Juárez, Oaxaca, have been harvested for wood during the past six decades (Castellanos-Bolaños et al., 2008). The forest has been managed in order to promote harvesting of *Pinus* as main genus, and *Quercus* as a secondary genus (Álvarez & Rubio, 2013). At beginning of harvesting techniques, in the 1940s, selective cutting were applied, and from 1993, the method of parent trees for forest management was introduced (Técnica Informática Aplicada, S. A. [TIASA], 1993). The latter harvesting system has caused changes in the structure and composition of forest species, in favor of growing populations of *Quercus* spp. (Servicios Técnicos Forestales [STF], 2008).

The structure of a forest is defined as the spatial pattern of distribution of plants resulting from the action of biotic and abiotic forces (Hutchings, 1997). Forest characterization is ordered vertical and horizontally (Cortés, 2003). The vertical order is characterized by differentiation of height categories, while the horizontal structure is explained by the analysis of spatial distribution indices (Zarco-Espinosa, Valdez-Hernández, Ángeles-Pérez, & Castillo-Acosta, 2010). In both cases, analyzes are useful to know about the factors to which trees of a community have been exposed, whether chemical, physical (climate, soil, topography, geology) or biotic factors (dispersers, predators, competitors).

The present study was carried out in a pine-oak woodland from Ixtlán de Juárez, Oaxaca, with the aims of describing the vertical and horizontal structure of tree vegetation, as well as calculate the richness and diversity of species. Due to the economic importance of *Quercus* wood for firewood and charcoal production, and as part of a broader study for technological characterization, the spatial distribution patterns of *Q. laurina* Humb. Bonpl. and *Q. crassifolia* Humb. & Bonpl were analyzed.

Materials and methods

Study area

Ixtlán de Juárez, Oaxaca, is located at $17^{\circ} 18' 16'' - 17^{\circ} 34' 00''$ N and $96^{\circ} 31' 38'' - 96^{\circ} 20' 00''$ W (Castellanos-Bolaños et al., 2008). The municipality has a mean annual temperature of 20 °C and annual rainfall of 800 to 1,200 mm (Aquino-Vásquez, Ruiz-Aquino, & Fuente-Carrasco, 2012). The area of forest harvesting is at an altitude of 2,156 to 2,458 m. The climate is C(m)(w')b(i')g, temperate humid with summer rains (García, 1987). The pine-oak forest develops on humic acrisol (Ah) of silty medium texture with a rich layer of organic matter on the surface (Rainforest Alliance,

Introducción

El bosque de pino-encino de la comunidad de Ixtlán de Juárez, Oaxaca, ha estado bajo aprovechamiento maderable durante las últimas seis décadas (Castellanos-Bolaños et al., 2008). El bosque ha sido manejado con la finalidad de favorecer el aprovechamiento forestal de *Pinus* como género principal y *Quercus* como género secundario (Álvarez & Rubio, 2013). Al principio del aprovechamiento, en la década de 1940, se aplicaron cortas selectivas, y a partir de 1993 se instauró el método de árboles padres para el manejo del bosque (Técnica Informática Aplicada, S. A. [TIASA], 1993). Este último sistema de aprovechamiento ha originado cambios en la estructura y composición de especies del bosque, a favor del aumento de las poblaciones de *Quercus* spp. (Servicios Técnicos Forestales [STF], 2008).

La estructura de un bosque se define como el patrón espacial de distribución de las plantas, resultado de la acción de fuerzas bióticas y abióticas (Hutchings, 1997). La caracterización del bosque se logra mediante el ordenamiento vertical y horizontal (Cortés, 2003). El ordenamiento vertical se caracteriza mediante la diferenciación de los estratos por categoría de altura, mientras que el ordenamiento horizontal se explica con el análisis de los índices de distribución espacial (Zarco-Espinosa, Valdez-Hernández, Ángeles-Pérez, & Castillo-Acosta, 2010). En ambos casos, los análisis son útiles para conocer los factores a los que los individuos de una comunidad se han expuesto, ya sean químicos, físicos (clima, suelo, relieve, geología) o bióticos (dispersores, depredadores, competidores).

El presente estudio se realizó en un bosque de pino-encino de la comunidad de Ixtlán de Juárez, Oaxaca, con los objetivos de describir la estructura vertical y horizontal de la vegetación arbórea, así como la riqueza y diversidad de especies. Debido a la importancia económica de la madera de *Quercus* para la producción de leña y carbón en la región, y como parte de un estudio más amplio para su caracterización tecnológica, también se analizaron los patrones de distribución espacial de *Q. laurina* Humb. & Bonpl. y *Q. crassifolia* Humb. & Bonpl.

Materiales y métodos

Área de estudio

Ixtlán de Juárez, Oaxaca, se ubica a $17^{\circ} 18' 16'' - 17^{\circ} 34' 00''$ N y $96^{\circ} 31' 38'' - 96^{\circ} 20' 00''$ O (Castellanos-Bolaños et al., 2008). El municipio presenta temperatura media anual de 20 °C y precipitación anual de 800 a 1,200 mm (Aquino-Vásquez, Ruiz-Aquino, & Fuente-Carrasco, 2012). El área de aprovechamiento forestal se encuentra a una altitud de 2,156 a 2,458 m. El clima es C(m)(w')b(i')g, templado húmedo con lluvias en verano

2006). *Pinus patula* Schltdl. & Cham., *P. oaxacana* Mirov., *P. pseudostrobus* Lindl., *Q. crassifolia*, *Q. rugosa* Masam., *Alnus acuminata* Kunth and *Arbutus xalapensis* Kunth highlights among the dominant species (Ruiz-Aquino et al., 2014).

Sampling and measurement of variables

Three sampling units (SU) of 50 x 50 m (2,500 m²) were established considering the slope of the land to balance the horizontal distance due to the slope. Each SU was divided into 25 frames of 10 x 10 m as proposed by Zarco et al. (2010). Each tree with a diameter at breast height (DBH) ≥ 2.5 cm was identified taxonomically ; the normal diameter (ND, cm) was recorded, which was measured with a diameter tape, total height (TH, m) registered with Haga altimeter (W-Germany) and crown diameter (m) using measuring tape in the directions N-S and E-W. The location of *Q. crassifolia* and *Q. laurina* trees was recorded by their coordinates (x, y) on a Cartesian plane, taking the bottom left of the plane with respect to the slope of each SU, as the origin (0, 0). Stratification of height of the tree component was determined with TH data, and the diameter distribution with ND.

Indexes of structural importance

Species dominance in the horizontal plane was determined by the Relative Importance Value Index (RIVI), which is calculated based on the sum of the relative density according to the number of trees per unit area, the relative dominance through the basal area and the relative frequency by the presence of the species in the SU (Curtis & McIntosh, 1951). The bidimensional structure of vegetation was assessed by the forest value index (FVI) which in its calculation considers the sum of the relative diameter, relative height and relative cover (Corella-Justavino et al., 2001).

Diversity Indexes

The diversity in each SU was determined by the entropy index of Shannon-Wiener $H' = \sum pi \cdot \ln(pi)$, where pi is the proportional abundance of the species i , which involves the proportion or relative abundance of each species in the population (Krebs, 1989; Moreno, 2001). To determine if there is significant difference in species diversity among SU, the method of Hutcheson was used (Hutcheson, 1970), which is based on the entropy index of Shannon-Weiner (Villavicencio-Enríquez & Valdez-Hernández, 2003). Additionally, the data was analyzed using true diversity measures, by converting the entropy index of Shannon $H' = \exp[\sum pi \cdot \ln(pi)]$ (Jost, 2006), also called effective number of diversity, which measures the diversity that an community consisting of commonly equal i species (Moreno, Barragán, Pineda, & Pavón, 2011). This analysis included all species weighing exactly proportional to their abundance in

(García, 1987). El bosque de pino-encino se desarrolla sobre suelo acrisol húmico (Ah) de textura media limosa con una capa muy rica de materia orgánica en la superficie (Rainforest Alliance, 2006). Entre las especies dominantes destacan *Pinus patula* Schltdl. & Cham., *P. oaxacana* Mirov., *P. pseudostrobus* Lindl., *Q. crassifolia*, *Q. rugosa* Masam., *Alnus acuminata* Kunth y *Arbutus xalapensis* Kunth (Ruiz-Aquino et al., 2014).

