



Efecto de la altitud, pendiente y exposición geográfica en la distribución de helechos arborescentes

Effect of altitude, slope and geographic exposure on tree fern distribution

Pablo Antúnez^{1,6} , Pablito Marcelo López Serrano² , Gabriel González Adame³ , Ernesto Alonso Rubio Camacho^{4,5} ,

María Magdalena Mendoza Díaz¹ 

Resumen:

Antecedentes y Objetivos: El conocimiento de los rasgos topográficos de un sitio es importante para comprender la diversidad local y monitorear la respuesta de las plantas de alto interés de conservación al cambio climático o al cambio de uso de suelo. El objetivo de este trabajo fue examinar el patrón de distribución de cuatro especies de helechos arborescentes en función de la altitud, la exposición y la pendiente a lo largo de un continuo altitudinal.

Métodos: Se estudió el efecto de la altitud, pendiente y exposición geográfica en la distribución de *Alsophila firma*, *Cyathea bicrenata*, *Cyathea myosuroides* y *Sphaeropteris horrida*, en La Chinantla, al norte de Oaxaca, México. La hipótesis de homogeneidad de proporciones a los factores topográficos se verificó con la prueba de Chi cuadrada y la magnitud de incidencia mediante funciones polinómicas.

Resultados clave: Se observaron diferencias significativas entre las proporciones de cada especie en función de cada variable topográfica. En promedio, la pendiente mostró un índice de importancia 43.48 veces más que la orientación geográfica y 2.50 veces más que la altitud. Se observaron similitudes entre el nicho parcial de *Cyathea bicrenata* y de *Alsophila firma*, pero disimilitudes entre *Alsophila firma* y *Cyathea myosuroides*.

Conclusiones: La distribución de proporciones de los helechos arborescentes a nivel local es discontinua y no uniforme, atribuible a la acción de los factores locales predominantes, principalmente a la topografía. Una topografía heterogénea propicia patrones de distribución más aleatorios.

Palabras clave: bosque mesófilo de montaña, Chi cuadrada, comparación de proporciones, conservación, regresión probabilística.

Abstract:

Background and Aims: Knowledge of the topographic characteristics of a site is important to understand the local diversity and for proper monitoring of the response of plants with high conservation interest to climate change or land use change. The objective was to examine the distribution pattern of four tree fern species in function of elevation above sea level, exposure, and slope along an altitudinal continuum.

Methods: The effect of altitude, slope and geographic exposure on the distribution of *Alsophila firma*, *Cyathea bicrenata*, *Cyathea myosuroides* and *Sphaeropteris horrida* was studied in La Chinantla, northern Oaxaca, Mexico. The hypothesis of homogeneity of proportions to the change of topographic factors was verified by the Chi square test and the degree of incidence with polynomial functions.

Key results: Significant differences between the proportions of each species as a function of each topographic variable were observed. On average, the slope showed an index of significance 43.48 times greater than geographic orientation and 2.50 times greater than elevation above sea level. We observed similarities between the partial niche of *Cyathea bicrenata* and *Alsophila firma*, but dissimilarities between *Alsophila firma* and *Cyathea myosuroides*.

Conclusions: The distribution of tree fern proportions at the local level is discontinuous and non-uniform, attributable to the action of the predominant local factors, mainly topography. Heterogeneous topography leads to highly random distribution patterns of the species studied.

Key words: Chi square, comparison of proportions, conservation, mountain cloud forest, probabilistic regression.

¹Universidad de la Sierra Juárez, División de Estudios de Posgrado, Instituto de Estudios Ambientales, Av. Universidad s/n, 68725 Ixtlán, Oaxaca, México.

²Universidad Juárez del Estado de Durango, Instituto de Silvicultura e Industria de la Madera, 34239 Durango, México.

³Universidad de la Sierra Juárez, Herbario UNSIJ, Instituto de Estudios Ambientales, Av. Universidad s/n, 68725 Ixtlán, Oaxaca, México.

⁴Georg-August University of Goettingen, Department Ecoinformatics, Biometrics & Forest Growth, Büsgenweg, 37077 Goettingen, Alemania.

⁵INIFAP-CIRPAC C.E. Centro Altos, Av. Biodiversidad núm. 2470, Col. Las Cruces, 47600 Tepatitlán, Jalisco, México.

⁶Autor para la correspondencia: pantunez4@gmail.com

Recibido: 8 de septiembre de 2021.

Revisado: 2 de diciembre de 2021.

Aceptado por Moisés Méndez Toribio: 23 de marzo de 2022.

Publicado Primero en línea: 8 de abril de 2022.

Publicado: Acta Botanica Mexicana 129 (2022).

Citar como: Antúnez, P., P. M. López Serrano, G. González Adame, E. A. Rubio Camacho y M. M. Mendoza Díaz. 2022. Efecto de la altitud, pendiente y exposición geográfica en la distribución de helechos arborescentes. Acta Botanica Mexicana 129: e1962. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm129.2022.1962>



Este es un artículo de acceso abierto bajo la licencia Creative Commons 4.0 Atribución-No Comercial (CC BY-NC 4.0 Internacional).

e-ISSN: 2448-7589

Introducción

En México, el bosque mesófilo de montaña o bosque húmedo de montaña es uno de los ecosistemas terrestres con distribución fragmentada y reducida (Rzedowski, 1996; CONABIO, 2010; Villaseñor, 2010), en la actualidad ocupa menos de 1% de la superficie nacional (Tejeda-Sartorius, 2017). Se calcula que entre sus límites crecen de manera exclusiva alrededor de 2500 especies de plantas vasculares (Rzedowski, 1996) y coexisten alrededor de 2822 taxones (Villaseñor, 2010). Se estima una riqueza florística por arriba de 5000 taxones, convirtiéndolo en el ecosistema terrestre con la mayor diversidad florística por unidad de superficie (CONABIO, 2010; Villaseñor, 2010). El estado de Oaxaca alberga la mayor cobertura de bosque mesófilo de montaña en el país, con una superficie aproximada de 35,217 hectáreas (Ortega-Escalona y Castillo-Campos, 1996), siendo la región de La Chinantla, ubicada en la vertiente del Golfo de México de la Sierra Norte de Oaxaca, donde se distribuye de manera continua y abundante, con mayor grado de conservación (Rzedowski, 1996).

En La Chinantla, el bosque mesófilo desempeña múltiples funciones al generar servicios ecosistémicos vitales para la región, incluyendo la generación de recursos hídricos que abastecen los asentamientos humanos de las zonas bajas de la cuenca del Papaloapan, en los límites de Oaxaca y Veracruz (Uscanga-Morales y Perevochtchikova, 2020). Dicha región destaca por alojar una alta diversidad biológica que incluye especies endémicas y prioritarias para su conservación, como es el caso del mono araña (*Ateles geoffroyi* Kuhl, 1820), jaguar (*Panthera onca* Linnaeus, 1758) y roedor de arrozal (*Oryzomys chapmani* Thomas, 1898) (Ortiz-Martínez et al., 2008; Briones-Salas, 2019; Lavariega et al., 2020). El bosque mesófilo de esta región se caracteriza por desarrollarse en zonas con marcadas pendientes, en suelos ricos en materia orgánica y abundante contenido de humedad (CONABIO, 2010). Altitudinalmente el bosque mesófilo de La Chinantla se ubica entre 100 y 2900 m por encima de las selvas tropicales húmedas y por debajo de bosques templados de *Quercus* y *Quercus-Pinus* (Rzedowski y Palacios-Chávez, 1977; Ortega-Escalona y Castillo-Campos, 1996; Rzedowski, 1996; Villaseñor, 2010). Por otro lado, la accidentada topografía de La Chinantla propicia, de manera adicional, una variedad de condiciones ecológicas y formas

de vida a escala local donde prosperan algunas especies de plantas vasculares con requerimientos topográficos y ambientales específicos, como los helechos arborescentes (Rzedowski, 1996). En México, debido a la creciente pérdida de su hábitat y la extracción ilegal de sus tallos, todas las especies de helechos arborescentes se encuentran listadas en la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010 (Martínez-Salas y Ramos, 2013), siendo catalogadas como prioritarias *Alsophila firma* (Baker) D.S. Conant, *Cyathea bicrenata* (Liebm.) y *Sphaeropteris horrida* (Liebm.) R.M. Tryon (SEMARNAT, 2010).

Por otro parte, entre los principales determinantes de la distribución de la vegetación terrestre, a escala local y en los patrones comunitarios, figuran las características del relieve y otros atributos topográficos (Miyamoto et al., 2003; Costa et al., 2005; De León Mata et al., 2013). No obstante, pocos son los estudios que abordan de manera exclusiva el papel de la topografía local como impulsor de la abundancia o riqueza de los organismos (Moeslund et al., 2013; Hernández-Rojas, 2018). Por ejemplo, ahondar sobre las implicaciones de la topografía en la distribución de proporciones de una especie a lo largo de un continuo altitudinal. Esencialmente precisa conocer la incidencia de aquellos atributos del terreno como la elevación sobre el nivel del mar, la exposición y la pendiente que se asocian al flujo hidrológico superficial, el impacto de la radiación solar, la exposición del viento o el microclima (Young et al., 1997; Bennie et al., 2008; Moeslund et al., 2013). Contar con estos conocimientos mejorará la comprensión de los patrones de distribución de los taxones de alto interés de conservación y la ecología del paisaje en general (Young et al., 1997; Bruun et al., 2006; Vázquez-Torres et al., 2006), pudiendo usarse para tomar acciones preventivas de protección y conservación, y frenar las tasas de degradación de su hábitat natural (Vargas-Ríos, 2011).

