



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

FACULTAD DE CIENCIAS  
ECOLOGÍA

**VARIACIÓN ESTRUCTURAL Y FLORÍSTICA DE LA VEGETACIÓN**  
**A LO LARGO DE UN GRADIENTE ALTITUDINAL EN UNA**  
**REGIÓN CON PATRÓN ESTACIONAL DE LLUVIA**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE  
**DOCTORA EN CIENCIAS**

PRESENTA

**SILVIA HORTENSIA SALAS MORALES**

TUTOR PRINCIPAL:

**DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO, FACULTAD DE CIENCIAS**

COMITÉ TUTORAL:

**DRA. ROSA IRMA TREJO VÁZQUEZ, INSTITUTO DE GEOGRAFÍA**  
**DR. JOSÉ ALEJANDRO ZAVALA HURTADO, POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**MÉXICO, D.F. DICIEMBRE, 2014**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO  
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**FACULTAD DE CIENCIAS  
ECOLOGÍA**

**VARIACIÓN ESTRUCTURAL Y FLORÍSTICA DE LA VEGETACIÓN  
A LO LARGO DE UN GRADIENTE ALTITUDINAL EN UNA  
REGIÓN CON PATRÓN ESTACIONAL DE LLUVIA**

**TESIS**

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE  
DOCTORA EN CIENCIAS**

**PRESENTA**

**SILVIA HORTENSIA SALAS MORALES**

**TUTOR PRINCIPAL:**

**DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO, FACULTAD DE CIENCIAS**

**COMITÉ TUTORAL:**

**DRA. ROSA IRMA TREJO VÁZQUEZ, INSTITUTO DE GEOGRAFÍA**

**DR. JOSÉ ALEJANDRO ZAVALA HURTADO, POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**MÉXICO, D.F. DICIEMBRE, 2014**



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/572/14

ASUNTO: Oficio de Jurado

**Dr. Isidro Ávila Martínez**  
**Director General de Administración Escolar, UNAM**  
**Presente**

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **18 de agosto de 2014**, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTORA EN CIENCIAS** del (la) alumno (a) **SALAS MORALES SILVIA HORTENSIA** con número de cuenta **99809951** con la tesis titulada: "**Variación estructural y florística de la vegetación a lo largo de un gradiente altitudinal en una región con patrón estacional de lluvia**", realizada bajo la dirección del (la) **DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO**:

Presidente:	DR. JOSÉ LUIS VILLASEÑOR RÍOS
Vocal:	DR. EDUARDO ALBERTO PÉREZ GARCÍA
Secretario:	DRA. ROSA IRMA TREJO VÁZQUEZ
Suplente:	DRA. GUADALUPE WILLIAMS LINERA
Suplente	DR. JOSÉ ALEJANDRO ZAVALA HURTADO

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

**Atentamente**  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"  
Cd. Universitaria, D.F. a 16 de octubre de 2014.

Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga  
Coordinadora del Programa

MCAA/MJFM/ASR/mnm



## Agradecimientos

Agradezco a la Universidad Nacional Autónoma de México, y en particular al Posgrado en Ciencias Biológicas, por haberme otorgado la oportunidad de culminar mi formación académica en el marco de este programa. El Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) me otorgó una beca para realizar estudios doctorales; además, brindó apoyo financiero para la realización de este estudio a través del proyecto de investigación “Perspectiva paisajística de la diversidad, dinámica y regeneración de la vegetación en el trópico estacionalmente seco” (CB-2009-01-128136), otorgado al Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo. Como parte de este proyecto, recibí una beca doctoral complementaria que me permitió llevar a buen término la investigación. Asimismo, la Sociedad para el Estudio de los Recursos Bióticos de Oaxaca, A.C. (SERBO, A.C.) brindó un importante apoyo económico y puso a mi disposición todos sus recursos logísticos y sus instalaciones, así como su personal, para apoyar distintas fases de esta investigación.

Mi más profundo agradecimiento al Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo por aceptar dirigir esta investigación y por su invaluable enseñanza. A la Dra. Rosa Irma Trejo Vázquez y al Dr. José Alejandro Zavala Hurtado, integrantes del Comité Tutorial, por su contribución a esta tesis y por el tiempo que compartieron conmigo. A los doctores Guadalupe Williams Linares, José Luis Villaseñor Ríos y Eduardo Alberto Pérez García, miembros del jurado, por las sugerencias a esta tesis, que permitieron fortalecerla.



## Agradecimientos personales

Sin el apoyo de mi madre y de mis hermanas Nancy y Rosario, este proyecto no hubiera sido posible. A Alice y Marcel Schibli, con cuyo apoyo pude tomarme estas “vacaciones”. A mis sobrinos Caheri y Nurivan por su hospitalidad.

A José Pascual, Arturo Sánchez, Fátima Maldonado, José Luis Lucas, José Francisco Pascual, colaboradores de la Sociedad para el Estudio de los Recursos Bióticos de Oaxaca, A.C., quienes compartieron conmigo las aventuras del trabajo de campo.

Al Dr. Alejandro de Ávila Blomberg, director del Jardín Etnobotánico de Oaxaca, por todo el apoyo que me brindó para poder realizar esta meta.

A Emily Lott y Fernando Chiang por su apoyo en la determinación del material botánico y la revisión de los textos. Edgar J. González Liceaga y Jonathan Solórzano Villegas me brindaron apoyo en la elaboración y evaluación de modelos matemáticos; Gilberto Hernández Cárdenas y José Alberto Gallardo Cruz me apoyaron en el uso de sistemas de información geográfica, y Marco Antonio Romero Romero me ayudó en la preparación de figuras y en numerosos problemas relacionados con programas de cómputo y manejo de información electrónica.

Finalmente no quiero dejar de mencionar a mis fieles y peludos compañeros Bearli, Bebé, Leila, Body, Cuca y Foxy, cuya presencia hizo más ligero y menos solitario este estudio.





*A mis mujeres (Sofia, Rosario y Nancy), sin ellas la vida no sería vida*

*A Leo Schibli, por el tiempo compartido y por lo que nos faltó vivir*



# Índice

<b>Resumen</b> .....	ix
<b>Abstract</b> .....	xi
<b>Capítulo 1.</b> Introducción.....	1
<b>Capítulo 2.</b> Descripción del área de estudio.....	17
<b>Capítulo 3.</b> The relationship of meteorological patterns with changes in floristic richness along a large elevational gradient in a seasonally dry region of southern Mexico.....	23
<b>Capítulo 4.</b> Elevational patterns in the vascular flora of a highly diverse region in southern Mexico.....	65
<b>Capítulo 5.</b> Variación estructural y florística de la vegetación en un gradiente altitudinal amplio en una región tropical estacionalmente seca y su relación con factores climáticos .....	79
<b>Capítulo 6.</b> Discusión general .....	121



## Resumen

Los estudios previos de la variación de los atributos de la vegetación en gradientes altitudinales se han caracterizado por dos sesgos importantes: se han concentrado en ambientes húmedos y los gradientes estudiados generalmente no están completos. Por lo tanto, sus resultados no permiten extraer conclusiones generales sobre la forma de la variación altitudinal de la vegetación y los factores que la determinan. En esta investigación se estudió un gradiente altitudinal completo, es decir, desde el nivel del mar hasta la parte más alta de la Sierra Madre del Sur en Oaxaca (sur de México), en una región con un patrón de precipitación fuertemente estacional. El objetivo general fue analizar la variación estructural y florística de la vegetación en un gradiente altitudinal en una región con lluvias estacionales, tratando de identificar los factores ambientales que explican esta variación. En particular, se pretendía: (1) caracterizar en detalle la variación ambiental a lo largo del gradiente altitudinal en términos de la precipitación, la humedad relativa y la temperatura, a partir de datos de campo y provenientes de otras fuentes; (2) analizar los patrones de distribución altitudinal de especies y familias, incluyendo el reconocimiento de las altitudes que concentran límites en dichas distribuciones; y (3) determinar los patrones de cambio altitudinal de la estructura y la composición florística de la vegetación, y examinar la relación entre estos cambios y el ambiente en el gradiente altitudinal. La pregunta central de esta investigación fue: ¿cómo son los cambios de la vegetación y la flora a lo largo de gradientes altitudinales amplios en regiones tropicales con lluvias estacionales? Se hipotetizó que a lo largo de este tipo de gradientes puede haber transiciones o discontinuidades abruptas tanto en la vegetación como en la flora, y que de haberlas, éstas tendrían que ser coincidentes con cambios bruscos de determinadas variables climáticas. A partir de información cartográfica y documental, en combinación con datos de campo de temperatura y humedad relativa tomados durante un año, se hizo una caracterización climática regional y un análisis de la variación altitudinal de estas variables. Se determinó que la temperatura disminuye conforme se incrementa la altitud, mientras que la humedad relativa tiene un ligero incremento en la parte media del gradiente. Los datos permitieron identificar dos cambios abruptos de la temperatura y una reducción fuerte de la humedad relativa en la porción de mayor altitud. Por otra parte, con información de poco más de 10,000 registros botánicos se determinó la variación altitudinal de la riqueza florística y se analizó la distribución altitudinal de algunas familias de plantas. El patrón altitudinal resultante consistió en que la riqueza florística

disminuyó conforme aumenta la altitud, pero este cambio no fue uniforme y gradual, pues hubo una discontinuidad abrupta entre 1800 y 2000 m, con una probable relación con un cambio fuerte en la temperatura. El análisis de grupos individuales de plantas reveló otros patrones de distribución altitudinal, lo que significa que hay respuestas independientes de estos grupos a cambios ambientales. Finalmente, con base en información obtenida en 19 sitios de muestreo de vegetación a lo largo del gradiente, se encontró que los patrones estructurales de variación altitudinal no mostraron una tendencia clara, excepto en el caso de los árboles pequeños (con diámetro a la altura del pecho  $\leq 10$  cm). Por el contrario, la densidad de los diferentes taxa mostraron patrones similares a los encontrados en el análisis de variación altitudinal de la riqueza florística, de decremento conforme se incrementa la altitud, con un cambio brusco entre 1800 y 2000 m. A partir de la integración de estos tres estudios individuales, se concluye que la temperatura es el factor ambiental más restrictivo en este gradiente y que la vegetación tiene una distribución discreta en al menos algunas altitudes, donde los factores ambientales muestran un cambio brusco. Particularmente se señala a la temperatura mínima anual de 10 °C como un umbral crítico que limita la distribución altitudinal de la vegetación termófila de afinidad tropical. La información generada en esta investigación contribuye a entender la distribución altitudinal de la vegetación en regiones con lluvias estacionales y los factores ambientales que restringen esta distribución. Potencialmente estos resultados pueden ser útiles para identificar patrones generales de distribución de la riqueza de especies a nivel mundial y en la evaluación de las posibles consecuencias del cambio climático en el planeta.

## **Abstract**

Previous studies on the variation of vegetation attributes along elevational gradients are biased because of two reasons: they focused on humid environments, and the gradients examined were generally incomplete. Therefore, it is not possible to draw general conclusions about the altitudinal variation of the vegetation, or the driving factors controlling the variation. In this investigation I studied a complete elevational gradient, from sea level to the mountaintop of the Sierra Madre del Sur in Oaxaca (southern Mexico), in a region with strong seasonality in precipitation. The main goal was to analyze the relationship between the variation in the structure and floristic composition of the vegetation along the gradient, and to identify the underlying environmental factors controlling these vegetation attributes. Specific goals were: (1) to characterize the environmental variation along the elevational gradient in terms of precipitation, relative humidity and temperature, using field data and information from other sources; (2) to analyze patterns of elevational distribution of species and families, and to determine those elevations where the limits of such distributions converge; and (3) to determine patterns of elevational change of vegetation structure and floristic composition, and to examine the relationship between these changes and the environment along the elevational gradient. The central question addressed in this research was: how do the vegetation and the flora change along a large elevational gradient in tropical regions with seasonal rainfall? I hypothesized that along such gradients, abrupt transitions or discontinuities exist both in the vegetation and the flora, and that these potential discontinuities coincide with abrupt changes in climatic variables. First, I conducted an analysis of elevational climate patterns of the study area based on maps and records from meteorological stations, as well as on field temperature and relative humidity data recorded for one year; I characterized the regional climate and analyzed the elevational variation of climatic variables. I found that temperature decreases with increasing elevation, whereas relative humidity increases slightly in the middle portion of the gradient. The results revealed two abrupt changes in temperature and a strong reduction of relative humidity at elevations above 3,000 m. I then analyzed the elevational variation in species richness and the altitudinal variation of some vascular plant families using a database containing over 10,000 botanical records. Species richness decreased with increasing altitude, but this change was not uniform or gradual because there was an abrupt change between 1800 and 2000 m, apparently related to an abrupt change in

temperature at this elevation. The analysis of individual plant groups revealed different patterns of elevational distribution, implying independent responses of these groups to environmental changes. Finally, I report an analysis of the elevational variation in the structure and floristic composition of the vegetation based on information from 19 sampling sites distributed along the gradient. Vegetation structure showed no clear patterns, except for small trees (diameter at breast height  $\leq 10$  cm) whose density significantly decreased with elevation, particularly at 2,600 m. In turn, density of several taxa showed similar patterns to those found for floristic richness, namely a decrease as altitude increases, with an abrupt reduction at 1,800-2,000 m. Integrating the results of these three individual studies led me to conclude that temperature is the most controlling environmental factor along this gradient, and that the continuity of vegetational change is clearly interrupted at some elevations, where environmental factors show abrupt changes themselves. In particular, an annual minimum temperature of 10 °C is a critical threshold that limits the elevational distribution of tropical thermophyllous vegetation. This research contributes to the understanding of the elevational distribution of vegetation in seasonally dry tropical regions, and of the environmental factors that cause such distribution. These results may be useful for understanding general patterns of species richness globally, and for assessing potential consequences of future climate change to the vegetation on our planet.



# **CAPÍTULO 1**

## **INTRODUCCIÓN**



## **Influencia del ambiente físico sobre la vegetación**

La variación regional de la vegetación está determinada por diferentes gradientes ambientales (Whittaker, 1975), los cuales pueden ser climáticos, edáficos y bióticos (Loveless, 1983), además de los factores históricos (Walter, 1973). El estudio de la relación entre gradientes ambientales y atributos de la vegetación tiene una trayectoria larga y ha incluido diversos enfoques: se han examinado factores tan variados como el suelo (Gentry, 1982; Jha y Singh 1990; Oliveira-Filho *et al.* 1998), la precipitación (Gentry, 1988; Bhattarai y Vetaas, 2003) y la altitud (Reeder y Riechert, 1975; Kitayama, 1992; Kapelle y Zamora, 1995; Lieberman *et al.*, 1996; Tallens *et al.*, 2005), o combinaciones de ellos (Clinebell *et al.*, 1995; Sánchez-González y López-Mata, 2005). En general, se acepta que a escalas mundiales o continentales la distribución de las formaciones vegetales o tipos de vegetación está fuertemente controlada por el clima (Stephenson, 1990; Beniston, 2000) y lo mismo sucede a nivel regional (Ohmann y Spies, 1998). El efecto del clima no sólo se ejerce sobre la vegetación en su conjunto, sino que también las especies arbóreas individuales suelen responder diferencialmente a los gradientes climáticos (Wang *et al.*, 2006).

La temperatura y la precipitación son dos factores climáticos muy importantes en sus efectos sobre la distribución de la vegetación y de las especies de plantas (Salisbury, 1926; Holdridge, 1982; Krebs, 1994). Diversos estudios han demostrado el papel central de la temperatura en la determinación de los cambios espaciales en la vegetación; la reducción de la presión atmosférica hace disminuir la temperatura en las montañas, la cual decrece en promedio 0.5 °C por cada 100 m de elevación (Adams, 2007). Aunque esta tasa de cambio (conocida en inglés como *lapse rate*) varía entre sitios, la hora del día, la estación del año, el tamaño y la posición de las montañas, así como el vapor de agua contenido en el aire (Newman, 2002; Tang y Fang, 2006), no hay duda de que la tolerancia al frío es un factor muy importante en la distribución altitudinal de las plantas. Una característica relevante asociada con la temperatura es la duración de la estación vegetativa o el periodo libre de heladas (Salisbury, 1926). Por ejemplo, las temperaturas invernales son responsables de los límites altitudinales para la supervivencia de algunas especies en montañas tropicales (Larcher y Bauer, 1981) y de la distribución de los bosques montanos tropicales (Grubb, 1977). Grellier (1980) encontró que la temperatura mínima del mes más frío es el dato más útil para delimitar tres zonas boscosas de Florida, y Tang y Fang (2006) concluyeron que la temperatura de la temporada de crecimiento es el factor primario que controla la distribución de

la vegetación en el gradiente altitudinal en el Monte Taibai, China. Por su parte, Pendry y Proctor (1996) concluyeron que los cambios en la estructura del bosque y en la composición de especies en Bukit Belalong, Brunei, se deben a la reducción de la temperatura con la altitud, mientras que Austin (1987) registró incrementos altitudinales en la riqueza de bosques de eucaliptos relacionados con el gradiente térmico.

En las regiones tropicales la relación altitud-precipitación es más compleja que en las templadas. En las cadenas montañosas de los trópicos, la lluvia depende de las condiciones geográficas particulares de cada sistema montañoso, por lo que su variación (y la de la humedad relativa) es mayor que la mostrada por la temperatura (Sarmiento, 1986). Por ejemplo, en algunas montañas la lluvia muestra un incremento a altitudes ubicadas entre 1000 y 1500 m s.n.m., aunque arriba de esta altitud muestra una reducción (Mcgregor y Nieuwolt, 1998). La disponibilidad de agua afecta la productividad de los bosques tropicales desde el nivel foliar hasta el ecosistema completo (Santiago y Mulkey, 2005). Wang *et al.* (2006) determinaron que la precipitación en la temporada de crecimiento (*i.e.*, cuando la temperatura media mensual  $> 5$  °C), es uno de los principales controladores de la distribución de los bosques en el NE de China. De igual forma, la diversidad vegetal de los bosques tropicales puede predecirse a partir de datos de precipitación (Gentry, 1982) y de su estacionalidad (Clinebell *et al.*, 1995).

La vegetación está influenciada también por otros factores ambientales, además de la temperatura y la precipitación, aunque con menor intensidad y dependiendo del lugar. Entre ellos están la humedad atmosférica, la velocidad del viento, el balance de radiación, la evapotranspiración y las características del suelo (Richards, 1996; Stephenson, 1998; Gallardo-Cruz *et al.*, 2009). Stephenson (1990) propuso que el balance de agua (*i.e.*, la interacción energía-agua en el ambiente) puede ayudar a dilucidar posibles mecanismos que controlan la distribución de la vegetación. De hecho, las relaciones entre la riqueza de angiospermas y la temperatura media anual, el déficit anual de agua y su interacción, así como las relaciones de esta riqueza con la evapotranspiración potencial anual y el déficit de agua, son muy fuertes a nivel mundial e independientes de las historias evolutivas y los ensambles funcionales de plantas en diferentes partes del mundo (Francis y Currie, 2003).

## Variación de la vegetación en gradientes altitudinales

La cuarta parte de los continentes está cubierta por montañas (Körner, 2007) y se reconoce de sobra la influencia predominante de los cambios de altitud sobre la vegetación. La primera descripción de los cambios altitudinales de la vegetación fue publicada por Conradus Gessner en 1555 en Zurich (Körner, 2009), pero fue Alexander von Humboldt quien inició el estudio formal de las respuestas altitudinales de la vegetación, utilizando a este gradiente como una herramienta heurística y un experimento natural (Lomolino, 2001).

Los principales sistemas montañosos de las regiones tropicales han atraído la atención de numerosos investigadores debido a los fuertes gradientes ambientales que se presentan a lo largo de distancias cortas, ya que esto causa una heterogeneidad muy marcada en la vegetación. Esta variación tan abrupta es la base de la afirmación expresada por Körner (2000) de que en los trópicos se pueden encontrar todas las zonas de vida del planeta en tan sólo 10 km de distancia. A pesar del gran número de publicaciones sobre este tema, todavía no es posible llegar a conclusiones generales y válidas para todos los sistemas montañosos, principalmente debido a que su estudio ha tenido un fuerte sesgo hacia comunidades propias de ambientes húmedos (Grubb, 1977; Gentry, 1988; Kitayama, 1992; Kappelle y Zamora, 1995; Kessler, 2000; Bachman *et al.*, 2004; Grytnes y Beaman, 2006), aunque hay algunas excepciones importantes (Hamilton y Perrott, 1981; Vázquez-G. y Givnish, 1998).

La zonación altitudinal de la vegetación tropical depende en gran medida del gradiente climático (Holdridge, 1947; Beard, 1955). Hace más de 25 años, Jones (1983) sugirió que la disminución de la presión y el incremento de la velocidad del viento al aumentar la altitud son probablemente los factores físicos fundamentales a lo largo de este gradiente, mientras que para Grubb (1977) la temperatura del aire y la radiación son los factores que limitan más fuertemente el crecimiento y la distribución de los bosques tropicales montanos. A lo largo de un gradiente altitudinal diferentes factores pueden afectar de manera diferencial a la vegetación; por ejemplo, en un estudio de la diversidad de plantas en un gradiente altitudinal en Xinjiang, China, se demostró la importancia del agua en las partes más bajas y de la temperatura en áreas de mayor elevación, mientras que las propiedades químicas y físicas del suelo prevalecieron en altitudes medias (Sang, 2009).

Numerosos estudios relacionados con los gradientes altitudinales han analizado la variación de

la diversidad biológica a lo largo de éstos. En el caso de las especies de plantas, en general sus resultados coinciden en la existencia de una relación inversamente proporcional entre la diversidad de la flora y la altitud (Lieberman *et al.*, 1996; Kappelle y Zamora, 1995; Kappelle *et al.*, 1995; Vázquez-G. y Givnish, 1998; Odland y Birks, 1999; Grytnes y Vetaas; 2002; Grytnes y Beaman, 2006). Investigaciones de tipo faunístico han reportado resultados similares (Patterson *et al.*, 1998; Hawkins, 1999; Nathan y Werner, 1999; Kattan y Franco, 2004). Sin embargo, hay evidencias que sugieren que esta relación inversa entre diversidad y altitud no es general, como es el caso de la flora en algunas localidades de Tanzania (Tallens *et al.*, 2005; Lovett, 1999).