Muestreo y medición de variables

Se establecieron tres unidades de muestreo (UM) de 50 x 50 m (2,500 m²), considerando la inclinación del terreno para compensar la distancia horizontal por la pendiente. Cada UM se dividió en 25 cuadros de 10 x 10 m conforme a la propuesta de Zarco et al. (2010). Cada individuo fue identificado taxonómicamente del componente arbóreo con diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 2.5 cm; se registró su diámetro normal (dn, cm) medido con cinta diamétrica, la altura total (AT, m) medida con un altímetro marca Haga (pistola Haga, W-Alemania) y el diámetro de copa (m) medido con cinta métrica en la dirección N-S y E-O. La ubicación de los individuos de *Q. crassifolia* y *Q. laurina* se registró mediante sus coordenadas (x, y) en un plano cartesiano, tomando la parte inferior izquierda respecto a la pendiente de cada UM como el origen (0, 0). Con los datos de AT se determinó la estratificación de alturas del componente arbóreo y con el DN la distribución diamétrica.

Índices de importancia estructural

La dominancia de especies en el plano horizontal se determinó mediante el índice de valor de importancia relativa (IVIR), que se calcula con base en la suma de la densidad relativa respecto al número de árboles, la dominancia relativa a través del área basal y la frecuencia relativa por medio de la presencia de las especies en las UM (Curtis & McIntosh, 1951). La estructura bidimensional de la vegetación se evaluó mediante el índice de valor forestal (IVF) que en su cálculo considera la suma del diámetro relativo, altura relativa y cobertura relativa (Corella-Justavino et al., 2001).

Índices de diversidad

La diversidad en cada UM se determinó mediante el índice de entropía de Shannon-Weiner $H' = \sum pi \cdot \ln(pi)$, donde pi es la abundancia proporcional de la especie i , lo que involucra la proporción o abundancia relativa de cada especie en la población (Krebs, 1989; Moreno, 2001). Para determinar si existe diferencia significativa en la diversidad de especies entre las UM se empleó el método de Hutcheson (Hutcheson, 1970), que toma como base el índice de entropía de Shannon-Weiner (Villavicencio-Enríquez & Valdez-Hernández, 2003). Adicionalmente, los datos se analizaron con medidas de diversidad verdadera, mediante la conversión del índice de

the community using logarithms base e . The similarity among SU was calculated with the Sorenson index (IS_s), using presence and absence data of the species (Badii, Landeros, & Cerna, 2008; Vázquez-Negrín, Castillo-Acosta, Valdez-Hernández, Zavala-Cruz, & Martínez-Sánchez, 2011):

$$IS_s(\%) = [2C / (A + B)] \cdot 100$$

Where:

C = Number of common species in both communities

A = Total number of species present in community A

B = Total number of species present in community B

Spatial distribution

The spatial distribution of *Q. crassifolia* and *Q. laurina* trees was analyzed with the coordinates (x, y) of the trees for each species, using the function $K(t)$ of Ripley (Ripley, 1977), defined as:

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

Where:

n = Number of trees in sampling unit A (SU-A)

$|A|$ = Area of SU-A (m^2)

u_{ij} = Distance between the i-th and j-th tree in SU-A (m)

t = Distance between two trees (m)

$I_t(u) = 1$ if $u \leq t$ and 0 if $u > t$

W_{ij} = ratio of the circumference of a circle centered at UM-A (the sum is of all pairs of trees not greater than t).

The transformation of the square root of the function $K(t)$ of Ripley was used to determine the statistical significance of the function $L(t)$, with Monte Carlo simulations (Besag, 1977):

$$L(t) = \sqrt{\frac{K(t)}{\pi}} \cdot t$$

Results and discussion

Stratification of heights

The tree component of pine-oak forest in Ixtlán measured on average 13.8 m high, with few trees exceeding 28.0 m. Two vertical strata were identified: the bottom stratum (≤ 10 m) and the upper stratum (> 10 m). Figure 1 shows the vertical stratification of the tree component. The vertical stratification in SU1 and SU3 was similar: 24.8 and 26.0 % at the bottom stratum and 75.2 and 74.0 % at the upper stratum, respectively. In SU2, about half of all trees were concentrated on the bottom stratum. Castellanos-Bolaños et al. (2008) indicated that in the same mixed pine-oak forest in Ixtlán de Juárez, Oaxaca

entropía de Shannon $H' = \exp[\sum pi \cdot \ln(pi)]$ (Jost, 2006), también denominado número efectivo de diversidad, el cual mide la diversidad que tendría una comunidad integrada por i especies igualmente comunes (Moreno, Barragán, Pineda, & Pavón, 2011). En este análisis se incluyeron todas las especies con peso exactamente proporcional a su abundancia en la comunidad, utilizando logaritmos de base e . La semejanza entre las UM se calculó con el índice de Sorenson (IS_s), utilizando datos de presencia y ausencia de las especies (Badii, Landeros, & Cerna, 2008; Vázquez-Negrín, Castillo-Acosta, Valdez-Hernández, Zavala-Cruz, & Martínez-Sánchez, 2011):

$$IS_s(\%) = [2C / (A + B)] \cdot 100$$

Donde:

C = Número de especies comunes en ambas comunidades

A = Número total de especies presentes en la comunidad A

B = Número total de especies presentes en la comunidad B

Distribución espacial

La distribución espacial de los individuos de *Q. crassifolia* y *Q. laurina* se analizó con las coordenadas (x, y) de los individuos de cada especie, mediante la función $K(t)$ de Ripley (Ripley, 1977), definida como:

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

Donde:

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

$|A|$ = Área de la UMA (m^2)

u_{ij} = Distancia entre el i-ésimo y j-ésimo individuo en la UMA (m)

t = Distancia entre dos árboles (m)

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

W_{ij} = Proporción de la circunferencia de un círculo con centro en UMA (la sumatoria es de todos los pares de individuos no mayores que t).

Se utilizó la transformación de la raíz cuadrada de la función $K(t)$ de Ripley, para determinar la significancia estadística de la función $L(t)$ con simulaciones de Monte Carlo (Besag, 1977):

$$L(t) = \sqrt{\frac{K(t)}{\pi}} \cdot t$$

Resultados y discusión

Estratificación de alturas

El componente arbóreo del bosque de pino-encino de Ixtlán midió en promedio 13.8 m de altura, con pocos

