

Composición florística, estructura y biomasa de los bosques de pino-encino en la reserva Santa Rosa, Tisey, Estelí, Nicaragua

Pablo Siles G.¹, Patricia Talavera A.², Flavia Andino Rugama³, Lester Alaniz³
& William Ortiz González³

1. Centro Internacional de Agricultura Tropical, CIAT-Managua, Nicaragua. De Pizza Hut Villa Fontana 1 Cuadra abajo. Edificio CAR 3, Piso 4. Managua, Nicaragua; p.siles@cgiar.org
2. Consultor Independiente, Managua, Nicaragua. Altos de Motastepe, Casa 72; talavera.patricia@gmail.com
3. Universidad Católica del Trópico Seco, Estelí, Nicaragua. Km 166 1/2 Carretera Panamericana Norte - Estelí, Nicaragua; flavia@ucatse.edu.ni, lesteralaniz@hotmail.com, william@ucatse.edu.ni

Recibido 25-I-2016. Corregido 25-I-2017. Aceptado 27-II-2017.

Abstract: Floristic composition, structure and biomass of pine-oak forests in the reserve Santa Rosa, Tisey, Estelí, Nicaragua. The pine-oak forest is distributed from Central Mexico to the North of Nicaragua and represent an important ecosystem for conservation in Mesoamerica. In Nicaragua, several protected areas were established for the preservation of this ecosystem, such as the natural reserve Tisey-Estanzuela; however, this forest is considered susceptible to degradation, due to increasing deforestation and agricultural activities, besides being a narrow ecological niche (700 to 1500 masl). We studied the floristic composition, forest structure and biomass along an altitude gradient dominated by *Pinus-Quercus* in forest stands on the highlands of Estelí, Northern Nicaragua. A vegetation survey on 15 plots (0.1 ha = 20x50 m) was carried out to identify patterns of tree density and diversity, and carbon stocks. In each plot, all the woody stems with diameter greater or equal to 2.5 cm were identified to species and the diameter at breast height and total height were measured. A total amount of 1081 individuals of 24 species (17 families and 21 genera) were registered, being *Q. sapotifolia*, *P. maximinoi*, *C. vicentina*, *M. coriacea* and *S. glandulosum* the most abundant species representing 92 % of the individuals. Three forest associations were defined based on the abundance and dominance of *Q. sapotifolia*, *P. maximinoi* and the other species, two of those associations were dominated by *Pinus* (pine forest and pine-oak forest) at altitudes between 1300 to 1400 masl, while the third association, dominated by oak and other species (*Clethra vicentina*, *Myrsine coriaceae* and *Sapium glandulosum*), was found mainly at altitudes higher than 1400 masl. Tree composition and species richness was influenced significantly by the dominance of *Pinus*, showing a negative correlation between the dominance and species richness of broadleaved trees other than *Quercus* spp. with the dominance of *Pinus* spp. ($P < 0.001$). However, the association dominated by *Pinus*, presented higher stem volume and biomass compared with other associations. The results from this study suggest that stands with both, an oak- or oak-pine-dominated canopy, presented the highest diversity, while *Pinus* dominated stands presented lower tree diversity, but higher aerial biomass and carbon storage. For this reason, we suggest that the strategies for ecosystem service payments as carbon sequestration or biodiversity conservation, must take into account differences in the type of forest associations found in this work. Rev. Biol. Trop. 65 (2): 763-775. Epub 2017 June 01.

Key words: diversity, structure, forest biomass, carbon stock, *Pinus*, *Quercus*, ecoregion.

Los bosques de pino-encino (*Pinus-Quercus*) de Mesoamérica se extienden desde la Sierra Madre Oriental en el centro de México (Chiapas) hasta el norte de Nicaragua. A pesar de que los bosques de roble-encino en el continente Americano están distribuidos hasta el

Norte de Ecuador (Kappelle, 2006, 2008), Nicaragua marca la distribución más meridional del género *Pinus*, y de otros géneros como *Juniperus*, *Carpinus* y *Liquidambar* (Graham, 2010). En Mesoamérica este ecosistema exhibe una remarcable riqueza de especies en relación

a los bosques de pino-encino en las regiones templadas. Esta alta biodiversidad; puede ser explicada por la confluencia de las regiones biogeográficas Holoárticas y Neotropicales, y la ausencia de barreras a la migración latitudinal de árboles (Zavala, Galindo-Jaimes, González-Espinosa, & Newton, 2007).

Aunque la diversidad de especies podría considerarse baja localmente en este tipo de ecosistema, se presenta una gran diversidad en los estratos herbáceos y arbustivos. Por otra parte, a nivel de paisaje existe gran variación altitudinal dentro de áreas relativamente cercanas, con diferencias en la inclinación y la orientación de las laderas, el tipo y profundidad del suelo y la compleja historia geotectónica (Challenger & Caballero, 1998). Esto resulta en un mosaico de vegetación, debido a que el gradiente de altitud influencia la estructura y composición de especies en los bosques montanos del Neotrópico (Gentry, 1993b). En los bosques montanos Neotropicales (altitud > 800 msnm) se encontró una reducción lineal de la riqueza de especies con la altitud, especialmente por encima de 1 500 msnm (Gentry, 1993b). Adicionalmente, en las regiones montañosas de Chiapas (México) por ejemplo, la diversidad se explicó por la evapotranspiración actual y la estacionalidad de la precipitación, mientras que el efecto de la fertilidad del suelo, parece depender de la interacción de otros factores limitantes (Rey-Benayas et al., 2007). Por otro lado, en bosques secos de México, la diversidad y la estructura de la vegetación mostraron ser sensibles a la disponibilidad de agua, así en cuencas pequeñas de menos de 1 km de distancia, la riqueza de especies (así como los índices de diversidad Shannon-Wiener y Simpson) redujo de 73 a 44 debido a una reducción en la disponibilidad de agua (Segura, Balvanera, Durán, & Pérez, 2002). No obstante, en los bosques de pino-encino, la presencia y dominancia de otras especies diferentes de *Quercus* spp., se relacionaron negativamente con el área basal de *Pinus* spp.; este género mostró un efecto marcado sobre la diversidad en este tipo de asociación (Galindo-Jaimes, González-Espinosa, Quintana-Ascencio, & García-Barrios, 2002).

Dentro de la eco-región de bosques de pino-encino en Nicaragua, existen diferentes áreas protegidas dentro de las que se encuentra la reserva natural Tisey-Estanzuela con aproximadamente 9 500 ha, a una altitud variable entre los 700 msnm y los 1 500 msnm (Cornide Rivas, Pou-Ametller, Solis-Ruiz, & Suari Andreu, 2008). El presente estudio se realizó para caracterizar la composición florística, la estructura y la biomasa de la vegetación de la reserva privada Santa Rosa (en esa reserva), entre los 1 300 msnm a 1 500 msnm de altitud.

MATERIALES Y MÉTODOS

Localización: El estudio se llevó a cabo en la reserva privada Santa Rosa (propiedad de Eriberto Cerrato y hermanos), ubicada en el área protegida de Tisey-Estanzuela (12°55'N - 86°21' W) en el departamento de Estelí, Nicaragua. Tisey-Estanzuela está clasificada como Reserva Natural según la Ley General de Medio Ambiente y Recursos Naturales de Nicaragua (MARENA, 2006), se encuentra ubicada en las Cordilleras Centrales, las cuales se caracterizan por terrenos con relieves muy accidentados; su punto más alto es el Cerro Tisey a 1 500 msnm. La temperatura promedio anual presenta valores menores a 24 °C y una precipitación anual entre los 1 000 y 1 200 mm.