A pesar de estas relaciones generales entre diversidad y altitud, otros resultados han mostrado comportamientos de la riqueza independientes de la altitud, o no lineales. Bachman *et al.* (2004) determinaron que el tamaño del área y el efecto de la parte media del dominio (*mid-domain effect*) explican la variación en la riqueza de palmas en montañas de Nueva Guinea, mientras que en los Andes bolivianos Kessler (2001) encontró un pico en la diversidad alfa entre 500 y 1500 m para un cierto grupo de plantas, aunque la diversidad beta fue independiente de la elevación, y el endemismo y la diversidad gama tuvieron un máximo entre 1500 m y el límite arbóreo. Bhattarai *et al.* (2004) reportaron que la riqueza máxima de especies de helechos se ubica más o menos a la mitad del gradiente altitudinal en los Himalaya nepalés, en coincidencia con los resultados de algunos estudios de fauna (Sánchez-Cordero, 2001; Herzog *et al.*, 2005).

Una controversia interesante y todavía no resuelta derivada de estos estudios es que a pesar de la coincidencia sobre la variación altitudinal de la riqueza específica, existen planteamientos encontrados sobre cómo se comporta dicha variabilidad. A partir de una revisión de estudios sobre esta variación, Rahbek (1995, 1997) reconoció tres principales distribuciones altitudinales de la biota: (1) una disminución monotónica con el aumento de altitud; (2) un modelo de campana o de joroba (*hump-shaped pattern*), con un máximo en elevaciones medias (el modelo más común en los estudios revisados); y (3) una riqueza constante desde las tierras bajas hasta las elevaciones medias, seguida por una fuerte disminución en los sitios más altos. Estas diferentes distribuciones dependen del grupo o el tamaño del área de estudio (Gentry y Dodson, 1987; Kessler, 2000; Lomolino, 2001; Grytnes y Beaman, 2006). Por ello, Herzog *et al.* (2005) concluyeron que la relación entre los gradientes altitudinales y los atributos de la vegetación todavía no está claramente entendida, e incluso plantearon que quizá existan otros modelos que aún no han sido descubiertos.

Algunos estudios han documentado cambios altitudinales en los atributos estructurales de la vegetación, pero las tendencias son inconsistentes entre regiones y localidades. Por ejemplo, Hamilton y Perrot (1981) reportaron que la densidad de árboles disminuye en altitudes medias, mientras que el área basal se mantiene casi constante a lo largo del gradiente. Por el contrario, Lieberman *et al.* (1996) encontraron que la vegetación alcanza su mayor altura en la parte media del gradiente, mientras que los picos de área basal se presentan en el extremo de mayor altitud. Vázquez-G. y Givnish (1998) determinaron que el área basal arbórea aumenta casi cinco veces entre 1500 y 2500 m s.n.m., mientras que la densidad se incrementa sólo ligeramente en esas altitudes. Por su parte, Williams-Linera *et al.* (2013) no encontraron un patrón altitudinal significativo para la estructura de la vegetación en el intervalo correspondiente a los bosques nublados en el centro de Veracruz, y Bruijnzeel y Veneklaas (1998) propusieron que el principal cambio altitudinal en la estructura de la vegetación es la disminución de su estatura, el cual suele estar acompañado de una tendencia de las hojas a ser más pequeñas, gruesas y duras. En síntesis, todavía no existe un consenso ni modelos generales aplicables a todos los organismos, comunidades, gradientes ambientales o sistemas montañosos, y la necesidad de hacer nuevos estudios de la variación de la vegetación en gradientes altitudinales, sobre todo en ambientes donde esta relación no ha sido examinada con detalle, sigue vigente.

Una característica común a muchos estudios es que los extremos de los gradientes altitudinales examinados han sido excluidos, es decir, sus resultados sólo muestran lo que sucede en un segmento de dicho gradiente, lo cual limita todavía más la posibilidad de extraer conclusiones generales (Lomolino, 2001; Rahbek, 2005; Grytnes y Beaman, 2006; Nogués-Bravo *et al.*, 2008). Rahbek (2005) analizó 204 conjuntos de datos disponibles en 1,227 artículos publicados entre 1995 y 2004 relacionados con los cambios en la diversidad dependientes de la altitud; sólo 32 de estos conjuntos incluían gradientes completos ( $\leq 500$  y  $\geq 2000$  m s.n.m.), quizá debido a que en zonas montañosas las partes bajas y altas de los gradientes altitudinales han sido fuertemente perturbadas por actividades humanas (Nogués-Bravo *et al.*, 2008).

### **Distribución altitudinal de comunidades de ambientes húmedos y estacionalmente secos**

El sesgo hacia los sistemas tropicales húmedos en los estudios de los cambios altitudinales de la vegetación dificulta hacer generalizaciones sobre estos patrones y los factores ambientales que

los controlan en regiones menos húmedas. En las regiones donde la disponibilidad de agua no es un factor crucial en el gradiente, la temperatura parece ser el factor ambiental más restrictivo de la distribución altitudinal de las especies (Jones, 1983; Whitmore, 1990; Newman, 2002). Por lo tanto, especies con tolerancias térmicas amplias pueden tener distribuciones extensas en el gradiente altitudinal, haciendo que las transiciones entre las distintas comunidades sean más bien graduales. Por el contrario, en regiones tropicales con menor disponibilidad de agua, las temperaturas altas de las porciones bajas generan una demanda evaporativa del aire muy elevada (Jones, 1983) y, por lo tanto, condiciones de xerofitía en dichas altitudes. Con el aumento de altitud y la consecuente reducción de la temperatura, las condiciones de xerofitía pueden disminuir rápidamente, al grado que se pueden presentar comunidades con un carácter más cálido en porciones más altas. De ser así, es razonable esperar que en regiones estacionalmente secas las especies vegetales tengan distribuciones altitudinales más restringidas que en las regiones húmedas, porque ahora hay dos factores fuertes que limitan su distribución, la temperatura y el agua, y que esto a su vez se vea reflejado en la existencia de al menos una transición abrupta en las características de la vegetación.

Algunas investigaciones han mostrado que la vegetación varía paulatinamente a lo largo de gradientes ambientales (Lovett, 1996, 1998; Sánchez-González y López-Mata, 2003), pero otras han reportado la existencia de distribuciones discretas, con límites bastante bien definidos entre las comunidades (Kitayama, 1992; Hemp, 2006). La situación es complicada porque los dos tipos de distribución pueden presentarse en una misma localidad, por ejemplo dependiendo de qué tan fuerte es el gradiente, como lo muestra el estudio de Beals (1969) en Etiopía.

Con base en estos antecedentes teóricos, en este estudio se planteó como objetivo general analizar la variación estructural y florística de la vegetación en un gradiente altitudinal en una región con lluvias estacionales, tratando de identificar los factores ambientales que explican esta variación. Específicamente, se abordó la siguiente pregunta: ¿cómo son los cambios de la vegetación y la flora a lo largo de un gradiente altitudinal amplio en una región tropical con lluvias estacionales? Los objetivos particulares fueron: (1) caracterizar en detalle la variación ambiental a lo largo del gradiente altitudinal en términos de la precipitación, la humedad relativa y la temperatura, a partir de datos de campo y provenientes de otras fuentes; (2) analizar los patrones de distribución altitudinal de especies y familias, incluyendo el reconocimiento de las altitudes que concentran límites en dichas distribuciones; y (3) determinar los patrones de cambio



altitudinal de la estructura y la composición florística de la vegetación, y examinar la relación entre esta variación de la vegetación con los factores ambientales en el gradiente altitudinal.

## **Hipótesis**

El conocimiento revisado en las secciones anteriores sugiere que en gradientes altitudinales extensos (*i.e.*, desde sitios cercanos al nivel del mar hasta las cimas de montañas altas) en regiones tropicales con lluvias estacionales puede haber fuertes restricciones en el desarrollo de la vegetación impuestas por los factores ambientales, particularmente de humedad y temperatura. Por lo tanto, en esta investigación se planteó la hipótesis de que a lo largo de un gradiente de este tipo puede haber transiciones o discontinuidades abruptas tanto en la vegetación como en la flora, y que de haberlas éstas tendrían que ser coincidentes con cambios bruscos de determinadas variables climáticas.

## **Estructura de la tesis**

Además de este capítulo introductorio (Capítulo 1), la tesis cuenta con otros cinco. En el Capítulo 2 se describió en detalle el área de estudio. Los Capítulos 3, 4 y 5 abordan diferentes temas relacionados con el objetivo central y cada uno tiene un formato de artículo científico, con su propia introducción, métodos, resultados y conclusiones. En el Capítulo 6 se presentan las conclusiones generales. Debido a que la base de esta investigación era la información climática del área de estudio, en el Capítulo 3 se abordó este tema, que cubrió el objetivo particular 1. En él se hizo un análisis de la variación climática a lo largo del gradiente altitudinal, en particular de la temperatura y de la humedad relativa, para lo cual se utilizó información documental y datos generados en campo durante un año. En el Capítulo 4 se abordó el segundo objetivo particular; en él se analizó información florística contenida en una base de datos construida a lo largo de muchos años con el fin de determinar los patrones de variación altitudinal de diferentes taxa, incluyendo algunas familias individuales. En el Capítulo 5, que cubrió el objetivo particular 3, se analizaron los resultados obtenidos en el muestreo de la vegetación realizado en 19 sitios distribuidos en el gradiente altitudinal. Con la integración de los resultados de estos tres capítulos fue posible extraer las conclusiones generales que se presentan en el Capítulo 6.

## Referencias

- Adams, J. 2007. *Vegetation-Climate Interaction. How Vegetation Makes the Global Environment*. Springer-Praxis, Londres.
- Austin, M.P. 1987. Models for the analysis of species' response to environmental gradients. *Vegetatio* 69: 35-45.
- Bachman, S., W.J. Baker, N. Brummit, J. Dransfield y J. Moat. 2004. Elevational gradients, area and tropical island diversity: an example from the palms of New Guinea. *Ecography* 27: 299-310.
- Beals, E.W. 1969. Vegetational change along altitudinal gradients. *Science* 165: 981-985.
- Beard, J.S. 1955. The classification of tropical American vegetation-types. *Ecology* 36: 89-100.
- Beniston, M. 2000. *Environmental Change in Mountains and Uplands*. Arnold Publication. Londres.
- Bhattarai, K.R. y O.R. Vetaas. 2003. Variation in plant species richness of different life forms along a subtropical elevation gradient in the Himalayas, east Nepal. *Global Ecology and Biogeography* 12: 327-340.
- Bhattarai, K.R., O.R. Vetaas y J.A. Grytnes. 2004. Fern species richness along a central Himalayan elevational gradient, Nepal. *Journal of Biogeography* 31: 389-400.
- Bruijnzeel, L.A. y E.J. Veneklaas. 1998. Climatic conditions and tropical montane forest productivity: the fog has not lifted yet. *Ecology* 79: 3-9.
- Clinebell, R., O. Phillips, A. Gentry, N. Starks y H. Zuuring. 1995. Prediction of Neotropical tree and liana species richness from soil and climatic data. *Biodiversity and Conservation* 4: 56-90.
- Francis, A.P. y D.J. Currie. 2003. A globally consistent richness-climate relationship for angiosperms. *American Naturalist* 161: 523-536.
- Gallardo-Cruz J.A., E.A. Pérez-García, J.A. Meave. 2009.  $\beta$ - Diversity and vegetation structure as influenced by slope aspect and altitude in a seasonally dry tropical landscape. *Landscape Ecology* 24:473-482.
- Gentry, A.H. 1982. Patterns of Neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology* 15: 1-84.
- Gentry, A.H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on

- environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75: 1-34.
- Gentry, A.H. y C.H. Dodson. 1987. Diversity and biogeography of Neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 74: 205-233.
- Greller, A.M. 1980. Correlation of some climate statistic with distribution of broadleaved forest zones in Florida, U.S.A. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 107: 189-219.
- Grubb, P.J. 1977. Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: with special reference to mineral nutrition. *Annual Review Ecology and Systematics* 8: 83-107.
- Grytnes, J.A. y J.H. Beaman. 2006. Elevational species richness patterns for vascular plants for Mount Kinabalu, Borneo. *Journal of Biogeography* 33: 1838-1849.
- Grytnes, J.A. y O.R. Vetaas. 2002. Species richness and altitude: a comparison between null models and interpolated plant species richness along the Himalayan altitudinal gradient, Nepal. *American Naturalist* 159: 294-304.
- Hamilton, A.C. y R.A. Perrott. 1981. A study of altitudinal zonation in the montane forest belt of Mt. Elgon, Kenia/Uganda. *Vegetatio* 45: 107-125.
- Hawkins, A.F.A. 1999. Altitudinal and latitudinal distribution of East Malagasy forests bird communities. *Journal of Biogeography* 26: 447-458.
- Hemp, A. 2006. Continuum or zonation? Altitudinal gradients in the forest vegetation of Mt. Kilimanjaro. *Plant Ecology* 184: 27-42.
- Herzog, S.K., M. Kessler y K. Bach. 2005. The elevational gradient in Andean bird species richness at the local scale: a foothill peak and a high-elevation plateau. *Ecography* 28: 209-222.
- Holdridge, L.R. 1947. Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science* 105: 367-368.
- Holdridge, L.R. 1982. *Ecología basada en zonas de vida*. Instituto Interamericano de Cooperación en Agricultura, San José.
- Jha, C.S. y J.S. Singh. 1990. Composition and dynamics of dry tropical forest in relation to soil texture. *Journal of Vegetation Science* 1: 609-614.
- Jones, H.G. 1983. *Plants and Microclimate. A Quantitative Approach to Environmental Plant Physiology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kappelle, M. y N. Zamora. 1995. Changes in woody species richness along an altitudinal gradient

- in Talamancan montane *Quercus* forests, Costa Rica. En: Churchill, S.P., H. Balslev, E. Forero y J.L. Luteyn (eds.). Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forest, pp. 135-148, The New York Botanical Garden, Nueva York.
- Kappelle, M., J.-G. Van Uffelen y A.M. Cleef. 1995. Altitudinal zonation of montane *Quercus* forests along two transects in Chirripó National Park, Costa Rica. *Vegetatio* 119: 119-153.
- Kattan, G.H. y P. Franco. 2004. Bird diversity along elevational gradients in the Andes of Colombia: area and mass effects. *Global Ecology and Biogeography* 13: 451-458.
- Kessler, M. 2000. Elevational gradients in species richness and endemism of selected plant groups in the central Bolivian Andes. *Plant Ecology* 149: 181-193.
- Kessler, M. 2001. Patterns of diversity and range size of selected plant groups along an elevational transect in the Bolivian Andes. *Biodiversity and Conservation* 10: 1897-1921.
- Kitayama, K. 1992. An altitudinal transect study of vegetation on Mount Kinabalu, Borneo. *Vegetatio* 102: 149-171.
- Körner, C. 2000. Why are there global gradients in species richness? Mountains might hold the answer. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 513-514.
- Körner, C. 2007. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 569-574.
- Körner, C. 2009. Global statistics of "Mountain" and "Alpine" research. *Mountain Research and Development* 29: 97-102.
- Krebs, Ch. J. 1994. *Ecology. The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. 4a ed., Harper Collins College Publishers, Menlo Park, California.
- Larcher, W. y H. Bauer. 1981. Ecological significance of resistance to low temperature. En: Lange, O.L., P.S. Nobel, C.B. Osmond y H. Ziegler (eds.). *Physiological Plant Ecology I. Responses to the Physical Environment*, Encyclopedia of Plant Physiology, pp. 403-437, Springer, Berlín.
- Lieberman, D., M. Lieberman, R. Peralta y G.S. Hartshorn. 1996. Tropical forests structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology* 84: 137-152.
- Lomolino, M.V. 2001. Elevations gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography* 10: 3-13.
- Loveless, A.R. 1983. *Principles of Plant Biology for the Tropics*. Longman, Nueva York.

- Lovett, J.C. 1996. Elevational and latitudinal changes in tree associations and diversity in the Eastern Arc mountains of Tanzania. *Journal of Tropical Ecology* 12: 629-650.
- Lovett, J.C. 1998. Continuous change in Tanzania moist forest tree communities with elevation. *Journal of Tropical Ecology* 14: 719-722.
- Lovett, J.C. 1999. Tanzanian forest tree plot diversity and elevation. *Journal of Tropical Ecology* 15: 689-694.
- Mcgregor, G.R. y S. Nieuwolt. 1998. *Tropical Climatology. An Introduction to the Climates of the Low Latitudes*. 2a ed. John Wiley & Sons. Chichester.
- Nathan, R. y Y.L. Werner. 1999. Reptiles and breeding birds on Mt. Hermon: patterns of altitudinal distribution and species richness. *Israel Journal of Zoology* 45: 1-33.
- Newman, A. 2002. *Tropical Rain Forest: Our Most Valuable and Endangered Habitat with a Blueprint for its Survival into the Third Millennium*. Checkmark Books, Nueva York.
- Nogués-Bravo, D., M.B. Araújo, T. Romdal y C. Rahbek. 2008. Scale effects and human impact on the elevational species richness gradients. *Nature* 453: 216-220.
- Odland A. y H.J.B. Birks. 1999. The altitudinal gradient of vascular plant richness in Aurland, western Norway. *Ecography* 22: 548-566.
- Oliveira-Filho, A., N. Curi, E. Vilela y D. Carvalho. 1998. Effects of canopy gaps, topography, and soils on the distribution of woody species in a central Brazilian deciduous dry forest. *Biotropica* 30: 362-375.
- Ohmann, J.L. y T.A. Spies. 1998. Regional gradient analysis and spatial pattern of woody plant communities of Oregon forests. *Ecological Monographs* 68: 151-182.
- Patterson, B.D., D.F. Stotz, S. Solari, J.W. Fitzpatrick y V. Pacheco. 1998. Contrasting patterns of elevational zonation for birds and mammals in the Andes of southeastern Peru. *Journal of Biogeography* 25: 593-607.
- Pendry, C.A. y J. Proctor. 1996. The causes of altitudinal zonation of rain forests on Bukit Belalong, Brunei. *Journal of Ecology* 84: 407-418.
- Rahbek, C. 1995. The elevation gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography* 18: 200-205.
- Rahbek, C. 1997. The relationship among area, elevation, and regional species richness in neotropical birds. *American Naturalist* 149: 875-902.
- Rahbek, C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness

- patterns. *Ecology Letters* 8: 224-239.
- Reeder, W.G. y S.E. Riechert. 1975. Vegetation changes along an altitudinal gradient, Santa Cruz Island, Galapagos. *Biotropica* 7: 162-175.
- Richards, P.W. 1996. *The Tropical Rain Forest: an Ecological Study*. 2a ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- Salisbury, E.J. 1926. The geographical distribution of plants in relation to climatic factors. *The Geographical Journal* 67: 312-335.
- Sánchez-Cordero, V. 2001. Elevation gradients of diversity for rodents and bats in Oaxaca, Mexico. *Global Ecology and Biogeography* 10: 63-76.
- Sánchez-González, A. y L. López-Mata. 2003. Clasificación y ordenación de la vegetación del norte de la Sierra Nevada, a lo largo de un gradiente altitudinal. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 74: 47-71.
- Sánchez-González, A. y L. López-Mata. 2005. Plant species richness and diversity along an altitudinal gradient in the Sierra Nevada, Mexico. *Diversity and Distributions* 11: 567-575.
- Sang, W. 2009. Plant diversity patterns and their relationship with soil and climatic factors along an altitudinal gradient in the middle Tianshan Mountain area, Xinjiang, China. *Ecological Research* 24: 303-314.
- Santiago, L.S. y S.S. Mulkey. 2005. Leaf productivity along a precipitation gradient in lowland Panama: patterns from leaf to ecosystem. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 349-356.
- Sarmiento, G. 1986. Ecological features of climate in high tropical mountains. En: *High Altitude Tropical Biogeography*. Vuilleumier F. y M. Monasterio (eds.), pp. 11-45, Oxford University Press, Oxford.
- Stephenson, N.L. 1990. Climatic control of vegetation distribution: the role of the water balance. *American Naturalist* 135: 649-670.
- Stephenson, N.L. 1998. Actual evapotranspiration and deficit: biologically meaningful correlates of vegetation distribution across spatial scales. *Journal of Biogeography* 25: 855-870.
- Tallens, L.A., J. C. Lovett, J.B. Hall y A.C. Hamilton. 2005. Phylogenetic diversity of forest trees in the Usambara mountains of Tanzania: correlations with altitude. *Botanical Journal of the Linnean Society* 149: 217-228.
- Tang, Z. y J. Fang. 2006. Temperature variation along the northern and southern slopes of Mt. Taibai, China. *Agricultural and Forest Meteorology* 139: 200-207.

- Vázquez-G., A. y T. Givnish. 1998. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlán. *Journal of Ecology* 86: 999-1020.
- Walter, H. 1973. *Vegetation of the Earth in Relation to Climate and the Eco-physiological Conditions*. Springer-Verlag, Nueva York.
- Wang, X-P., Z-Y. Tang y J-Y. Fang. 2006. Climatic control on forests and tree species distribution in the forest region of Northeast China. *Journal of Integrative Plant Ecology* 48: 778-789.
- Whitmore, T.C. 1990. *Tropical Rain Forests*. Oxford University Press, Nueva York.
- Whittaker, R.H. 1975. *Communities and Ecosystems*. 2a ed., McMillan, Nueva York.
- Williams-Linera, G., M. Toledo-Garibaldi y C.G. Hernández. 2013. How heterogeneous are the cloud forest communities in the mountains of central Veracruz, Mexico? *Plant Ecology* 214: 685-701.





## **CAPÍTULO 2**

### **Descripción del área de estudio**



El gradiente altitudinal estudiado se localiza en las regiones Costa y Sierra Sur del estado de Oaxaca, México (Fig. 1). En ellas, el estado de conservación de la vegetación es suficientemente bueno como para poder estudiar las comunidades vegetales en varios pisos altitudinales, desde el nivel del mar hasta poco más 3,600 m s.n.m. Por ser una superficie muy extensa, el área queda incluida en varios municipios, aunque la mayor parte corresponde a San Miguel del Puerto, Santo Domingo Ozolotepec y San Carlos Yautepec (INEGI 1981a, b, 1996).