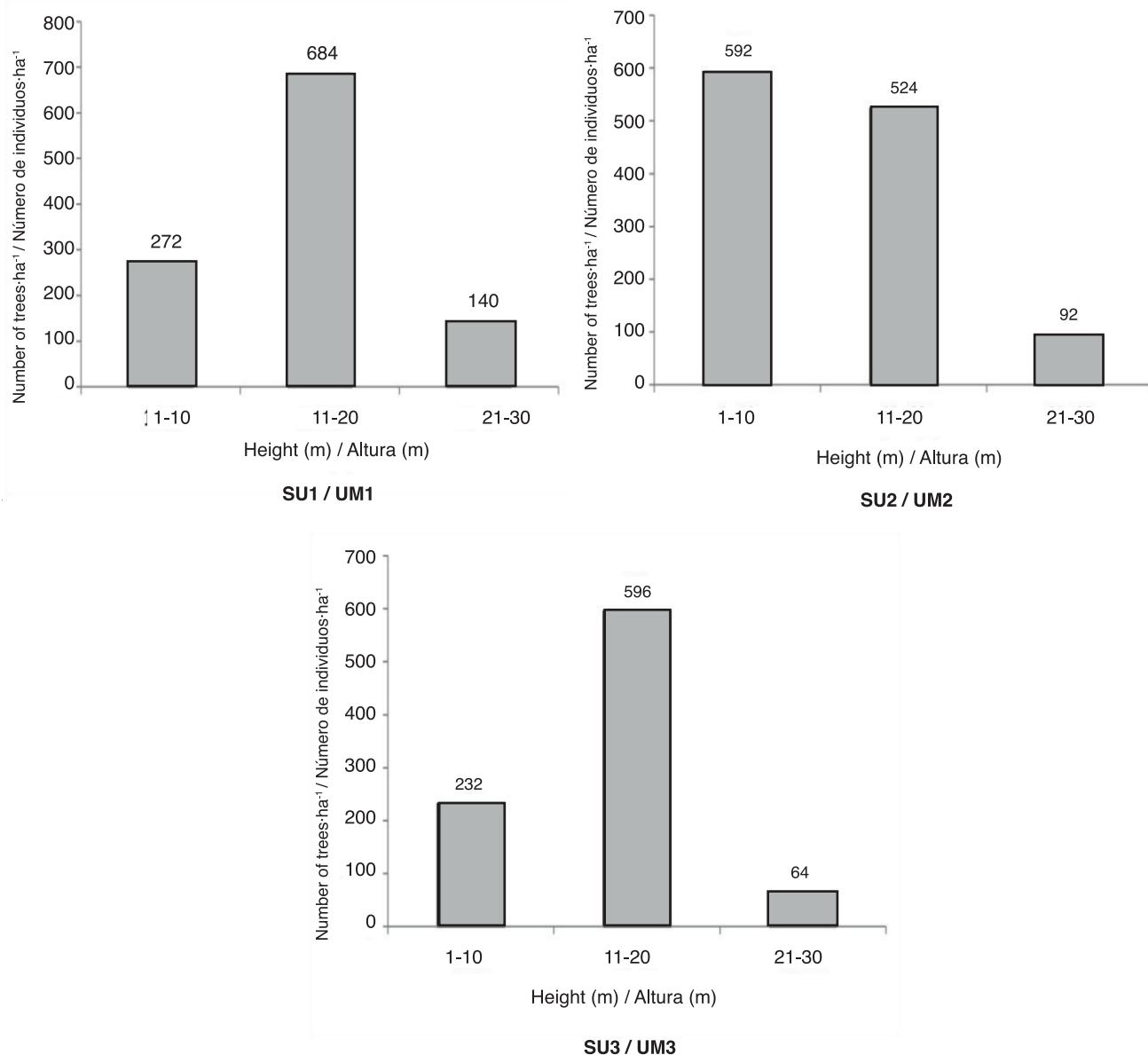


Figure 1. Vertical stratification of the tree component of the sampling units analyzed in Ixtlán de Juárez, Oaxaca.

Figura 1. Estratificación vertical del componente arbóreo de las unidades de muestreo analizadas en Ixtlán de Juárez, Oaxaca.

dominates an upper stratum of *Pinus* spp., but given that in this study the SU were established in stands of oak, the upper layer was physiognomically determined by *Q. laurina* and *Q. crassifolia*. Sánchez-Rodríguez, López-Mata, García-Moya, and Cuevas-Guzmán (2003) reported that the stratification of the forest is a function of the most important species in each locality (dominance of oaks in this case), and that the greatest number of trees is concentrated on the first two height classes, as was presented in the Figure 1. The size of the trees have phenotypic explanation, since according to the description of oak taxa (Oaks of the world: <http://oaks.of.the.world.free.fr/index.htm>), allometry registered for oaks in Ixtlán corresponds to the sizes of oaks for

individuos que superaron 28.0 m. Se identificaron dos estratos verticales: el inferior (≤ 10 m) y el superior (> 10 m). La Figura 1 muestra la estratificación vertical del componente arbóreo. La estratificación vertical en las UM1 y UM3 fue similar: 24.8 y 26.0 % en el estrato inferior y 75.2 y 74.0 % en el superior. En la UM2, aproximadamente la mitad de individuos se concentra en el estrato inferior. Castellanos-Bolaños et al. (2008) indicaron que en el mismo bosque mixto de pino-encino de Ixtlán de Juárez, Oaxaca, domina un estrato superior de *Pinus* spp., pero debido a que en este estudio las UM se establecieron en rodales de encino, el estrato superior estuvo fisonómicamente determinado por *Q. laurina* y *Q. crassifolia*. Sánchez-Rodríguez, López-

the sympatry area (Sierra Madre del Sur in Mexico and Guatemala), in the two species of interest; on average, *Q. laurina* has a height of 19.3 m and a diameter of 14.4 cm, whereas *Q. crassifolia* has a height of 15.3 m and a diameter of 22.9 cm.

Diameter distribution

Figure 2 shows the diameter distribution of the tree component of the sampling units analyzed. In the three SU, 63 % of the trees sampled were included in the first four diameter categories (DC) ($ND \leq 22.5$ cm). In SU1 and SU2, the distribution is skewed (Figure 2) and according to the expected for a natural forest, as the diameter of the stem increases, the number of trees decreases, which means that there is seed supply, establishment of seedlings, and natural incorporation to the woodland (Bongers, Pompa, Del Castillo, & Carabias, 1988). SU3 has 32 % of the trees in the DC 25 and 30; however, the number of trees remains higher in lower DC.

Structural indexes

A total of 799 trees belonging to 19 species and 11 families were measured in the three SU; Fagaceae was the most abundant family (628 trees, and four species). The individuals measured were extrapolated to obtain the total density per hectare. In SU1, the density was 1,096 trees·ha⁻¹; *Q. crassifolia* represented 60.9 % (668 trees·ha⁻¹), followed by *Q. laurina* with 30.3 % (332 trees·ha⁻¹). The total basal area was 42.3 m²·ha⁻¹, where the relative dominance of *Q. crassifolia* and *Q. laurina* was 58.4 and 25.8 %, respectively. In SU2, the extrapolated density was 1,208 trees·ha⁻¹, where *Q. laurina* represented 57.0 % (688 trees·ha⁻¹) and *Q. crassifolia* 9.9 % (120 trees·ha⁻¹). In SU2 the total basal area was 39.7 m²·ha⁻¹; the relative dominance of *Q. laurina* and *Q. crassifolia* was 61.9 and 7.1 %, respectively. In SU3, the extrapolated density was 892 trees·ha⁻¹, of which *Q. crassifolia* had 52.5 % (468 trees·ha⁻¹), followed by *Q. laurina* with 25.6 % (228 trees·ha⁻¹). The total basal area was 49.4 m²·ha⁻¹ and the relative dominance of *Q. crassifolia* and *Q. laurina* was 67.3 and 23.8 %, respectively.

Table 1 shows the RIVI of the three SU and the IVF per species. In SU1 and SU3, *Q. crassifolia* stand out as the most important species both in RIVI and IVF, followed by *Q. laurina* which is the most important species in SU2, which means that *Quercus* dominates structurally in both SU. In the three sampling units, the genus *Quercus* has between 57.9 and 82.9 % of structural importance, measured by RIVI, while the remaining species, although they are many, represent only 17.1 and 42.1 %, indicating lower amount and smaller sizes of the trees. In SU2, *A. acuminata* ranked second in the RIVI, while *P. pseudostrobus* ranked second in the IVF. This was expected, given that *P. pseudostrobus*

Mata, García-Moya, y Cuevas-Guzmán (2003) refieren que la estratificación del bosque está en función de las especies más importantes de cada localidad (dominio de encinos en este caso), y que el mayor número de individuos se concentra en las dos primeras clases de altura. De hecho, el tamaño del arbolado tiene explicación fenotípica, ya que de acuerdo con la descripción de los taxones de encino (Oaks of the world: <http://oaks.of.the.world.free.fr/index.htm>), la alometría registrada para los encinos de Ixtlán corresponde con el área de simpatría (Sierra Madre del Sur en México y Guatemala) de las dos especies de interés; en promedio, *Q. laurina* tiene altura de 19.3 m y diámetro de 14.4 cm, mientras que *Q. crassifolia* mide 15.3 m de altura y 22.9 cm de diámetro.

Distribución diamétrica

La Figura 2 presenta la distribución diamétrica del componente arbóreo de las unidades de muestreo analizadas. En las tres UM, 63 % de los individuos muestreados presentaron diámetros comprendidos en las primeras cuatro categorías diamétricas (CD) ($dn \leq 22.5$ cm). En la UM1 y UM2, la distribución es sesgada (Figura 2) y tal como se esperaba de un bosque natural, conforme el diámetro del fuste aumenta, el número de individuos disminuye, lo que significa que hay aporte de semilla y establecimiento e incorporación natural de masa (Bongers, Pompa, Del Castillo, & Carabias, 1988). La UM3 concentra 32 % de los individuos en las CD 25 y 30; sin embargo, el número sigue siendo mayor en las CD inferiores.