Muestreo de vegetación: Se establecieron 15 parcelas de medición, con un tamaño de 0.1 ha (20 x 50 m) (Kalacska et al., 2004; Sánchez-Merlo et al., 2005; Sánchez Merlo et al., 2005) a diferentes altitudes a lo largo de un gradiente de 1 300 msnm a 1 500 msnm, desde Julio hasta Noviembre 2012. En cada parcela se registró el nombre de la especie, diámetro a la altura del pecho (Dap) y altura total (H) para todos los individuos con Dap > 2.5 cm y 3 m de altura. La identificación de las especies arbóreas se realizó en campo, a veces con la ayuda de guías dendrológicas (Gentry, 1993a; Holdridge & Poveda, 1997; Jardim, Killeen, & Fuentes, 2003; Keller, 2003; Killen, García, & Beck, 1998; Ulloa & Jorgensen, 1993; Zamora, 2000; Zamora, Jiménez, & A., 2004; Zamora,

Jiménez, Poveda, & Aragón, 2000; Zamora & Pennington, 2001). Las especies que no fueron identificadas se colectaron con material fértil cuando fue posible o con material estéril, para ser identificadas posteriormente en el herbario nacional, localizado en la Universidad Centroamericana (UCA), y el Herbario Miguel Ramírez Goyena, de la Universidad Nacional Autónoma de Nicaragua-León (UNAN-León).

Adicionalmente, en cada parcela de medición se establecieron cinco puntos de muestreo para hojarasca y raíces finas, siguiendo un patrón sistemático, con un distanciamiento de 10 m entre cada punto de muestreo. En cada punto, se recolectó todo material muerto en un área de 0.25 m² y se transportó al laboratorio. Se extrajeron muestras de raíces de un área de 10 cm x 10 cm, y a profundidades de 0-10 cm y 10-20 cm (Siles, Harmand, & Vaast, 2010; van Kanten, Schroth, Beer, & Jiménez, 2005). En el laboratorio, las muestras de hojarasca fueron colocadas en bolsas de papel y secadas al horno a 70 °C por al menos 72 horas. En el caso de raíces finas, las muestras de suelos con raíces fueron almacenadas a baja temperatura (<4 °C) hasta que se procedió al procesamiento (período de Noviembre 2012 a Enero 2013). Las raíces finas (< 5 mm de diámetro) fueron separadas del suelo después de una inmersión de las muestras en agua potable en el laboratorio. Seguido el material fue tamizado (tamiz de 0.5 mm de apertura) para separar y seleccionar las raíces finas de otros materiales de las muestras (material orgánico y suelo). Las raíces lavadas fueron mantenidas en refrigeración (<4 °C) para evitar su descomposición. Posteriormente, fueron secadas y pesadas siguiendo el mismo procedimiento de hojarasca.

Estimación de carbono almacenado en la vegetación: La biomasa aérea y el volumen de cada uno de los individuos se estimó con las ecuaciones siguientes: Volumen=0.03949+0.00002495Dap²H+0.00005902Dap² (Prodan, Peters, Cox, & Real, 1997) y Biomasa Aérea=0.112*(ρ*dap*H)0.916 (J Chave et al., 2005), donde ρ es la gravedad específica de la madera, Dap y H son el diámetro a la altura del pecho

y la altura, respectivamente. La gravedad específica de la madera usada en este estudio fue 0.58 correspondiendo a valores de las especies actuales dominantes (*Pinus maximinoi* y *Quercus sapotifolia*) tomada de una base mundial disponible (Jerome Chave et al., 2009).

Para la estimación de biomasa aérea y el volumen a nivel de parcela, se efectuó la sumatoria de la biomasa o el volumen de todos los individuos encontrados en la parcela. La extrapolación a hectárea fue hecha con base al área de la parcela original (factor de extrapolación 10). En el caso de la hojarasca, una vez obtenido el peso seco en gramos por unidad de muestreo (0.25 m²), fue extrapolado a una hectárea (factor de extrapolación 0.04). Para las raíces finas se realizó el mismo procedimiento de extrapolación (factor de extrapolación 1, ya que el área de muestreo fue 0.01 m²). Con los datos de biomasa obtenidos de diferentes compartimentos, se estimó el carbono almacenado total, y para cada compartimento, se multiplicó la biomasa por un factor de conversión (0.5) (al considerar que la biomasa presenta un 50 % de carbono en su estructura).

Análisis de la estructura de la vegetación: La estructura de la vegetación en las parcelas se analizó con base en los valores relativos del área basal y densidad de individuos. Los valores relativos se combinaron en el valor de importancia relativa (VIR). VIR = (área basal relativa + densidad relativa); donde el área basal relativa es el área basal de cada especie, dividida por el área basal total en la hectárea, y la densidad relativa, es el número de individuos por especie, dividida por el número total de individuos presentes por parcela (Galindo-Jaimes et al., 2002). Un análisis de conglomerados fue realizado con los valores de VIR de las especies de cada parcela en SAS versión 9.1 (SAS, 2004). Se utilizó el procedimiento PROC CLUSTER método Ward distancia Euclideana, para identificar diferentes asociaciones vegetales.

Basados en el análisis de conglomerados se probaron las diferencias estadísticas entre las asociaciones para los VIR de *Pinus*, VIR

de *Quercus* y VIR de otras especies; así como altitud, riqueza de especies, densidad de individuos, área basal, volumen de fustes, biomasa aérea, hojarasca y raíces finas. La prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis fue usada en caso de distribuciones no-normales y una prueba de diferencias mínimas significativas (LSD probabilidad ajustada por Bonferroni) fue usada para explorar diferencias entre grupos cuando la prueba de Kruskal-Wallis era significativa ($p < 0.05$). Mientras, un análisis de varianza (ANOVA) y la prueba de comparaciones múltiples de Duncan fueron usados cuando los supuestos de ANOVA (Normalidad y Homocedasticidad) se cumplían; ambos análisis fueron realizados usando el paquete *Agricolae* en R, Version 3.2 (de Mendiburu, 2013). Análisis de regresión lineal, con el paquete *nls2* (Grothendieck, 2013), se llevaron a cabo para explorar la relación entre la riqueza de especies y la altitud, la densidad de individuos y el área basal; adicionalmente, el VIR de *Pinus* y el VIR de *Quercus* fue relacionado con la densidad y riqueza de especies.