Los helechos arborescentes, al crecer y prosperar en localidades con requerimientos específicos (Rzedowski, 1996), se convierten en indicadores del estado de sanidad y conservación de los bosques donde habitan; una distribución desarticulada o fragmentada podría sugerir perturbaciones e impactos históricos de cambios de uso de suelo. En ese sentido, el objetivo del estudio fue examinar el patrón de distribución de cuatro especies de helechos arborescentes



tes que crecen de forma natural a lo largo de un continuo altitudinal, en función de la elevación sobre el nivel del mar, la exposición y la pendiente. Se hipotetizó que la respuesta de las especies *Alsophila firma*, *Cyathea bicrenata*, *Sphaeropteris horrida* y *Cyathea myosuroides* (Liebm.) Domin, responden de manera homogénea, con distribución uniforme, al cambio unitario de los tres factores estudiados.

Materiales y Métodos

Área de estudio

El estudio se realizó en la Sierra Norte de Oaxaca, México, en las laderas nororientales de la vertiente del Golfo de México, en la región denominada La Chinantla, abarcando porciones de los municipios de Santiago Comaltepec, San Pedro Yolox y San Juan Bautista Valle Nacional, en la cuen-

ca hidrológica del Río Papaloapan (Cedeño-Valdiviezo y Torres-Lima, 2016) (Fig. 1). El área presenta una temperatura media anual que fluctúa entre 12 y 23 °C, y la precipitación media anual entre 1556 y 4438 mm, según el modelo climático de Rocky Mountain Research Station (Rehfeldt, 2006), cuya estimación se basa en el historial de registros climáticos de más de 4000 estaciones climatológicas distribuidas en México, Estados Unidos de América y Cuba. En el área de estudio predominan varios tipos de vegetación incluida la selva húmeda en interacción con la selva alta perennifolia, el bosque mesófilo de montaña y los bosques de pino-encino (Rzedowski y Palacios-Chávez, 1977). El suelo es permeable, poco o medianamente profundo con presencia de arcilla, arena y materia orgánica (Ishiki-Ishihara, 1988). El intervalo altitudinal estudiado tuvo como límite inferior la

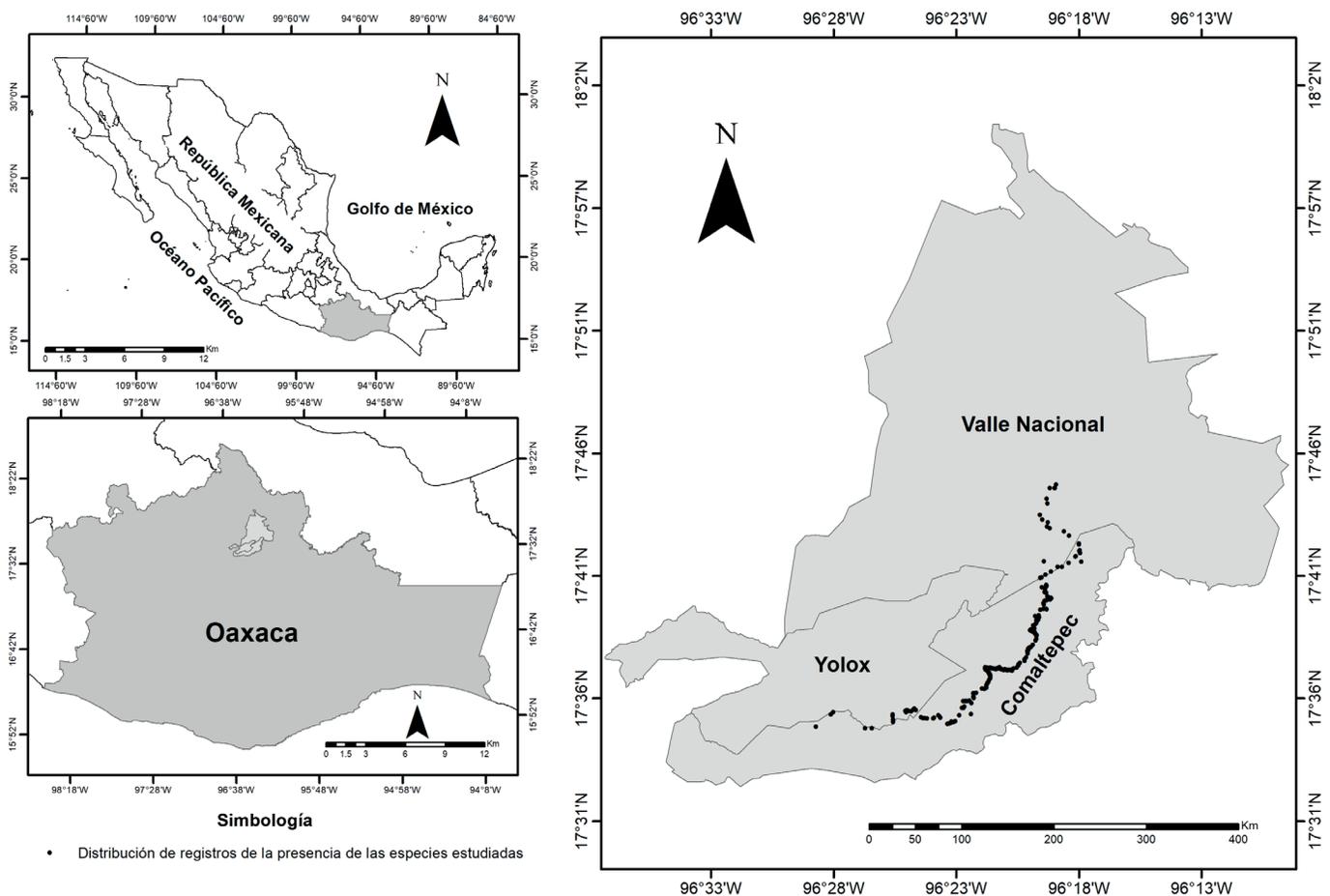


Figura 1: El área de estudio abarca porciones de tres municipios de Oaxaca, México: Santiago Comaltepec, San Pedro Yolox y San Juan Bautista Valle Nacional.

comunidad San Mateo Yetla perteneciente al municipio Valle Nacional (17°45'18"N, 96°19'0"O) cuya altitud es de 135 m, en tanto que el extremo superior del área de muestreo se fijó en una ladera situada entre los límites de la municipalidad de Santiago Comaltepec (17°34'77"N, 96°26'184"O), a 2397 m de altitud.

Muestreo

Sobre la carretera federal número 175 Oaxaca - Tuxtepec, se estableció un transecto aproximado de 56.3 km, abarcando el hábitat potencial de los helechos arborescentes señalado en la bibliografía existente, específicamente se consideró el perfil esquemático preliminar de la vegetación de Rzedowski y Palacios-Chávez (1977). Una vez ubicados los individuos de interés, se georreferenciaron y se establecieron puntos de registros de presencia. En cada punto se registraron tres atributos topográficos relevantes para la distribución de las plantas atendiendo la definición de Moeslund et al. (2013): la pendiente predominante, la altitud y la exposición u orientación geográfica, usando el norte magnético como referencia. Para la exposición geográfica, se usó el azimut, con respecto al norte, en el sentido de las manecillas del reloj con valores entre 0 y 360°. La exposición y la pendiente se registraron en grados (°) y se usó como instrumento de medición una brújula marca Suunto® modelo KB-14 (Vantaa, Finlandia), en tanto que la altitud se registró con un instrumento de geoposicionamiento global (un receptor GPS) marca GARMIN modelo Etrex10® (Olathe, Kansas, EUA). El criterio atendido para el registro de presencias se basó en la observación directa de al menos un individuo vivo, preferentemente agrupaciones de estos, descartando plantaciones o poblaciones con indicios de perturbación antropogénica severa.

Análisis de datos

Para evaluar si el patrón de distribución de cada especie corresponde estadísticamente con la variación unitaria de los rasgos topográficos que prevalecen en los puntos de muestreo, se siguieron los siguientes pasos:

1) Los registros de presencia de cada especie se agruparon respecto a cada factor topográfico con intervalos iguales pero excluyentes entre sí. El número de casillas (bins) y la anchura de estas se definieron usando la regla de Sturges (Sturges, 1926; Scott, 2009).

2) Para contar con una variable de respuesta susceptible a modelarse como función continua, se calcularon las proporciones relativas de cada especie para cada casilla cuyos valores fluctuaron entre 0 y 1.

3) Para cada especie, se probó la hipótesis de igualdad de proporciones obtenidas en el paso 2 en función de cada factor topográfico, usando la prueba de Chi cuadrada (χ^2) para comparaciones múltiples (Zibran, 2007).

4) Al encontrarse indicios de diferencias significativas entre las proporciones en el paso previo, se procedió a construir funciones polinómicas para modelar las proporciones de cada especie en función de cada variable topográfica. Se probaron cinco regresiones: binomial, binomial ponderada, quasi-binomial, Beta y regresión de Poisson (Nelder y Wedderburn, 1972; Frome, 1983; Ferrari y Cribari-Neto, 2004). En este paso se ensayaron, a prueba y error, polinomios de grados diferentes desde un polinomio de segundo grado, de tercero, después de cuarto y así sucesivamente. Se encontraron modelos más consistentes al usar polinomios de cuarto grado. Los polinomios con grados inferiores a ese fueron menos flexibles, y posteriores a ese generaron modelos sobre ajustados con riesgos de proyectar resultados engañosos. Por esta razón, los análisis subsecuentes se hicieron usando funciones polinómicas de cuarto grado.