Índices estructurales

En las tres UM se midieron 799 individuos pertenecientes a 19 especies y 11 familias; la familia más abundante fue Fagaceae (628 individuos de cuatro especies). Los individuos medidos se extrapolaron para obtener la densidad total por hectárea. La densidad en la UM1 fue 1,096 árboles·ha⁻¹, de los cuales *Q. crassifolia* representó 60.9 % (668 árboles·ha⁻¹), seguido de *Q. laurina* con 30.3 % (332 árboles·ha⁻¹). El área basal total fue 42.3 m²·ha⁻¹, donde la dominancia relativa de *Q. crassifolia* y *Q. laurina* fue 58.4 y 25.8 %, respectivamente. En la UM2, la densidad extrapolada fue 1,208 árboles·ha⁻¹, donde *Q. laurina* representó 57.0 % (688 árboles·ha⁻¹) y *Q. crassifolia* 9.9 % (120 árboles·ha⁻¹). El área basal total de la UM2 fue 39.7 m²·ha⁻¹; la dominancia relativa de *Q. laurina* y *Q. crassifolia* fue 61.9 y 7.1 %, respectivamente. En la UM3, la densidad extrapolada fue 892 árboles·ha⁻¹, de los cuales *Q. crassifolia* tuvo 52.5 % (468 árboles·ha⁻¹), seguido de *Q. laurina* con 25.6 % (228 árboles·ha⁻¹). El área basal total fue 49.4 m²·ha⁻¹ y la dominancia relativa de *Q. crassifolia* y *Q. laurina* fue 67.3 y 23.8 %, respectivamente.

En el Cuadro 1 se muestra el IVIR de las tres UM, así como el IVF por especie. En las UM1 y UM3, *Q. crassifolia*

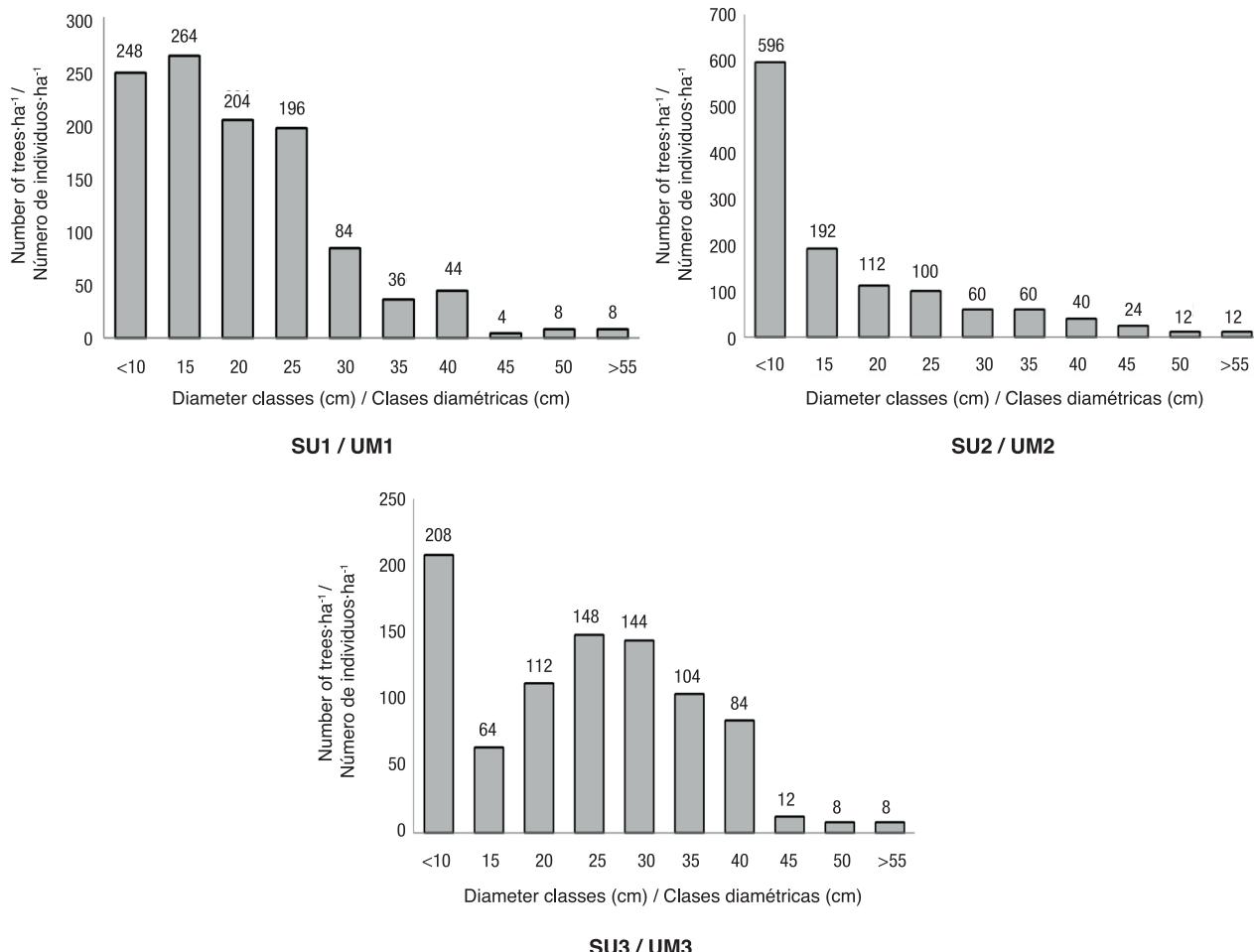


Figure 2. Diameter distribution of the tree component of the sampling units analyzed in Ixtlán de Juárez, Oaxaca.
Figura 2. Distribución diamétrica del componente arbóreo de las unidades de muestreo analizadas en Ixtlán de Juárez, Oaxaca.

reaches greater heights compared to *A. acuminata* and considering that the IVF includes the variables in both (horizontal and vertical) dimensions.

In the Sierra of Coahuila, Encina-Domínguez, Zárate-Lupercio, Estrada-Castillón, Valdés-Reyna, and Villarreal-Quintanilla (2009) found that higher RIVI correspond to *Q. greggii* Trel. (41.3) and *Q. mexicana* Humb. & Bonpl. (18.7). The density was 1,480 trees·ha⁻¹ with basal area of 9 m²·ha⁻¹ for *Q. greggii*, and 284 trees·ha⁻¹ and 5.68 m²·ha⁻¹ for *Q. mexicana*. In this study, the densities of *Q. laurina* (416 trees·ha⁻¹) and *Q. crassifolia* (419 trees·ha⁻¹) were lower than recorded for *Q. greggii*. However, the average of basal area of the three SU was higher; 15.7 m²·ha⁻¹ and 20.2 m²·ha⁻¹ for *Q. laurina* and *Q. crassifolia*, respectively. This result is an indicator of favorable environmental conditions for the growth of oaks in Ixtlán de Juárez, with annual rainfall between 800 m and 1,200 mm compared to 498 mm of rain in the Sierra of Coahuila; 2,700 m of elevation in Ixtlán against 1,590 m to 2,200 m in the Sierra of Coahuila; humid temperate climate in the south against prevailing dry climate to the north; and soil

destaca como la especie más importante tanto en el IVIR como en el IVF, seguida de *Q. laurina* que es la especie más importante en la UM2, lo que significa, en general, que *Quercus* domina estructuralmente en las UM. En las tres unidades de muestreo, el género *Quercus* posee entre 57.9 y 82.9 % de importancia estructural, medida a través del IVIR, mientras que las especies restantes, aun cuando son más numerosas, sólo representan entre 17.1 y 42.1 %, lo que indica menor cantidad y dimensiones menores de los árboles. En la UM2, *A. acuminata* ocupó el segundo lugar en el IVIR, mientras que *P. pseudostrobus* ocupó el segundo lugar en el IVF. Esto era de esperarse, en vista de que *P. pseudostrobus* alcanza alturas mayores que *A. acuminata* y considerando que el IVF incluye las variables en ambas dimensiones (horizontal y vertical).

En la sierra de Coahuila, Encina-Domínguez, Zárate-Lupercio, Estrada-Castillón, Valdés-Reyna, y Villarreal-Quintanilla (2009) determinaron que los mayores IVIR corresponden a *Q. greggii* Trel. (41.3) y *Q. mexicana* Humb. & Bonpl. (18.7). La densidad fue

Table 1. Tree species with the highest relative importance value (RIVI) and relative forest value (FVI) indices per sampling unit in Ixtlán de Juárez, Oaxaca.**Cuadro 1.** Especies arbóreas con los mayores índices de valor de importancia relativa (IVIR) e índices de valor forestal (IVF) relativos por unidad de muestreo en Ixtlán de Juárez, Oaxaca.