RESULTADOS

Composición florística: En el estudio se contabilizaron 17 familias leñosas, representadas en 21 géneros y 24 especies arbóreas de un total de 1 081 individuos con Dap mayor a 2.5 cm. Sin embargo, algunas observaciones fuera de las parcelas, permitieron detectar al menos cinco especies más (*Solanum atitlanum* K.E. Roe, *Ardisia compressa* Kunth, *Oreopanax capitatus* (Jacq.) Decne. & Planch., *Roldana petasitis* (Sims) H. Rob. & Brettell y *Sageretia elegans* (Kunth) Brongn, ésta última considerada rara en Nicaragua). Las familias con mayor número de especies fueron Fagaceae y Araliaceae (Dos especies, un género), Mimosaceae, Fabaceae y Myrtaceae (Dos especies, dos géneros). Las especies más abundantes fueron *Q. sapotifolia*, *P. maximinoi*, *C. vicentina*, *M. coriacea* y *S. glandulosum* que representan 92.4 % del total de todos los individuos encontrados en las 15 parcelas. Por el contrario, 11 especies (46 % del total de especies) presentaron baja

abundancia (1.4 % del total de individuos) con dos o un individuo cada una. Esto a pesar de ser especies comúnmente reportadas en la Flora de Nicaragua, tales como *Diphysa americana*, *Morella cerifera*, *Cornutia pyramidata*, *Oreopanax geminatus* (reportada como rara), *Piscidia carthagenensis*, *Eugenia acapulcensis*, *Psidium guajaba*, *Persea caerulea*, *Piper* spp., *Vernonia* spp. y una especie no identificada.

Estructura de la vegetación: Debido al gradiente de altitud y posiblemente disimilitudes en calidad de suelos, se registraron claras diferencias florísticas y estructurales entre las parcelas estudiadas. El análisis de agrupación por conglomerados permitió reconocer tres asociaciones de vegetación con base en la similitud de las especies dominantes (Fig. 1). Dos de las asociaciones presentaron una alta dominancia de Pino (dominado por Pino y por Pino-Encino) a altitudes menores (1 384 a 1 430 msnm) y la tercera de las asociaciones son bosques dominados por encino y otras especies, entre ellas *Clethra vicentina* (Encino-Otras especies), generalmente ubicadas a mayor elevación (1 460 a 1 500 msnm).

El VIR de las especies más importantes (VIR de *Pinus* y *Quercus*) presentó diferencias significativas entre las asociaciones de vegetación encontradas (Test de Kruskal-Wallis, $p < 0.01$, Cuadro 1). Solamente *P. maximinoi* y *Q. sapotifolia* se presentaron en todas las asociaciones, ya que representan los elementos dominantes de la vegetación en la zona. El análisis de similitud de especies muestra la asociación de *Pinus-Quercus* como intermediaria con las asociaciones dominadas por *Pinus* y *Quercus*-otras especies. Las asociaciones de *Quercus*-otras especies y *Pinus-Quercus* presentaron los valores del índice de Sørensen más altos (0.45), con mayor similitud entre éstas. Mientras que, la asociación dominada por *Pinus*, mostró baja similitud con la de *Quercus*-otras especies (Índice de Sørensen=0.17). Así mismo, los índices de Morisita-Horn y Bray-Curtis, mostraron un patrón de similitud muy parecido al encontrado con el índice Sørensen, con menor similitud entre la asociación

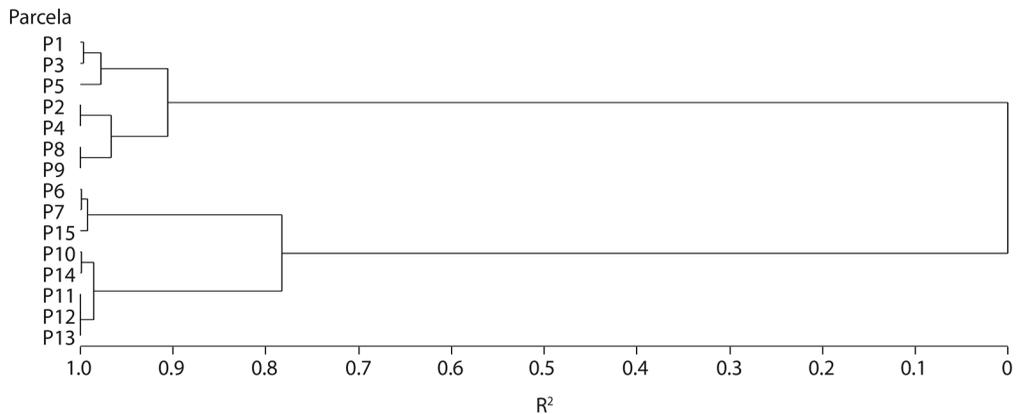


Fig. 1. Dendrograma de agrupación por similitud florística de las unidades de vegetación muestreadas en la reserva Santa Rosa del área protegida Tisey-Estanzuela, Estelí, Nicaragua. Análisis de conglomerado basados en el Valor de Importancia Relativa de cada especie.

Fig.1. Dendrogram grouping vegetation units sampled by floristic similarity in Santa Rosa reserve within the protected area of Tisey-Estanzuela, Estelí, Nicaragua. Cluster analysis based in the relative importance value of the species.

CUADRO 1

Valor de importancia relativa (VIR) de las especies más comunes en las asociaciones florísticas encontradas en la reserva Santa Rosa del área protegida Tisey-Estanzuela, Estelí, Nicaragua

TABLE 1

Relative Importance Value (VIR) of the most common species of the floristic associations found in Santa Rosa reserve within the protected area of Tisey-Estanzuela, Estelí, Nicaragua

Tipo de asociación	Especies con mayor VIR	VIR	VIR	VIR
		<i>P. maximinoi</i>	<i>Q. sapotifolia</i>	Otras sps
Asociación de <i>Pinus</i>	<i>P. maximinoi</i> , <i>Q. sapotifolia</i>	191.4 a (5.5)	8.6 c (5.5)	0 b
Asociación de <i>Quercus</i> -otras species	<i>Q. sapotifolia</i> , <i>Clethra vicentina</i> , <i>Myrsine coriaceae</i> , <i>Sapium glandulosum</i> , <i>Xylosma flexuosa</i> , <i>Q. segoviensis</i> , <i>P. maximinoi</i> . 15 especies más.	13.9 c (4.2)	143.2 a (13.2)	42.9 a (11.5)
Asociación <i>Pinus</i> - <i>Quercus</i>	<i>P. maximinoi</i> - <i>Q. sapotifolia</i> , <i>Cestrum</i> sp. Otras seis especies.	110.1 b (3.0)	72.4 b (8.4)	17.5 b (8.9)

Para el VIR de cada especie, letras diferentes indican diferencias estadísticas entre los tipos de asociación florística (prueba de LSD ajustada por Bonferroni $p < 0.05$). Valores entre paréntesis representan error estándar (ee).

For the VIR of each species, different letters indicate statistical significant differences from each other (LSD test adjusted by Bonferroni $p < 0.05$). Values in parenthesis are standard error (ee).

dominada por *Quercus*-otras especies y la dominada por *Pinus* (Morisita-Horn=0.13 y Bray-Curtis=0.09), pero una similitud intermedia entre *Pinus-Quercus* y las otras dos asociaciones (Morisita-Horn=0.80 y Bray-Curtis=0.24 entre la asociación *Pinus-Quercus* y la asociación *Quercus*-otras especies).

El componente arbóreo presentó diferencias marcadas en términos de estructura, ya que la densidad de árboles (Test de Kruskall-Wallis, $p < 0.007$), la riqueza de especies por parcela (Test de Kruskall-Wallis, $p < 0.006$) y el volumen de fustes (Test de Kruskall-Wallis, $p < 0.049$) presentaron diferencias significativas

entre las asociaciones encontradas (Cuadro 2). Además, la riqueza de especies promedio por parcela fue de dos en la asociación dominada por *Pinus* y de nueve especies de árboles en la asociación dominada por *Quercus* y otras especies. En las 15 parcelas la riqueza de especies varió extremadamente entre parcelas pobres a parcelas ricas en especies (de una sola especie a 12 especies por 1000 m² y con densidades que varían de 200 hasta 2000 individuos.ha⁻¹).