El área se ubica en la Provincia Morfotectónica de la Sierra Madre del Sur. Los terrenos comprendidos desde el nivel del mar hasta 200 m de elevación corresponden a la Subprovincia de la Planicie Costera del Pacífico y por arriba esta cota a las Subprovincia de las Tierras Altas de Oaxaca y Puebla, ambas pertenecientes a la Zona de las Cuestas del Pacífico (Ferrusquía-Villafranca, 1998). El área es sumamente compleja en cuanto al tipo de rocas que la conforman, como se describe a continuación. En las partes de menor elevación afloran gneises de edad jurásica, que forman parte de la franja metamórfica definida como Complejo Xolapa; también en estas zonas bajas aflora un complejo metamórfico del Paleozoico, que son rocas asociadas con intrusiones. Hacia las zonas de elevaciones medias hay granitos de edad jurásico-cretácica, los cuales son batolitos asociados al evento metamórfico que originó el Complejo Xolapa. En elevaciones como el Cerro de la Virgen, La Sirena y una porción del Cerro Lobo afloran calizas del Cretácico, las cuales son calizas cristalinas de facies postarrecifales de plataforma. Finalmente, en las zonas de mayor elevación, incluyendo las cimas de las cumbres, los sustratos dominantes son gneises del Precámbrico del Complejo Oaxaqueño y granitos del Cretácico (INEGI 1984a, 1988a, 1989).

Los suelos son también muy variados; en las zona baja dominan los Cambisoles crómicos, hacia las zonas medias hay Regosoles eútricos y Feozems háplicos, y en las zonas de mayor altitud corresponden principalmente a Acrisoles órticos y húmicos (INEGI, 1988b, c, 1989b). El área se localiza en dos regiones hidrológicas de la vertiente del Pacífico (INEGI, 1988d, e, f). En las cimas nacen tres ríos muy importantes para Oaxaca: Copalita, Tehuantepec y Zimatán; los dos primeros son relevantes desde el punto de vista económico, mientras que el tercero lo es por constituir una de las pocas cuencas en la región Costa que mantiene grandes superficies de vegetación bien conservada en casi toda su superficie.

Los climas son subhúmedos a todo lo largo del gradiente, variando desde cálidos en las partes de menor altitud hasta templados en las partes más altas; en las zonas intermedias los climas son

semicálidos (INEGI, 1984b, c, d). En las partes más bajas la temperatura promedio varía de 22 a 26 °C y la precipitación de 600 a 1,000 mm. En elevaciones medias (500 a 2,000 m s.n.m.) la precipitación varía de 1,000 a 1,200 mm anuales y la temperatura va de 18 a 26 °C. En altitudes mayores la precipitación se mantiene constante (1,200 mm) y la temperatura disminuye, variando de 18 hasta 12 °C. Finalmente, en las zonas de mayor altitud, la precipitación es de 1,200 mm y la temperatura de 10 a 12 °C.

En la parte baja del gradiente (50-400 m s.n.m.), la vegetación corresponde a bosque tropical caducifolio (Salas-Morales, 2002), caracterizados por especies tropicales como *Bursera excelsa* (Kunth) Engl., *Cochlospermum vitifolium* (Willd.) Spreng., *Cordia elaeagnoides* DC., *Guaiacum coulteri* A. Gray, *Handroanthus chrysanthus* (Jacq.) S.O. Grose, *Lonchocarpus constrictus* Pittier, *L. emarginatus* Pittier, *Morisonia americana* L. y *Pterocarpus acapulcensis* Rose, entre otras. En las vegas de los ríos hay bosque tropical subcaducifolio con *Andira inermis* (W. Wright) Kunth ex DC., *Astianthus viminalis* (Kunth) Baill., *Inga inicuil* Schtdl. & Cham. ex G. Don, *Pithecellobium dulce* (Roxb.) Benth., *Swietenia humilis* Zucc. y *Thouinidium decandrum* (Bonpl.) Radlk. Entre 400 y 1,600 m s.n.m. se encuentra el bosque tropical subperennifolio, con *Astronium graveolens* Jacq., *Brosimum alicastrum* Sw., *Castilla elastica* Sessé, *Cojoba arborea* (L.) Britton & Rose, *Cupania dentata* DC., *Poulsenia armata* (Miq.) Standl. y muchas más (Salas-Morales *et al.*, 2003). En la franja de 1,600 a 2,000 m el bosque es más húmedo, con especies como *Clethra lanata* M. Martens & Galeotti, *Morella lindeniana* (C. DC.) S. Knapp y *Saurauia pringlei* Rose; entre 2,200 y 3,000 m hay bosques mixtos de pino-encino. Finalmente, en las partes más altas, arriba de 3,000 m, se presenta una dominancia casi total de *Pinus hartwegii* Lindl., a veces acompañada de *Abies hickelii* Flous & Gausson en algunas laderas muy húmedas. Las áreas agrícolas de riego se localizan principalmente hacia las vegas de los ríos y terrenos planos en las partes bajas del gradiente, en donde también las selvas son utilizadas para la ganadería extensiva. La agricultura de temporal se practica más intensivamente entre 200 y 600 m y entre 2,200 y 2,600 m de altitud.

## Referencias

Ferrusquía, I. 1998. Geología de México: una sinopsis. En: Ramamoorthy, T., R. Bye, A. Lot y J. Fa (Compiladores). Diversidad Biológica de México: Orígenes y Distribución. pp 3-108.

- Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- INEGI. 1981a. Carta Topográfica E15-10 D15-1 JUCHITÁN. Escala 1:250,000. México, D.F.
- INEGI. 1981b. Carta Topográfica E14-12 ZAACHILA. Escala 1:250,000. México, D.F.
- INEGI. 1984a. Carta Geológica E15-10 D15-1 JUCHITÁN. Escala 1:250,000. México, D.F.
- INEGI. 1984b. Carta de efectos climáticos regionales noviembre-abril y mayo-octubre E15-10 D15-1 JUCHITÁN. Escala 1:250,000. México, D.F.
- INEGI. 1984c. Carta de efectos climáticos regionales noviembre-abril y mayo-octubre D14-3 PUERTO ESCONDIDO. Escala 1:250,000. México, D.F.
- INEGI. 1984d. Carta de efectos climáticos regionales noviembre-abril y mayo-octubre E14-12 ZAACHILA. Escala 1:250,000. México, D.F.
- INEGI. 1988a. Carta Geológica D14-3 PUERTO ESCONDIDO. Escala 1:250,000. México, D.F.
- INEGI. 1988b. Carta Edafológica E15-10 D15-1 JUCHITÁN, provisional. Escala 1:250,000. México, D.F.
- INEGI. 1988c. Carta Edafológica E14-12 ZAACHILA, provisional. Escala 1:250,000. México, D.F.
- INEGI. 1988d. Carta Hidrológica de Aguas Superficiales D14-3 PUERTO ESCONDIDO. Escala 1:250,000. México, D.F.
- INEGI. 1988e. Carta Hidrológica de Aguas Superficiales E15-10 D15-1 JUCHITÁN. Escala 1:250,000. México, D.F.
- INEGI. 1988f. Carta Hidrológica de Aguas Superficiales E14-12 ZAACHILA. Escala 1:250,000. México, D.F.
- INEGI. 1989. Carta Edafológica D14-3 PUERTO ESCONDIDO. Escala 1:250,000. México, D.F.
- INEGI. 1996. Carta Topográfica D14-3 PUERTO ESCONDIDO. Escala 1:250,000. México, D.F.
- Salas-Morales, S.H. 2002. Relación entre la heterogeneidad ambiental y la variabilidad estructural de las selvas tropicales secas de la costa de Oaxaca, México. Tesis (Maestría en Ciencias). Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Salas-Morales, S.H., A. Saynes-Vásquez y L. Schibli. 2003. Flora de la Costa de Oaxaca: Lista florística de la región de Zimatán. Boletín de la Sociedad Botánica de México 72:21-58.

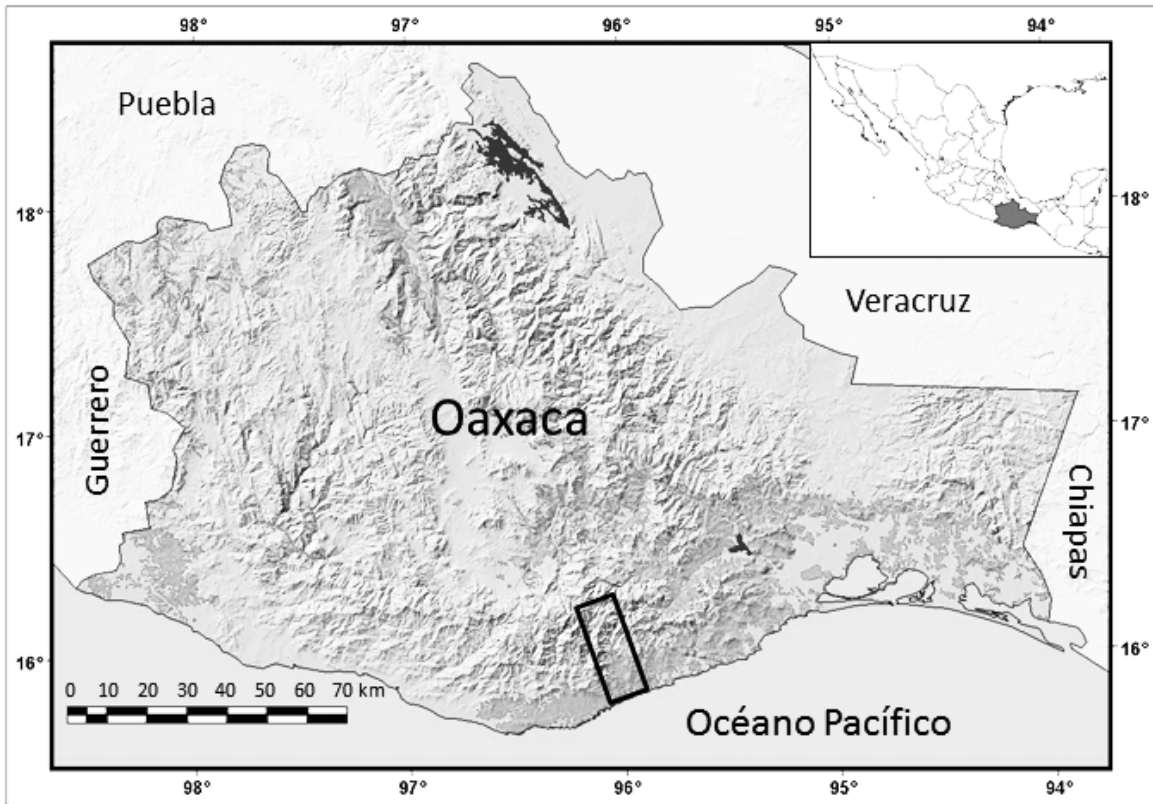


Figura 1. Ubicación del área de estudio en la Sierra Madre del Sur, Oaxaca, México. En el recuadro se muestra la localización del estado en el país y el rectángulo en el mapa de Oaxaca enmarca el área donde se llevó a cabo el estudio.

## **CAPÍTULO 3**

**The relationship of meteorological patterns with changes  
in floristic richness along a large elevational gradient  
in a seasonally dry region of southern Mexico**

(en revisión en *International Journal of Biometeorology*)

**Silvia H. Salas-Morales · Jorge A. Meave · Irma Trejo**





## **Abstract**

Climate is a fundamental driver of plant species' geographical distributions globally, yet we still lack a good understanding of climatic variation on tropical mountains and its consequences for elevational floristic patterns. In a seasonally dry region of southern Mexico we analysed meteorological patterns along a large elevational gradient (0-3,670 m a.s.l.), and examined their relationship with changes in floristic richness. Meteorological patterns were characterized using two data sources. First, climatic information was extracted from cartography and records from a few existing meteorological stations. Additionally, air temperature and humidity were recorded hourly during one year with data loggers, at sites representing 200 m elevation increments. Floristic information was extracted from a database containing 10,124 records of plant collections, and organised in 200 m elevational belts. Climatic charts distinguished three climate types along the gradient, all with marked rainfall seasonality, but these bore little correspondence with the information obtained with the data loggers. Mean annual air temperature decreased with increasing elevation (lapse rate =  $0.542526\text{ }^{\circ}\text{C } 100\text{ m}^{-1}$ ). Thermal oscillation was minimum around 1,400 m and increased towards both extremes of the gradient. Relative humidity opposed this pattern, with maxima between 800 and 1,800 m, decreasing towards the highest elevations. An analysis of temperature frequency distributions revealed meteorological features undetectable from the annual or monthly means of this variable; despite an overall gradual transition of the proportions of time recorded at different temperatures, some changes did not conform to this pattern. The first discontinuity occurred between 1,000-1,200 m, where dominant temperatures shifted abruptly; also noticeable was an abrupt increase of the proportion of time elapsed at 0.1-10  $^{\circ}\text{C}$  between 2,400 and 2,600 m. Air temperature appears to be the most influential climatic factor driving elevational variation of plant species richness in this region.

**Keywords** air humidity · air temperature · critical temperature · hourly climatic analysis · portable data loggers · thermal oscillation

## **Introduction**

Climate is a key driver of the distribution of major plant formations at global and continental scales (Woodward 1987; Stephenson 1990; Borchert 1998; Beniston 2000). Despite significant efforts to assess the effects of climate not only on the vegetation as a whole, but also on individual plant groups and species that respond differentially to climatic gradients (e.g., Francis and Currie 2003; Wang et al. 2006), we still lack a clear understanding of climatic variation on tropical mountains and its consequences for elevational floristic patterns.

Mountains are landscape components that largely control climate; they play an important role in the regulation of temperature, cloud formation and precipitation patterns (Beniston et al. 1997). Along elevational gradients meteorological factors are highly variable even over short distances. Particularly, temperature and precipitation strongly influence the geographic distribution of vegetation (Suzuki et al. 2000; Williams-Linera et al. 2013). Several studies have demonstrated the critical role of temperature in determining changes of vegetation along elevational gradients (Adams 2007). Notwithstanding the large variation of lapse rate across sites, time of day, season, and slope attributes, as well as depending on water vapor content in the air (Tang and Fang 2006), low temperatures represent one of the most important factors limiting the elevational distribution of plants (Woodward 1992). In the tropics the elevation-precipitation relationship apparently is more complex than in temperate regions. In tropical mountains rainfall generally peaks between 1,000-1,500 m a.s.l., but at higher elevations it decreases considerably (McGregor

and Nieuwolt 1998). Rainfall depends chiefly on the geographic conditions of each mountain system, so that its spatial variation (and that of relative humidity) is larger than that of temperature (Sarmiento 1986).

In some regions vegetation varies gradually along environmental gradients (e.g., Lovett 1998; Vázquez and Givnish 1998). However, there is also evidence showing the existence of sharp, clear-cut limits between communities (Kitayama 1992; Hemp 2006), and mountain vegetation has often been described as a succession of discrete vegetation zones. Such vegetation organization on mountains hints at critical elevations where certain climatic factor causes abrupt biotic transitions (Hamilton 1975; Martin et al. 2007). For example, in studying elevational patterns of floristic richness, Salas-Morales and Meave (2012) found floristic discontinuities for various taxonomic levels at ca. 1,800 m, and other taxon-specific responses to elevational changes. Although local meteorological information may be particularly revealing in understanding the influence of climate on the distribution of the flora and vegetation (Suggitt et al. 2011), especially in environmentally complex areas (Bennie et al. 2010), it has been largely neglected.

To gain a clearer understanding of the potential influence of climate on elevational changes in floristic richness in a seasonally dry tropical region, and considering the deficient climatic information, here we describe meteorological elevational patterns and examined their relationship with elevational floristic changes. Climatic patterns were derived from the integration of data from two sources. First, we collated climatic information from cartography and a few existing meteorological stations. Then, we collected local meteorological data (air temperature and humidity) by using electronic data loggers. Floristic patterns were derived from earlier botanical exploration of the region, which resulted in a large database containing records of plant species with explicit elevational information.

We addressed the following questions: Which climatic types occur along a large elevational gradient in a seasonally dry tropical region? What are the temperature and relative humidity patterns along this gradient? Are these patterns continuous and gradual, or do they display discontinuities at certain elevations? and finally, How are meteorological factors related with the patterns of floristic change along this gradient?

## **Methods**

### *Study area*

The study area covers ca. 750 km<sup>2</sup> and is located on the windward side of the Sierra Madre del Sur (Southern Sierra Madre), Oaxaca State, Mexico (Fig. 1). Elevation ranges from 0 to 3,670 m a.s.l. Despite the scarcity of regional climatic information, the strongly seasonal precipitation pattern is well established, but precise shape and rates of temperature and precipitation changes are unknown.

Vegetation along this gradient is generally well preserved and human disturbance is confined. Lowland (50-450 m) vegetation is tropical dry forest (Salas-Morales et al. 2003). Further up (500-1,600 m), a tropical semi-evergreen forest occurs, and this community gives way to a cloud forest between 1,600-2,000 m. Subsequently, in the 2,000- 3,000 m zone plant cover grades into a mixed pine-oak forest, and above 3,000 m pine forest dominates. Paralleling this sequence of plant communities, the flora also displays a noteworthy elevational variation (Salas-Morales and Meave 2012). Particularly conspicuous is a transition between 1,800-2,000 m from a floristic set dominated by tropical species to one comprising mostly temperate species, alongside a drastic decline in floristic richness.

### *Data sources and analyses*

Climatic information. Within the study area there is one meteorological station (360 m), and the few stations nearby are all located < 2,500 m (Table 1). Given this resulting gap of climatic knowledge, we collated information from different sources in order to be able to describe the climatic trends along the gradient as accurately as possible. First, we extracted climatic information from 1:1,000,000 scale cartography that included data on mean annual temperature, total annual precipitation, and climate types according to Köppen's (1936) system (García 1998). We also gathered monthly temperature and precipitation data from four climatic stations that kept records for 60 years, three of which are outside but near the study area (Table 1). Third, we used data loggers as an additional source of data (air temperature and relative humidity) to gain a deeper understanding of elevational climatic trends.

We placed one data logger (HOBO H8) at a height of 2 m under the forest canopy at each of 19 south-facing sites located at 200 m elevation intervals (Table 2). Loggers were attached with metal wire to a sturdy branch pointing towards the south of a tree, and they were in all cases located in an area of well-preserved vegetation, with no or very few signs of human presence and at the centre of a plot where vegetation structural information was collected for further analyses (not included in this study). Data loggers recorded meteorological conditions every hour during one year (April 2010 - March 2011), with their correct functioning being verified every 2 months or more often in some cases. We calculated the following temperature and relative humidity variables for each site: (1) mean monthly temperature (MT), which is the average of mean daily temperatures of the month; (2) mean annual temperature (AT), calculated by averaging MT across 12 months; (3) temperature lapse rate, i.e. the rate of change in AT by 100-m elevation increments; (4) annual thermal oscillation, assessed both through the difference between mean values of monthly minimum (MTMIN) and maximum (MTMAX) temperatures, and as the

difference between the absolute minimum ( $TMIN_{abs}$ ) and maximum ( $TMAX_{abs}$ ) temperatures recorded at each elevation; (5) mean annual relative humidity (RH); (6) mean minimum relative humidity (RHMIN); and (7) mean maximum relative humidity (RHMAX).

We modeled elevational variation of meteorological information by fitting the data to linear and quadratic functions; model selection was based on maximum likelihood and was done by using the corrected Akaike Information Criterion (AICc). When the difference of AICc (i.e.,  $\Delta AIC$ ) between competing models was  $< 2$  both models were considered to be equally supported, and in these cases the model with fewer parameters was chosen (i.e., linear); otherwise the model with smallest AICc was selected (Burnham and Anderson 2002). These analyzes were performed with R software ver. 3.1.1 (R Core Team 2013). Because of some evident discontinuities at various elevations in otherwise apparently linear or nearly linear relationships, we analysed elevational trends of MTMIN, MTMAX,  $TMIN_{abs}$  and  $TMAX_{abs}$  through piecewise regressions; we determined the optimal breakpoints by looking for the highest  $R^2$  values at both sides of them and assessed the significance of the difference between the slopes of the resulting functions with  $t$ -tests.

Based on mean temperature and relative humidity, we performed separately two classifications of the 19 sites. We used UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean), and Euclidean distance as the measure of dissimilarity (van Tongeren 1995). In addition, the temporal behaviour of meteorological conditions along the gradient was examined by calculating frequency distributions of temperature and air humidity classes; i.e. temperature and relative humidity data were expressed as the proportion of time corresponding to each class by elevation, with class width being 10 °C and 20 % for temperature and air humidity, respectively.

Floristic information. During 15 years prior to the measurement of meteorological information with the data loggers we conducted an intense botanical exploration of the area. This work resulted in a large database containing 10,124 records of vascular plant species identified to species level, with explicit elevational information for each record. The data were thus organised in a presence/absence matrix in 200 m elevational belts; from this matrix, a second one was derived that contained richness at three taxonomic levels, namely species, genera and families, by elevational belt. We used Canonical Correspondence Analysis (CCA) to explore the relationship of temperature and relative humidity both with floristic richness and floristic composition along the gradient. This analysis was performed with the MVSP software ver. 3.2 (Kovach, 2010). For this analysis almost half of the species (ca. 1,000) were excluded, as they only occurred in a single elevational belt and were therefore little informative.

## **Results**

### *Elevational climatic variation*

The cartographic analysis revealed an overall temperature reduction and a rather irregular increase in precipitation towards higher elevations, as there were sections of the gradient with constant precipitation. Cartography-derived mean annual temperatures were highly variable along the gradient (total range of ca. 18 °C). Between 0 and 1,000 m mean temperatures ranged from 24-28 °C, and they were somewhat lower between 1,000 and 2,000 m (18-22 °C); above 2,000 m temperature decreased more sharply (Table 3). According to reported temperature ranges for the coldest months, frost seemed to be frequent at elevations > 1,000 m.

On average, total annual precipitation at areas lower than 1,000 m ranges from 600-1,000 mm, with important increments towards higher elevations (1,000-1,200 mm between 1,000 and 2,000

m, and > 1,200 mm above 2,000 m; Table 3). Precipitation data from weather stations were inconsistent with the ranges reported in the cartography. For example, total annual precipitation (18 yr mean) recorded at the station located at 360 m is 1,356 mm, almost 36 % higher than the 1,000 mm ceiling suggested by cartography. Although cartography is silent about fog incidence in the area, at the same station an average of 4.8 days with fog was recorded every year; contrastingly, at the station located at 1,431 m the mean number of days with fog (25 yr mean) was much higher (48.7 days).

Climatic charts distinguish three climate types (Table 3). A common feature to them is marked rainfall seasonality, with rainfall concentrating between May and October. From sea level to 1,000 m climate is classified as tropical dry (Aw). At 1,000 m it is replaced by a Cwa type (temperate with hot summer); above 3,000 m a Cwb climate type (temperate with a long, cool summer) is found.