No./Num.	Species/Especies	RIVI/IVIR	FVI/IVF
Sampling unit 1/Unidad de muestreo 1			
1	<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl.	52.80	56.56
2	<i>Quercus laurina</i> Bonpl.	30.15	30.27
3	<i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl.	7.85	7.39
4	<i>Prunus serotina</i> Ehrn	2.50	1.56
5	<i>Pinus patula</i> Schltdl. & Cham.	2.48	3.09
6	<i>Alnus acuminata arguta</i> (Schltdl.) Furlow	1.94	0.30
7	<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth	1.53	0.58
8	<i>Quercus rugosa</i> Née	0.75	0.26
Sampling unit 2/Unidad de muestreo 2			
1	<i>Quercus laurina</i>	47.68	62.54
2	<i>Alnus acuminata</i> Kunth	12.17	8.33
3	<i>Pinus pseudostrobus</i>	11.74	11.92
4	<i>Quercus crassifolia</i>	10.25	7.61
5	<i>Ternstroemia lineata</i> subsp. <i>lineata</i>	4.61	1.36
6	<i>Prunus serotina</i>	4.06	2.06
7	<i>Litsea glaucescens</i> Kunth	3.80	2.02
8	<i>Persea americana</i> Mill.	2.75	2.76
Sampling unit 3/Unidad de muestreo 3			
1	<i>Quercus crassifolia</i>	49.34	61.89
2	<i>Quercus laurina</i>	25.00	26.56
3	<i>Pinus patula</i>	7.49	4.93
4	<i>Alnus acuminata</i>	7.09	2.00
5	<i>Viburnum microcarpum</i> Schltdl. & Cham.	3.49	1.34
6	<i>Clethra mexicana</i> A. DC.	2.76	1.85
7	<i>Cestrum aurantiacum</i> Lindl.	1.90	0.47
8	<i>Litsea glaucescens</i>	0.59	0.37

type humic acrisol 1 in Oaxaca, compared to lithosols and rendzinas (stony and shallow soils) in Coahuila. The most suitable physical conditions in Ixtlán, Oaxaca, compared to those of the Sierra of Coahuila, would explain the presence of larger diameters in *Q. laurina* and *Q. crassifolia*. In addition, these diameters are the result of poor use of oak species, because without use these species reach older ages and, consequently, larger diameters. Environmental conditions similar to this study are those mentioned by Zacarías-Eslava, Cornejo-Tenorio, Cortés-Flores, González-Castañeda, and Ibarra-Manríquez (2011) in the oak-pine forest of the Cerro El Águila, Michoacán, Mexico, where the species with higher RIVI was *Q. laurina* (21.8); however, the density (141 trees·ha⁻¹) and basal area (17.31 m²) were lower than those reported in the present study for *Q. crassifolia*. Similarly, Rubio-Licona, Romero-Rangel,

1,480 árboles·ha⁻¹ con área basal de 9 m²·ha⁻¹ para *Q. greggii*, y de 284 árboles·ha⁻¹ con 5.68 m²·ha⁻¹ para *Q. mexicana*. En el presente estudio, las densidades de *Q. laurina* (416 árboles·ha⁻¹) y *Q. crassifolia* (419 árboles·ha⁻¹) fueron menores que la registrada para *Q. greggii*. Sin embargo, el promedio de área basal de las tres UM fue mayor; 15.7 m²·ha⁻¹ y 20.2 m²·ha⁻¹ para *Q. laurina* y *Q. crassifolia*, respectivamente. Lo anterior es un indicador de condiciones ambientales favorables para el crecimiento de encinos en Ixtlán de Juárez, con precipitación anual entre 800 m y 1,200 mm en comparación con 498 mm en la sierra de Coahuila; 2,700 m de altitud en Ixtlán contra 1,590 m hasta 2,200 m en dicha sierra; clima templado húmedo en el sur contra clima predominante seco hacia el norte; y suelo acrisol húmico en Oaxaca, comparado con litosoles y rendzinas (pedregosos y someros) en Coahuila. Las

and Rojas-Zenteno (2011) reported that in the oak-pine forest in Villa del Carbón, Estado de México, the RIVI of *Q. crassifolia* was 62.4 %, which suggests that this forest is little disturbed, with even distribution of species and good incorporation of young trees to the community.

Species diversity

Table 2 presents the values of richness and diversity of species in the sampled units. This table shows that the diversity measured with the index of entropy of Shannon (H') was significantly different ($P \leq 0.05$) between SU1 ($H' = 1.02$) and SU2 ($H' = 1.51$), and between SU1 ($H' = 1.02$) and SU3 ($H' = 1.43$), while there were no such differences between SU2 and SU3 ($P > 0.05$). The indices to estimate the diversity agree that SU1 has the lowest values of the three SU, indicating lower species diversity. According to Tárrega, Calvo, Marcos, and Taboada (2006), differences between sampling sites are due to the composition of the understory or to the species ability to survive and recuperate to a disturbance. The equity evaluated based on Shannon index was higher in SU2, indicating proportional abundance among species, and lower in SU1, reflecting the dominance of few species. Based on the conversion of the Shannon index (effective number of species), it was determined that diversity in SU1 is equal to the diversity that a theoretical community would have with 2.77 species with the same abundance. Moreover, with this effective number we can differentiate visibly that diversity in SU1 is 39 % lower than in SU2, and 34 % lower than in SU3 (Table 2). The low diversity in SU1 reflects the high structural importance (83 %) of *Q. laurina* and *Q. crassifolia*. Moreover, Table 3 shows that according to the Sorenson Index greater similarity was found between SU1 and SU2, that between SU1 and SU3. In the latter, the lower values of similarity express greater spatial replacement in species composition (Zacarías-Eslava et al., 2011), possibly due to the slow colonization and germination capacity of seeds of different species, after the disturbances caused by forest harvesting.

condiciones físicas más adecuadas en Ixtlán, Oaxaca, comparadas con las de la sierra de Coahuila, explicarían la presencia de diámetros mayores en *Q. laurina* y *Q. crassifolia*. Además, estos diámetros son el resultado del escaso aprovechamiento de especies de encino, ya que al no utilizarlas alcanzan edades mayores y, como consecuencia, diámetros mayores. Unas condiciones ambientales similares a las del presente estudio son las que mencionan Zacarías-Eslava, Cornejo-Tenorio, Cortés-Flores, González-Castañeda, e Ibarra-Manríquez (2011) en el bosque de encino-pino del cerro El Águila, Michoacán, México, donde la especie con mayor IVIR fue *Q. laurina* (21.8); sin embargo, la densidad (141 árboles·ha⁻¹) y el área basal (17.31 m²) fueron menores que las referidas en el presente estudio para *Q. crassifolia*. En el mismo sentido, Rubio-Licona, Romero-Rangel, y Rojas-Zenteno (2011) refieren que en el bosque de encino-pino en Villa del Carbón, Estado de México, el IVIR de *Q. crassifolia* fue 62.4 %, lo que sugiere que este bosque se encuentra poco perturbado, con distribución regular de las especies y buena incorporación de individuos jóvenes a la comunidad.

Diversidad de especies

El Cuadro 2 presenta los valores de riqueza y diversidad de especies en las unidades muestreadas. En dicho cuadro se observa que la diversidad medida con el índice de entropía de Shannon (H') fue significativamente diferente ($P \leq 0.05$) entre la UM1 ($H' = 1.02$) y la UM2 ($H' = 1.51$), así como entre la UM1 ($H' = 1.02$) y la UM3 ($H' = 1.43$), mientras que no existieron tales diferencias entre las UM2 y UM3 ($P > 0.05$). Los índices para estimar la diversidad coinciden en que la UM1 presenta los valores más bajos de las tres UM, lo que indica menor diversidad de especies. Según Tárrega, Calvo, Marcos, y Taboada (2006), las diferencias entre sitios de muestreo se deben a la composición del sotobosque o a la capacidad de supervivencia y recuperación de las especies ante un disturbio. La equidad evaluada con base en el índice de Shannon fue mayor en la UM2, lo que indica abundancia proporcional entre especies, y

Table 2. Values of richness and diversity of species per sampling unit (SU) in Ixtlán de Juárez, Oaxaca.
Cuadro 2. Valores de riqueza y diversidad de especies por unidad de muestreo (UM) en Ixtlán de Juárez, Oaxaca.