5) Para obtener un indicador cuantitativo de la incidencia media de cada predictor, se calculó un índice de importancia a partir de la respuesta individual de las proporciones empíricas de cada especie estudiada por cada unidad de cambio en el predictor en los modelos de regresión. Dicho índice se estimó con la siguiente fórmula:

$$IIM = \frac{1}{n} \sum_{b=1}^n b_i = \frac{abs(b_1) + abs(b_2) + \dots + abs(b_n)}{n}$$

Donde *IIM* es el índice de importancia media, $b_i=i$ -ésimo coeficiente asociado a la variable evaluada sin considerar la intersección, n =total de coeficientes acumulados de la variable evaluada en los cinco modelos de regresión ajustados.

6) La bondad de ajuste de cada polinomio se verificó observando los valores de la derivación general de la desviación (deviance) (Dunn y Smyth, 2018) y el pseudo valor de coeficiente de determinación ajustado (R^2_{adj}) adaptando la propuesta de Zhang (2016) y el valor de la probabilidad

(*p-value*) de la prueba de buen ajuste de Hosmer-Lemeshow (Paul et al., 2013). De manera adicional, las regresiones logísticas, logística ponderada y Beta también pudieron evaluarse con los valores del Criterio de Información de Akaike (AIC) y el Criterio de Información Bayesiano (BIC). El modelo que mostró los mejores estadísticos de bondad de ajuste se calificó como el mejor.

7) El óptimo parcial de cada especie en relación con un factor específico se definió como el máximo relativo de la curva de regresión en *x* (eje de abscisas) del modelo con los mejores indicadores de bondad de ajuste.

8) Para la altitud y la pendiente del terreno, que son valores cuantitativos, se calculó una desviación media absoluta usando el óptimo parcial definido en el punto 7 como valor de referencia en lugar del promedio, con la siguiente fórmula:

$$DMA = \frac{\sum_{i=1}^n |x_i - op|}{n}$$

Donde: *DMA*=desviación media absoluta, *x_i*=*i*-ésimo valor observado de un factor dado, *op*=óptimo parcial del factor evaluado definido en el paso 7 y *n*=total de datos observados. Esta desviación se usó para calcular los límites inferiores y superiores del rango óptimo parcial de cada factor topográfico.

9) Para identificar similitudes y disimilitudes en el nicho parcial entre las especies, con los datos empíricos, se calculó un porcentaje de solapamiento basado en la densidad del núcleo del gradiente altitudinal de cada especie mediante el método propuesto por Pastore (2018).

En las pruebas de hipótesis se omitió mencionar un nivel de significancia, a cambio, se proporcionan los valores de probabilidad (*p-value*) en contra de la hipótesis nula. Valores sensiblemente cercanos a cero, sugieren una evidencia fuerte en contra de la hipótesis nula (Antúnez et al., 2021). Todos los análisis, incluyendo la comparación de proporciones, el ajuste de funciones polinómicas y la validación de estos se ejecutaron en el programa R v. 4.1.2 (R Core Team, 2021).

Resultados

En el trayecto estudiado se registraron tres géneros y cinco especies de helechos arborescentes, 49 registros de pre-

sencia de *Alsophila firma*, 53 de *Cyathea bicrenata*, 31 de *Cyathea myosuroides*, 70 de *Sphaeropteris horrida* y 14 de *Cyathea schiedeana* Domin, sumando un total de 217 registros de presencia; sin embargo, la última especie fue descartada de los tratamientos estadísticos, debido a que el número de individuos registrados se consideró insuficiente para su análisis.

Se observaron diferencias significativas en las proporciones empíricas de *A. firma*, *C. bicrenata*, *C. myosuroides* y *S. horrida* respecto a los gradientes de elevación y pendiente, con valores de probabilidad (*p-value*) ≤ 0.08 en contra de la hipótesis de homogeneidad (Cuadro 1). En relación con la exposición geográfica, se observaron evidencias sólidas de diferencias significativas para *A. firma*, *C. bicrenata* y *S. horrida* con valores de probabilidad ≤ 0.0001, pero sin diferencias significativas para *C. myosuroides* al observarse un valor de *p* igual a 0.52160 (Cuadro 1).

Al examinar la relación proporción-factores topográficos mediante polinomios de cuarto grado, el valor de *p* de la prueba de χ^2 resultó estadísticamente significativo en todos los casos y las curvas de regresión quedaron entre los límites confidenciales (1- α =95) (Apéndice 1, Cuadro 1).

Cuadro 1: Valores del estadístico de Chi cuadrada (χ^2) y sus respectivos valores de probabilidad (*p-value*) al probar la hipótesis de igualdad de proporciones de los helechos arborescentes respecto a la altitud, pendiente y exposición geográfica.

	χ^2	<i>p-value</i>
Altitud (m)		
<i>Alsophila firma</i> (Baker) D.S. Conant	79.8060	<0.00001
<i>Cyathea bicrenata</i> Liebm.	24.0230	0.00021
<i>Cyathea myosuroides</i> (Liebm.) Domin	69.4730	<0.00001
<i>Sphaeropteris horrida</i> (Liebm.) R.M. Tryon	32.0460	0.00009
Pendiente (%)		
<i>Alsophila firma</i> (Baker) D.S. Conant	27.1590	0.00005
<i>Cyathea bicrenata</i> Liebm.	32.1740	0.00001
<i>Cyathea myosuroides</i> (Liebm.) Domin	9.9484	0.07671
<i>Sphaeropteris horrida</i> (Liebm.) R.M. Tryon	45.0790	<0.00001
Azimuth		
<i>Alsophila firma</i> (Baker) D.S. Conant	30.0170	0.00009
<i>Cyathea bicrenata</i> Liebm.	30.3400	0.00008
<i>Cyathea myosuroides</i> (Liebm.) Domin	6.1567	0.52160
<i>Sphaeropteris horrida</i> (Liebm.) R.M. Tryon	29.9760	0.00010

Las curvas de regresión de las cinco funciones ensayadas para *S. horrida* se ajustan a las proporciones empíricas ante la variación de la elevación sobre el nivel del mar (Fig. 2A) y la pendiente media (Fig. 2B) con poca discrepancia entre ellas. No obstante, a pesar de que las cuatro funciones mostraron ajustes significativos en más de 90% de los modelos ajustados, el valor más pequeño del error absoluto medio se observó al usar la regresión Beta: tres con la elevación sobre el nivel del mar, uno con la orientación geográfica y tres con la pendiente, en siete modelos en total. De manera similar, en cinco ocasiones se observaron resultados más consistentes con la regresión de Poisson, tres al estudiar la incidencia de la orientación geográfica, una al examinar la pendiente y otra al modelar la altitud (Apéndice 1).

A manera de ilustración, el Cuadro 2 exhibe los coeficientes e indicadores de ajuste de los modelos ajustados para *S. horrida* en función de la pendiente, y puede observarse la correspondencia entre el resultado gráfico (Fig. 2B) y los resultados numéricos (Cuadro 2). Se observó un indicador de la varianza (DE) similar en las regresiones

logística, quasi-binomial y Poisson (12.230); en tanto que el indicador de la varianza obtenido para la regresión Beta fue 160.644. Además, en comparación con el resto de los modelos, la regresión Beta mostró un R^2_{adj} más alto (0.928) y un error absoluto medio más pequeño (0.064) (Cuadro 2). El valor elevado de R^2_{adj} sugiere un elevado porcentaje de variabilidad explicado por la regresión Beta; a la vez, su línea de regresión tiende a seguir de manera más cercana las proporciones empíricas (Fig. 2B).

Los óptimos relativos definidos con la curva de regresión del modelo seleccionado, así como los índices de importancia calculados para cada factor, se muestran en el Cuadro 3. Considerando las cuatro especies, la pendiente mostró un índice de importancia promedio 2.5 veces mayor que la elevación sobre el nivel del mar y 43.48 veces mayor que la orientación geográfica. La elevación sobre el nivel del mar tuvo un índice de importancia promedio 17.37 veces más grande que la orientación geográfica (Cuadro 3). A nivel especie, los índices de importancia más altos, tanto en altitud como en pendiente, se observaron para *A. firma* y *C. myosuroides*. La exposición, por su parte, aunque pare-