#### *Local-level meteorological analysis*

Data-logger records of air temperature and relative humidity were consistent with cartography-derived climatic trends. For example, air temperatures became increasingly lower as elevation increased (Fig. 2). Mean annual temperature (AT) ranged from 26.6 °C at the lowest site to 7.3 °C at 3,600 m (Fig. 3a), and its elevational variation was best described by a model that included a quadratic term (Table 4). Temperature lapse rate along the gradient was derived from the slope of the alternative, almost equally well-supported linear function, and it was 0.542526 °C 100 m<sup>-1</sup>. Significant models for other temperature variables were only found for the portions of the gradient below the respective breakpoint (Table 4). Below those breakpoints, the selected models were linear for MTMAX and MTMIN, and quadratic for TMAX<sub>abs</sub> and TMIN<sub>abs</sub> (Fig. 3a, Table 4). At the lowest sites, MTMIN was 20 °C, strongly contrasting with a value of 0.5 °C at 3,600



m. From sea level to 2,200 m, MTMIN decreased slowly from 20 to 11.2 °C, but from 2,600 m onwards this variable dropped more abruptly to values below 10 °C. In turn, although MTMAX also showed a monotonic decreasing pattern to an elevation of 2,000 m, beyond this elevation this variable displayed a large variability.

TMIN<sub>abs</sub> and TMAX<sub>abs</sub> showed monotonic reductions up to 2,200 and 2,000 m, respectively (Fig. 3a). TMIN<sub>abs</sub> ranged from 16 °C at the lowest site to ca. -2 °C at the highest one; in contrast to other temperature variables, however, this one decreased sharply at an elevation of 200 m, but its widest fluctuations occurred from 2,400 m upwards. Similarly, TMAX<sub>abs</sub> decreased steadily along the elevational gradient, but its reduction was smaller compared to TMIN<sub>abs</sub>; starting at 2,000 m TMAX<sub>abs</sub> also was highly variable but overall constant (lowest value at 3,000 m).

Annual thermal oscillation, i.e. differences between MTMAX and MTMIN, and between TMAX<sub>abs</sub> and TMIN<sub>abs</sub> at each site, had a different elevational pattern (Fig. 3b, Table 4). In both cases, the smallest oscillations occurred at intermediate elevations (15.7 °C at 1,600 m for TMAX<sub>abs</sub> - TMIN<sub>abs</sub>, and 10.6 °C at 2,200 m for MTMAX - MTMIN), in contrast with the largest oscillations at higher elevations (32.5 °C and 24.4 °C, respectively). The U-shaped patterns described by the respective fitted quadratic models (Table 4) were not symmetrical: thermal oscillation measured either way was larger at high sites than near sea level.

Patterns for mean annual air relative humidity differed greatly from those observed for temperature variables (Fig. 3c). Interestingly, all relative humidity variables were roughly constant to an elevation of between 2,600 and 3,000 m (depending on the variable), although for RH and RHMIN there were small peaks at ca. 1,200 m. At higher elevations all three RH variables dropped sharply, so that the best supported-models for them were quadratic (Table 4).

*Site classification based on meteorological information*

In the dendrogram based on mean annual temperatures three groups were distinguished at a linkage distance of 15 (Fig. 4a), each of which encompasses contiguous sites corresponding to three elevational categories: a low-elevation group (< 1,000 m), a group of intermediate elevations (1,200-2,400 m), and a third group formed by high elevation sites (> 2,600 m).

The dendrogram based on RH values showed a totally different pattern, as in this case the four highest sites (> 3,000 m), not the lowest ones, were the most different from the rest (Fig. 4b). These high-elevation sites joined at linkage distances > 80, indicating that they are very different from each other, in contrast with the remaining sites, which are more similar among them. Even so, two RH groups can be distinguished among them at a linkage distance of ca. 35, but in this case they do not match the elevational gradient, since in each group sites of low and medium elevation are mixed.

#### *Temporal distribution of temperature and relative humidity*

Analyses of the temporal distribution of the temperature and RH values revealed features that were imperceptible from the information comprising annual or monthly means of these variables (Fig. 5a, b). For example, the most extreme temperatures recorded during a whole year in the entire gradient (40 °C at the lowest belt and -4 °C at the highest belt), were events of short duration (1 hr and 2 hr, respectively).

Overall, we observed a gradual transition in the proportion of time elapsed at different temperatures along the gradient, i.e. with every increase in elevation the proportion of time with high temperatures decreased, whereas the proportion of time with low temperatures increased (Fig. 5a). These changes were generally constant along the gradient (see broken lines, Fig. 5a), yet at some elevations the observed changes did not conform to this smooth pattern. The first one occurred between 1,000-1,200 m, where dominant temperatures shifted abruptly from the 20.1-

30.0 °C category to the 10.1-20 °C. Similarly, the proportion of time spent at 0.1-10 °C increased sharply between 2,400 and 2,600 m. Sub-zero temperatures, recorded from 2,600 m upwards did not display an elevational increase, and in fact they were absent at two sites above that elevation.

Records of RH for the different elevations did not show a gradual pattern like that corresponding to air temperature. Between sea level and 2,000 m RH values were mostly steady at > 80 % (Fig. 5b). The constancy of this pattern disappears abruptly above 2,000 m, as higher sites spent considerable proportions of time at lower RH values. Low RH categories prevailed at elevations above 3,000 m, whilst three sites spent over 50 % of the time at RH values in the 0 - 20 % range.

#### *Relationship between floristic richness and climate*

Previously, we had reported that total floristic richness in the area is represented by 2,321 species, 917 genera and 161 families (Salas-Morales and Meave 2012); there is a strong decreasing trend in the richness of all taxonomic levels, with an abrupt reduction between 1,800 and 2,000 m. The exclusion from the database of all species that occurred in a single elevational belt resulted in a total of 1071 species that account for 46 % of the entire flora recorded in the region (2,321 species).

The first two axes extracted with the CCA based on the species × elevation matrix explained 22 % of total variation of floristic composition along the gradient (Fig. 6a). Axis 1 (explained variation = 13 %) was strongly correlated with elevation ( $r = 0.93$ ), and also with AT, but in this case negatively ( $r = -0.92$ ), and weakly and negatively correlated with RH ( $r = 0.25$ ). Axis 2 (explained variation = 9 %) was strongly and negatively correlated with RH ( $r = 0.96$ ); along this axis elevational belts were less widely spread than along axis 1.

The CCA ordination based on the floristic richness of the three taxonomic levels (i.e., species,

genera and families by elevation) explained a much larger proportion of total variation in the first two axes (both axes = ca. 84 %, axis 1 = 81.9 %, axis 2 = 2.4 %; Fig. 6b). Axis 1 was perfectly correlated with elevation ( $r = 1.0$ ); also, it was strongly and negatively correlated with AT ( $r = 0.98$ ), and weakly and negatively correlated with RH ( $r = 0.25$ ). In turn, axis 2 had a strong, negative correlation with RH ( $r = -0.96$ ). On this ordination the elevational belts were segregated in two clearly distinct groups along axis 1; one encompassed all elevations from 200 to 1800 m, whereas the other group comprised all elevations from 2000 to 3600 m. No such segregation was observed along axis 2.

## **DISCUSSION**

In accordance with the magnitude of the altitudinal gradient analysed we distinguished three types of climate based on cartography. These climates encompass a large thermal variation related to elevation, yet all of them have in common marked rainfall seasonality. Although the cartographic analysis provided a general picture of the regional climate, this depiction was of little use in our attempt to identify potential abrupt breaks in the climate along the gradient, as it is solely based on mean climatic values. In fact, there was a poor coincidence between this regional climatic classification (limits between climate types at 1,000 and 3,000 m) and the groups of sites obtained from the UPGMA classification based on local mean temperatures (three groups with limits at 1,100 and 2,500 m). Further, regional climates showed no correspondence at all with the groups of sites based on mean air humidity local data, because those groups did not match elevational intervals. Such discrepancies were surprising, given that better matches between climatic data from different sources have been reported (Tang and Fang 2006; Dobrowski et al. 2009).

Both cartographic and data logger-derived climatic information exhibited a decreasing trend of the mean annual temperature with increasing elevation. This was to be expected, given the high predictability of temperature changes with elevation (Körner 2007; McCain and Grytnes 2010). Local mean annual temperatures did not reveal any abrupt thermal breaks. Though such thermal breaks may be indeed absent from this gradient, our failure to identify them may rather result from the use of mean values for this analysis.

Although local temperature data also failed to show abrupt breaks, they were highly informative about the elevational trends of thermal oscillation. The largest fluctuations were recorded at elevations  $> 2,200$  m, which contrasts with the modest oscillations observed at middle elevations and on the coastal plain. Several factors including the influence of marine currents and local topography may modify the linear relationship between elevation and temperature (Lookingbill and Urban 2003; Ashcroft et al. 2008; Fridley 2009; Suggitt et al. 2011). Though much of the residual variation unexplained by the fitted models may be associated with topography, this factor is unlikely to produce such systematic variability along the gradient. A more likely explanation for the convex thermal oscillation pattern may be linked to air relative humidity. In our region the narrowest thermal oscillations take place between 1,000 and 1,600 m. Interestingly, this elevational range matches almost perfectly the elevations characterized by high values of relative humidity, particularly of RHMIN (Fig. 3c). The buffering effect of the water contained in the air on its temperature has been amply documented (Giambelluca and Nullet 1991; Bonan 2008), which could explain the opposite patterns of thermal oscillation and relative humidity. Actually, it is important to note that the link between relative humidity and temperature may be better understood at much smaller time-scales (e.g., daily), since the air becomes saturated very rapidly as air temperature drops in the coldest period of the day, a phenomenon that is overlooked at the annual time-scale used in our analysis.

Fog is a complex phenomenon that is frequent along the slopes of tropical mountains (Grubb 1977; Martin et al. 2007; Bach and Gradstein 2011). Fog is not only relevant to the carbon balance of vegetation, but also as a source of water additional to precipitation (Vogelmann 1973; Cavelier and Goldstein 1989, Holder 2004), and as determinant of soil humidity (Bruijnzeel and Veneklaas 1998). In these environments one of the most prominent community types is precisely cloud forest, which is well known for its association with the presence of cloud belts and therefore a nearly permanent saturation of the air (Hamilton et al. 1995). Moreover, there are some plant groups, e.g. epiphytic plants, which are highly dependent on high relative humidity of the air (Smith et al. 2004). Although we did not systematically assess fog incidence in this study, its occurrence has been recorded in two of the four meteorological stations (sea level and 1,430 m); moreover, in the year of study fog was frequent between 1,200 and 2,000 m, with occasional foggy spells at the highest elevations. Common effects of fog at the land surface encompass reductions in incoming solar radiation and evaporation rates (Bruijnzeel and Veneklaas 1998; McGregor and Nieuwolt 1998; Matuszko 2012). Despite these effects, we did not find abrupt reductions in any of the temperature variables in this zone of frequent fog, indicating that a reduced radiation is not likely associated to unusually colder temperatures for these elevations.

The evidence suggesting an effect of fog on thermal oscillation is much stronger, given the contrast between large values of the difference between absolute maximum and minimum temperatures at higher elevations (e.g., 33 °C at 3,200 m) and the much smaller values at intermediate elevations (e.g., 16 °C at 1,600 m). Thermal oscillation is an important environmental factor for plants because it imposes on them the need to adjust physiologically either daily or seasonally to changing temperatures. Climatic extremes often act as efficient limiting factors, particularly for tropical plants (Sakai and Larcher 1987).

Although our results revealed overall elevational patterns for temperature and air relative

humidity, they also clue to an important role of local idiosyncratic factors. For example, despite the relatively good fit of relative humidity variables to quadratic unimodal functions, there were some noticeable departures from this pattern. Particularly, relative humidity was much lower at 3,200 m than predicted by the model. While one could reasonably argue that such departure may simply reflect a malfunctioning of the environmental sensor, there are reasons to believe that this is not so: only at this elevation was recorded the xerophytic species *Nolina longifolia*, a taxon tolerant to water stress (Bogler 1998), and a common species at elevations around 3200 m on this mountain range, and in the entire Southern Sierra Madre in Oaxaca and elsewhere in Mexico.

Unlike the analysis based on mean and extreme temperature and relative humidity values, the temporal distribution of local temperatures exposes two notable discontinuities at 1,000-1,200 and 2,400-2,600 m, where the proportions of the time during one year spent at given temperatures jumps to values that do not correspond to a smooth, gradual change. Explaining these abrupt discontinuities is difficult. Although a first logical explanation could be related to the high relative humidity belt discussed above, this is unlikely because the area where relative humidity has a potential buffering effect of air temperature has other elevational limits (yet the 2,400-2,600 m break could reflect the interplay of fog with descending cold air currents; Ashcroft and Gollan 2012). A more likely explanation is related to the fact that data loggers were placed under the forest canopy, so that the information recorded by them can be better regarded as indicative of the microenvironment in the forest interior rather than an accurate description of the macroclimate. Considering that at 1,200 m the forest is taller and has a more closed canopy (Table 2), in coincidence with the elevations where the highest mean and extreme low relative humidity were recorded, our data for that elevation may at least partly reflect a different understory temperature regime from what prevails even in the immediately adjacent lower elevational belt. Even considering the relatively large height of the forest at 1200 m (Table 2), the observed

discontinuities at 1200 m and 2600 m cannot be uniquely attributed to changes in the vegetation since around those two elevations there is continuity in the occurring vegetation type; at 1200 m there is a tropical evergreen forest that is present all the way from ca. 600 m up to 1400 m; similarly, the temperate pine-oak forest occurring at 2600 m spreads from 2200 to 2800 m.

The analysis of the temporal distribution of local relative humidity showed an abrupt decrease of this environmental factor at elevations  $> 2,000$  m, and there was a notable increase in the frequency of values between 0-20 % from 3,000 m upwards, which were never recorded in the lowland section of the gradient. The change above 2,000 m was not matched by a change in the vegetation. Vegetation already had a more open canopy since 2,200 m, and thus there is evidence that relative humidity is more strongly driven by elevation-related conditions that determine the macroclimate than by local canopy-openness conditions. Low levels of relative air humidity at high elevations are common in tropical mountains (Galvin 2008) as a result of increased solar radiation and exposure to strong winds (Giambelluca and Nullet 1991; Beniston 2000), and thus they emerge as a potential limiting factor for plants at these elevations.

Overall, our findings agree with several studies that have analysed the effects of climatic breaks on vegetation and floristic attributes in tropical mountains (Martin et al. 2007; Bach and Gradstein 2011). However, unlike some of them (Santiago et al. 2004; Toledo et al. 2012), in our investigation cartography-derived climatic information proved little useful in determining the effect of climate on the observed changes in floristic richness. Conversely, meteorological information obtained with the data loggers provided a better insight on the relationship between mean temperatures and relative humidity of the air, and floristic richness and composition at different elevations. Salas-Morales and Meave (2012) reported an abrupt change in vascular plant species richness between 1,800 and 2,000 m, where richness suffers a reduction of almost 80 %, and suggest that this reduction could be due to an abrupt change in temperature. In agreement



with this finding, the richness-based CCA performed in this study showed a strong segregation of elevational belts at around the same elevations. The group of lower elevation belts (0-1,800 m) is characterised by a diverse flora with a strong tropical affinity, whereas the higher elevation one (2,000-3,600 m) encompasses a much poorer flora with mostly a temperate affinity. We found that it is precisely at those elevations where temperatures beneath 10 °C have their first occurrence on the gradient, in agreement with earlier suggestions that temperatures  $\leq 10$  °C are critical for tropical plants (Lyons 1973; Woodward 1987; Taiz and Zeiger 2010). In the case of chilling-sensitive plants, it is not necessary to reach freezing temperatures in order to critically disrupt essential physiological functions (Larcher and Bauer 1981; Osmond et al. 1987; Woodward 1992).

According to Rzedowski (1978), the upper elevational limit for tropical vegetation in Mexico coincides with the 0 °C isotherm of extreme minimum temperatures, beyond which it is replaced by vegetation with temperate affinity. Contrastingly, the results of this study suggest that in our gradient such replacement takes place at much lower elevations (ca. 1,800 m), where temperatures of 10 °C made a first appearance along the gradient, and in fact temperatures  $\leq 0$  °C were only recorded from 2,600 m upwards. Of course, much caution is needed in this comparison, as the information gathered with the data loggers in understory conditions is not readily comparable to macroclimatic data from meteorological stations, which are always placed in open areas beyond the influence of the forest canopy. However, it can be argued that a 10 °C difference between our results and Rzedowski's statement is sufficiently large to warrant the conclusion that in our study region the tropical/temperate transition is not associated to the 0 °C isotherm of minimum temperatures. This conclusion is further supported by the sudden disappearance of important tropical families such as Leguminosae and Acanthaceae at ca. 1,800 m (Salas-Morales and Meave 2012).

Along the study gradient, RHMIN fluctuates around 70 % between 1,000 and 2,200 m, whereas in other portions of the gradient values around 60 % prevail. Such elevation of highest RHMIN matches peak species richness of Orchidaceae and Bromeliaceae (Salas-Morales and Meave 2012), both families being known to have high requirements of air humidity (Smith et al. 2004, Cardelús et al. 2006). Despite this correspondence between this environmental factor and the distribution of a fraction of the flora, the CCA results showed that relative humidity is a secondary driver of the patterns of floristic richness along this gradient. This finding opposes studies demonstrating that precipitation is a major environmental driver of species richness (Gentry 1988; Williams-Linera et al. 2013). Considering the location of the studied gradient in a seasonally dry region, this result further supports the idea that temperature is the main driver of plant species richness in the vegetation of these mountains, where much of the flora is adapted to survive through long rainless periods, but has a limited tolerance to low temperatures and is totally intolerant to freezing (Becerra 2005).

## **Conclusions**

In this study we show that along a large elevational gradient located in a seasonally dry tropical region temperature appears to be the most important climatic factor limiting the elevational distribution of floristic richness. In this gradient, from 1,800 m upwards the occurrence of temperatures beneath 10 °C clearly prevent the presence of tropical taxa, which produces the turnover of a tropical flora to a flora with temperate affinities at that elevation. Moreover, abrupt changes in the elevational pattern of floristic richness are tightly linked to discontinuities of local temperatures. Although elevational patterns of relative humidity were not clearly related to overall changes in floristic richness, the buffering effect of this factor on local temperatures are

apparent in a portion of the gradient, as well as on the distribution of certain plant groups.

The use of local meteorological information, though limited to one year, was of paramount importance as it enabled us to uncover complex relationships between floristic richness and climate that would have remained unseen otherwise. Thus it is important to continue collecting this type of information, particularly to assess inter-annual variability, which may also shed considerable light on the climate-vegetation relationship.

## **Acknowledgments**

We are grateful to the field team and Emily J. Lott and Fernando Chiang, who help us in taxonomic determination of our vouchers. Jonathan Solórzano and Edgar J. González provided assistance in model fitting, and Marco A. Romero helped in figure preparation. The comments of two anonymous reviewers improved greatly an earlier version of this paper. The senior author acknowledges the Graduate Program in Biological Sciences of the Universidad Nacional Autónoma de México and the National Council of Science and Technology (CONACYT) for a doctoral scholarship. Funding was awarded by the Society for the Study of the Biotic Resources of Oaxaca A.C. and CONACYT (grant CB-2009-01-128136).

## **References**

- Adams J (2007) *Vegetation-Climate Interaction. How vegetation makes the global environment.* Springer-Praxis, London
- Ashcroft MB, Chisholm LA, French KO (2008) The effect of exposure on landscape scale soil

- surface temperatures and species distribution models. *Landsc Ecol* 23:211–225
- Ashcroft MB, Gollan JR (2012) Fine-resolution (25 m) topoclimatic grids of near-surface (5 cm) extreme temperatures and humidities across various habitats in a large (200 × 300 km) and diverse region. *Int J Climatol* 32:2134–2148
- Bach K, Gradstein SR (2011) A comparison of six methods to detect altitudinal belts of vegetation in tropical mountains. *Ecotropica* 17:1–13
- Becerra JX (2005) Timing the origin and expansion of the Mexican tropical dry forest. *Proc Natl Acad Sci USA* 102:10919–10923
- Beniston M (2000) *Environmental change in mountains and uplands*. Arnold Publishers, London
- Beniston M, Díaz HF, Bradley RS (1997) Climatic change at high elevation sites: an overview. *Clim Chang* 36:233–251
- Bennie JJ, Wiltshire AJ, Joyce AN, Clark D, Lloyd AR, Adamson J, Parr T, Baxter R, Huntley B (2010) Characterizing inter-annual variation in the spatial pattern of thermal microclimate in a UK upland using a combined empirical-physical model. *Agric For Meteorol* 150:12–19
- Bogler D (1998) Nolinaceae. In: Kubitzki K (ed) *The families and genera of vascular plants, Flowering Plants, Monocotyledons, Vol IV*. Springer, Berlin, pp 392–397
- Bonan GB (2008) *Ecological climatology. Concepts and applications*. Second edition. Cambridge University Press, Cambridge
- Borchert R (1998) Responses of tropical trees to rainfall seasonality and its long-term changes. *Clim Chang* 39:381–393
- Bruijnzeel LA, Veneklaas EJ (1998) Climatic conditions and tropical montane forest

productivity: the fog has not lifted yet. *Ecology* 79:3–9

Burnham KP, Anderson DR (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Second edition. Springer-Verlag, New York

Cardelús CL, Colwell RK, Watkins JR JE (2006) Vascular epiphyte distribution patterns: explaining the mid-elevation richness peak. *J Ecol* 94:144–156

Cavelier J, Goldstein G (1989) Mist and fog interception in elfin cloud forests in Colombia and Venezuela. *J Trop Ecol* 5:309–322

Dobrowski SZ, Abatzoglou JT, Greenberg JA, Schladow SG (2009) How much influence does landscape-scale physiography have on air temperature in a mountain environment? *Agric For Meteorol* 149:1751–1758

Francis AP, Currie DJ (2003) A globally consistent richness-climate relationship for angiosperms. *Am Nat* 161:523–536

Fridley JD (2009) Downscaling climate over complex terrain: high finescale (<1000 m) spatial variation of near-ground temperatures in a montane forested landscape (Great Smoky Mountains). *J Appl Meteorol and Climatol* 48:1033–1049

Galvin JFP (2008) The weather and climate of the tropics. Part 4 – Forecasting significant cloud and associated weather. *Weather* 63:31–36

García E (1998) Cartografía de climas (clasificación de Köppen, modificado por García). Escala 1:1,000,000. CONABIO. Mexico City

Gentry AH (1988) Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Ann Mo Bot Gard* 75:1–34

Giambelluca TM, Nullet D (1991) Influence of the trade-wind inversion on the climate of a

leeward mountain slope in Hawaii. *Clim Res* 1:207–216

Grubb PJ (1977) Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: with special reference to mineral nutrition. *Annu Rev Ecol Syst* 8:83–107

Hamilton AC (1975) A quantitative analysis of altitudinal zonation in Uganda Forests. *Vegetation* 30:99–106

Hamilton LS, Juvik JO, Scatena FN (1995) Tropical montane cloud forests. Springer, Berlin

Hemp A (2006) Continuum or zonation? Altitudinal gradients in the forest vegetation of Mt. Kilimanjaro. *Plant Ecol* 184:27–42

Holder CD (2004) Rainfall interception and fog precipitation in a tropical montane cloud forest of Guatemala. *Forest Ecol Manag* 190: 373–384

Kitayama K (1992) An altitudinal transect study of vegetation on Mount Kinabalu, Borneo. *Vegetatio* 102:149–171

Köppen W (1936) Das geographische System der Klimate. *Handbuch der Klimatologie*, Gebrueder Borntraeger, Berlin.