Indicators / Indicadores	SU1 / UM1	SU2 / UM2	SU3 / UM3
Species (Trees) / Especies (individuos)	8 (274)	13 (302)	12 (223)
Equality / Equidad	0.49	0.73	0.69
Shannon index / Índice de Shannon	1.02 ^a	1.51 ^{bc}	1.43 ^c
Effective number of species / Número efectivo de especies	2.77	4.53	4.18

Different letters mean significant differences according to the method of Hutcheson ($P \leq 0.05$)
Letras diferentes indican diferencias significativas de acuerdo con el método de Hutcheson ($P \leq 0.05$)

Table 3. Coefficients of floristic similarity in the three sampling units (SU) in Ixtlán de Juárez, Oaxaca.**Cuadro 3. Coeficientes de semejanza florística en las tres unidades de muestreo (UM) en Ixtlán de Juárez, Oaxaca.**

Compared units / Unidades comparadas		Species in SU-A / Especies en UM-A	Species in SU-B / Especies en UM-B	Compared units C / Especies compartidas C	Sorenson index (%) / Índice de Sorensen (%)
UM-A	UM-B				
1	2	8	13	7	67
1	3	8	12	5	50
2	3	13	12	7	56

Spatial distribution

In the three SU analyzed, *Q. crassifolia* and *Q. laurina* alternate their distribution patterns between random and clumped. In SU1, *Q. laurina* trees showed a clumped distribution pattern, except between 4 and 8 m where result important the random pattern. In contrast, *Q. crassifolia* showed a random pattern of spatial distribution in SU1, where most of the spaces are occupied by *Q. crassifolia* trees except for distances between 0-3 m where highlight clumped distribution. In SU2, *Q. laurina* presented a random pattern and had the lowest number of *Q. crassifolia* trees (30 trees) with clumped distribution at distances less than 12 m; random distribution between 11.5 and 14 m at greater distances of 19 m; and an even distribution among distances of 14 and 19 m. In SU3, the two oaks showed almost similar patterns as SU1; *Q. laurina* had clumped pattern and *Q. crassifolia* showed greater tendency to a random distribution. Where *Q. crassifolia* had the highest RIVI (SU1 and SU3), the species showed a pattern of random distribution. Something similar happened in SU2, where *Q. laurina* had the largest RIVI and their distribution pattern was also random. By contrast, in the SU1 and SU3, *Q. laurina* which was the second importance value had clumped patterns, indicating that they are associated with a lower tree density and probably with the position of hierarchically subordinate species to the dominant species, occupying the spaces left free. The clumped pattern is due to specific topographic conditions or to a heterogeneous field (Condés, & Martínez, 1998; Linzaga-Román, Ángeles-Pérez, Catalán-Heverástico, & Hernández de la Rosa, 2011), leading to high variation in the distribution of light and soil nutrients. However, Figure 3 shows patterns of random distribution when analyzing the spatial distribution of *Q. laurina* and *Q. crassifolia* in each SU, indicating that the spatial distribution of each species is due to the relations of association between trees; to the different regeneration strategies, v. g. the asynchrony in producing acorns as a mechanism to reduce competition between sympatric species (Crawley & Long, 1995); vvvv to the dispersion of the species, v. g. acorns dispersed to reduce mortality result of predation (Pérez, Barrera, García, Cuevas-Reyes, & González-Rodríguez, 2013); and to silvicultural

menor en la UM1, reflejando la dominancia de pocas especies. Con base en la conversión del índice de Shannon (número efectivo de especies), se determinó que la diversidad en la UM1 es igual a la diversidad que tendría una comunidad teórica con 2.77 especies con la misma abundancia. Además, con este número efectivo podemos diferenciar visiblemente que la diversidad en la UM1 es 39 % menor que en la UM2, y 34 % menor que en la UM3 (Cuadro 2.). La baja diversidad en la UM1 es un reflejo de la alta importancia estructural (83 %) de *Q. laurina* y *Q. crassifolia*. Por otra parte, el Cuadro 3 muestra que de acuerdo con el índice de Sorensen se encontró mayor semejanza entre las UM1 y UM2, que entre la UM1 y UM3. En estas últimas, los valores menores de semejanza expresan mayor reemplazo espacial en la composición de las especies (Zacarías-Eslava et al., 2011), debido posiblemente a la lenta colonización y capacidad germinativa de las semillas de las diferentes especies, posterior a los disturbios ocasionados por el aprovechamiento forestal.

Distribución espacial

En la tres UM analizadas, *Q. crassifolia* y *Q. laurina* alternan sus patrones de distribución entre aleatorio y agregado. En la UM1, los árboles de *Q. laurina* presentaron un patrón de distribución agregado, excepto entre los 4 y 8 m donde destaca el patrón aleatorio. En contraste, *Q. crassifolia* mostró un patrón de distribución espacial aleatorio en la UM1, donde la mayoría de los espacios se encuentran ocupados por árboles de *Q. crassifolia*, excepto en distancias entre 0 a 3 m donde se presenta agregación. En la UM2, *Q. laurina* presentó un patrón aleatorio y se registró el menor número de árboles de *Q. crassifolia* (30 árboles) con distribución agregada en distancias menores de 12 m; aleatoria entre 11.5 y 14 m y en distancias mayores de 19 m; y una distribución regular entre distancias de 14 y 19 m. En la UM3, los dos encinos presentaron patrones casi similares que en la UM1; *Q. laurina* presentó patrón agregado y *Q. crassifolia* mostró mayor tendencia a una distribución aleatoria. En las UM donde *Q. crassifolia* tuvo el mayor IVIR (UM1 y UM3), la especie presentó un patrón de distribución aleatorio. Algo similar sucedió en la UM2, donde *Q. laurina* obtuvo el mayor IVIR y su patrón de

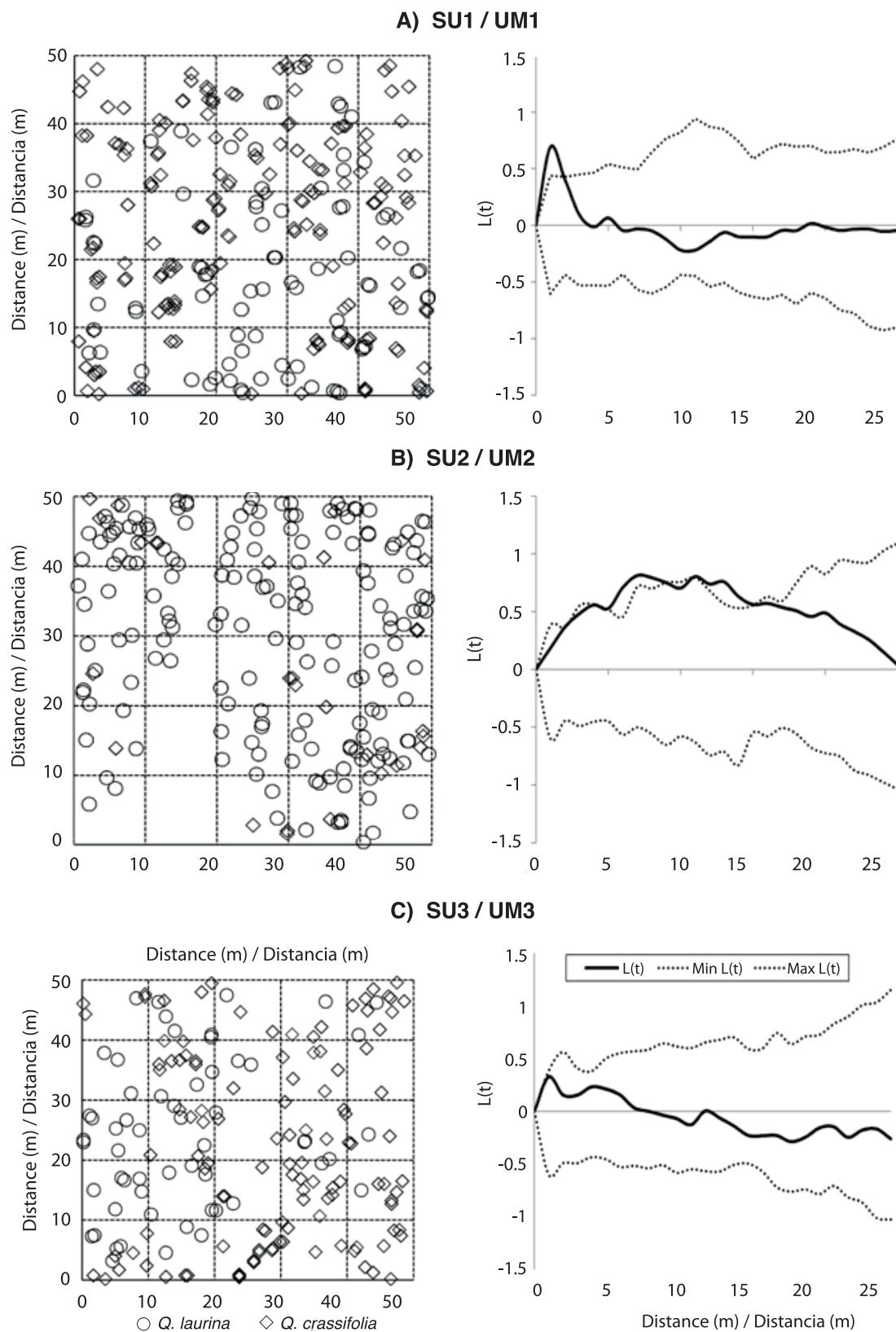


Figure 3. Spatial bidimensional distribution and function Ripley of spatial distribution of *Quercus laurina* and *Q. crassifolia* in three sampling units for different distances in Ixtlán de Juárez, Oaxaca.