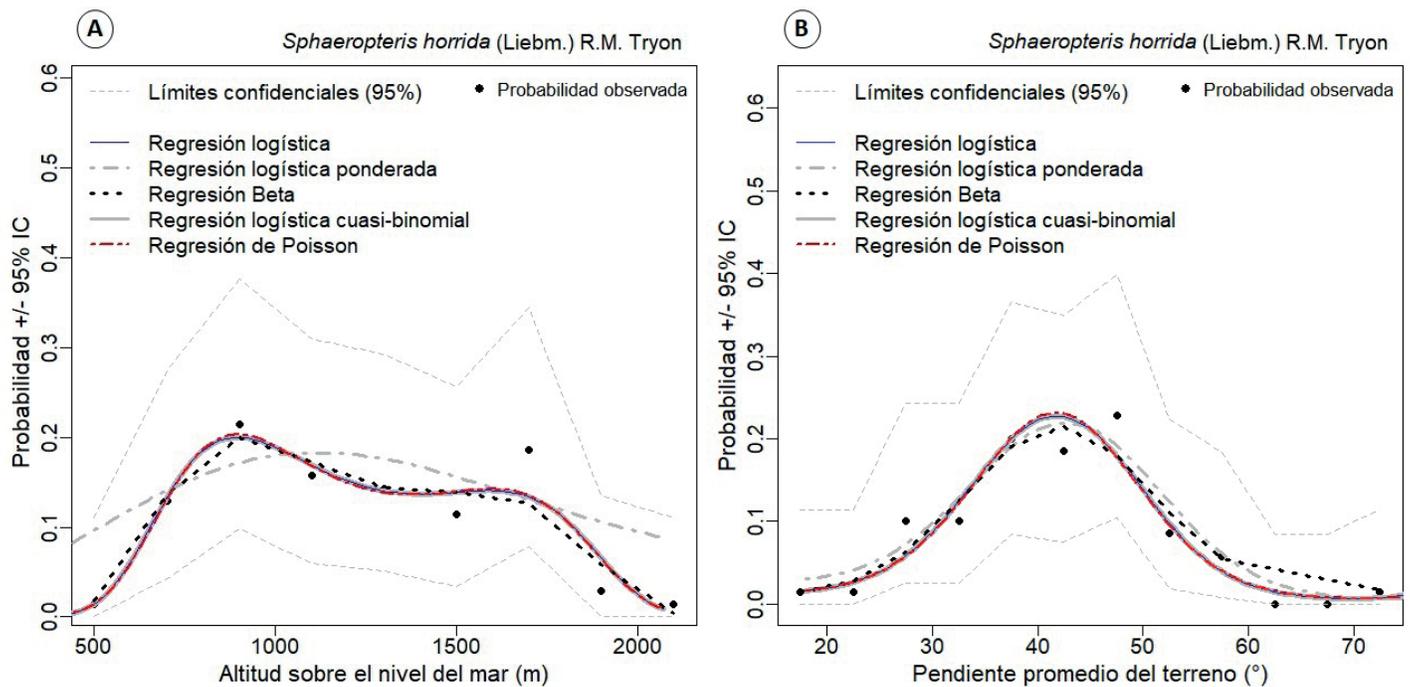


Figura 2: Curvas de regresión de las cinco funciones ensayadas para las proporciones de *Sphaeropteris horrida* (Liebm.) R.M. Tryon en función de la altitud (A) y la pendiente del terreno (B).

Cuadro 2: Coeficientes e indicadores de bondad de ajuste al modelar las proporciones de *Sphaeropteris horrida* (Liebm.) R.M. Tryon en función de la pendiente del terreno. Coef.=Coeficientes estimados para cada variable, DE=Indicador de la derivación general de las desviaciones del modelo de regresión; R^2_{adj} =pseudov valor de coeficiente de determinación ajustado; *p. val.* H.-L.=valor de la probabilidad de la prueba de bondad de ajuste Hosmer-Lemeshow; *p. val.* χ^2 =valor de la probabilidad de la prueba de Chi cuadrada (χ^2) a partir de la varianza residual y la proporción; MAE=error absoluto medio.

Tipo de modelo	Variable	Coef.	DE	R^2_{adj}	<i>p. val.</i> H.-L.	AUC	<i>p. val.</i> χ^2	MAE
Regresión logística	x	-1.199460	12.230	0.073	1.000	0.833	0.999	0.069
	x^2	0.060078						
	x^3	-0.001083						
	x^4	0.000006						
Regresión logística ponderada	x	-0.968234	48.985	0.026	1.000	0.667	0.992	0.066
	x^2	0.046144						
	x^3	-0.000799						
	x^4	0.000004						
Regresión Beta	x	-0.791431	160.644	0.928	1.000	1.000	-	0.064
	x^2	0.043930						
	x^3	-0.000824						
	x^4	0.000005						
Regresión quasi-binomial	x	-1.199460	12.230	0.909	1.000	0.833	0.999	0.069
	x^2	0.060078						
	x^3	-0.001083						
	x^4	0.000006						
Regresión de Poisson	x	-0.956437	12.230	0.896	1.000	0.500	0.999	0.068
	x^2	0.049424						
	x^3	-0.000900						
	x^4	0.000005						

Cuadro 3: Índices de importancia media de cada factor topográfico y óptimos relativos de las especies estudiadas según el modelo polinómico mejor ajustado.

	Altitud sobre el nivel del mar (m)		Orientación geográfica con respecto al norte (°)		Pendiente del terreno (°)	
	Óptimo relativo \pm desviación media absoluta (m)	Índice de importancia media	Óptimo relativo según las proporciones empíricas observadas	Índice de importancia media	Óptimo relativo \pm desviación media absoluta (°)	Índice de importancia media
<i>Alsophila firma</i> (Baker) D.S. Conant	1550 \pm 120.88	0.502	oeste, suroeste, norte	0.025	35 \pm 8.78	0.772
<i>Cyathea bicrenata</i> Liebm.	2100 \pm 317.85	0.150	oeste, norte, noreste	0.023	45 \pm 10.21	0.602
<i>Cyathea myosuroides</i> (Liebm.) Domin	1700 \pm 174.65	0.399	norte, noreste, suroeste	0.006	25 \pm 12.7	0.754
<i>Sphaeropteris horrida</i> (Liebm.) R.M. Tryon	900 \pm 385.90	0.026	norte, oeste, sur	0.008	42.5 \pm 7.58	0.568



ce incidir en menor medida en las cuatro especies, tendría una incidencia relativamente más fuerte en *A. firma* y en *C. bicrenata*, que en las otras (Cuadro 3).

Los óptimos relativos variaron entre una especie y otra: el intervalo de registro altitudinal de *A. firma* fue de 1290 a 2031 m, pero una mayor proporción de dicha especie se observó en sitios con elevaciones de 1550 ± 120.88 m DMA (DMA es desviación media absoluta) y pendientes de $35 \pm 8.78^\circ$ DMA, orientados hacia el Oeste (Cuadro 3). Por otro lado, las distribuciones empíricas de cada especie va-

riaron respecto a cada factor; por ejemplo, *A. firma* se observó en sitios con orientación Oeste, predominantemente hacia Oeste franco con 28.6% del total de registros, 22.4% al Suroeste y 18.4% al Norte franco. En general, *C. bicrenata*, *C. myosuroides* y *S. horrida* mostraron preferencias por sitios orientados al Norte, en tanto que *A. firma* (casi 60%) prefirió lugares orientados al Oeste.

La Figura 3 muestra las intersecciones de las áreas definidas por la función de densidad a partir de los gradientes altitudinales de las especies estudiadas. El porcentaje

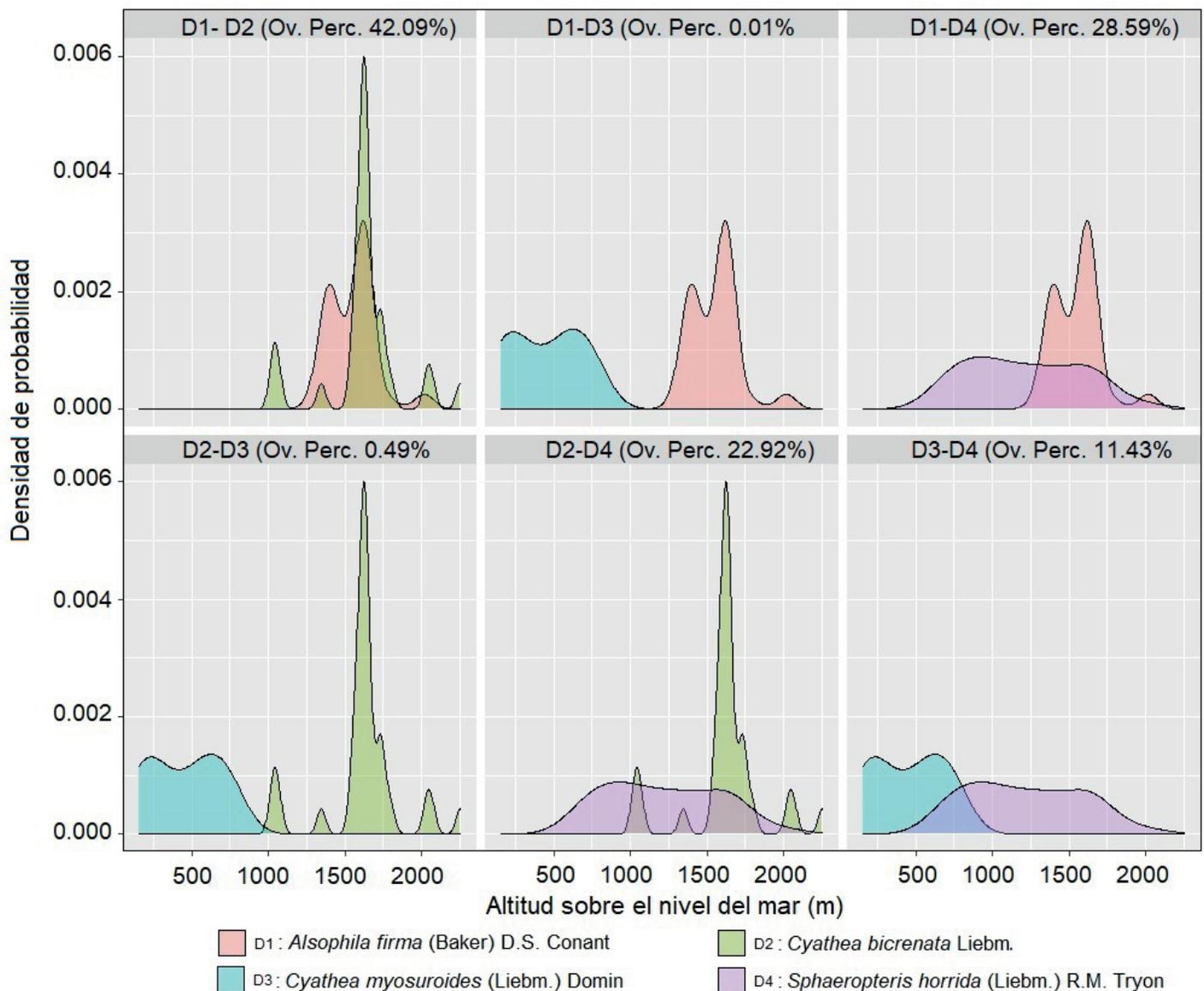


Figura 3: Sobrelapamiento del nicho parcial basado en la densidad del núcleo de la altitud sobre el nivel del mar de cuatro especies de helechos arborescentes en La Chinantla, Oaxaca, México.

de solapamiento se muestra entre paréntesis en la parte superior de cada panel de comparación. El valor porcentual más elevado se observa entre *C. bicrenata* y *A. firma* (42.09%), seguido del que ocurre entre *A. firma* y *S. horrida* (28.59%). Por el contrario, los porcentajes más pequeños se observaron al compararse *C. myosuroides* con *C. bicrenata* (0.49), y *A. firma* con *C. myosuroides* (0.01%) (Fig. 3).