Las parcelas más ricas en especies estuvieron asociadas a parcelas con mayor altitud ($r^2=0.86$, $p \leq 0.01$) y a una mayor densidad de árboles ($r^2=0.54$, $p \leq 0.0001$). Mientras el área basal pareció no influir en la riqueza de especies (Fig. 2), ya que esta relación resultó no significativa ($r^2=0.02$, $p = >0.61$ ns). A pesar que se encontró diferencias marcadas en la densidad y el volumen entre las asociaciones, no hubo diferencias en el área basal

CUADRO 2
Riqueza, densidad, área basal y volumen de fuste para las diferentes asociaciones encontradas en la reserva Santa Rosa del área protegida Tisey-Estanzuela, Estelí, Nicaragua

TABLE 2
Richness, stem density, stem basal area and stem volume of the floristic associations found in Santa Rosa reserve within the protected area of Tisey-Estanzuela, Estelí, Nicaragua

Tipo de asociación	Altitud (msnm)	Especies (por 1000 m ²)	Densidad (ind.ha ⁻¹)	Área basal (m ² .ha ⁻¹)	Volumen de fustes (m ³ .ha ⁻¹)
Asociación de <i>Pinus</i>	1384 a	2 (±1) a	308 a	31.6 a	362 b
Asociación de <i>Quercus</i> -otras especies	1483 b	9 (±3)b	1114 b	29.6 a	183 a
Asociación <i>Pinus-Quercus</i>	1431 ab	5(±3) ab	490 a	32.4 a	308 b

Para cada variable letras iguales no presenta diferencias estadísticas entre las asociaciones florísticas (prueba de LSD ajustada por Bonferroni $p < 0.05$). Valores entre paréntesis representan error estándar (ee).
For each variable, same letter represent not significant differences between floristic compositions (LSD test adjusted by Bonferroni $p < 0.05$). Values in parenthesis are standard error (ee).

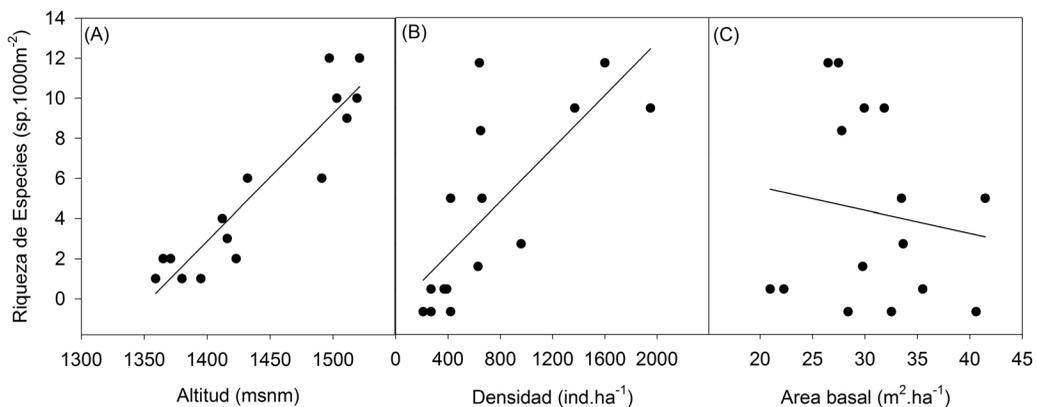


Fig. 2. Relación entre la riqueza de especies y la altitud (A), densidad (B) y área basal (C) en la reserva Santa Rosa del área protegida Tisey-Estanzuela, Estelí, Nicaragua. (Riqueza = $-869 + 0.063 \cdot \text{Altitud}$, $r^2 = 0.86$, $p < 0.01$; Riqueza = $1.2 + 0.0059 \cdot \text{Densidad}$, $r^2 = 0.54$, $p < 0.01$; Riqueza = $8.5 - 0.10 \cdot \text{Área Basal}$, $r^2 = 0.02$, $p > 0.61$ ns).

Fig. 2. Relationship between the species richness and altitude (A), tree density (B) and stem basal area (C) in Santa Rosa reserve within the protected area of Tisey-Estanzuela, Estelí, Nicaragua. (Richness = $-869 + 0.063 \cdot \text{Altitude}$, $r^2 = 0.86$, $p < 0.01$; Richness = $1.2 + 0.0059 \cdot \text{Density}$, $r^2 = 0.54$, $p < 0.01$; Richness = $8.5 - 0.10 \cdot \text{Basal Area}$, $r^2 = 0.02$, $p > 0.61$ ns).

(20 a 40 m².ha⁻¹), por lo que las parcelas con mayor área basal, no presentaron mayor riqueza de especies, lo que resultó en una relación no significativa (r²=0.03).

Las parcelas con mayor riqueza de especies fueron asociadas con parcelas que presentaron un mayor VIR de otras especies (hasta 12 especies) diferentes a *Pinus* y *Quercus*. Pero además, el número de especies totales se relacionó negativamente con un mayor VIR de *Pinus* en cada parcela (Fig. 3A), y positivamente con mayores VIR de *Quercus* (Fig. 3B). Además, se muestra que las parcelas dominadas por *Quercus* en general presentaron

una mayor densidad de individuos, aunque la relación en parcelas con un VIR de *Quercus* mayor al 60 % fue más variable, mientras una relación inversa existe con el VIR de *Pinus* (Fig. 3C, D). El número de especies de *Quercus* no se relacionó con el VIR de *Pinus*, debido a que se encontraron solamente dos especies de *Quercus*, pero una significativa y clara relación inversa (r²=0.86, p> 0.001) se encontró entre la dominancia de *Pinus* y de *Quercus*.

Análisis de la biomasa: El total de carbono almacenado en la biomasa y hojarasca fue en promedio mayor en la asociación dominada