Figura 3. Distribución espacial e índices de distribución espacial de *Quercus laurina* y *Q. crassifolia* en tres unidades de muestreo de Ixtlán de Juárez, Oaxaca.

practices in the field, *v. g.* selective cutting of species of the genus *Pinus* (STF, 2008) rather than to topographic conditions or soil characteristics (Martínez-Ramos, 1994; Montes, Del Río, & Cañellas, 2003). Additionally, it is also possible that suitable conditions for the dominance of some species are generated when a breeding cycle coincides with the release of space to any disturbance (Márquez-Linares, González-Elizondo, & Álvarez-Zagoya, 1999).

Conclusions

Based on the Relative Importance Value Index (RIVI) and forest value (FVI), greater dominance of species of the genus *Quercus* (*Q. crassifolia* and *Q. laurina*) was found in the three sampling units (SU). The tree density was higher in SU2, where the greatest diversity of species was recorded; however, the highest basal area was measured in SU3. In the diversity of species, differences between SU1 and SU2 were found, and also in SU1 and SU3. According to the effective number of diversity, SU1 has lower diversity compared to SU2 and SU3, this aspect is attributed to the high dominance of *Quercus* species. The spatial distribution patterns were randomized in species with greater IVI in each SU. The analysis of the spatial distribution of both *Q. crassifolia* and *Q. laurina*, revealed a random distribution in practically all distances tested. The clumped pattern of tree species was attributed to regeneration strategies and silvicultural practices in the area. It is possible that both species can coexist in one place.

Acknowledgements

The first author is grateful to the Teacher's Improvement Program (PROMEP) of the Universidad de la Sierra Juárez for having granted the scholarship for postgraduate studies (folio number UNSIJ/001). The first author thanks Dr. Marcos M. González Peña who edited a preliminary version of this document.

End of English version

References / Referencias

- Álvarez, S. & Rubio, A. (2013). Línea base de carbono en bosque mixto de pino-encino de la Sierra Juárez (Oaxaca, México). Aplicación del modelo CO2FIX V. 3.2. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 19(1), 125–137. doi: 10.5154/r.rchscfa.2012.01.005
- Aquino-Vásquez, C., Ruiz-Aquino, F., & Fuente-Carrasco, M. E. (2012). Caracterización del patrimonio natural de la comunidad de Ixtlán de Juárez: Una aproximación desde el espacio territorial. In M. E. Fuente-Carrasco, F. distribución también resultó al azar. Por el contrario, en la UM1 y UM3, *Q. laurina* que ocupó el segundo valor de importancia mostró patrones agregados, lo cual indica que éstos se relacionan con una densidad arbórea menor y probablemente con la posición de especies jerárquicamente subordinada a la especie dominante, ocupando los espacios que ésta deja libres. El patrón agregado se debe a condiciones topográficas específicas o a un terreno heterogéneo (Condés, & Martínez, 1998; Linzaga-Román, Ángeles-Pérez, Catalán-Heverástico, & Hernández de la Rosa, 2011), lo que ocasiona alta variación en la distribución de la luz y nutrientos en el suelo. Sin embargo, en la Figura 3 se pueden observar patrones de distribución aleatorios al analizar la distribución espacial de *Q. laurina* y *Q. crassifolia* en cada UM, lo que indica que la distribución espacial de cada especie se debe a las relaciones de asociación entre individuos; a las diferentes estrategias de regeneración, *v. g.* la asincronía en la producción de bellotas como un mecanismo para reducir la competencia entre especies simpátricas (Crawley & Long, 1995); a la dispersión de las especies, *v. g.* bellotas dispersas para disminuir la mortalidad producto de la depredación (Pérez, Barrera, García, Cuevas-Reyes, & González-Rodríguez, 2013); y a las prácticas silvícolas en el lugar, *v. g.* cortas selectivas de especies del género *Pinus* (STF, 2008), más que a las condiciones topográficas o a las características del suelo (Martínez-Ramos, 1994; Montes, Del Río, & Cañellas, 2003). Adicionalmente, también es posible que se generen condiciones adecuadas para la dominancia de alguna especie, cuando un ciclo semillero coincide con la liberación de espacio ante cualquier disturbio (Márquez-Linares, González-Elizondo, & Álvarez-Zagoya, 1999).

Conclusiones

Con base en los índices de valor de importancia relativa (IVIR) y de valor forestal (IVF), se encontró mayor dominancia de especies del género *Quercus* (*Q. crassifolia* y *Q. laurina*) en las tres unidades de muestreo (UM). La densidad arbórea fue mayor en la UM2, donde se registró la mayor diversidad de especies; sin embargo, fue en la UM3 donde se midió el área basal mayor. En la diversidad de especies, se encontraron diferencias entre la UM1 y UM2, así como entre la UM1 y UM3. De acuerdo con el número de diversidad efectivo, la UM1 tiene menor diversidad que la UM2 y UM3, aspecto que se atribuye a la alta dominancia de especies de *Quercus*. Los patrones de distribución espacial fueron aleatorios en las especies con mayor IVI en cada UM. El análisis de la distribución espacial de *Q. crassifolia* y *Q. laurina* en conjunto reveló una distribución aleatoria en prácticamente todas las distancias analizadas. El patrón agregado de las especies individuales se atribuyó a estrategias de regeneración y prácticas silvícolas en la zona, y es posible que ambas especies puedan coexistir en un mismo lugar.

- Ruiz-Aquino, & C. Aquino-Vásquez (Eds), *Conocimiento indígena contemporáneo y patrimonio biocultural en la Sierra Juárez de Oaxaca: Aportaciones empíricas y analíticas hacia la sustentabilidad* (pp. 35–59). México: Universidad de la Sierra Juárez.
- Badii, M.H., Landeros, J., & Cerna, E. (2008). Patrones de asociación de especies y sustentabilidad. *Daena: International Journal of Good Conscience*, 3(1), 632–660. Obtenido de <http://www.spentamexico.org/v3-n1/3%281%29%20632-660.pdf>
- Besag, J. (1977). Contribution to the discussion on Dr. Ripley's paper. *Journal of the Royal Statistical Society*, 39, 193–195.
- Bongers, F., Pompa, J., Del Castillo, J. M., & Carabias, J. (1988). Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio*, 74(1), 55–80. doi: 10.1007/BF00045614
- Castellanos-Bolaños, J. F., Treviño-Garza, E. J., Aguirre-Calderón, O. A., Jiménez-Pérez, J., Musalem-Santiago, M., & López-Aguillón, R. (2008). Estructura de bosques de pino pátula bajo manejo en Ixtlán de Juárez, Oaxaca, México. *Madera y Bosques*, 14(2), 51–63. Obtenido de http://www1.inecol.edu.mx/myb/resumeness/14.2/MB_2008_14-2_051-064.pdf
- Condés, S. & Martínez, M. (1998). Comparación entre los índices de distribución espacial de árboles más usados en el ámbito forestal. *Investigación Agraria. Sistemas y Recursos Forestales*, 7(1/2), 173–187. Obtenido de http://www.inia.es/gcontrec/pub/12.S.CONDES_1047630757178.pdf
- Corella-Justavino, F., Valdez-Hernández, J. I., Cetina-Alcalá, V. M., González-Cossío, F. V., Trinidad-Santos, A. & Aguirre-Rivera, J. R. (2001). Estructura forestal de un bosque de manglares en el noreste del estado de Tabasco, México. *Ciencia Forestal en México*, 26(90), 73–102. Obtenido de <http://revistas.inifap.gob.mx/index.php/Forestales/article/view/38/29>
- Cortés, S. P. (2003). Estructura de la vegetación arbórea y arbustiva en el costado oriental de la serranía de Chía (Cundinamarca, Colombia). *Caldasia*, 25(1), 119–37. Obtenido de [http://wwwunal.edu.co/icn/publicaciones/caldasia/25\(1\)/ecologia3.pdf](http://wwwunal.edu.co/icn/publicaciones/caldasia/25(1)/ecologia3.pdf)
- Crawley, J. & Long, C. R. (1995). Alternated bearing, predation satiation and recruitment in *Quercus robur* L. *Journal of Ecology*, 83, 683–606. Obtenido de <http://www.jstor.org/stable/2261636>
- Curtis, J. T. & McIntosh, R. P. (1951). An upland forest continuum in the pariré-forest border region of Wisconsin. *Ecology*, 32, 476–496. Obtenido de http://biosurvey.ou.edu/rice_and_penfound/1931725.pdf
- Encina-Domínguez, J. A., Zárate-Lupercio, A., Estrada-Castillón, E., Valdés-Reyna, J., & Villarreal-Quintanilla, J. (2009). Composición y aspectos estructurales de los bosques de encino de la sierra de Zapalinamé, Coahuila, México. *Acta Botánica Mexicana*, 86, 71–108. Obtenido de <http://www.scielo.org.mx/pdf/abm/n86/n86a4.pdf>
- García, E. (1987). *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)*. México: Instituto de Geografía, UNAM.
- Hutcheson, K. (1970). A test for comparing diversities based on Shannon formula. *Journal of Theoretical Biology*, 29,