Discusión

En este estudio se analizó la correspondencia estadística entre las proporciones empíricas de cuatro especies de helechos arborescentes y la altitud sobre el nivel del mar, la exposición y la pendiente. Se probó la hipótesis de homogeneidad de proporciones y se evaluó la magnitud de la incidencia de cada factor con un índice de importancia calculado a partir de la contribución individual de cada factor en cinco modelos de regresión. Los resultados mostraron evidencias sólidas de diferencias significativas entre las proporciones ante los factores evaluados ($p\text{-value} \leq 0.08$), sugiriendo un patrón de distribución discontinuo y no uniforme de las especies de helechos arborescentes en el área de estudio, debido a las características locales de relieve e inclinaciones del terreno (Cuadro 1).

La respuesta individual varió entre una y otra especie ante cada factor. *Alsophila firma* mostró una respuesta media de 0.772 unidades por cada grado de variación de la pendiente y 0.502 unidades por cada metro de variación en la elevación. En contraste, *Sphaeropteris horrida* fue 0.568 (Cuadro 3) en función de la pendiente y 0.026 en función de la elevación. En promedio, la pendiente mostró un índice de importancia 2.5 veces mayor que la elevación y 43.48 veces más que la exposición geográfica (Cuadro 3), sugiriendo que la inclinación del terreno incide más fuerte que la elevación y la exposición en las cuatro especies estudiadas. Estos resultados coinciden parcialmente con los hallazgos de Pérez-Paredes et al. (2014) y de Antúnez (2021), al citar la elevación sobre el nivel del mar como el factor topográfico de mayor relevancia, seguido de la pendiente, en especies con distribuciones geográficas restringidas como *A. firma* y *Taxus globosa* Schltdl. Por su parte, Cui et al. (2009) reportan la exposición como la variable topográfica más importante para varias especies arbustivas y herbáceas en la provincia de Yunnan, al suroeste de China.

Al hacer un análisis especie por especie, se identificó que *Cyathea myosuroides* prefiere sitios con inclinaciones moderadas ($25 \pm 12.7^\circ$ DMA). En cambio, *S. horrida* y *C. bicrenata* parecen preferir lugares relativamente más inclinados ($42.5 \pm 7.58^\circ$ y $45 \pm 10.21^\circ$ DMA, respectivamente) (Cuadro 3), pero sin cambios drásticos, como ha sido observado por Pérez-Paredes et al. (2014) para *Cyathea fulva* (M. Martens & Galeotti) Fée y *Alsophila firma*. La exposición, por su parte, parece incidir más en *A. firma* y en *C. bicrenata* que en las otras dos especies, aunque en menor medida que los otros factores analizados (Apéndice 1, Cuadro 3). Lo anterior explicaría en parte la relativa mayor amplitud de distribución de estas últimas especies en comparación con la de *C. myosuroides*, la cual fue menor (Fig. 3). Los resultados de este estudio sugieren que la topografía de la Chinantla, favorece la alta variedad de hábitats para las plantas vasculares, como consecuencia de su estrecha relación con la temperatura y la humedad del suelo (Moeslund et al., 2013).

Por otro lado, al contrastar la densidad del núcleo de los gradientes altitudinales de cada especie versus otra, el porcentaje de traslape más elevado se observó entre *A. firma* y *C. bicrenata* (42.09%), seguido del porcentaje obtenido entre *C. myosuroides* y *S. horrida* (28.59%). A la vez, *A. firma* y *C. bicrenata* mostraron los porcentajes de traslape más pequeños con *C. myosuroides*, cuyos valores fueron de 0.01% y 0.49%, respectivamente (Fig. 3). Estos resultados sugieren mayor similitud en el nicho parcial considerando el gradiente altitudinal entre *C. bicrenata* y *A. firma*, así como entre esta última y *S. horrida* (Fig. 3). Por el contrario, los resultados sugieren que entre *A. firma* y *C. myosuroides*, así como entre *C. myosuroides* y *C. bicrenata* habría mayor discrepancia en preferencias micro ambientales.

Estos resultados abren nuevas posibilidades para comprender y dilucidar el papel de la topografía en la distribución de las plantas vasculares. Por ejemplo, los resultados sugieren que *A. firma* es una especie más especialista que las otras al registrar un intervalo de distribución altitudinal más estrecho cuyos límites en el área de muestreo fueron de entre 1290 y 2031 m, con un óptimo hacia 1550 ± 120.88 m DMA. En contraste, *S. horrida* sería una especie con menor preferencia por el hábitat al mostrar una amplitud de distribución altitudinal más amplia (590-2070 m) con un

óptimo relativo hacia 900 ± 385.90 m DMA (Cuadro 1, Fig. 3). Por lo tanto, ante el acelerado cambio de uso de suelo que experimentan los bosques mesófilos de montaña en México (CONABIO, 2010) o ante un eventual cambio drástico del clima, la primera especie correría mayor riesgo.

En un contexto de sustentabilidad, las variaciones micro-topográficas y la alta rugosidad del terreno son importantes al propiciar alta diversidad, no solo de plantas vasculares como las especies estudiadas, sino también de organismos como cianobacterias, algas, hongos, líquenes y musgos, que crecen al nivel de suelo y que en conjunto mantienen una humedad alta del mismo, además de prevenir la erosión hídrica, regular la radiación solar o minimizar la lixiviación de nutrientes (López-Romero et al., 2016; Walte-Vega et al., 2017). Por lo tanto, conocer las características de relieve y otros rasgos topográficos del terreno, como los reportados aquí, fortalece el conocimiento de la topografía local de los helechos arborescentes. Este conocimiento podría tener diferentes usos y aplicaciones, incluidas las acciones enfocadas a la restauración ecológica; para realizar proyecciones de la respuesta futura de los helechos arborescentes al cambio climático y para evaluar la susceptibilidad de deslizamientos de la superficie del terreno (Gao, 1993; Ropars y Boudreau, 2012). Es deseable que, en estudios futuros se considere el papel de los factores antropogénicos debido a que, durante la toma de datos de campo se observaron indicios fuertes de cambios de uso de suelo, principalmente franjas agrícolas, asentamientos humanos y establecimiento de caminos o brechas (Apéndice 2).

Conclusiones

Los resultados sugieren que en el área de estudio la disposición de los helechos arborescentes a lo largo del gradiente altitudinal es el resultado de la acción de varios factores locales, incluidos la pendiente, la elevación y la exposición, por lo que la heterogeneidad topográfica local propicia distribuciones discontinuas y no uniformes de las especies estudiadas. También se concluye que hay mayor similitud entre el nicho parcial (basado en el gradiente altitudinal) de *Cyathea bicrenata* y de *Alsophila firma*, así como entre esta última y *Sphaeropteris horrida*, pero mayor disimilitud entre *Alsophila firma* y *Cyathea myosuroides*, y entre esta y *Cyathea bicrenata*.

Contribución de autores

PA concibió y diseñó el estudio; propuso las fórmulas y el enfoque estadístico aplicado, realizó los análisis e interpretó los resultados; coordinó la colecta de datos en campo y redactó el borrador principal del manuscrito. PMLS revisó la redacción, elaboró el mapa, editó y estructuró el documento. GGA herborizó e identificó taxonómicamente las especies. EARC y MMMD revisaron, editaron y estructuraron el manuscrito. PA, PMLS, GGA, EARC y MMMD revisaron, corrigieron y aprobaron el documento final.

Financiamiento

El estudio fue realizado con recursos propios de los autores.

Agradecimientos

Los autores agradecen a las autoridades comunitarias y habitantes del área de muestreo por permitir el desarrollo del estudio. Los autores también agradecen a dos revisores anónimos y al equipo editorial de Acta Botanica Mexicana por las sugerencias de mejora al manuscrito.