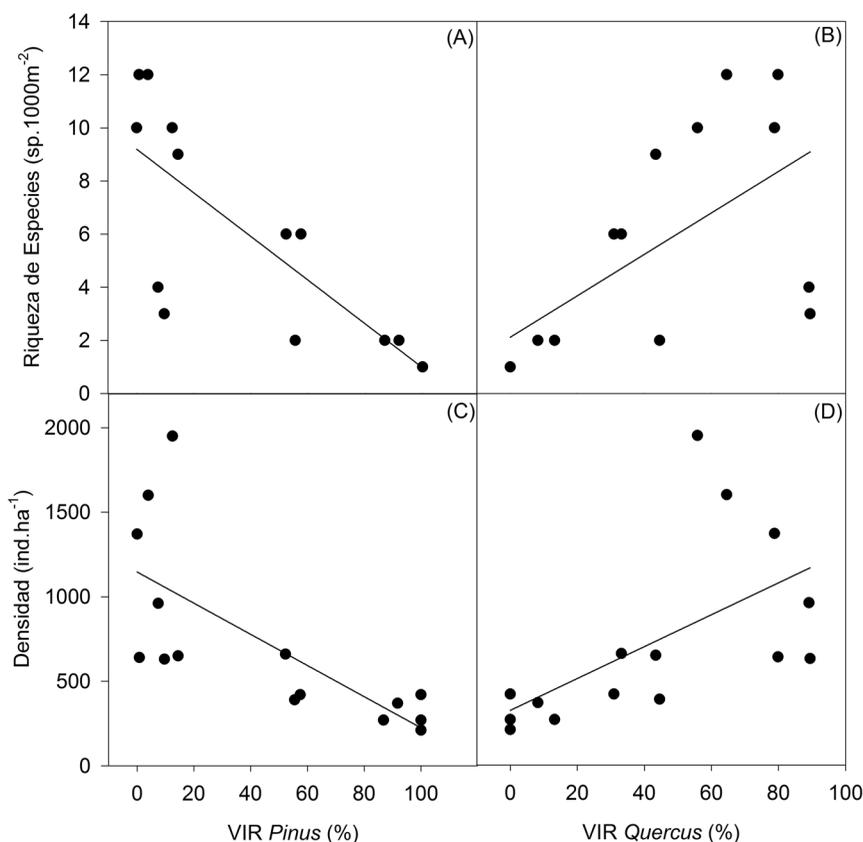


Fig. 3. Densidad y riqueza de árboles en relación a la dominancia de *Pinus* (A, C) y *Quercus* (B, D) en la reserva Santa Rosa del área protegida Tisey-Estanzuela, Estelí, Nicaragua. (Para *Pinus*: Riqueza=9.2-0.082*VIR *Pinus*, r²= 0.65; Densidad =1 146-9.2*VIR *Pinus*, r²= 0.52; para *Quercus*: Riqueza=2.1+0.078*VIR *Quercus*, r²= 0.38; Densidad (ind ha⁻¹)= 324+9.4VIR *Quercus*, r²= 0.35).

Fig. 3. Trees density and richness in relation to *Pinus* (A, C) and *Quercus* (B, D) dominance in Santa Rosa reserve, within the protected area of Tisey-Estanzuela, Estelí, Nicaragua. (For *Pinus*: Richness=9.2-0.082*VIR *Pinus*, r²= 0.65; Density =1 146-9.2*VIR *Pinus*, r²= 0.52; for *Quercus*: Richness=2.1+0.078*VIR *Quercus*, r²= 0.38; Density= 324+9.4VIR *Quercus*, r²= 0.35).

CUADRO 3

Biomasa aérea, hojarasca y raíces finas en las asociaciones florísticas encontradas en la reserva Santa Rosa del área protegida Tisey-Estanzuela, Estelí, Nicaragua

TABLE 3

Aboveground biomass, litter and fine roots biomass in the floristic associations found in Santa Rosa reserve within the protected area of Tisey-Estanzuela, Estelí, Nicaragua

Tipo de asociación	Biomasa Aérea	Hojarasca	Raíces Finas (0-20 cm)	Total de Materia Seca	Total C Almacenado
	Mg.ha⁻¹				
Asociación de <i>Pinus</i>	253.1 a	18.1 a	4.7 a	275.8 (±38)	137.9 (±18)
Asociación de <i>Quercus</i> -otras especies	144.1 b	16.9 a	7.0 a	168.0 (±13)	84.0 (±6)
Asociación <i>Pinus-Quercus</i>	221.2 ab	17.7 a	9.0 a	247.9 (±42)	123.9 (±19)

Para cada variable letras iguales no presentan diferencias estadísticas entre las asociaciones florísticas (prueba de LSD ajustada por Bonferroni $p < 0.05$, prueba de Duncan $p < 0.05$ para Hojarasca). Valores entre paréntesis representan error estándar (ee).

For each variable, same letter represent not significant differences between floristic compositions (LSD test adjusted by Bonferroni $p < 0.05$, Duncan test $p < 0.05$ was performed for litter after an ANOVA test). Values in parenthesis are standard error (ee).

por *Pinus*, sin embargo, no se encontraron diferencias significativas en todos los compartimentos de biomasa (Cuadro 3). De esta forma la biomasa en la hojarasca depositada en el suelo y raíces finas no mostraron diferencias estadísticas entre las asociaciones encontradas. La hojarasca depositada en el suelo fue en promedio 17.5 Mg.ha⁻¹, con un rango a nivel de parcela de 13 a 20 Mg.ha⁻¹ (Test de ANOVA, $p = 0.7$); mientras las raíces finas presentaron un promedio global de 6.6 Mg ha⁻¹ con un rango de 2 a 9 Mg.ha⁻¹ (Test de Kruskal-Wallis, $p = 0.06$). Para este último compartimento, las diferencias en los promedios fueron del orden de 4 Mg.ha⁻¹, pero debido a la alta variación entre parcelas, no se encontraron diferencias estadísticas. Sin embargo, el promedio general encontrado (6.6 Mg.ha⁻¹) de biomasa de raíces finas en los primeros 20 cm del perfil de suelo en este tipo de bosque, parece ser una estimación realista. Por otro lado, el carbono en el componente aéreo (biomasa viva), representó entre el 85 al 91 % del total de biomasa estimada en este estudio, y es donde se presentaron las mayores diferencias entre las asociaciones encontradas (Test de Kruskal-Wallis, $p = 0.049$). Es de resaltar

que la asociación con mayor dominancia de *Pinus* presenta la mayor biomasa arbórea con respecto a las otras asociaciones, a pesar que no existen diferencias en el área basal y presenta una menor densidad de individuos.

DISCUSIÓN

La diversidad de familias de los hábitats incluidos en este estudio es consistente con otros estudios realizados en los bosques de pino-encino en México (Encina Domínguez, Zárate Lupercio, Estrada Castellón, Valdés Reyna, & Villarreal Quintanilla, 2009; Galindo-Jaimes et al., 2002; Morrone, 2005; Rocha-Loredo, Ramírez-Marcial, & González-Espinosa, 2010; Rubio-Licon, Romero-Rangel, & Rojas-Zenteno, 2011; Rzedowski, 1996). Las familias con mayor número de especies fueron Araliaceae, Fabaceae, Mimosaceae, Fagaceae y Myrta-ceae, a pesar que otras familias comunes en los bosques nubosos de mediana altitud como Clethraceae, Mysinaceae, Myricaceae, Pinna-ceae y Verbenaceae, presentaron solamente una especie cada una. En comunidades vegetales de pino-encino en México, se ha reportado la predominancia de las familias Asteraceae,



Fabaceae, y Fagaceae en cuanto al número de especies (Encina Domínguez et al., 2009), mientras en análisis florísticos más generales (Cerro Huitepec, Chiapas, México) se mencionan cinco familias con mayor número de especies como son Asteraceae, Rosaceae, Solanaceae, Leguminosae y Fagaceae (Ramírez, Ochoa, González, & Quintana, 1998). Adicionalmente, listas de árboles y arbustos presentes en los bosques de niebla y pino-encino en México mencionan la presencia de 85 familias. En estos listados destacan las contribuciones de Lauraceae y Rubiaceae, muy por encima de las Fagaceae y Fabaceae (Rzedowski, 1996).