Körner C (2007) The use of ‘altitude’ in ecological research. *Trends Ecol Evol* 22:569–574

Kovach WL (2010) MVSP – A Multivariate Statistical Package for Windows, ver 3.2. Kovach Computing Service, Pentraeth, Wales, UK

Larcher W, Bauer H (1981) Ecological significance of resistance to low temperature. In: Lange OL, Nobel PS, Osmond CB, Ziegler H (eds) *Physiological plant ecology I. Responses to the physical environment*. *Encyclopedia of Plant Physiology*, Springer, Berlin, pp 403–437

Lookingbill TR, Urban DL (2003) Spatial estimation of air temperature differences for landscape-scale studies in montane environments. *Agric For Meteorol* 114:141–151

- Lovett JC (1998) Continuous change in Tanzania moist forest tree communities with elevation. *J Trop Ecol* 14:719–722
- Lyons JM (1973) Chilling injury in plants. *Annu Rev Plant Physiol* 24:445–466
- Martin PH, Sherman RE, Fahey TJ (2007) Tropical montane forest ecotones: climate gradients, natural disturbance, and vegetation zonation in the Cordillera Central, Dominican Republic. *J Biogeogr* 34:1792–1806
- Matuszko D (2012) Influence of the extent and genera of cloud cover on solar radiation intensity. *Int J Climatol* 32:2403–2414
- McCain Ch, Grytnes J-A (2010) Elevational gradients in species richness. In: *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, pp 1–10
- Mcgregor GR, Nieuwolt S (1998) *Tropical climatology. An introduction to the climates of the low latitudes*. 2nd edn. John Wiley & Sons, Chichester
- Osmond CB, Austin MP, Berry JA, Billings WD, Boyer JS, Dacey JWH, Nobel PS, Smith SD, Winner WE (1987) Stress physiology and the distribution of plants. *BioScience* 37:38–48
- R Core Team (2013) *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. Available at: [www.R-project.org](http://www.R-project.org)
- Rzedowski J (1978) *Vegetación de México*. Limusa, Mexico DF
- Salas-Morales SH, Saynes-Vásquez A and Schibli L (2003) Flora de la Costa de Oaxaca: Lista florística de la región de Zimatán. *Bol Soc Bot Méx* 72:21–58
- Salas-Morales SH, Meave JA (2012) Elevational patterns in the vascular flora of a highly diverse region in southern Mexico. *Plant Ecol* 213:1209–1220
- Sakai A, Larcher W (1987) Frost survival of plants. Responses and adaptation to freezing stress. *Ecological Studies* 62. Springer-Verlang Berlin Heidelberg

- Sarmiento G (1986) Ecological features of climate in high tropical mountains. In: Vuilleumier F, Monasterio M (eds) High altitude tropical biogeography. Oxford University Press, Oxford, pp 11–45
- Santiago LS, Kitajima K, Wright SJ, Mulkey SS (2004) Coordinated changes in photosynthesis, water relations and leaf nutritional traits of canopy trees along a precipitation gradient in lowland tropical forest. *Oecologia* 139:495–502
- Smith N, Mori SA, Henderson A, Stevenson DW, Heald SV (2004) Flowering plants of the neotropics. Princeton University Press, Princeton, NJ
- Stephenson NL (1990) Climatic control of vegetation distribution: the role of the water balance. *Am Nat* 135:649–670
- Suggitt AJ, Gillingham PK, Hill JK, Huntley B, Kunin WE, Roy DB, Thomas CD (2011) Habitat microclimates drive fine-scale variation in extreme temperatures. *Oikos* 120:1–8
- Suzuki R, Tanaka S, Yasunari T (2000) Relationships between meridional profiles of satellite-derived vegetation index (NDVI) and climate over Siberia. *Int J Climatol* 20:955–967
- Taiz L, Zeiger E (2010) Plant physiology. Fifth ed., Sinauer, Sunderland, MA
- Tang Z, Fang J, (2006) Temperature variation along the northern and southern slopes of Mt. Taibai, China. *Agric For Meteorol* 139:200–207
- Toledo M, Peña-Claros M, Bongers F, Alarcón A, Balcázar J, Chuvina J, Leño C, Licona JC, Poorter L (2012) Distribution patterns of tropical woody species in response to climatic and edaphic gradients. *J Ecol* 100:253–263
- van Tongeren OFR (1995) Cluster analysis. In: Jongman RHG, ter Braak CJF, van Tongeren OFR (eds) Data analysis in community and landscape ecology. Cambridge University Press, Cambridge, pp 174–212



- Vázquez-G A, Givnish T (1998) Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlán. *J Ecol* 86:999–1020
- Vogelmann HW (1973) Fog precipitation in the cloud forests of eastern Mexico. *Bioscience* 23:96–100
- Wang X-P, Tang Z-Y, Fang J-Y (2006) Climatic control on forests and tree species distribution in the forest region of Northeast China. *J Integr Plant Ecol* 48:778–789
- Williams-Linera G, Toledo-Garibaldi M, Hernández CG (2013) How heterogeneous are the cloud forest communities in the mountains of central Veracruz, Mexico? *Plant Ecol* 214:685–701
- Woodward FI (1987) *Climate and plant distribution*. Cambridge University Press, Cambridge
- Woodward FI (1992) A review of the effects of climate on vegetation: ranges, competition, and composition. In: Peters RL, Lovejoy TE (eds) *Global warming and biological diversity*. Yale University Press, New Haven, Connecticut, pp105–123

**Table 1** Location and period of climate record at the four climatological stations located in the vicinity or within the study area. Records at these stations were taken discontinuously in the number of years indicated in the last column, between the years 1951–2010.

Climatic station	Location (N – W coordinates)	Elevation (m asl)	Recording period (years)
Ayuta	15°54'42", 95°50'40"	35	17
Xadani*	15°58'00", 96°04'00"	360	18
San Francisco Ozolotepec	16°04'59", 96°13'00"	1,431	25
San Mateo Río Hondo	16°08'21", 96°26'45"	2,226	27

\*Climatic station located within the study area.

**Table 2** Elevation and structural and floristic attributes of the vegetation present at the sites where data loggers for the measurement of temperature and relative humidity were located. In the last column the three species with the largest Relative Importance Value (Relative density + Relative Basal Area) at each site are listed (at the highest site only two species shared dominance).

Site	Elevation (m asl)	Canopy height (m)	Density (no. ha <sup>-1</sup> )	Estimated richness in the elevational belt <sup>1</sup>	Species richness in 0.1 ha	Dominant species
1	70	20.7	3930	-	63	<i>Croton septemnerivius</i> , <i>Cnidocolus tubulosus</i> , <i>Amphipterygium adstringens</i>
2	200	14.4	2250	1009	78	<i>Bursera grandifolia</i> , <i>Jacaratia mexicana</i> , <i>Bursera excelsa</i>
3	400	21.4	3170	798	62	<i>Comocladia engleriana</i> , <i>Poeppigia procera</i> , <i>Semialarium mexicanum</i>
4	600	25.6	1490	668	41	<i>Pterocarpus rohrii</i> , <i>Combretum fruticosum</i> , <i>Pseudobombax ellipticum</i>
5	800	24.6	2080	642	71	<i>Heliocarpus</i> sp. 1, <i>Quercus peduncularis</i> , <i>Inga punctata</i>
6	1000	26.6	2220	709	66	<i>Lysiloma microphyllum</i> , <i>Fraxinus uhdei</i> , <i>Combretum fruticosum</i>
7	1200	33.8	2270	500	52	<i>Sapium glandulosum</i> , <i>Phenax mexicanus</i> , <i>Persea americana</i>
8	1400	29.0	2370	360	59	<i>Sapium glandulosum</i> , <i>Prunus tetradenia</i> , <i>Heliocarpus</i> sp. 2
9	1600	22.4	2540	321	71	<i>Styphnolobium konzattii</i> , <i>Heliocarpus</i> sp. 2, <i>Sapium glandulosum</i>
10	1800	26.0	3170	284	45	<i>Rogiera langlassei</i> , <i>Trichilia havanensis</i> , <i>Saurauia pringlei</i>
11	2000	25.8	1850	68	26	<i>Saurauia pringlei</i> , <i>Tilia americana</i> , <i>Quercus</i> sp. 1
12	2200	34.2	1130	33	10	<i>Pinus maximinoi</i> , <i>Alnus jorullensis</i> , <i>Quercus candicans</i>

Site	Elevation (m asl)	Canopy height (m)	Density (no. ha <sup>-1</sup> )	Estimated richness in the elevational belt <sup>1</sup>	Species richness in 0.1 ha	Dominant species
13	2400	23.4	650	27	11	<i>Quercus rugosa</i> , <i>Pinus pseudostrobus</i> , <i>Quercus</i> sp. 5
14	2600	34.8	650	36	13	<i>Pinus herrerae</i> , <i>Pinus montezumae</i> , <i>Pinus ayacahuite</i>
15	2800	33.6	690	27	3	<i>Pinus pseudostrobus</i> , <i>Alnus jorullensis</i> , <i>Arbutus xalapensis</i>
16	3000	37.0	370	34	8	<i>Pinus pseudostrobus</i> , <i>Pinus</i> sp. 2, <i>Ceanothus caeruleus</i>
17	3200	25.0	1150	38	5	<i>Pinus rudis</i> , <i>Arbutus xalapensis</i> , <i>Nolina longifolia</i>
18	3400	25.6	470	14	5	<i>Pinus rudis</i> , <i>Arbutus xalapensis</i> , <i>Ageratina pringlei</i>
19	3600	18.4	550	11	2	<i>Pinus rudis</i> , <i>Lupinus jaimehintoniana</i>

<sup>1</sup> Taken from Salas-Morales and Meave (2012)

**Table 3** Cartography-based climatic information and climate type by elevation in a seasonally dry region of southern Mexico.

Elevation (m asl)	Total annual precipitation (mm)	Mean annual temperature (°C)	Climate type (Köppen 1936)
< 500	600	26-28	Aw
501-1000	800-1000	24-26	Aw
1001-1500	800-1000	22-24	Cwa
1501-2000	1000-1200	18-22	Cwa
2001-2500	>1200	16-18	Cwa
2501-3000	>1200	12-16	Cwa
> 3000	>1200	10-12	Cwb

**Table 4** Linear (1) and quadratic (2) models describing elevational changes of climatic variables along the study gradient. The best-supported models according to maximum likelihood (smallest AICc) are indicated in bold typeface. When no difference could be made based on  $\Delta\text{AICc}$  (i.e.,  $\Delta\text{AICc} < 2$ ), the model with fewer parameters was selected based on parsimony (indicated in italic typeface). Breakpoints based on piecewise regression:  $\text{MTMAX} = 2,000$  m,  $\text{MTMIN} = 2,200$  m,  $\text{TMAX}_{\text{abs}} = 2,000$  m,  $\text{TMIN}_{\text{abs}} = 2,200$  m. Thermal oscillation 1 =  $\text{MTMAX} - \text{MTMIN}$ ; Thermal oscillation 2 =  $\text{MTMAX}_{\text{abs}} - \text{MTMIN}_{\text{abs}}$ . The column  $P$  represents the significance of  $F$ -tests to compare linear functions with constant functions, and quadratic functions with linear functions, respectively.

Model	$\beta_0$	$\beta_1$	$\beta_2$	$P$	AICc	$\Delta\text{AICc}$
Mean annual temperature (AT)						
1	26.1703	-0.00542526		< 0.00001	50.250	3.4
<b>2</b>	26.9485	-0.00676964	0.000000371	< 0.00001	46.792	0
Maximum temperature (MTMAX; 0 – 2000 m)						
<i>1</i>	36.1530	-0.00733055		< 0.00001	30.232	0
<b>2</b>	36.3004	-0.00779153	-0.00779153	< 0.00001	32.114	1.88
Maximum temperature (MTMAX; 2200 – 3600 m)						
<i>1</i>	20.6775	0.00034965		0.879	43.181	0
<b>2</b>	26.8684	-0.00402926	0.000000755	0.981	45.156	1.97
Absolute maximum temperature (TMAX; 0 – 2000 m)						
<b>1</b>	40.6759	-0.00806187		< 0.00001	44.140	1.38
<b>2</b>	39.2957	-0.00374470	-0.00000212	< 0.00001	42.753	0
Absolute maximum temperature (TMAX <sub>abs</sub> ; 2200 – 3600 m)						
<i>1</i>	26.5257	-0.00045714		0.835	42.520	0
<b>2</b>	47.2454	-0.01511250	0.00000253	0.889	44.208	1.68
Minimum temperature (MTMIN; 0 – 2200 m)						
<i>1</i>	19.8594	-0.00477440		< 0.00001	47.936	0
<b>2</b>	19.3875	-0.00343227	-0.000000600	< 0.0001	49.571	1.63
Minimum temperature (MTMIN; 2400 – 3600 m)						
<i>1</i>	12.8907	-0.00341110		0.333	40.530	0
<b>2</b>	59.5353	-0.03507030	0.00000528	0.577	42.054	1.52

Model	$\beta_0$	$\beta_1$	$\beta_2$	$P$	AICc	$\Delta$ AICc
Absolute minimum temperature (TMIN <sub>abs</sub> ; 0 – 2200 m)						
<b>1</b>	16.1402	-0.00386530		0.001	56.392	0.84
<b>2</b>	14.3624	0.00119027	-0.00000226	0.003	55.555	0
Absolute minimum temperature (TMIN <sub>abs</sub> ; 2400 – 3600 m)						
<b>1</b>	10.4911	-0.00360179		0.366	42.333	0
<b>2</b>	81.0269	-0.05147679	0.00000798	0.544	43.467	1.13
Thermal oscillation 1						
<b>1</b>	12.61	0.001661		0.088	113.743	4.56
<b>2</b>	17.09	-0.006071	0.000002133	0.015	109.177	0
Thermal oscillation 2						
<b>1</b>	19.86	0.001235		0.245	118.005	6.29
<b>2</b>	25.37	-0.008285	0.000002626	0.015	111.705	0
Relative humidity (RH)						
<b>1</b>	93.76	-0.008839		0.002	150.998	13.07
<b>2</b>	77.42	0.019380	-0.000007783	< 0.00001	137.923	0
Maximum relative humidity (RHMAX)						
<b>1</b>	101.7440	-0.004487		0.009	133.456	11.11
<b>2</b>	91.92	0.012480	-0.000004680	0.0001	122.345	0
Minimum relative humidity (RHMIN)						
<b>1</b>	73.3801	-0.009681		0.006	159.835	15.06
<b>2</b>	51.94	0.027360	-0.00001022	< 0.00001	144.767	0

## Figure legends

**Fig. 1** Location of the study region in the Sierra Madre del Sur, Oaxaca, Mexico.

**Fig. 2** Frequency distributions of all temperatures recorded hourly during one year at 19 sites located at 200 m intervals along a large elevational gradient in a seasonally dry tropical region of southern Mexico (N = 8,760 for each site, except for 1200 m, and 2600 m, for which N = 8598 and 8737, respectively). Arrows indicate mean annual temperature (AT) for each site, CV= Coefficient of variation and Sk= Skewness.

**Fig. 3** (a) Variation along the elevational gradient of five temperature variables: Mean annual temperature (AT; solid diamonds), Mean minimum daily temperature in the year (MTMIN; solid squares), Single absolute minimum temperature in the year ( $TMIN_{abs}$ ; open squares), Mean maximum daily temperature in the year (MTMAX; solid triangles), Single absolute maximum temperature in the year ( $TMAX_{abs}$ ; open triangles). Lines indicate the best-fit linear models for those elevations for which a linear trend was maintained. (b) Thermal oscillation along the elevational gradient, measured as the difference between mean minimum and maximum temperature by elevational belt (triangles), or as the difference between absolute maximum and minimum temperatures at each site (squares). Lines indicate selected models for these variables (see Table 2). (c) Variation of relative humidity (RH) along the elevational gradient: Mean annual RH (solid circles), Mean annual minimum RH (open squares), Mean annual maximum RH (open triangles). Lines are the non-linear models selected for these variables (see Table 4),

**Fig. 4** UPGMA classification of the 19 elevational belts based on (a) a matrix of mean annual



temperature (AT), and (b) a matrix of mean annual relative humidity (RH). Euclidean Distance was used as measure of dissimilarity between sites. Broken lines indicate cut-off levels used to identify groups; for the classification based on RH, primary and secondary cut-off levels are shown.

**Fig. 5** Proportion of time in one year spent at different temperature ranges (a) and relative humidity ranges (b) at 19 elevational belts. Discontinuities of the broken lines in (a) show elevations at which abrupt changes in these proportions occur.

**Fig. 6** Ordination of elevational belts based on Canonical Correspondence Analysis, using a floristic composition  $\times$  sites matrix (a); and a richness  $\times$  sites matrix (b). AT = Mean annual temperature; RH = Mean relative humidity.