Literatura citada

- Antúnez, P. 2021. Influence of physiography, soil and climate on *Taxus globosa*. *Nordic Journal of Botany* 39(3): 1-9. DOI: <https://doi.org/10.1111/njb.03058>
- Antúnez, P., E. A. Rubio-Camacho y C. Kleinn. 2021. Prueba de hipótesis en la investigación forestal, agropecuaria y en la ecología: retos y malentendidos sobre el uso de los niveles de significancia de 0.05 y 0.01. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios* 8(1): 1-5. DOI: <https://doi.org/10.19136/era.a8n1.2616>
- Bennie, J., B. Huntley, A. Wiltshire, M. O. Hill y R. Baxter. 2008. Slope, aspect, and climate: spatially explicit and implicit models of topographic microclimate in chalk grassland. *Ecological Modelling* 216(1): 47-59. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2008.04.010>
- Briones-Salas, M. Á. 2019. *Oryzomys chapmani* (Thomas, 1898). http://coleccion.ciidiroaxaca.ipn.mx/jspui/bitstream/COLEC_CIIDIROAX/164/1/Oryzomys%20chapmani.pdf (consultado agosto de 2021).
- Bruun, H. H., J. Moen, R. Virtanen, J. A. Grytnes, L. Oksanen y A. Angerbjörn. 2006. Effects of altitude and topography on species richness of vascular plants, bryophytes, and lichens



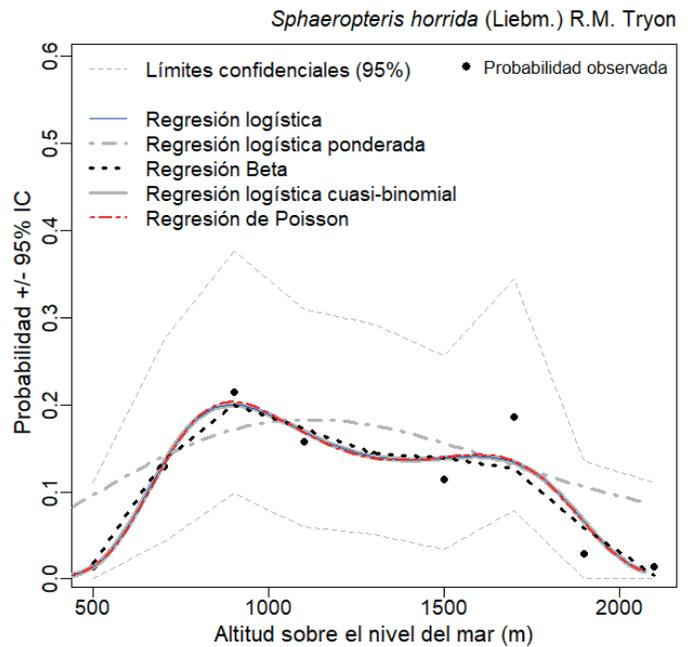
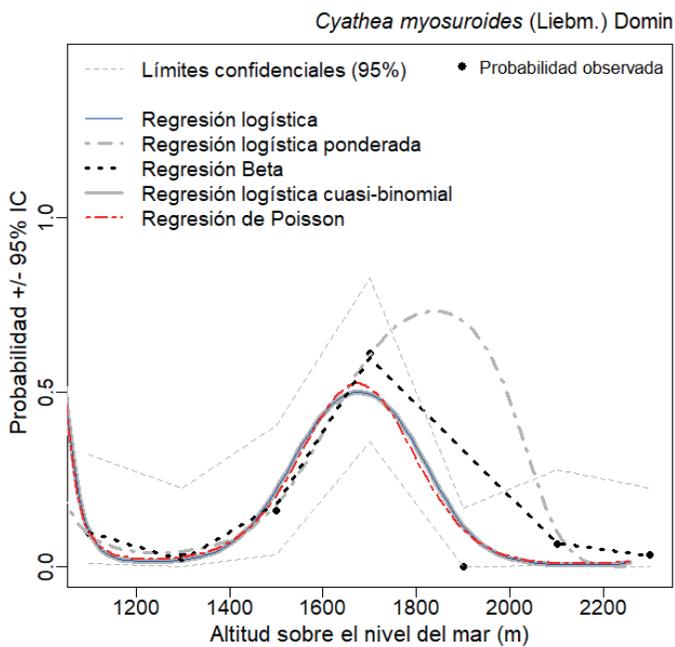
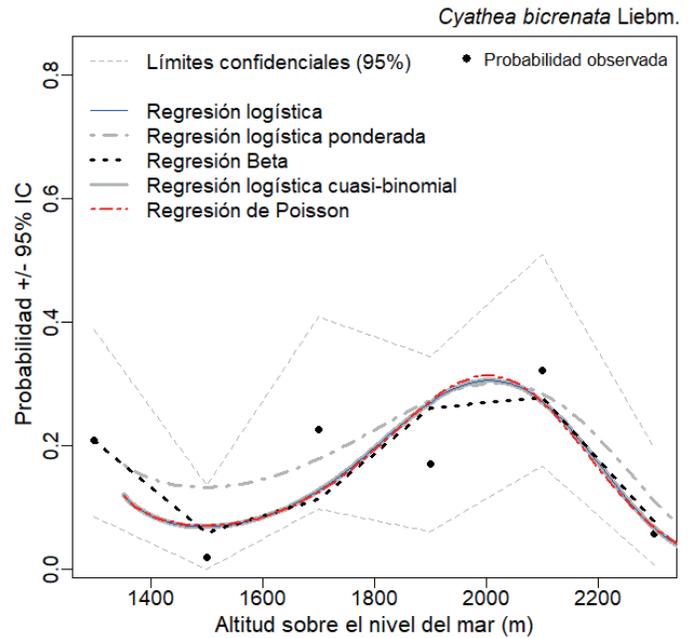
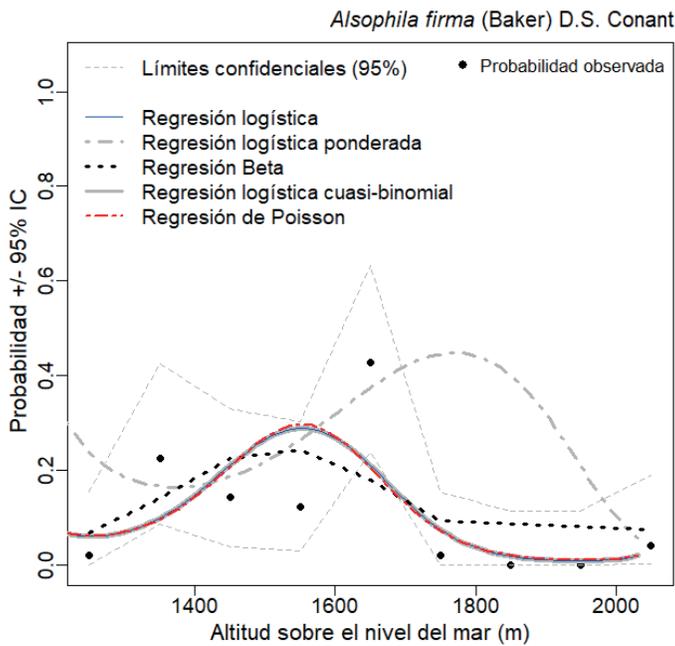
- in alpine communities. *Journal of Vegetation Science* 17(1): 37-46. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02421.x>
- CONABIO. 2010. El Bosque Mesófilo de Montaña en México: Amenazas y Oportunidades para su Conservación y Manejo Sostenible. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., México. 197 pp. <http://bioteca.biodiversidad.gob.mx/janium/Documentos/6529.pdf> (consultado agosto de 2021).
- Costa, F. R., W. E. Magnusson y R. C. Luizão. 2005. Mesoscale distribution patterns of Amazonian understorey herbs in relation to topography, soil and watersheds. *Journal of Ecology* 93(5): 863-878. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01020.x>
- Cui, B. S., H. J. Zhai, S. K. Dong, B. Chen y S. L. Liu. 2009. Multivariate analysis of the effects of edaphic and topographical factors on plant distribution in the Yilong lake basin of Yun-Gui Plateau, China. *Canadian Journal of Plant Science* 89(1): 211-221. DOI: <https://doi.org/10.4141/CJPS08013>
- De León Mata, G. D., A. García-Arévalo, S. Andrade-Herrera y A. Ruiz-Marín. 2013. Distribución de la vegetación a través de un transecto sobre la Sierra Madre Occidental de Durango, México. *Revista Latinoamericana de Recursos Naturales* 9(1): 30-40.
- Dunn, P. K. y G. K. Smyth. 2018. Generalized linear models with examples in R. Springer. New York, USA. 562 pp. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-1-4419-0118-7>
- Ferrari, S. y F. Cribari-Neto. 2004. Beta regression for modelling rates and proportions. *Journal of Applied Statistics* 31(7): 799-815. DOI: <https://doi.org/10.1080/0266476042000214501>
- Frome, E. L. 1983. The analysis of rates using Poisson regression models. *Biometrics* 39(3): 665-674. DOI: <https://doi.org/10.2307/2531094>
- Gao, J. 1993. Identification of topographic settings conducive to land sliding from DEM in Nelson County, Virginia, USA. *Earth Surface Processes and Landforms* 18(7): 579-591. DOI: <https://doi.org/10.1002/esp.3290180702>
- Hernández-Rojas, A. 2018. Richness patterns of ferns along an elevational gradient in the Sierra de Juárez, Oaxaca, Mexico: a comparison with Central and South America. *American Fern Journal* 108(3): 76-94. DOI: <https://doi.org/10.1640/0002-8444-108.3.76>
- Ishiki-Ishihara, M. 1988. Las selvas bajas perennifolias del cerro Salomón, región de Chimalapa, Oaxaca: flora, comunidades, y relaciones fitogeográficas. Tesis de maestría. Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, Instituto de enseñanza e Investigación en Ciencias Agrícolas, Centro de Botánica. Texcoco, México. 201 pp.
- Lavariaga, M. C., J. A. Ríos-Solís, J. J. Flores-Martínez, R. E. Galindo-Aguilar, V. Sánchez-Cordero, S. Juan-Albino e I. Soriano-Martínez. 2020. Community-based monitoring of jaguar (*Panthera onca*) in the Chinantla region, Mexico. *Tropical Conservation Science* 13: 1-16. DOI: <https://doi.org/10.1177/1940082920917825>
- Cedeño-Valdiviezo, A. y P. Torres-Lima. 2016. La Chinantla oaxaqueña: la historia de un patrimonio perdido. *Diseño y Sociedad* 38-39: 54-61.
- López-Romero, J. M., K. Riaño y O. Briones. 2016. Germinación y frecuencia de esporofitos de dos especies simpátricas de *Blechnum* (Blechnaceae). *Acta Botanica Mexicana* 117: 47-58. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm117.2016.1167>
- Miyamoto, K., E. Suzuki, T. Kohyama, T. Seino, E. Mirmanto y H. Simbolon. 2003. Habitat differentiation among tree species with small-scale variation of humus depth and topography in a tropical heath forest of Central Kalimantan, Indonesia. *Journal of Tropical Ecology* 19(1): 43-54. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467403003067>
- Moeslund, J. E., L. Arge, P. K. Bøcher, T. Dalgaard y J. C. Svenning. 2013. Topography as a driver of local terrestrial vascular plant diversity patterns. *Nordic Journal of Botany* 31(2): 129-144. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2013.00082.x>
- Nelder, J. A. y R. W. Wedderburn. 1972. Generalized linear models. *Journal of the Royal Statistical Society: Series A (General)* 135(3): 370-384. DOI: <https://doi.org/10.2307/2344614>
- Ortega-Escalona, F. y G. Castillo-Campos. 1996. El bosque mesófilo de montaña y su importancia forestal. *Ciencias* 43: 1-8. <http://revistas.unam.mx/index.php/cns/article/download/11518/10843> (consultado agosto 2021).
- Ortiz-Martínez, T., V. Rico-Gray y E. Martínez-Meyer. 2008. Predicted and verified distributions of *Ateles geoffroyi* and *Alouatta palliata* in Oaxaca, Mexico. *Primates* 49(3): 186-194. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10329-008-0088-z>
- Pastore, M. 2018. Overlapping: a R package for estimating overlapping in empirical distributions. *Journal of Open Source Software* 3(32): 1023. DOI: <https://doi.org/10.21105/joss.01023>
- Paul, P., M. L. Pennell y S. Lemeshow. 2013. Standardizing the power of the Hosmer-Leeshawn goodness of fit test in large