A nivel de géneros, Rzedowski (1996) menciona la gran riqueza de encinos o robles (*Quercus*) y pinos (*Pinus*), así como los géneros *Ocotea*, *Clethra*, *Saurauia*, *Miconia*, *Inga*, *Eugenia* y *Arachnothryx*. En nuestro estudio, solamente *Quercus* y *Oreopanax* presentaron dos especies, mientras los otros géneros fueron representados por solamente una especie. Las especies más abundantes fueron: *Q. sapotifolia*, *P. maximinoi*, *C. vicentina*, *M. coriacea* y *S. glandulosum*. A pesar que *Q. segoviensis* es una especie común en el bosque de pino-encino en la reserva Tisey-Estanzuela, se encontró en menor frecuencia en este estudio, debido principalmente, a que su presencia es mayor en áreas de menor altitud y probablemente menor precipitación.

En el estudio, tres asociaciones de vegetación fueron identificadas con base en la similitud de las especies dominantes (basado en VIR de las especies), la asociación dominada por *Pinus* (*P. maximinoi*), la asociación dominada por *Pinus-Quercus* (*P. maximinoi-Q. sapotifolia*) y la asociación dominada por *Quercus*-otras especies (*Q. sapotifolia* y otras especies principalmente *Clethra vicentina*, *Myrsine coriacea*, *Sapium glandulosum* y *Xylosma flexuosa*). A pesar que muchas veces se menciona la asociación de pino-encino como una sola identidad florística (Koleff & Urquiza-Haas, 2011; Natoura, Cornide Rivas, Pou-Ametller, Solis-Ruiz, & Suari Andreu, 2008), en realidad es un conjunto de diversas asociaciones de vegetación. Por ejemplo,

en la Depresión Central de Chiapas (entre 400 msnm y 1700 msnm) los bosques son representados en cinco grupos definidos, tres de ellos correspondientes al bosque tropical caducifolio y dos a los bosques de *Quercus* (Rocha-Loredo et al., 2010), que corresponde a comunidades vegetales como la Selva Baja Caducifolia, Selva Mediana Subcaducifolia, Bosque de Pino-Encino y Bosque de *Quercus* (Rzedowski, 1996). Mientras en las tierras altas de Chiapas, México (>1200 msnm) cinco grupos mayores de vegetación fueron definidos como bosque siempre verde nuboso, bosque de Pino-Encino-Liquidambar, bosque de pino-encino, bosque de roble y bosque transicional (Cayuela, Golicher, Rey-Benayas, González-Espinosa, & Ramírez-Marcial, 2006). En la reserva natural Tisey-Estanzuela en las zonas bajas menores a 800 msnm es posible encontrar bosque seco caducifolio, mientras a mayores altitudes puede encontrarse bosques de roble dominados por *Q. segoviensis*, y a altitudes mayores de 1300 msnm las asociaciones que se describen en este estudio.

En el presente estudio, el gradiente de altitud influencia drásticamente la composición florística en general, así como la riqueza de especies por parcela, densidad de individuos, área basal y volumen de fustes. En las tierras altas de Chiapas, México las diferencias florísticas entre las asociaciones vegetales encontradas fueron relacionadas con la precipitación y con las temperaturas máximas durante la época seca, presentándose mayor diversidad conforme aumenta la precipitación y se reduce la temperatura (aumento de altitud) (Cayuela et al., 2006). Una relación similar fue encontrada en el presente estudio donde se mostró mayor diversidad a mayor altitud, lo que se relaciona con menor temperatura, sin embargo, también se podrían presentar cambios locales de precipitación, humedad y velocidad del viento, que pueden explicar la variación de diversidad y composición con un cambio de altitud en 200 m.

Por otro lado, los cambios en la composición florística y la riqueza de especies se vieron influenciados significativamente

por la dominancia de pino (VIR *Pinus*); lo que podría explicar que los cambios marcados con respecto a la altitud, no es un efecto del gradiente de clima, sino del gradiente de la dominancia de *Pinus*. En bosques de México, también se ha encontrado que la riqueza y dominancia de especies arbóreas latifoliadas disminuye con el incremento de la dominancia de *Pinus* sp. en la plantación (Galindo-Jaimes et al., 2002). En esas plantaciones, los pinos y los encinos tienden a dominar en diferentes grados el dosel del bosque, así el área basal de *Quercus* sp. y otras especies latifoliadas puede reducirse drásticamente cuando el área basal de *Pinus* sp. excede un valor umbral (Galindo-Jaimes et al., 2002). Se asume que los atributos ecológicos de los pinos les permiten ser invasores exitosos en áreas abiertas debido a la capacidad de dispersión de sus semillas por el viento. Adicionalmente, en áreas con dominancia inducida de pinos, el reclutamiento de las especies de pino se incrementó, mientras las especies de encinos y latifoliadas cesó, lo que muestra el efecto negativo que tiene la dominancia de *Pinus* sobre el reclutamiento (riqueza y dominancia) de encino y otras especies latifoliadas (González-Espinosa et al., 2009).

A pesar que la riqueza y dominancia de especies latifoliadas se relaciona negativamente con la dominancia de *Pinus*, la asociación dominada por *Pinus* presentó la mayor la biomasa estimada entre los tres tipos de vegetación. De esta forma la asociación dominada por *Pinus* y la asociación *Quercus-Pinus* presentaron 253 y 221 Mg.ha⁻¹ de biomasa aérea, respectivamente. En bosques neotropicales húmedos varió entre 190 a 470 Mg.ha⁻¹ (DeWalt & Chave, 2004), por lo que nuestros estimados (221-253 Mg.ha⁻¹) corresponden a los valores inferiores de los presentados en bosques húmedos de tierras bajas, al igual que para la asociación de *Quercus*-otras especies (144 Mg.ha⁻¹) que está por debajo del rango mencionado. Sin embargo, estimaciones de biomasa aérea y total de bosques de Pino-encino (*P. teocote* y *Q. germana*) en México fueron de 220 Mg.ha⁻¹ (Laguna, Páez, Calderón, Garza, &

Zárate, 2009), muy aproximados a los valores encontrados en nuestro estudio.

Por otro lado, la asociación vegetal no se relacionó con la biomasa de hojarasca, la cual fue en promedio de 17 Mg.ha⁻¹, esta cifra es similar a la observada en otros bosques de pino-encino (Laguna et al., 2009), pero, por debajo del promedio encontrado en diferentes asociaciones de bosques mixtos de *Pinus patula* (Acosta-Mireles, Carrillo-Anzures, & Lavariega, 2009). En el presente estudio, a pesar que la biomasa aérea, la densidad de individuos, volumen de fustes, altitud y riqueza de especies es diferente entre las asociaciones, la hojarasca acumulada no presentó diferencias; lo que puede indicar que este componente del almacenamiento de carbono es invariable entre los bosques que presentan la misma tasa de descomposición (k) relacionada con factores climáticos.

De la misma forma, la biomasa de raíces finas a 20 cm de profundidad no presentó diferencias estadísticas al promediar 6.9 Mg.ha⁻¹. Estos estimados de raíces finas representan el 3.4% de la biomasa aérea en pie y podría ser un dato importante que mejora las estimaciones de secuestro de carbono en estos bosques; ya que mediciones de biomasa radicular es un proceso muy costoso y laborioso de llevar a cabo. Estimaciones de biomasa radicular para plantaciones de pino representan el 15 % de la biomasa en pie (Laguna et al., 2009), pero esto supone una relación entre la biomasa aérea y la biomasa radicular. Además, este 15 % de biomasa radicular incluye la raíz principal, así como raíces gruesas secundarias, mientras nuestro estimado incluye solamente a las raíces finas, un componente radicular más dinámico. En sistemas agroforestales de café por ejemplo, la biomasa de raíces finas y raíces gruesas (sin incluir raíces pivotantes) presentaron valores similares (4.5 Mg.ha⁻¹) (Siles et al., 2010), por lo que este mismo comportamiento podría esperarse en estos tipos de bosque. Sin embargo, la estimación general de raíces finas en nuestro estudio incluyó solamente cinco submuestras por parcela, con el potencial de mejorar las estimaciones actuales.