Agradecimientos

El primer autor agradece al Programa de Mejoramiento al Profesorado (PROMEP) de la Universidad de la Sierra Juárez por haber otorgado la beca para realizar estudios de Posgrado (folio UNSIJ/001). Al Dr. Marcos M. González-Peña que corrigió una versión preliminar de este documento.

Fin de versión en español

151–154.

- Hutchings, M. J. (1997). The structure of plant populations. In M. J. Crawley (Ed.), *Plant ecology* (pp. 325–358). Oxford, UK: Blackwell Science.
- Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113(2), 363–375. doi: 10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x
- Krebs, C. J. (1989). Species diversity measures. In C. J. Krebs (Ed.), *Ecological methodology* (pp. 328–370). USA: Harper & Row.
- Linzaga-Román, B. E., Ángeles-Pérez, G., Catalán-Heverástico, C., & Hernández de la Rosa, P. (2011). Estructura espacial de *Pachycereus weberi* (Coul.) Backeb. en la Cañada del Zopilote, Guerrero. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 17(2), 189–198. doi: 10.5154/r.rchscfa.2010.06.039
- Márquez-Linares, M. A., González-Elizondo, S., & Álvarez-Zagoya, R. (1999). Componentes de la diversidad arbórea en bosques de pino encino de Durango, Méx. *Madera y Bosques*, 5(2), 67–77. Obtenido de <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=61750206>
- Martínez-Ramos, M. (1994). Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 54, 179–224. Obtenido de http://www.oikos.unam.mx/LECT/images/publicaciones-2000/mmr_regenaracion_1994.pdf
- Montes, T. F., Del Río, M., & Cañellas, I. (2003). Índices de diversidad estructural en masas forestales. *Investigación Agraria. Sistemas y Recursos Forestales*, 12(1), 159–176. Obtenido de <http://dialnet.unirioja.es/servlet/ejemplar?codigo=72072>
- Moreno, C. E. 2001. *M & T. Manuales y Tesis SEA. Métodos para medir la biodiversidad*. Zaragoza, España. Obtenido de <http://entomologia.rediris.es/sea/manytos/metodos.pdf>
- Moreno, C. E., Barragán, F., Pineda, E., & Pavón, N. P. (2011). Reanálisis de la diversidad alfa: Alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista mexicana de biodiversidad*, 82(4), 1249–1261. Obtenido de <http://www.scielo.org.mx/pdf/rmbiodiv/v82n4/v82n4a19.pdf>
- Oaks of the world. Consultado 23-04-2014 en <http://oaks.of.the.world.free.fr/index.htm>
- Pérez, L. P., Barrera, F. L., García, O. F., Cuevas-Reyes, P., & González-Rodríguez, A. (2013). Procesos de regeneración natural en bosques de encinos: Factores limitadores y limitantes. *Biológicas*, 1, 18–24. Obtenido de <http://www>.

- biologicas.umich.mx/index.php/biologicas/article/viewFile/148/pdf
- Rainforest Alliance. (2006). *Resumen público de certificación de la comunidad de Ixtlán de Juárez, Oaxaca*. New York, USA: Rainforest Alliance-Consejo de Manejo Forestal-SmartWood.
- Ripley, B. D. (1977). Modelling spatial patterns (with discussion). *Journal of the Royal Statistical Society*, 39, 172–212. Obtenido de <http://www.stat.colostate.edu/~bradb/files/brad.pdf>
- Rubio-Licona, L. E., Romero-Rangel, S., & Rojas-Zenteno, E. C. (2011). Estructura y composición florística de dos comunidades con presencia de *Quercus* (Fagaceae) en el Estado de México. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 17(1), 77–90. doi: 10.5154/rchscfa.2010.03.014
- Ruiz-Aquino, F., Valdez-Hernández, J. I., Manzano-Méndez, F., Rodríguez-Ortiz, G., Romero-Manzanares, A., & Fuentes-López, M. E. (2014). Ecuaciones de biomasa aérea para *Quercus laurina* y *Q. crassifolia* en Oaxaca, México. *Madera y Bosques*, 20(2), 33–48. Obtenido de <http://www1.inecol.edu.mx/myb/resumeness/20.2/myb2023348.pdf>
- Sánchez-Rodríguez, E. V., López-Mata, L., García-Moya, E., & Cuevas-Guzmán, R. (2003). Estructura, composición florística y diversidad de especies leñosas de un bosque mesófilo de montaña en la Sierra de Manantlán, Jalisco. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 73, 17–34. Obtenido de <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=57707302>
- Servicios Técnicos Forestales (STF). (2008). *Estudio sobre el aprovechamiento del encino Ixtlán de Juárez, Oaxaca*. México: Autor.
- Tárrega, R., Calvo, L., Marcos, E., & Taboada, A. (2006). Forest structure and understory diversity in *Quercus pyrenaica* communities with different human uses and disturbances. *Forest Ecology and Management*, 227(1), 50–58. doi:10.1016/j.foreco.2006.02.008
- Técnica Informática Aplicada, S. A. (TIASA). (1993). *Programa de manejo forestal de Ixtlán de Juárez, Oaxaca*. México: Autor.
- Vázquez-Negrín, I., Castillo-Acosta, O., Valdez-Hernández, J. I., Zavala-Cruz, J., & Martínez-Sánchez, J. L. (2011). Estructura y composición florística de la selva alta perennifolia en el ejido Niños Héroes Tenosique, Tabasco, México. *Polibotánica*, 32, 41–61. Obtenido de <http://www.herbario.enccb.ipn.mx/pb/pdf/pb32/flor.pdf>
- Villavicencio-Enríquez, L. & Valdez-Hernández, J. I. (2003). Análisis de la estructura arbórea del sistema agroforestal rustico de café en San Miguel, Veracruz, México. *Agrociencia*, 37(4), 413–423. Obtenido de <http://www.redalyc.org/pdf/302/30237410.pdf>
- Zacarías-Eslava, L. E., Cornejo-Tenorio, G., Cortés-Flores, J., González-Castañeda, N., & Ibarra-Manríquez, G. (2011). Composición, estructura y diversidad del cerro El Águila, Michoacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82(3), 854–869. Obtenido de <http://www.scielo.org.mx/pdf/rmbiodiv/v82n3/v82n3a12.pdf>
- Zarco-Espinosa, V. M., Valdez-Hernández, J. I., Ángeles-Pérez, G., & Castillo-Acosta, O. (2010). Estructura y diversidad de la vegetación arbórea del parque estatal Agua Blanca, Macuspana, Tabasco. *Universidad y Ciencia Trópico Húmedo*, 26(1), 1–17. Obtenido de <http://www.scielo.org.mx/pdf/uc/v26n1/v26n1a1.pdf>