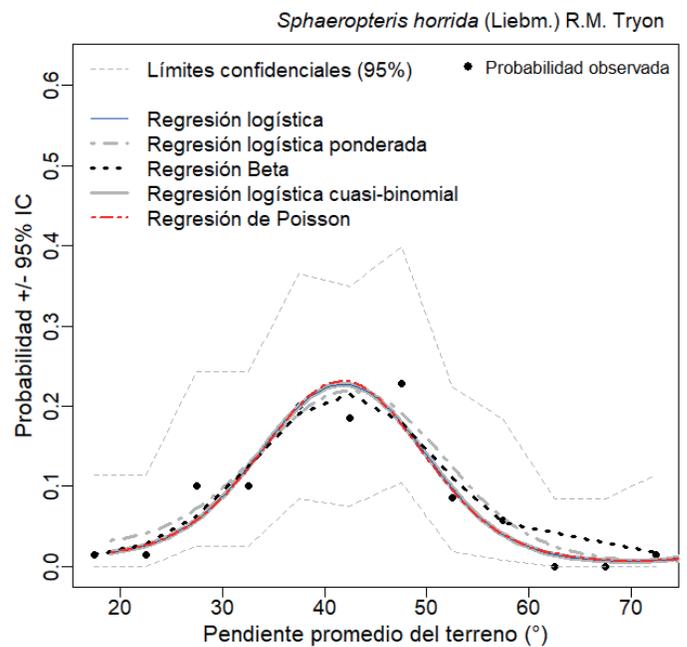
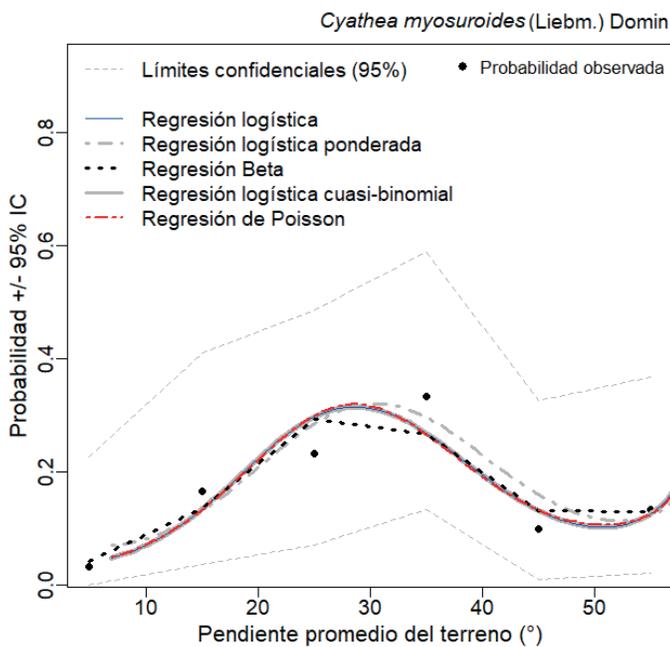
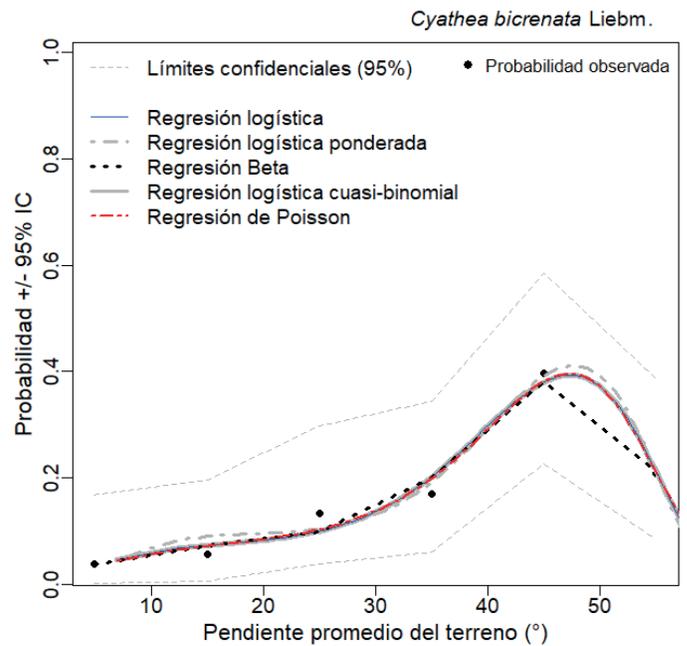
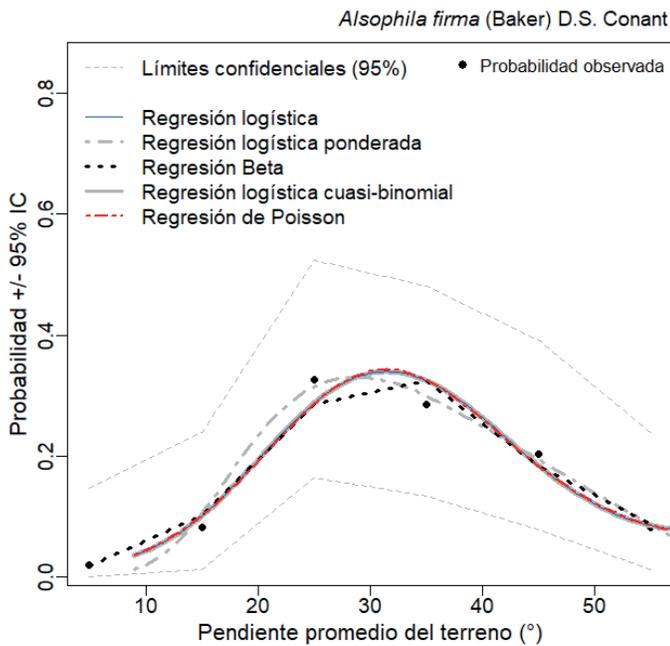
- data sets. *Statistics in Medicine* 32(1): 67-80. DOI: <https://doi.org/10.1002/sim.5525>
- Pérez-Paredes, M. G., A. Sánchez-González y J. D. Tejero-Díez. 2014. Estructura poblacional y características del hábitat de dos especies de Cyatheaceae del estado de Hidalgo, México. *Botanical Sciences* 92(2): 259-271. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.48>
- R Core Team. 2021. R: a language and environment for statistical computing - R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. 3551 pp. <https://cran.r-project.org/doc/manuals/r-release/fullrefman.pdf> (consultado agosto de 2021).
- Rehfeldt, G. E. 2006. A spline model of climate for the western United States. General Technical Report. RMRS-GTR-165. US Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. Fort Collins, USA. 165 pp.
- Ropars, P. y S. Boudreau. 2012. Shrub expansion at the forest-tundra ecotone: spatial heterogeneity linked to local topography. *Environmental Research Letters* 7(1): 015501. DOI: <https://doi.org/10.1088/1748-9326/7/1/015501>
- Rzedowski, J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botanica Mexicana* 35: 25-44. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm35.1996.955>
- Rzedowski, J. y R. Palacios-Chávez. 1977. El bosque de *Engelhardtia (Oreomunnea) mexicana* en la región de La Chinantla (Oaxaca, México). Una reliquia del Cenozoico. *Botanical Sciences* 36: 93-127. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.1161>
- Martínez-Salas, E. y C. H. Ramos. 2013. Biodiversidad de Pteridophyta en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 110-113. DOI: <https://doi.org/10.7550/rmb.31827>
- Scott, D. W. 2009. Sturges' rule. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Computational Statistics* 1(3): 303-306. DOI: <https://doi.org/10.1002/wics.35>
- SEMARNAT. 2010. NORMA Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. Diario Oficial de la Federación. Cd. Mx., México. http://dof.gob.mx/nota_detalle_popup.php?codigo=5173091 (consultado diciembre de 2021).
- Sturges, H. A. 1926. The choice of a class interval. *Journal of the American Statistical Association* 21(153): 65-66. DOI: <https://doi.org/10.1080/01621459.1926.10502161>
- Tejeda-Sartorius, D. 2017. Prácticas de conservación y restauración de suelos en climas húmedos. *Agroproductividad* 10(1): 37-43. <https://core.ac.uk/download/pdf/249320715.pdf> (consultado septiembre de 2021).
- Uscanga-Morales, L. A. y M. Perevochtchikova. 2020. De pago por servicios ambientales hidrológicos a fondos concurrentes: estudio de percepción social en una comunidad forestal de Oaxaca, México. *Sociedad y Ambiente* 23(1): 1-31. DOI: <https://doi.org/10.31840/sya.vi23.2161>
- Vargas-Ríos, O. 2011. Restauración ecológica: biodiversidad y conservación. *Acta Biológica Colombiana* 16(2): 221-246.
- Vázquez-Torres, M., J. Campos-Jiménez y A. Cruz-Pérez. 2006. Los helechos y plantas afines del bosque mesófilo de montaña de Banderilla, Veracruz, México. *Polibotánica* 22: 63-77.
- Villaseñor, J. L. 2010. El bosque húmedo de montaña en México y sus plantas vasculares. Catálogo florístico-taxonómico. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad-Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. 40 pp. <http://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/Bosque%20humedo%20de%20montana.pdf> (consultado agosto de 2021).
- Walte-Vega, J. K., A. García-Romero, L. L. Manzo-Delgado y J. López-García. 2017. Factores de distribución de las comunidades del bosque húmedo de montaña: Volcán Cofre de Perote, México. *Bosque (Valdivia)* 38(1): 29-39. DOI: <https://doi.org/10.4067/S0717-92002017000100004>
- Young, K. L., M. K. Woo y S. A. Edlund. 1997. Influence of local topography, soils, and vegetation on microclimate and hydrology at a high Arctic site, Ellesmere Island, Canada. *Arctic and Alpine Research* 29(3): 270-284. DOI: <https://doi.org/10.2307/1552141>
- Zhang, Z. 2016. Residuals and regression diagnostics: focusing on logistic regression. *Annals of Translational Medicine* 4(10): 195. DOI: <https://doi.org/10.21037/atm.2016.03.36>
- Zibrán, M. F. 2007. Chi-squared test of independence. Department of Computer Science, University of Calgary. Alberta, Canada. 7 pp. <http://pages.cpsc.ucalgary.ca/~saul/wiki/uploads/CPSC681/topic-fahim-CHI-Square.pdf> (consultado agosto de 2021).