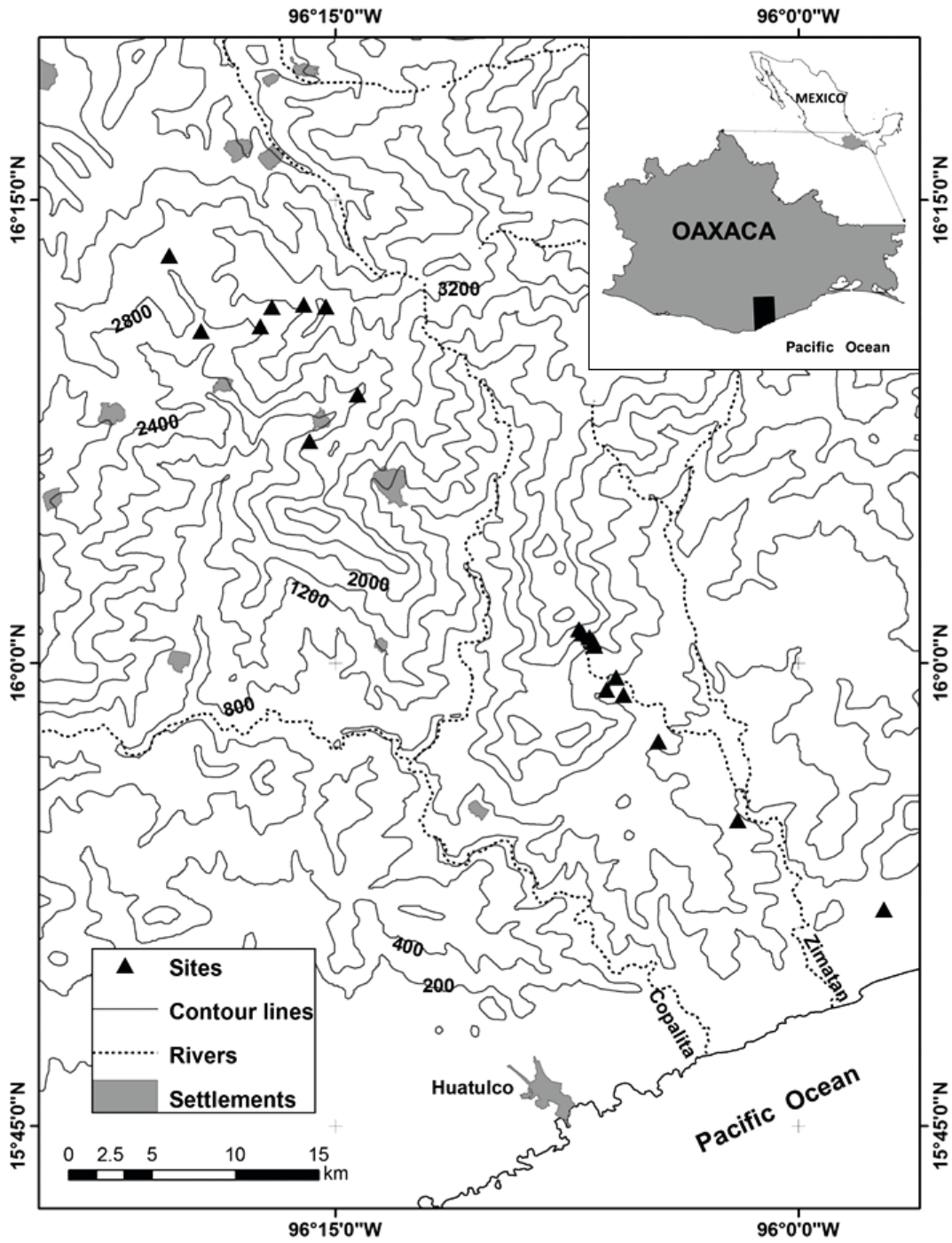


Figure 1

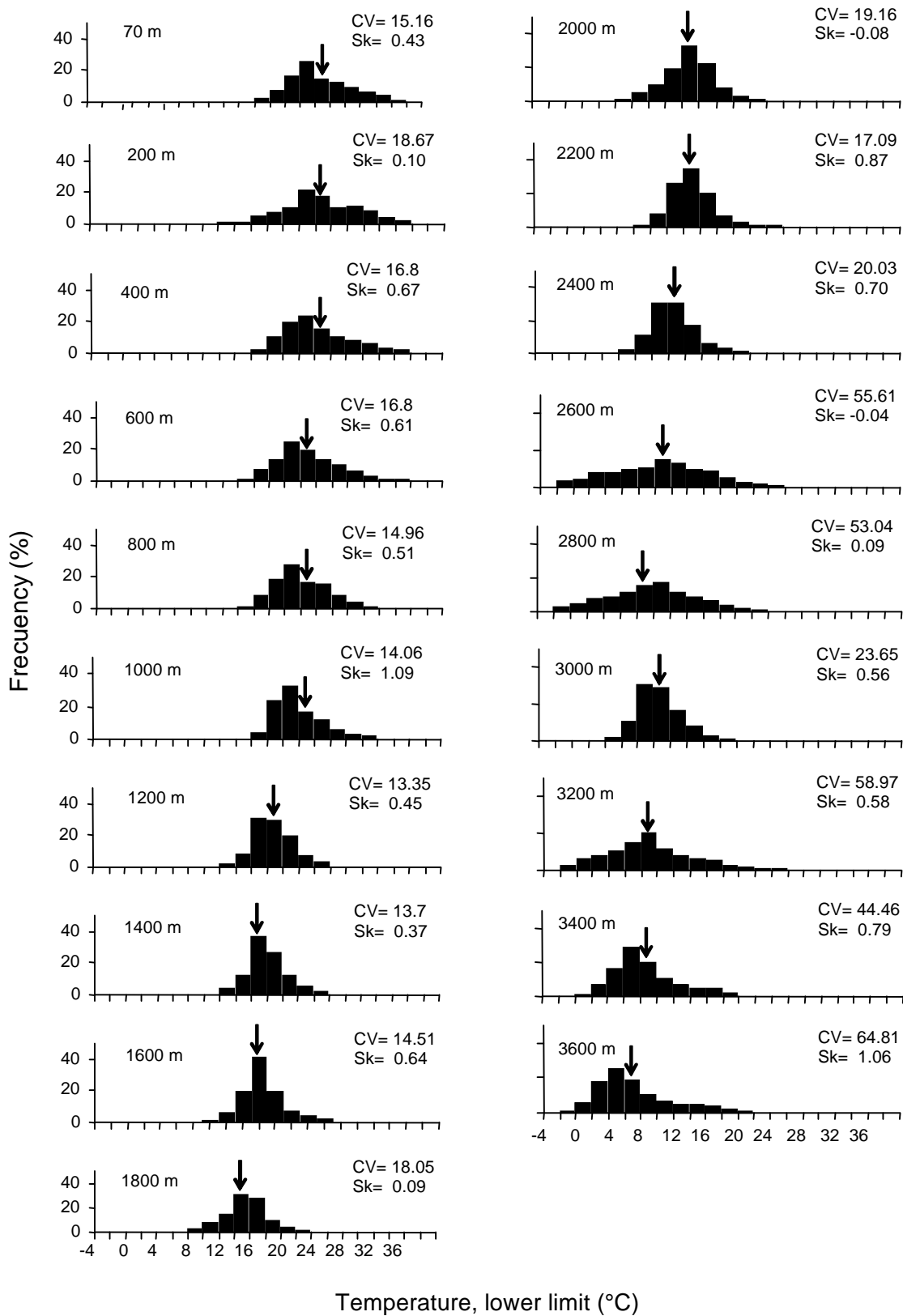


Figure 2

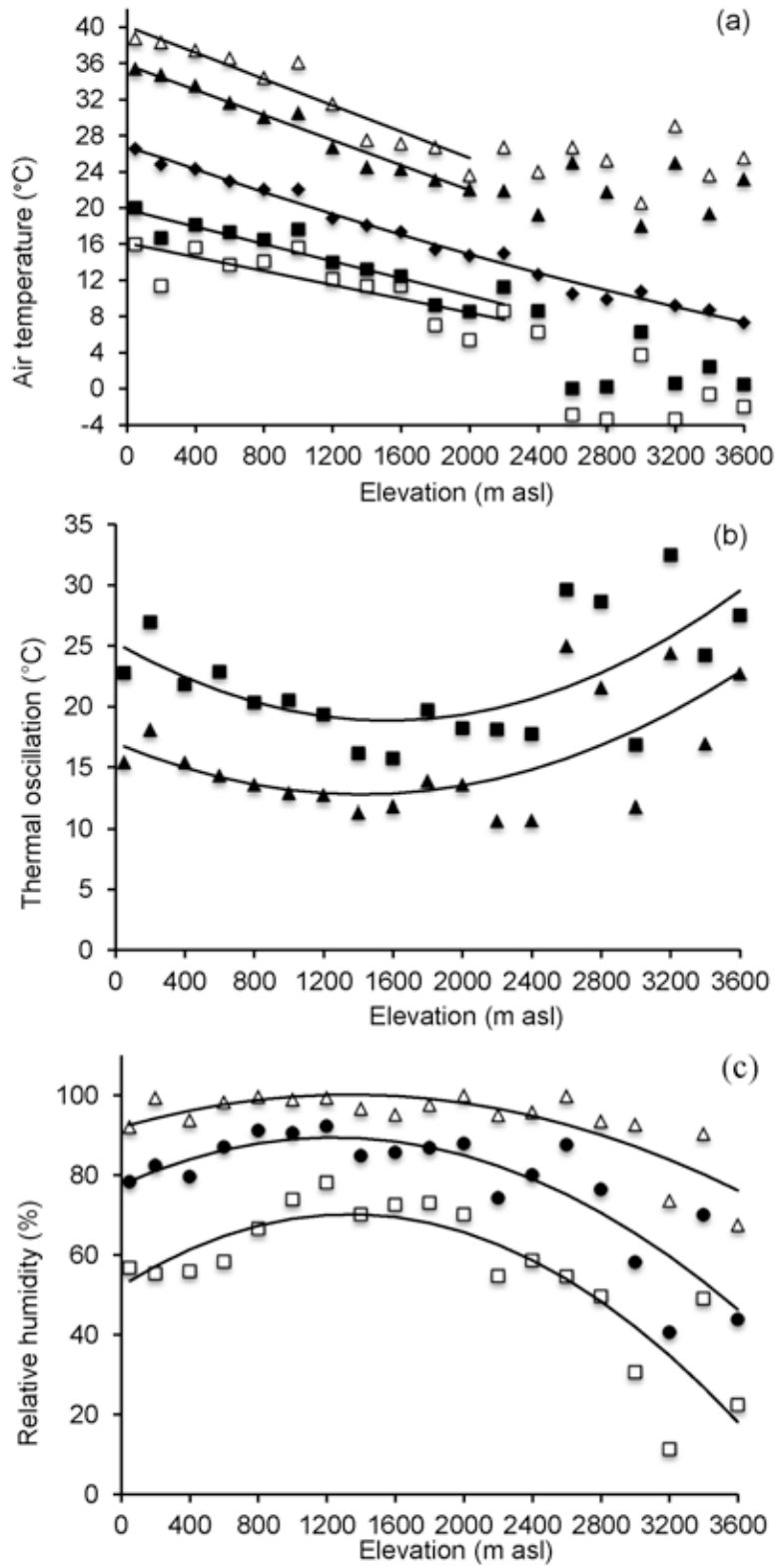


Figure 3

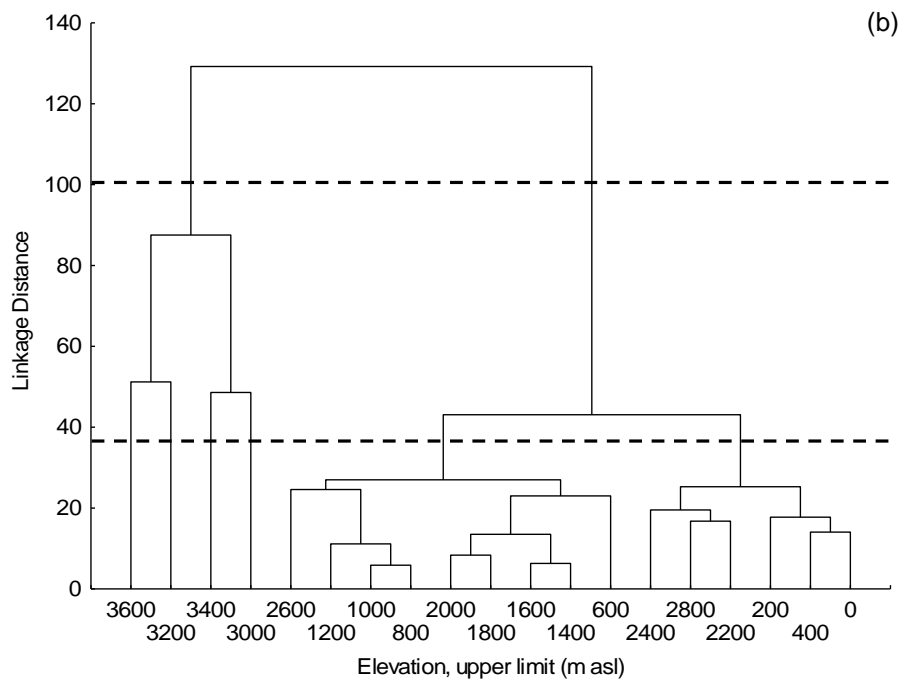
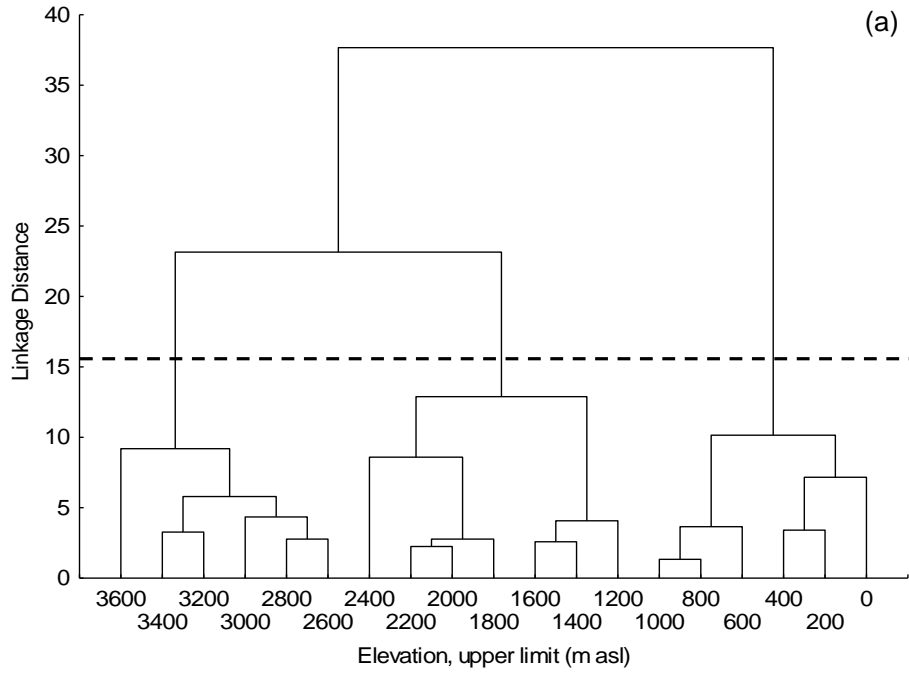


Figure 4

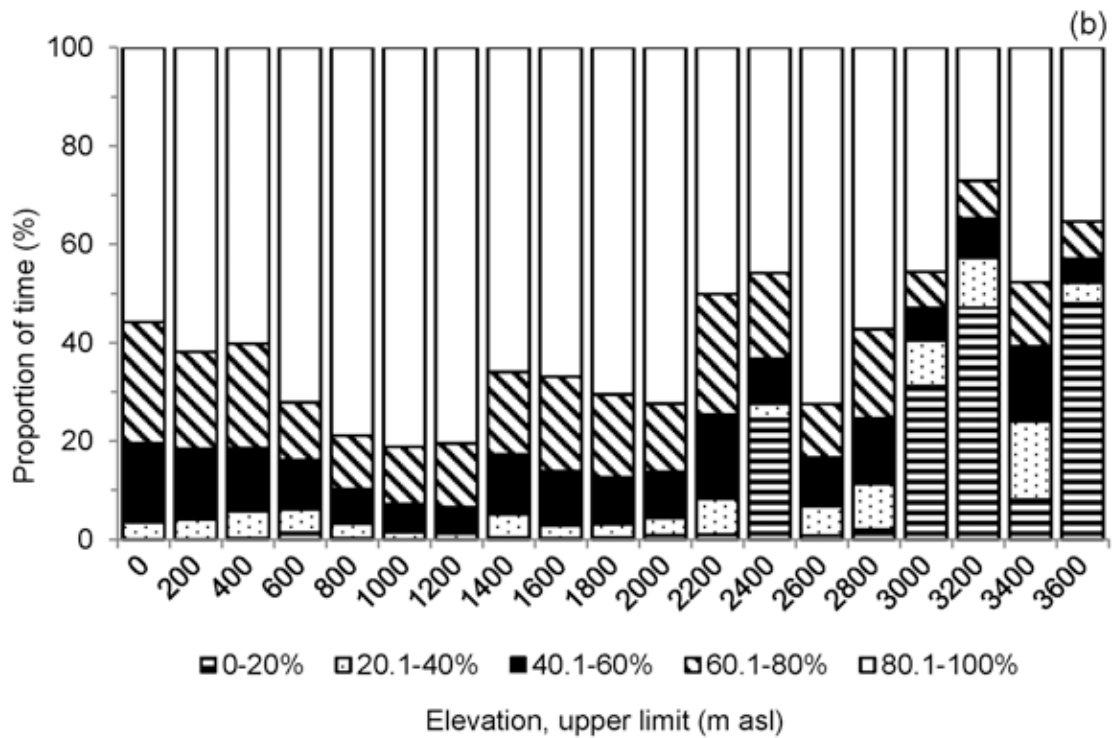
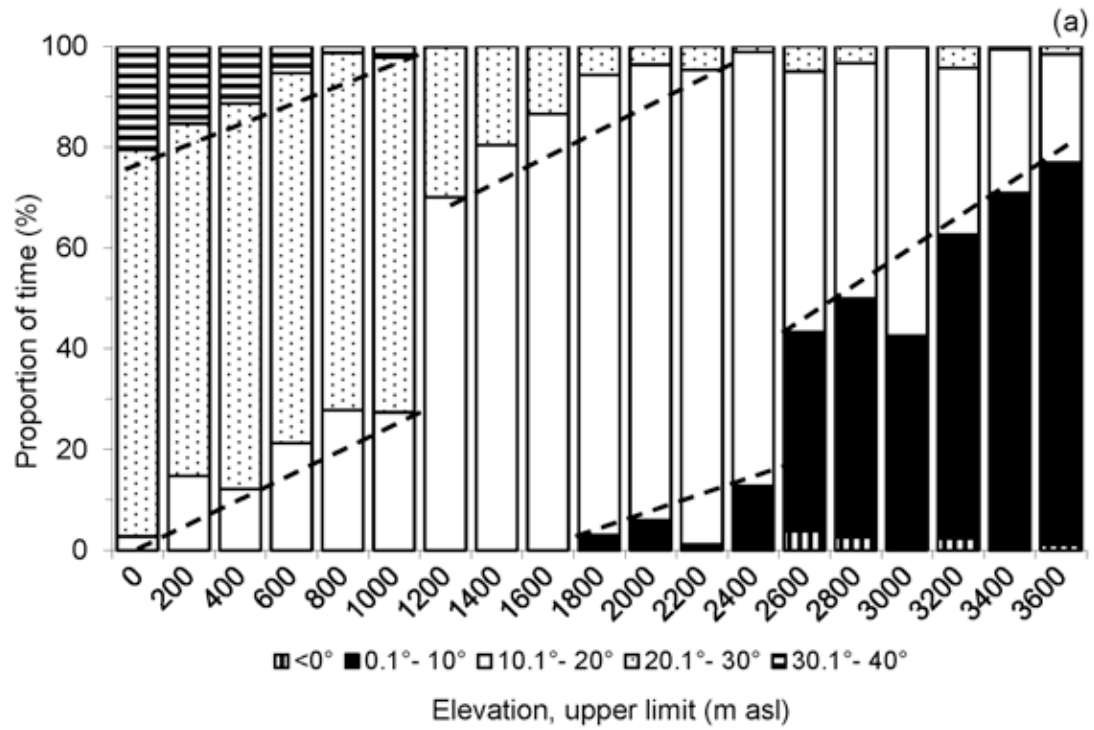


Figure 5

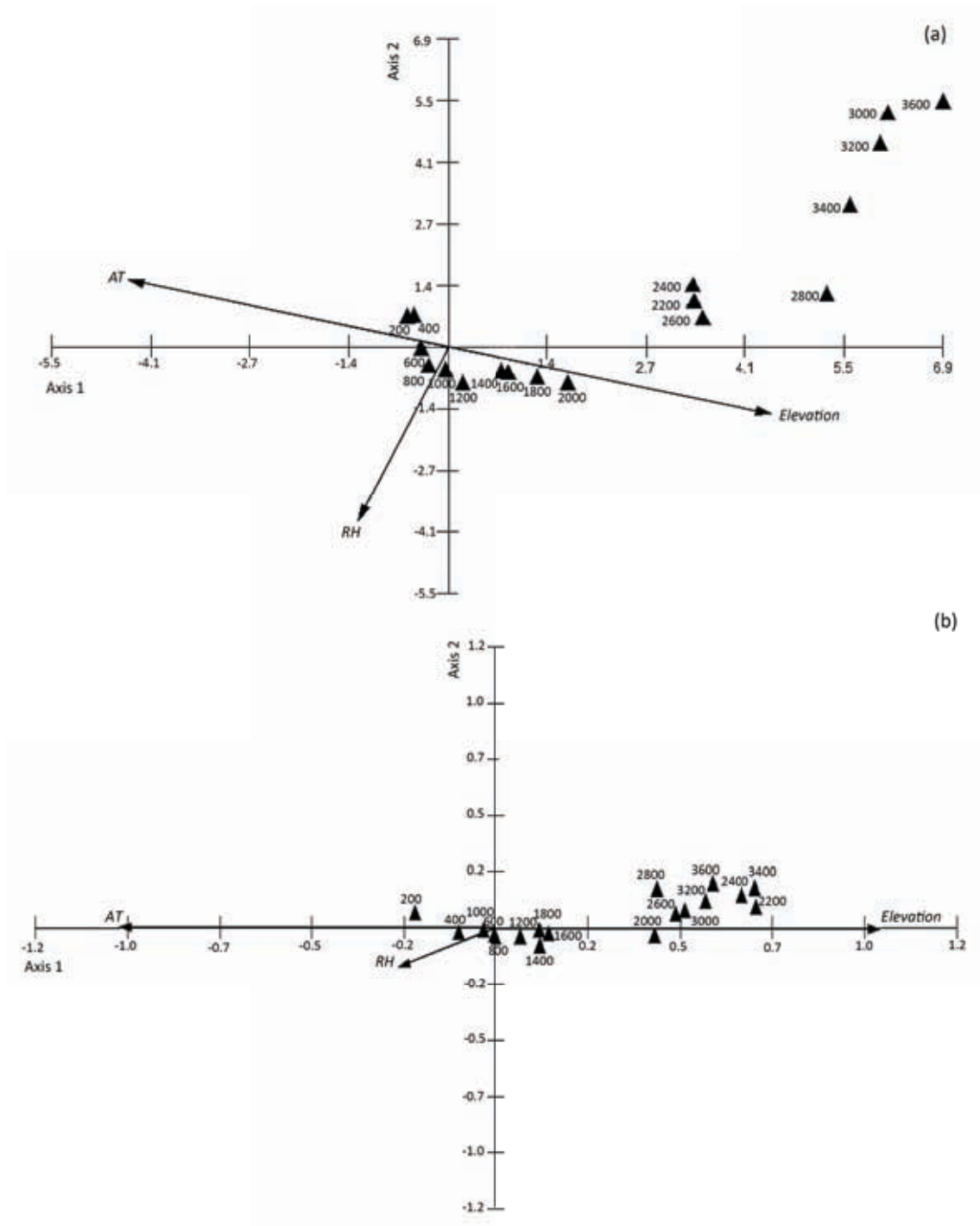


Figure 6





## **CAPÍTULO 4**

**Elevational patterns in the vascular flora of a  
highly diverse region in southern Mexico**

*Plant Ecology* 213: 1209-1220

**Silvia H. Salas-Morales y Jorge A. Meave**



# Elevational patterns in the vascular flora of a highly diverse region in southern Mexico

Silvia H. Salas-Morales · Jorge A. Meave

Received: 1 December 2011 / Accepted: 7 June 2012 / Published online: 4 July 2012  
© Springer Science+Business Media B.V. 2012

**Abstract** We examined general and family-specific patterns of vascular plant richness along a large elevational gradient (0–3,670 m a.s.l.), assessed the continuity of these patterns and analysed their potential underlying causes in a high diversity region of the Sierra Madre del Sur, Oaxaca, Mexico. We used a vascular plant database constructed previously. The gradient was divided into 18 200-m elevation belts. To examine elevational patterns of richness, we used both observed and estimated (interpolated) species richness, as well as genus and family observed richness, for each belt. A generalised linear model (GLM) was used to assess the effect of altitude on area-corrected species richness (standard area = 100 km<sup>2</sup>), and a numerical classification of the elevational belts based on species richness was performed. Overall, richness at the three taxonomic levels decreased with elevation, but some individual families departed from this pattern. A sharp drop in species richness was observed at 1,800 m, and the dendrogram separated two elevational floristic groups at this elevation. The GLM

revealed a significant negative effect of elevation on species richness. Despite this overall decreasing pattern for vascular plants along this extensive gradient, an examination of some family-specific patterns revealed the existence of other elevation–diversity relationships, indicating taxon-specific responses to elevation. The most noticeable discontinuity in species richness, at ca. 1,800 m, is likely related to a critical temperature isocline.