En conclusión el bosque de pino encino en la reserva privada Santa Rosa presentó tres tipos de asociaciones vegetales fueron identificadas con base en las especies dominantes correspondiendo a la asociación dominada por *Pinus* (*P. maximinoi*), la asociación dominada por *Pinus-Quercus* (*P. maximinoi-Q. sapotifolia*) y la asociación dominada por *Quercus*-otras especies (*Q. sapotifolia* y otras especies principalmente *Clethra vicentina*, *Myrsine coriaceae*, *Sapium glandulosum* y *Xylosma flexuosa*). La riqueza de especies latifoliadas se relacionó negativamente con la dominancia de *P. maximinoi*, mientras una mayor dominancia de *Q. sapotifolia* implicó un incremento en la densidad total, así como en la riqueza de especies. No obstante, a pesar que una mayor dominancia de *P. maximinoi* se relacionó con una menor riqueza de especies, las asociaciones con mayor dominancia de esta especie presentaron una mayor biomasa aérea (253 Mg.ha⁻¹) y por lo tanto, un mayor potencial de almacenamiento de carbono total (137.9 MgC.ha⁻¹) comparada a las otras asociaciones encontradas.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen el apoyo de los dueños de la reserva Santa Rosa, Tisey-Estanzuela, especialmente a Eriberto Cerrato. El cuarto autor agradece a UCATSE por brindar apoyo en general, especialmente en los laboratorios para las estimaciones de biomasa radicular.

RESUMEN

Los bosques de Pino-Encino se distribuyen desde el centro de México hasta el norte de Nicaragua y representan un ecosistema de importancia para la conservación en Mesoamérica. En Nicaragua, diferentes áreas protegidas fueron creadas para la preservación de este ecosistema tal como la reserva natural Tisey-Estanzuela, pero son considerados susceptibles a la degradación debido a la deforestación y la agricultura, así como presentarse en un nicho ecológico estrecho (700 a 1500 msnm). En este trabajo, estudiamos la estructura y composición florística en un gradiente de altitud en un bosque mixto de *Pinus-Quercus* de tierras altas en Estelí, en el norte de Nicaragua. Un inventario de vegetación en 15 parcelas rectangulares (0.1 ha 20X50 m) fue llevado a cabo para identificar

patrones de densidad de árboles, diversidad de especies y almacenamiento de carbono. En cada parcela todos los fustes con diámetro mayor o igual a 2.5 cm fueron identificados a especie y medidos (diámetro a la altura del pecho y altura total). Un total de 1081 individuos de 24 especies (17 familias y 21 géneros) fueron registrados, siendo *Q. sapotifolia*, *P. maximinoi*, *C. vicentina*, *M. coriacea* y *S. glandulosum* las especies más abundantes representando 92 % de los individuos. Tres asociaciones vegetales fueron definidas basadas en la abundancia y dominancia de *Q. sapotifolia*, *P. maximinoi* y las otras especies, dos de estas asociaciones fueron dominadas por *Pinus* (Bosque de Pino y Bosques de Pino-encino) a altitudes entre 1300 a 1400 msnm, mientras la tercera asociación por encinos y otras especies (*Clethra vicentina*, *Myrsine coriaceae*, *Sapium glandulosum*) fue encontrada principalmente a altitudes mayores de 1400 msnm. La composición y diversidad de especies fue influenciada significativamente por la dominancia de *Pinus*, mostrando una correlación negativa entre la dominancia y la riqueza de especies de árboles latifoliados diferentes de *Quercus* spp. Sin embargo, la asociación dominada por *Pinus* presentó un volumen y biomasa de fustes mayor comparado con las otras asociaciones. Los resultados de este estudio sugieren que los bosques dominados por doseles de encinos o pino-encino presentan la diversidad más alta, mientras bosques dominados por *Pinus* presentan menor diversidad arbórea por mayor biomasa aérea y almacenamiento de carbono. Por tal razón, se sugiere que estrategias de pagos por servicios ambientales como secuestro de carbono o conservación de la biodiversidad tomen en cuenta las diferencias de las asociaciones encontradas.

Palabras clave: diversidad, estructura, biomasa, almacenamiento de carbono, *Pinus*, *Quercus*, ecorregión.

REFERENCIAS

- Acosta-Mireles, M., Carrillo-Anzures, F., & Lavariega, M. D. (2009). Determinación del carbono total en bosques mixtos de *Pinus patula* Schl. et Cham. *Terra Latinoamericana*, 27(2), 105-114.
- Cayuela, L., Golicher, D., Rey-Benayas, J. M., González-Espinoza, M., & Ramírez-Marcial, N. (2006). Fragmentation, disturbance and tree diversity conservation in tropical montane forests. *Journal of Applied Ecology*, 43(6), 1172-1181.
- Cornide Rivas, J., Pou Ametller, M., Suari Andreu, L., & Solé Ruiz, L. (2008). *Proyecto ecoturístico integrado en la Reserva Natural El Tisey - La Estanzuela*. Barcelona: Universitat Autònoma de Barcelona.
- Challenger, A. & Caballero, J. (1998). *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México*. México, D.F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.

- Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M., Chambers, J., Eamus, D., ..., & Kira, T. (2005). Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*, 145(1), 87-99.
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G., & Zanne, A. E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12(4), 351-366.
- de Mendiburu, F. (2013). Statistical Procedures for Agricultural Research. Package "Agricolae" Version 1.4-4. Comprehensive R Archive Network. *Institute for Statistics and Mathematics, Vienna, Austria*. Retrieved from <http://cran.r-project.org/web/packages/agricolae/agricolae.pdf>
- DeWalt, S. J., & Chave, J. (2004). Structure and biomass of four lowland Neotropical forests. *Biotropica*, 36(1), 7-19.
- Encina Domínguez, J. A., Zárate Lupercio, A., Estrada Castillón, E., Valdés Reyna, J., & Villarreal Quintanilla, J. Á. (2009). Composición y aspectos estructurales de los bosques de encino de la sierra de Zapalinamé, Coahuila, México. *Acta Botanica Mexicana*, 86, 71-108.
- Galindo-Jaimes, L., González-Espinosa, M., Quintana-Ascencio, P., & García-Barrios, L. (2002). Tree composition and structure in disturbed stands with varying dominance by *Pinus spp.* in the highlands of Chiapas, Mexico. *Plant Ecology*, 162(2), 259-272.
- Gentry, A. (1993a). *A field guide to the families and genera of woody plants of Northwest South America (Colombia, Ecuador, Peru) with supplementary notes in herbaceous taxa; Illustrations by Rodolfo Vasquez*. Chicago and London: Conservation International and the University of Chicago Press.
- Gentry, A. (1993b). Patterns of diversity and floristic composition in Neotropical Montane Forests. In S. Churchill, H. Balslev, E. Forero, & J. Luteyn (Eds.), *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forest. Proceedings of the Neotropical Montane Forest Biodiversity and Conservation Symposium*. The New York Botanical Garden, 21-26 June 1993 (pp. 103-126). New York, USA: The New York Botanical Garden.
- González-Espinosa, M., Ramírez-Marcial, N., Galindo-Jaimes, L., Camacho-Cruz, A., Golicher, D., Cayuela, L., & Rey-Benayas, J. M. (2009). Tendencias y proyecciones del uso del suelo y la diversidad florística en Los Altos de Chiapas, México. *Investigación Ambiental*, 1, 30-53.
- Graham, A. (2010). *A natural history of the New World: the ecology and evolution of plants in the Americas*. Chicago, USA: University of Chicago Press.
- Grothendieck, G. (2013). nls2: Non-linear regression with brute force. *R package version 0.2*. Retrieved from <http://CRAN.R-project.org/package=nls2>
- Holdridge, L., & Poveda, L. (1997). *Árboles de Costa Rica Volumen I: Palmas y otras monocotiledóneas arbóreas y árboles con hojas compuestas o lobuladas*. San José, Costa Rica: Centro Científico Tropical.
- Jardim, A., Killeen, T., & Fuentes, A. (2003). *Guía de los árboles y arbustos del Bosque Seco Chiquitano, Bolivia*. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia: FAN-Bolivia.
- Kalacska, M., Sanchez-Azofeifa, G. A., Calvo-Alvarado, J. C., Quesada, M., Rivard, B., & Janzen, D. H. (2004). Species composition, similarity and diversity in three successional stages of a seasonally dry tropical forest. *Forest Ecology and Management*, 200(1), 227-247.
- Kappelle, M. (2008). *Biodiversidad de los bosques de roble (encino) de la América tropical*. Heredia, Costa Rica: Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio).
- Kappelle, M. (2006). Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests. In M. Kappelle (Ed.), *Neotropical Montane Oak Forests: Overview and Outlook* (Vol. 185, pp. 449-467). doi: 10.1007/3-540-28909-7_34
- Keller, R. (2004). *Identification of tropical woody plants in the absence of flowers*. Basel [u.a.]: Birkhauser.
- Killen, T., Garcia, E., & Beck, S. (1998). *Guía de árboles de Bolivia*. Santa Cruz, Bolivia: Herbario nacional de Bolivia-Missouri Botanical Garden.
- Koleff, P., & Urquiza-Haas, T. (2011). *Planeación para la conservación de la biodiversidad terrestre en México: retos en un país megadiverso*. México, DF México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad: "Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas.
- Laguna, R. R., Páez, J. J., Calderón, Ó. A. A., Garza, E. J. T., & Zárate, R. R. (2009). Estimación de carbono almacenado en el bosque de pino-encino en la Reserva de la Biósfera el Cielo, Tamaulipas, México. *Ra Ximhai*, 5(3), 317-327.
- MARENA. (2006). *Estado del ambiente de Nicaragua, III informe GEO 2003-2006*. Managua, Nicaragua: MARENA.
- Morrone, J. J. (2005). Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 76(2), 207-252.
- Natoura, S., Cornide Rivas, J., Pou-Ametller, M., Solis-Ruiz, L., & Suari Andreu, L. (2008). *Proyecto ecoturístico integrado en la Reserva Natural El Tisey-La Estanzuela*. Esteli, Nicaragua: Universitat Autònoma de Barcelona (UAB) & Centro Universitario Región del Norte (CURN).

- Prodan, M., Peters, N. R., Cox, F., & Real, P. (1997). *Mensura forestal*. San José, Costa Rica: Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura (IICA)/Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ).
- Ramírez, N., Ochoa, S., González, M., & Quintana, P. F. (1998). Análisis florístico y sucesional en la estación biológica Cerro Huitepec, Chiapas, México. *Acta Botánica Mexicana*, 44, 59-85.
- Rey-Benayas, J., Cayuela, L., González-Espinosa, M., Echeverría, C., Manson, R., Williams-Linera, G., ..., & Macías, A. B. (2007). *Plant diversity in highly fragmented forest landscapes in Mexico and Chile: implications for conservation Biodiversity loss and conservation in fragmented forest landscapes. The forests of montane Mexico and temperate South America*. Wallingford, Oxfordshire, UK: CABI.
- Rocha-Loredo, A. G., Ramírez-Marcial, N., & González-Espinosa, M. (2010). Riqueza y diversidad de árboles del bosque tropical caducifolio en la Depresión Central de Chiapas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 87, 89-103.
- Rubio-Licon, 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.
- Rzedowski, J. (1996). Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botanica Mexicana*, (35), 25-44.
- Sánchez-Merlo, D., Harvey, C., Grijalva, A., Medina, A., Vilchez, S., & Hernández, B. (2005). Diversidad, composición y estructura de la vegetación en un paisaje fragmentado de bosque seco en Rivas, Nicaragua. *Recursos Naturales y Ambiente*, 45, 91-104.
- Sánchez Merlo, D., Harvey, C. A., Grijalva, A., Medina, A., Vilchez, S., & Hernández, B. (2005). Diversidad, composición y estructura de la vegetación en un paisaje ganadero en Matiguas, Nicaragua. *Revista de Biología Tropical*, 53(3-4), 387-414.
- SAS. (2004). *SAS OnlineDoc® 9.1.3*. Cary, NC, USA: SAS Institute Inc.
- Segura, G., Balvanera, P., Durán, E., & Pérez, A. (2002). Tree community structure and stem mortality along a water availability gradient in a Mexican tropical dry forest. *Plant Ecology*, 169(2), 259-271.
- Siles, P., Harmand, J. M., & Vaast, P. (2010). Effects of *Inga densiflora* on the microclimate of coffee (*Coffea arabica* L.) and overall biomass under optimal growing conditions in Costa Rica. *Agroforestry Systems*, 78(3), 269-286.
- Ulloa, C., & Jorgensen, P. (1993). Árboles y arbustos de los Andes del Ecuador. *AAU reports*, 30, 1-264.
- van Kanten, R., Schroth, G., Beer, J., & Jiménez, F. (2005). Fine-root dynamics of coffee in association with two shade trees in Costa Rica. *Agroforestry Systems*, 63(3), 247-261.
- Zamora Villalobos, N. (2000). *Árboles de la Mosquitia Hondureña*. Turrialba, Costa Rica: CATIE.
- Zamora Villalobos, N., Jiménez Madrigal, Q., & Poveda Álvarez, L. (2000). *Árboles de Costa Rica*. Volumen II. Heredia, Costa Rica: Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio).
- Zamora Villalobos, N., Jiménez Madrigal, Q., & Poveda Álvarez, L. (2004). *Árboles de Costa Rica*. Volumen III. Heredia, Costa Rica: Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio).
- Zamora, N., & Pennington, T. (2001). *Guabas y guajiniquiles de Costa Rica (Inga spp.)*. Heredia, Costa Rica: Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio).
- Zavala, M., Galindo-Jaimes, L., & González-Espinosa, M. (2007). Models of regional and local stand composition and dynamics of pine-oak forests in the Central Highlands of Chiapas (Mexico): theoretical and management implications. By A Newton (Ed.), *Biodiversity Loss and Conservation in Fragmented Forest Landscapes: The Forests of Montane Mexico and Temperate South America* (pp. 223-243). doi: 10.1079/9781845932619.0223