Apéndice 1: Resultados gráficos de las cinco funciones polinómicas probadas al evaluar la proporción de los helechos arborescentes en función de la altitud sobre el nivel del mar, pendiente media del terreno y exposición geográfica del terreno.

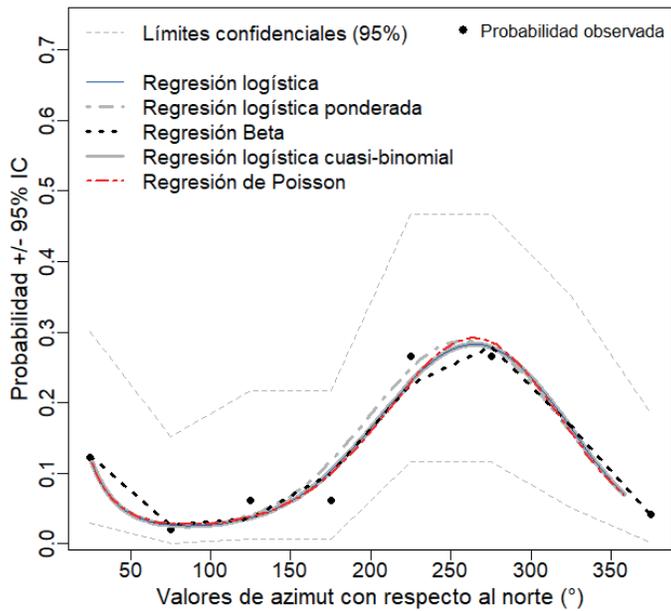


Apéndice 1: Continuación.

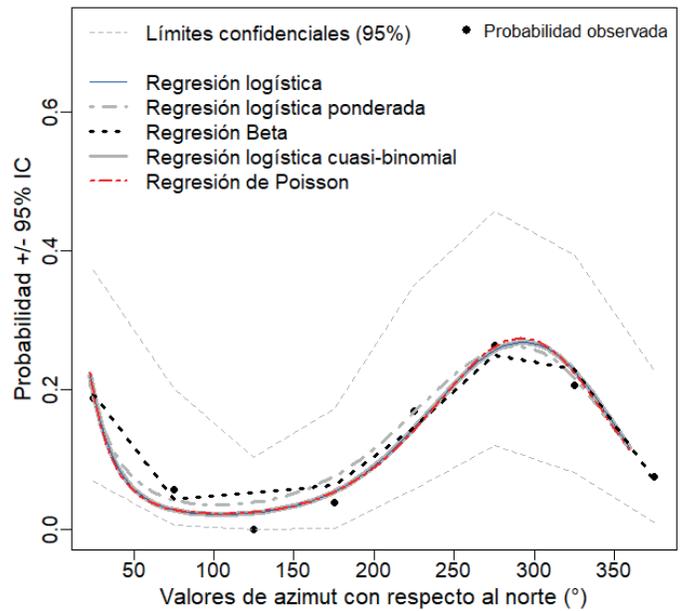


Apéndice 1: Continuación.

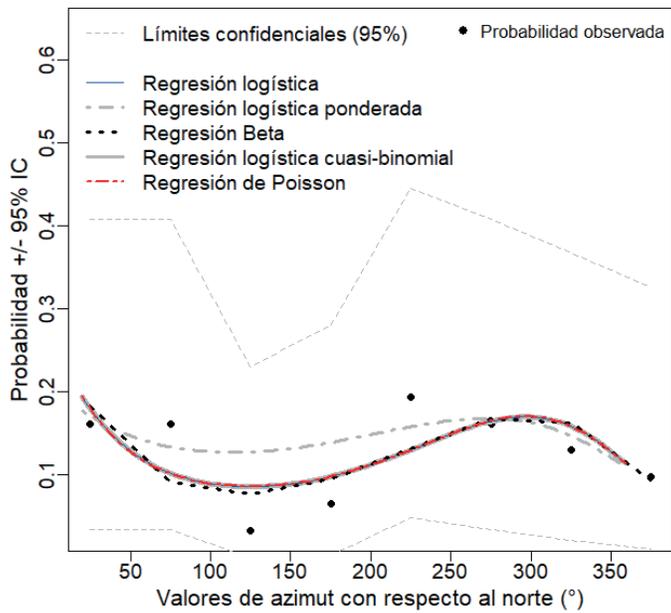
Alsophila firma (Baker) D.S. Conant



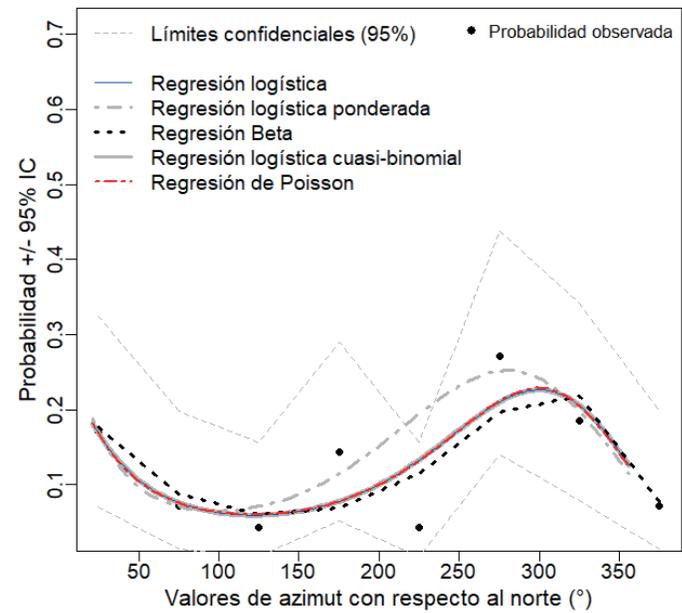
Cyathea bicrenata Liebm.



Cyathea myosuroides (Liebm.) Domin



Sphaeropteris horrida (Liebm.) R.M. Tryon



Apéndice 2: Anexo fotográfico que muestra: A. ejemplar de *Sphaeropteris horrida* (Liebm.) R.M. Tryon; B, C. el cambio de uso de suelo observado durante la toma de datos de campo en el área de estudio (La Chinantla, Oaxaca, México). A, B. áreas agrícolas en terrenos con inclinaciones moderadas a fuertes.



Apéndice 2: Continuación.