**Keywords:** Altitudinal gradient · Area effect · Environmental-limitation hypothesis · Habitat heterogeneity · Oaxaca

## Introduction

Tropical mountains are attractive systems for the study of elevational gradients owing to the strong environmental changes occurring over very short distances, which in turn produce considerable habitat and vegetation heterogeneity on their slopes (Körner 2000). Numerous studies of the variation of plant and animal diversity along elevational gradients indicate an inverse relationship between species richness and elevation (Kappelle and Zamora 1995; Kappelle et al. 1995; Lieberman et al. 1996; Grytnes and Vetaas 2002; Grytnes and Beaman 2006). Nonetheless, increasing evidence suggests that this inverse diversity–elevation relationship is not general (Lovett

---

S. H. Salas-Morales (✉)  
Sociedad para el Estudio de los Recursos Bióticos  
de Oaxaca, A.C, Camino Nacional No. 80-b, San  
Sebastián Tutla, Oaxaca 71246, Mexico  
e-mail: sschibli@hotmail.com

S. H. Salas-Morales · J. A. Meave  
Departamento de Ecología y Recursos Naturales,  
Facultad de Ciencias, Universidad Nacional  
Autónoma de México, México 04510, D.F., Mexico

1999; Tallens et al. 2005). This view is supported by recent studies reporting non-linear or elevation-independent trends in species richness (Kessler et al. 2001; Bachman et al. 2004; Bhattarai et al. 2004). In fact, three main elevational patterns in species richness have been described (Rahbek 1995, 1997): (1) a monotonic decrease with increasing elevation; (2) a bell-shaped or hump-shaped pattern, peaking at mid-elevations (which at present seems to be the most frequent); and (3) a constant species richness all the way from the lowlands towards higher elevations. The shapes of these elevational patterns are largely dependent on the biological group being examined or the study's spatial scale (Kessler 2000; Lomolino 2001; Grytnes and Beaman 2006). Despite the numerous investigations on the relationship between altitudinal gradients and biological richness, it is still far from being fully understood, and other patterns may still be found (Herzog et al. 2005).

Similarly, there is no full agreement as to which are the main drivers of species spatial distributions. Attempts to explain this variation have produced more than 100 different hypotheses (Palmer 1994), among which those related to available energy, evolutionary time, area effects, geometric constraints and habitat heterogeneity or ecosystem diversity have received considerable attention (Rahbek et al. 2007). Some hypotheses are particularly relevant for the study of elevational patterns of taxonomic richness; for example, the conic form of mountains causes reductions in area with increasing elevation (Lomolino 2001; Rahbek 2005), ultimately resulting in significant reductions in species richness (Rahbek 1997; Körner 2007; Romdal and Grytnes 2007; Karger et al. 2011). Conversely, while it has been suggested that climate is a major driver of species richness globally (Francis and Currie 2003; Hawkins et al. 2003; Currie et al. 2004; Mutke and Barthlott 2005; Barthlott et al. 2007), it does not completely explain elevational patterns of species richness (Currie 1991; Rahbek and Graves 2001).

A common shortcoming in studies examining elevational biotic patterns is the exclusion of the extremes of the analysed gradients, thus limiting the possibility of drawing general conclusions (Grytnes and Beaman 2006; Nogués-Bravo et al. 2008). In a review covering >1,200 articles dealing with the altitude–diversity relationship, Rahbek (2005) found that only 92 of 204 studies involved full gradients (i.e., including elevations  $\leq 500$  and  $\geq 2,000$  m). Reasons

for this bias include the destruction of the natural communities in portions of the gradients as well as practical limitations. Additionally, studies of elevational gradients are highly concentrated in humid regions (Kitayama 1992; Lieberman et al. 1996; Grytnes and Beaman 2006), which also hinders generalisations about the altitudinal patterns of the biota and the underlying factors.

In southern Mexico, the Sierra Madre del Sur located along the Pacific Ocean coastline offers an excellent opportunity to examine the variation of tropical vegetation along a full elevational gradient; in some portions of this mountain range, the vegetation cover is almost untouched from sea level to >3,700 m. Along this large gradient, there is a noteworthy transition from the seasonally dry tropical vegetation typical of the narrow Pacific Coastal Plain to plant communities characteristic of mesic habitats, increasingly subjected to stronger temperature limitations.

Using a large database of vascular plant records, we examine the elevational patterns of floristic richness along a complete and large elevational gradient. We addressed these questions: (1) What is the pattern of vascular plant richness along a large elevational gradient in a tropical region? (2) Is this pattern characterised by a smooth, continuous change or by abrupt discontinuities? and (3) What are the potential underlying causes of this elevational floristic pattern?

Considering the climatic variability encompassed along this gradient, strong temperature-related growth restrictions conceivably exist for tropical plants at upper elevations. Furthermore, in this highly seasonal region, strong moisture restrictions are expected at the lower portions of the gradient, where the high temperature enhances evaporation. Based on the potential effects of these two limiting factors, we hypothesised that growth restrictions for the tropical flora would be minimum at intermediate portions of the gradient, so that the general floristic elevational pattern would display an intermediate diversity peak, thus conforming to the hump-shaped elevational pattern.

## Methods

### Study region

The study was conducted in the windward (southern) slope of the Sierra Madre del Sur, Oaxaca State,

southern Mexico. In this region, elevation ranges from sea level to 3,670 m a.s.l. The region belongs of the Southern Sierra Madre Morphotectonic Province (Ferrusquía-Villafranca 1993), characterised by a complex massif with steep slopes and dissected by narrow valleys, and with a narrow coastal plain at the base of the mountains. Regional soil types include Chromic Cambisols at lower elevations, Eutric Regosols and Haplic Feozems at mid-elevations, and Orthic and Humic Acrisols at high elevations. In keeping with elevational variation, climate shows steep gradients, but it is generally sub-humid across the area, changing from tropical warm in the lowlands, through semi-warm, to temperate at higher elevations. At and near the coastal plain, mean annual temperature is  $>26\text{ }^{\circ}\text{C}$  and average total annual precipitation range is 800–1,000 mm. At elevations from 500 to 2,000 m, mean temperature ranges from 26 to 18  $^{\circ}\text{C}$ , and total annual precipitation from 1,000 to 1,200 mm. At higher elevations, mean temperature is 18–12  $^{\circ}\text{C}$ , and total annual precipitation ranges between 1,200 and 1,500 mm. Near the summit, mean annual temperature is  $<12\text{ }^{\circ}\text{C}$ , and average total annual precipitation is 1,200–1,500 mm.

The vegetation along this elevational gradient is generally well preserved and significant human disturbance is still localised (Salas-Morales et al. 2003). The dominant plant communities in the lowlands (50–450 m a.s.l.) are classified as tropical dry forest; further up, between 500 and 1,500 m communities are classified as tropical semi-evergreen forest, and as cloud forest in some portions between 1,500 and 2,000 m. At elevations between 2,000 and 3,000 m, the prevailing vegetation is a mixed pine-oak forest, and above 3,000 m, vegetation is mostly pine forest.

#### Data sources and analysis

Our database contains 10,124 records of fully identified species of vascular plants (including ferns and allies) collected during more than a decade of floristic survey in the region. The extracted floristic checklist was organised in two matrices, one of presence/absence (incidence) data and the other containing number of collections (abundance) by species. To explore the relationship between altitude and plant richness, the gradient was divided into 18 bands of 200-m elevation each, and the numbers of species ( $S_{\text{Obs}}$ ), genera ( $G_{\text{Obs}}$ ) and families ( $F_{\text{Obs}}$ ) were tallied

by band. Collecting effort was assessed by elevational belt and for the entire gradient by dividing the corresponding number of collections between the number of species.

Total species richness by belt ( $S_{\text{Est}}$ ) was estimated through interpolation; to this end it was assumed that each species occurred in all belts between its observed minimum and maximum altitudinal limits. No interpolation was made for higher rank taxa (genera and families), because in some cases, their potential continuity was suggested not by the same but by different species occurring above and below the belt where the higher taxon was absent; thus, assuming that one or both species were also present in the focal belt would represent a case of extrapolation instead of interpolation. We examined general elevational patterns by drawing scatterplots that included both observed ( $S_{\text{Obs}}$ ) and estimated ( $S_{\text{Est}}$ ) species richness, as well as observed genus ( $G_{\text{Obs}}$ ) and family ( $F_{\text{Obs}}$ ) richness.

Area is an important factor affecting species richness, and in altitudinal gradients, it widely varies. We wanted to solely look at the relationship between altitude and  $S_{\text{Est}}$ , so to completely remove the area effect, we performed a correction by area of  $S_{\text{Est}}$ , procedure used in other studies (Rahbek 1997; Bachman et al. 2004). This required calculating each elevational belt's area within a rectangular geographical window covering approximately 750 km<sup>2</sup>. Measurement of area included a slope correction based on a digital elevation model with a resolution  $<10\text{ m}$  and was performed on a ArcGis 9.2 platform (ESRI, Redlands, CA, USA). To perform the correction by area of  $S_{\text{Est}}$ , we calculated the number of species in each elevational belt for a constant area of 100 km<sup>2</sup> by using the power model proposed by Arrhenius in 1921 (Karger et al. 2011):

$$S = cA^z,$$

where  $S$  is species richness,  $c$  represents species richness in the smallest possible sampling area,  $A$  is sampling area (the predictor variable) and  $z$  is the slope of the linearised version of this equation when both  $S$  and  $A$  are plotted on logarithmic scales (Brown and Lomolino 1998). Although the calculation of  $z$  has resulted in a variable figure, we decided to use a constant value of  $z = 0.25$ , as this value is often obtained in theoretical and empirical studies (Crawley and Harral 2001). The corrected values were expressed as  $S_{100}$ .

Thereby, to examine the relationships between  $S_{100}$  as response variable and mid-point of elevation of elevational belts as explanatory variable, we performed a regression with a generalised linear model (GLM). Owing to data overdispersion, we used a negative binomial distribution. This analysis of deviance was performed with the GLM function in R (R Development Core Team, Vienna, Austria).

Elevational patterns for selected individual families were described by fitting functions to their richness/elevation curves with TableCurve2D (AISN Software Inc., San Jose, CA, USA); the criterion to select the best-fit model was the largest adjusted  $R^2$ .

We assessed floristic similarities between elevational belts by performing a hierarchical classification analysis of the elevational belts based on incidence interpolated data with Wards's (minimum variance) method and Euclidean distances as dissimilarity measure; this analysis was performed with Statistica ver. 8 (StatSoft, Inc., Tulsa, OK, USA).

## Results

Baseline information for the full gradient included 10,124 records, among which were represented 2,321 species (917 genera, 161 families). The prevailing families by species richness were Leguminosae (302), Asteraceae (235), Orchidaceae (125), Rubiaceae (118) and Poaceae (87). Table 1 lists the most speciose families by elevational belt for elevations of up to 2,000 m (above that elevation, nearly all families are listed, with the exception of a few very rare families). Notably, 36 families were represented by a single species and 17 families were exclusively recorded in the lowest elevational belt on the coastal plain (<200 m).

Mean collecting effort by elevational belt was 1.7 specimens per species. This ratio, however, was unequal among belts: while the ratio for the lowest belt was 4.7 specimens per species, in the remaining ones this ratio had a mean value of 1.5 specimens per species (Table 2).

### Elevational patterns of floristic richness

The elevational patterns for total and observed species richness ( $S_{Est}$  and  $S_{Obs}$ ) and observed genera ( $G_{Obs}$ ) showed overall decreasing trends with increasing

elevation (Fig. 1). Both  $S_{Est}$  and  $S_{Obs}$  had their maxima at the lowest elevation (1,009), in strong contrast with the total richness of 11 species at the highest elevation. The reduction in species richness was not constant along the gradient. For example, we noted a second peak of species richness at 800–1,000 m altitudinal belt ( $S_{Est} = 709$ ). More outstanding, however, was the abrupt reduction observed at 1,800 m, equivalent to ca. 80 % of both  $S_{Est}$  (from 284 to 68 species) and  $S_{Obs}$  (from 265 to 49). When the variation in floristic richness is separately examined for those elevational bands below and above the 1,800 m elevation, the decreasing pattern is much less marked and could also be described as a very slow reduction (for lower belts) or a fluctuating richness pattern (for higher belts). The elevational pattern for observed family richness ( $F_{Obs}$ ) included much less variation from sea level up to 2,000 m, but at this elevation,  $F_{Obs}$  abruptly dropped from 71 to 25 families (Fig. 1).

Elevational patterns based on observed richness for some individual families departed notably from the general decreasing familial pattern. For Leguminosae and Asteraceae (Fig. 2a, b), two very species-rich groups, elevational patterns were similar to the general one described earlier for the entire flora. The reduction in species richness for Rubiaceae was best fitted to the same negative exponential model, but members of this family were completely absent above 2,400 m (Fig. 2c). We also observed a strict elevational limit for Acanthaceae, a family also absent at elevations  $\geq 2,200$  m (Fig. 2d); however, its general pattern was fitted to the same model that best described the elevational changes of Bromeliaceae (Fig. 2e), a family whose members reached much higher elevations. The most striking trait in the elevational patterns of Acanthaceae and Bromeliaceae was a second peak at ca. 1,000 m (for Bromeliaceae, the largest richness along the gradient). The best-fit model for the moisture-loving Orchidaceae differed from all others: orchids had a hump-shaped pattern, with its species richness peaking at around 800–1,000 m (Fig. 2f).

As most elevational belts had areas smaller than 100 km<sup>2</sup> (Table 2), area-corrected richness values ( $S_{100}$ ) derived from the Arrhenius equation were generally larger than estimated total richness ( $S_{Est}$ ). Although the parameter  $c$  (intercept) in the Arrhenius equation is considered to be constant for a given biological group and biogeographical area, it is interesting that we observed two sets of  $c$  values

**Table 1** The ten most speciose families by elevational belt for elevations up to 2,000 m a.s.l. and families occurring in those elevational belts above this elevation (some very rare families were excluded)

Families	Elevational belts (m, midpoint)																										
	1	3	5	7	9	1	1	3	5	7	9	1	1	3	5	7	9	1	1	3	5	7	9	1	1	3	5
Leguminosae	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3	3	3	3	4	2	2	3	4	3	4	4	2	2	3	4	1
Asteraceae	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	2	2	2	3	3	5	3	2	1	1	3	1	3	1	3	3
Euphorbiaceae	3	4	4	9	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6
Poaceae	4	5	4	4	7	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	3
Convolvulaceae	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
Rubiaceae	6	3	3	3	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
Malvaceae	7	–	–	–	10	6	6	10	6	10	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6
Boraginaceae	8	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Solanaceae	9	7	6	10	8	8	–	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	
Acanthaceae	10	10	6	5	5	5	5	5	5	5	7	10	7	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
Malpighiaceae	–	–	–	–	10	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
Cyperaceae	–	–	6	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
Apocynaceae	–	–	–	–	10	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
Cucurbitaceae	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
Asclepiadaceae	–	–	6	–	10	–	–	–	10	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
Bignoniaceae	–	7	6	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
Sapindaceae	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	10	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
Sterculiaceae	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
Tiliaceae	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
Cactaceae	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
Amaranthaceae	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
Lamiaceae	–	–	–	–	10	6	–	7	10	6	7	10	6	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	
Bromeliaceae	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
Rhamnaceae	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
Moraceae	–	–	–	6	–	–	–	6	7	6	–	6	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
Scrophulariaceae	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
Agavaceae	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
Orchidaceae	–	–	–	8	3	3	3	1	2	1	2	1	2	1	2	1	4	1	2	1	2	1	2	1	1	3	
Adiantaceae	–	–	–	6	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
Piperaceae	–	–	–	–	–	–	10	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
Melastomataceae	–	–	–	–	–	–	–	9	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
Campanulaceae	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3	

**Table 1** continued

Families	Elevational belts (m, midpoint)														
	1	3	5	7	9	1	1	1	1	1	1	2	2	2	3
<i>Aspleniaceae</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	10	-	-	-	-	-	1
<i>Iridaceae</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	3	-
<i>Fagaceae</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	2	3	-	-	3
<i>Ericaceae</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	2
<i>Rosaceae</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	4
<i>Pinaceae</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	3	2
<i>Crassulaceae</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	4

Numbers are family rankings according to species richness by family, figures in italics typeface indicate species ranking first, second and third in each elevational belt

(i.e., richness in the smallest possible sampling area) along the gradient, namely, a set of higher values (mean value of 199.3) at elevations from sea level to 1,800 m, and a set of much lower values (mean value of 12.4) at elevations higher than 1,800 m.

The analyses of deviance showed a highly significant negative effect of elevation on area-corrected ( $S_{100}$ ) species richness (Table 3). We fitted a model in which the factor elevation was excluded and performed an ANOVA to compare the best-fit models with and without elevation; this yielded a significant difference ( $P = 0.0000$ ), thus confirming the explanatory power of elevation on species richness along the gradient.

### Classification of elevational belts

The dendrogram obtained from the hierarchical classification analysis showed a clear distinction between two major groups of elevational belts at a linkage distance of 60 (Fig. 3). These two major groups were closely related to elevation, as all belts between 0 and 1,800 m were included in one group, whilst all remaining belts were comprised in the other. The low-elevation group could be further subdivided at a linkage distance of 45, forming two almost equal-sized subgroups of belts above and below 800 m. The dendrogram also showed that the high elevation group was relatively more homogeneous floristically than its low-elevation counterpart.

### Discussion

#### Elevational floristic patterns and underlying causes

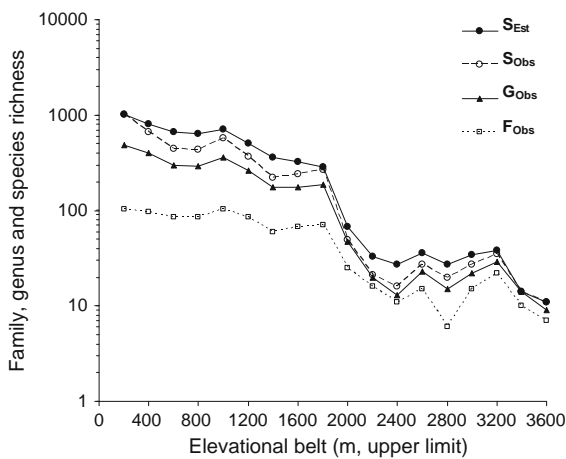
Based on the environmental-limitation hypothesis, we expected a hump-shaped pattern in species richness along this large elevational gradient. This expectation was not supported by our results, as these revealed a clear elevational decrease in species richness, which was also true for genus and family richness. Although for some time the general decreasing pattern was repeatedly pointed out in the literature as being prevalent (Gentry 1988; Kappelle et al. 1995), newer evidence has shifted to some extent this viewpoint so that presently it is generally recognised that the hump-shaped pattern represents the most common responses of different biotas to the heterogeneous environments



**Table 2** Area and floristic information for 18 elevational belts along the windward slope of the Sierra Madre del Sur, Mexico

Elevation (m a.s.l.)	Area (km <sup>2</sup> )	No. of coll.	Coll. effort	<i>S</i> <sub>Obs</sub>	<i>S</i> <sub>Est</sub>	<i>S</i> <sub>100</sub>	<i>G</i> <sub>Obs</sub>	<i>F</i> <sub>Obs</sub>
200	92	4,719	4.7	1,009	1,009	1,029	485	103
400	146	1,129	1.7	663	798	726	403	96
600	130	657	1.5	444	668	625	295	86
800	70	662	1.5	434	642	702	293	85
1,000	49	1,025	1.8	572	709	849	358	103
1,200	47	525	1.4	367	500	604	262	86
1,400	52	296	1.3	223	360	425	176	59
1,600	54	309	1.3	240	321	375	177	68
1,800	51	492	1.9	265	284	337	187	71
2,000	52	70	1.4	49	68	80	47	25
2,200	53	35	1.7	21	33	39	20	16
2,400	52	24	1.5	16	27	32	13	11
2,600	44	35	1.3	27	36	44	23	15
2,800	41	27	1.4	20	27	34	15	6
3,000	44	36	1.3	27	34	42	22	15
3,200	41	46	1.3	35	38	47	29	22
3,400	29	22	1.6	14	14	19	14	10
3,600	17	15	1.4	11	11	17	9	7

Floristic information includes number of collections (No. of coll.), collecting effort (Coll. effort), raw observed richness (*S*<sub>Obs</sub>), total estimated (interpolated) richness (*S*<sub>Est</sub>), area-corrected richness (standard area = 100 km<sup>2</sup>, *S*<sub>100</sub>), raw observed genus richness (*G*<sub>Obs</sub>), and raw observed family richness (*F*<sub>Obs</sub>)



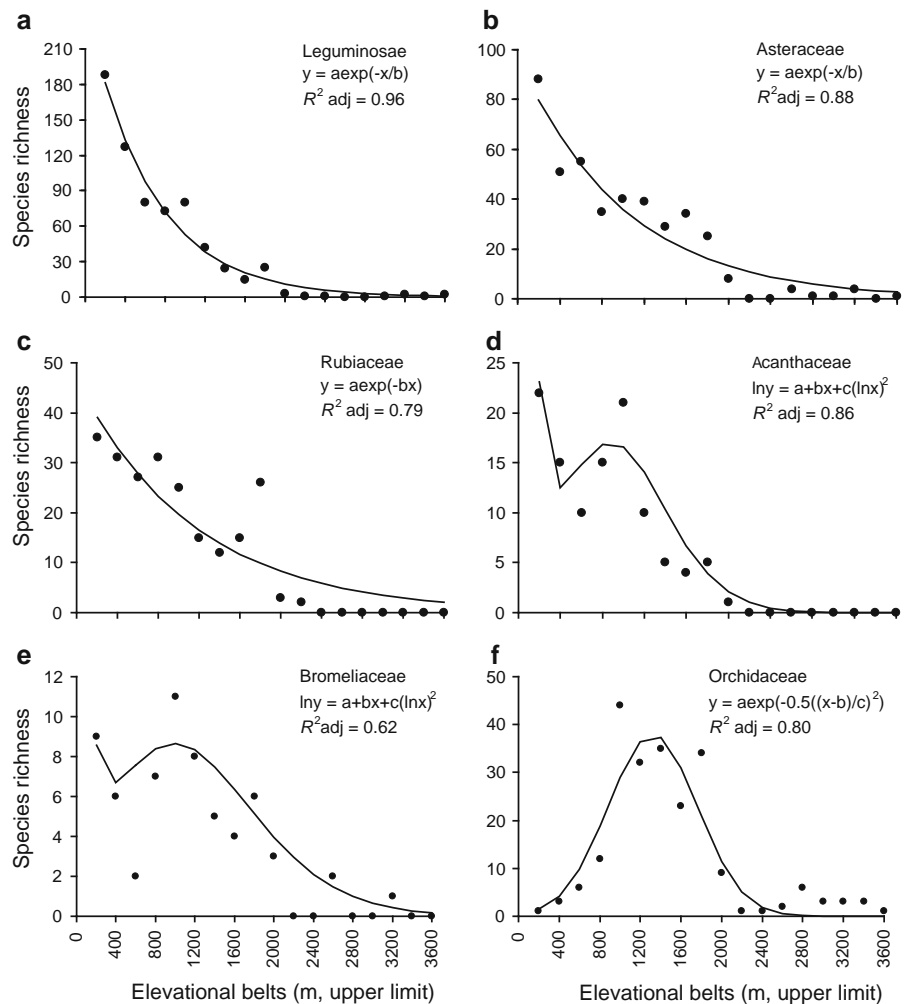
**Fig. 1** Elevational changes of total estimated species richness (*S*<sub>Est</sub>), raw observed richness (*S*<sub>Obs</sub>), raw observed genus richness (*G*<sub>Obs</sub>), and raw observed family richness (*F*<sub>Obs</sub>), along the studied elevational gradient

of mountains (Rahbek 1995). There are several potential explanations for this discrepancy. For one, it could be argued that it is a methodological consequence derived from the dichotomy between analysing full or partial gradients. The consequences

of excluding sections of elevational gradients were elegantly examined by Nogués-Bravo et al. (2008); based on the analysis of 400,000 elevational records of vascular plants, they suggested that the recognition of monotonic decreasing patterns was largely related to the exclusion of the lowest sections of the studied gradients. Our study challenges this view, as the records of plant collections used by us for the analysis covered the entire gradient.

A further methodological explanation may be related to an unbalanced collecting effort across elevational belts. Collecting effort is often responsible of substantial biases in assessing spatial richness patterns (Lomolino 2001; Grytnes and Beaman 2006; Karger et al. 2011). Although in our study region a much larger collecting effort was done in the lowest elevational belt than in all others, collecting effort was clearly homogeneous across all remaining belts, so that the general decreasing pattern in species richness cannot be interpreted as a methodological artefact. In fact, species richness of individual families such as Acanthaceae and Bromeliaceae peaked at intermediate points of the gradient, and those peaks did not correspond to belts with larger collecting efforts. In

**Fig. 2** Elevational changes of observed species richness ( $S_{Obs}$ ) for selected families along the studied elevational gradient. The best-fit simple models according to adjusted  $R^2$  describing the elevational trend are shown ( $P < 0.05$  for all models)



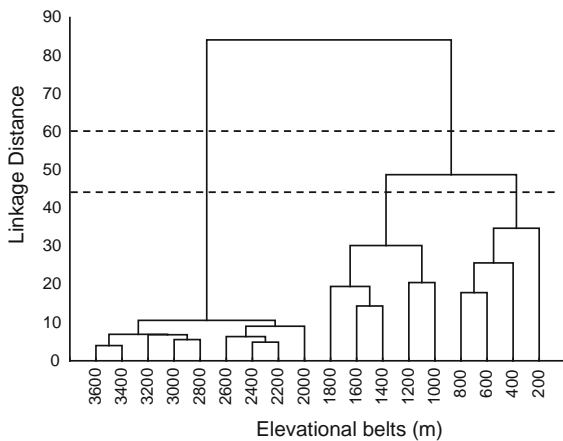
**Table 3** Results of the GLM-based analysis of deviance performed to evaluate the effect of elevation on area-corrected species ( $S_{100}$ ) by elevational belt

Factor	Estimate	df	Deviance	$P$
Species				
Intercept	7.470	1		
Elevation	-0.00131	1	39.75	<0.001

particular, the hump-shaped pattern observed for Orchidaceae cannot be attributed to a deficient collecting effort at lower elevations; only one orchid species among more than 4,000 records was obtained from the lowest elevational belt. Thus, explanations for this pattern beyond the methodological strategy of the study are needed.

The potential causes underlying hump-shaped elevational patterns of species richness have been

discussed extensively (e.g., Vetaas and Grytnes 2002; Bhattarai et al. 2004; Grytnes and Beaman 2006; Grau et al. 2007). Interestingly, fewer explanations have been put forward for the general decreasing pattern, and these always involve unidirectional changes in resource limitations, thermic restrictions, habitat diversity or available space (Grytnes 2003; Fiedler and Beck 2008). The relatively scarce evidence for the decreasing pattern led Colwell and Lees (2000) to state that the monotonic decreasing pattern was actually more of a dogma than a reality. Our results demonstrate, however, that the overall decreasing trend is a real response of a group of organisms (vascular plants) to elevational changes, but with the observation that in the gradient studied by us an abrupt decrease in floristic richness around 1,800–2,000 m (depending on the taxonomic level) is the most striking feature.



**Fig. 3** Hierarchical classification of the elevational belts based on their floristic composition (incidence data), obtained using Ward's method and Euclidean distances as measures of between-belt dissimilarity

Our working hypothesis established the existence of two major gradients of growth limitations for tropical plants acting in opposite directions along the elevational gradient: a temperature-related gradient from the lowlands upward and a seasonal water limitation gradient increasing from the higher elevations downward. Implicit in this hypothesis is the notion that these two factors have symmetrical effects on a tropical flora. However, this may not be the case. In discussing the timing of the origin of the tropical dry forest of Western Mexico based on a time-calibrated phylogeny of *Bursera*, Becerra (2005) suggested that during the long evolutionary history of this biome (ca. 30 million years), its floristic elements developed numerous adaptations to hot, dry conditions. A critical consequence of these adaptations is a low tolerance to cold temperatures and a total intolerance to freezing (Becerra 2005). It is thus likely that thermal restrictions have a much stronger effect on this flora than water stress, which many species can avoid through various functional strategies (Holbrook et al. 1995; Poorter and Markesteijn 2008; Markesteijn and Poorter 2009; Lebrija-Trejos et al. 2010).

#### Floristic discontinuities along the elevational gradient

Aside from the obvious decrease in floristic richness towards higher elevations, this study also revealed an inconstant rate of change in species richness with elevation, given the large discontinuity observed at

1,800 m for species and genus richness and at 2,000 m for family richness. There are several indications that temperature may also be the critical factor involved here.

Temperature is widely associated with elevational changes. Several studies on elevational floristic patterns have attributed their results to critical variations in this factor (Grubb 1977; Hamilton and Perrot 1981; Sang 2009). For example, it is widely accepted that most tropical plants face physiological restrictions that prevent their occurrence at higher elevations, such as the short growing season, direct temperature restrictions on metabolic processes or an unfavourable energy balance (Körner 1999; Francis and Currie 2003). Unfortunately, the lack of specific climatic information in our study region implies that any discussion on the role of particular environmental factors is necessarily speculative. Even so, the discontinuity in species richness observed at 1,800 m is likely related to a critical temperature isocline (possibly frost line) that could be associated with a major division between two large physiological groups of plants: a cold-resistant guild above 1,800 m and a thermophilous flora occurring below it (Holdridge 1978).

In tropical Mexico, the upper elevational limit for tropical forest vegetation generally coincides with the 0 °C isotherm of extreme low temperature, above which tropical communities are commonly replaced by plant associations of temperate affinity (Rzedowski 1978). In our elevational transect, well-known tropical families displayed upper elevational limits between 1,800 and 2,200 m, probably concurring with the 0 °C isotherm, thus contributing to the abrupt reduction in species richness. Similar results have been reported for other tropical mountains in Malesia (Van Steenis 1984), Sumatra (Ohsawa et al. 1985) and Tanzania (Hemp 2006). A further potential factor related to abrupt elevational upper limits of tropical vegetation, which is likely to operate in our study area, is a sharp discontinuity in temperature, humidity or both, resulting from a thermal inversion (Martin et al. 2011). The formation of two clearly distinct groups in the hierarchical classification of elevational belts further supports the existence of an altitudinal discrimination of the floristic components typical of tropical and temperate environments.

Although temperature seems to be the cause of the abrupt drop in species richness at 1,800 m, species richness also decreased markedly in other sections of

the gradient, apparently regardless of temperature. For example, the large reduction observed for both  $S_{Obs}$  (346 species, 34.3 % loss) and  $S_{Est}$  (211 species, 20.9 %) between the lowest (0–200 m) and the adjacent elevational belt (200–400 m) cannot be attributed to a change in temperature, as the high-temperature life zone extends much higher than 200 m, even in seasonally dry tropical conditions (Holdridge 1978; Murphy and Lugo 1995). Thus, this decline in species richness may rather result from a reduction in the variety of habitats between these two elevations. In addition to tropical dry forest, at the bottom of the gradient wetlands and coastal vegetation such as mangrove forests, flooded savannahs and sand dune vegetation are found (Lorence and García-Mendoza 1989; Salas-Morales et al. 2003); these systems host many exclusive species and families (e.g., families such as Rhizophoraceae, Bataceae, Aizoaceae, Juncaceae and Molluginaceae, and species such as *Pistia stratiotes* L., *Batis maritima* L. and *Ipomoea pes-caprae* (L.) R. Br., among many others). This explanation is consistent with the habitat diversity hypothesis as a mechanism contributing to species richness (Rosenzweig 1995; Guégan et al. 1998; Wohlgemuth 1998; Rahbek and Graves 2001; Rahbek et al. 2007; Fahr and Kalko 2011).

#### Elevational patterns of individual taxa

Patterns of species richness may be understood more thoroughly by dissecting the flora into different functional or taxonomic groups (Pausas and Austin 2001). The different elevational patterns observed for the examined families suggest that these are taxon-specific, because different taxa possess ecophysiological traits associated with their general richness patterns (Linden 1991; Kessler 2002; Grytnes and Beaman 2006). These traits seem to explain the presence of plant groups with higher water requirements at elevations away from the lowlands, such as Bromeliaceae and Orchidaceae, whose richness peaked at intermediate elevations; the strong response of these groups can also explain the second peak in overall species richness found at 1,000 m on our gradient. Our results agree with various studies on the elevational distribution of vascular epiphytes that have also reported hump-shaped patterns for these families (Nieder et al. 2001; Kreft et al. 2004; Küper et al. 2004; Cardelús et al. 2006).

#### Conclusions

Our results show general decreasing patterns of richness for species, genera and families of vascular plants along the large elevational gradient on this mountain range. This pattern does not result from an incomplete knowledge of the flora along the gradient as it holds when total species richness by belt is estimated through interpolation. Yet this elevational pattern is not necessarily true for all individual taxa, as demonstrated by the individual families we analysed, which revealed the existence of other taxon-specific elevation–diversity relationships, including hump-shaped and bimodal distributions. The strong discontinuity in species richness observed as a sharp decrease at ca. 1,800 m is likely related to a critical temperature isocline, where the thermophilous lowland flora seems to be replaced by a floristic array adapted to thermal restrictions. Future studies on the environmental heterogeneity along this gradient, particularly on the thermal regime, will shed further light on the underlying causes of this floristic pattern.

**Acknowledgments** We are indebted to all the people who participated in the botanical exploration and the taxonomic determination of thousands of vouchers collected in the region. The senior author thanks the Graduate Programme in Biological Sciences of the Universidad Nacional Autónoma de México and CONACyT for a doctoral scholarship. Funding was provided by SERBO A.C. and CONACyT (Grant no. CB-2009-01-128136). The insightful comments of Robert Colwell, Alberto Gallardo-Cruz, Trudy Kavanagh, Michael Kessler, Emily Lott, Eduardo Pérez-García and two anonymous reviewers improved earlier versions of this manuscript. Edgar J. González, Gilberto Hernández and Marco A. Romero provided assistance in model fitting, GIS use and figure preparation, respectively.

#### References

- Bachman S, Baker WJ, Brummit N, Dransfield J, Moat J (2004) Elevational gradients, area and tropical island diversity: an example from the palms of New Guinea. *Ecography* 27:299–310
- Barthlott W, Hostert A, Kier G, Küper W, Kreft H, Mutke J, Rafiqpoor MD, Sommer JH (2007) Geographic patterns of vascular plant diversity at continental to global scales. *Erdkunde* 61:305–315
- Becerra JX (2005) Timing the origin and expansion of the Mexican tropical dry forest. *Proc Natl Acad Sci USA* 102:10919–10923
- Bhattarai KR, Vetaas OR, Grytnes JA (2004) Fern species richness along a central Himalayan elevational gradient, Nepal. *J Biogeogr* 31:389–400

- Brown JH, Lomolino MV (1998) Biogeography, 2nd edn. Sinauer, Sunderland
- Cardelús CL, Colwell RK, Watkins JRJE (2006) Vascular epiphyte distribution patterns: explaining the mid-elevation richness peak. *J Ecol* 94:144–156
- Colwell RK, Lees DC (2000) The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends Ecol Evol* 15:70–76
- Crawley MJ, Harral JE (2001) Scale dependence in plant biodiversity. *Science* 291:864–868
- Currie DJ (1991) Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness. *Am Nat* 137:27–49
- Currie DJ, Mittelbach GG, Cornell HV, Field R, Guégan JF, Hawkins BA, Kaufman DM, Kerr JT, Oberdorff T, O'Brien E, Turner JRG (2004) Prediction and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecol Lett* 7:1121–1134
- Fahr J, Kalko EKV (2011) Biome transitions as centres of diversity: habitat heterogeneity and diversity patterns of West African bat assemblages across spatial scales. *Ecography* 34:177–195
- Ferrusquía-Villafranca I (1993) Geology of Mexico: a synopsis. In: Ramamoorthy T, Bye R, Lot A, Fa J (eds) Biological diversity of Mexico: origins and distribution. Oxford University Press, New York, pp 3–107
- Fiedler K, Beck E (2008) Investigating gradients in ecosystem analysis. In: Beck E, Bendix J, Kottke I, Makeschin F, Mosandl R (eds) Gradients in a tropical mountain ecosystem of Ecuador, ecological studies 198. Springer, Berlin, pp 49–54
- Francis AP, Currie DJ (2003) A globally consistent richness–climate relationship for angiosperms. *Am Nat* 161: 523–536
- Gentry AH (1988) Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Ann Mo Bot Gard* 75:1–34
- Grau O, Grytnes JA, Birks HJB (2007) A comparison of altitudinal species richness pattern of bryophytes with other plant groups in Nepal, Central Himalaya. *J Biogeogr* 34:1907–1915
- Grubb PJ (1977) Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains. *Annu Rev Ecol Syst* 8:83–107
- Grytnes JA (2003) Species-richness patterns of vascular plants along seven altitudinal transects in Norway. *Ecography* 26:291–300
- Grytnes JA, Beaman JH (2006) Elevational species richness patterns for vascular plants for Mount Kinabalu, Borneo. *J Biogeogr* 33:1838–1849
- Grytnes JA, Vetaas OR (2002) Species richness and altitude: a comparison between null models and interpolated plant species richness along the Himalayan altitudinal gradient, Nepal. *Am Nat* 159:294–304
- Guégan J-F, Lek S, Oberdorff T (1998) Energy availability and habitat heterogeneity predict global riverine fish diversity. *Nature* 391:382–384
- Hamilton AC, Perrot RA (1981) A study of altitudinal zonation in the montane forest belt of Mt. Elgon, Kenya/Uganda. *Vegetatio* 45:107–125
- Hawkins BA, Field R, Cornell HV, Currie DJ, Guégan JF, Kaufman DM, Kerr JT, Mittelbach GG, Oberdorff T, O'Brien EM, Porter EE, Turner JRG (2003) Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* 84:3105–3117
- Hemp A (2006) Continuum or zonation? Altitudinal gradients in the forest vegetation of Mt. Kilimanjaro. *Plant Ecol* 184:27–42
- Herzog SK, Kessler M, Bach K (2005) The elevational gradient in Andean bird species richness at the local scale: a foothill peak and a high-elevation plateau. *Ecography* 28:209–222
- Holbrook NM, Whitbeck JL, Mooney HA (1995) Drought responses of neotropical dry forest trees. In: Bullock SH, Mooney HA, Medina E (eds) Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press, Cambridge, pp 243–276
- Holdridge LR (1978) Ecología basada en zonas de vida. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura, San José
- Kappelle M, Zamora N (1995) Changes in woody species richness along an altitudinal gradient in Talamanca montane *Quercus* forests, Costa Rica. In: Churchill SP, Balslev H, Forero E, Luteyn JL (eds) Biodiversity and conservation of Neotropical montane forest. The New York Botanical Garden, New York, pp 135–148
- Kappelle M, van Uffelen J-G, Cleef AM (1995) Altitudinal zonation of montane *Quercus* forests along two transects in Chirripó National Park, Costa Rica. *Vegetatio* 119:119–153
- Karger DN, Kluge J, Krömer T, Hemp A, Lehnert M, Kessler M (2011) The effect of area on local and regional elevational patterns of species richness. *J Biogeogr* 38:1177–1185
- Kessler M (2000) Elevational gradients in species richness and endemism of selected plant groups in the central Bolivian Andes. *Plant Ecol* 149:181–193
- Kessler M (2002) The elevational gradient of Andean plant endemism: varying influences of taxon-specific traits and topography at different taxonomic levels. *J Biogeogr* 29:1159–1165
- Kessler M, Herzog SK, Fjeldsa J, Bach K (2001) Species richness and endemism of plant and bird communities along two gradients of elevation, humidity and land use in the Bolivian Andes. *Divers Distrib* 7:61–77
- Kitayama K (1992) An altitudinal transect study of vegetation on Mount Kinabalu, Borneo. *Vegetatio* 102:149–171
- Körner C (1999) Alpine plant life. Springer, Berlin
- Körner C (2000) Why are there global gradients in species richness? Mountains might hold the answer. *Trends Ecol Evol* 15:513–514
- Körner C (2007) The use of 'altitude' in ecological research. *Trends Ecol Evol* 22:569–574
- Kreft H, Köster N, Küper W, Nieder J, Barthlott W (2004) Diversity and biogeography of vascular epiphytes in Western Amazonia, Yasuní, Ecuador. *J Biogeogr* 31: 1463–1476
- Küper W, Kreft H, Nieder J, Köster N, Barthlott W (2004) Large-scale diversity patterns of vascular epiphytes in Neotropical montane rain forests. *J Biogeogr* 31:1477–1487
- Lebrija-Trejos E, Meave JA, Poorter L, Pérez-García EA, Bongers F (2010) Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 12:267–275
- Lieberman D, Lieberman M, Peralta R, Hartshorn GS (1996) Tropical forests structure and composition on a large scale altitudinal gradient in Costa Rica. *J Ecol* 84:137–152

- Linden HP (1991) Environmental correlates of patterns of species richness in the south-western Cape Province of South Africa. *J Biogeogr* 18:509–518
- Lomolino MV (2001) Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecol Biogeogr* 10:3–13
- Lorence DH, García-Mendoza A (1989) Oaxaca, Mexico. In: Campbell DG, Hammond HD (eds) Floristic inventory of tropical countries. The New York Botanical Garden, New York, pp 253–269
- Lovett JC (1999) Tanzanian forest tree plot diversity and elevation. *J Trop Ecol* 15:689–694
- Markesteyn L, Poorter L (2009) Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought- and shade-tolerance. *J Ecol* 97:311–325
- Martin PH, Fahey TJ, Sherman RE (2011) Vegetation zonation in a Neotropical montane forest: environment, disturbance and ecotones. *Biotropica* 43:533–543
- Murphy PT, Lugo AE (1995) Dry forests of Central America and the Caribbean. In: Bullock SH, Mooney HA, Medina E (eds) Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press, Cambridge, pp 9–34
- Mutke J, Barthlott W (2005) Patterns of vascular plant diversity at continental to global scales. *Biol Skrifter* 55:521–537
- Nieder J, Prosperí J, Michaloud G (2001) Epiphytes and their contribution to canopy diversity. *Plant Ecol* 153:51–63
- Nogués-Bravo D, Araújo MB, Romdal T, Rahbek C (2008) Scale effects and human impact on the elevational species richness gradients. *Nature* 453:216–220
- Ohsawa M, Nainggolan PHJ, Tanaka N, Anwar C (1985) Altitudinal zonation on Mount Kerinci, Sumatra: with comparisons to zonation in the temperate region of East Asia. *J Trop Ecol* 1:193–216
- Palmer MW (1994) Variation in species richness: towards a unification of hypotheses. *Folia Geobot Phytotaxon* 29:511–530
- Pausas JG, Austin MP (2001) Patterns of plant species richness in relation to different environments: an appraisal. *J Veg Sci* 12:153–166
- Poorter L, Markesteyn L (2008) Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. *Biotropica* 40:321–331
- Rahbek C (1995) The elevation gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography* 18:200–205
- Rahbek C (1997) The relationship among area, elevation, and regional species richness in neotropical birds. *Am Nat* 149:875–902
- Rahbek C (2005) The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecol Lett* 8:224–239
- Rahbek C, Graves GR (2001) Multiscale assessment of patterns of avian species richness. *Proc Natl Acad Sci USA* 98:4534–4539
- Rahbek C, Gotelli NJ, Colwell RK, Entsminger GL, Rangel TFLVB, Graves GR (2007) Predicting continental-scale patterns of bird species richness with spatially explicit models. *Proc Roy Soc B-Biol Sci* 274:165–174
- Romdal TS, Grytnes J-A (2007) An indirect area effect on elevational species richness patterns. *Ecography* 30:440–448
- Rosenzweig ML (1995) Species diversity in space and time. Cambridge University Press, Cambridge
- Rzedowski J (1978) Vegetación de México. Limusa, Mexico City
- Salas-Morales SH, Saynes-Vásquez A, Schibli L (2003) Flora de la costa de Oaxaca: lista florística de la región de Zimatán. *Bol Soc Bot Méx* 72:21–58
- Sang W (2009) Plant diversity patterns and their relationship with soil and climatic factors along an altitudinal gradient in the middle Tianshan Mountain area, Xinjiang, China. *Ecol Res* 24:303–314
- Tallens LA, Lovett JC, Hall JB, Hamilton AC (2005) Phylogenetic diversity of forest trees in the Usambara mountains of Tanzania: correlations with altitude. *Bot J Linn Soc* 149:217–228
- Van Steenis CGG (1984) Floristic altitudinal zones in Malesia. *Bot J Linn Soc* 89:289–292
- Vetaas OR, Grytnes JA (2002) Distribution of vascular plant species richness and endemic richness along the Himalayan elevation gradient in Nepal. *Glob Ecol Biogeogr* 11:291–301
- Wohlgemuth T (1998) Modelling floristic species richness on a regional scale: a case study in Switzerland. *Biodivers Conserv* 7:159–177

## **CAPÍTULO 5**

**Variación estructural y florística de la vegetación en un gradiente altitudinal amplio en una región tropical estacionalmente seca y su relación con factores climáticos**





## Resumen

Los gradientes altitudinales han recibido mucha atención en el estudio de la vegetación porque en ellos hay fuertes variaciones ambientales relacionadas con cambios importantes en los atributos de la vegetación. En este capítulo se analiza la variación altitudinal de los atributos estructurales y florísticos de la vegetación en un gradiente amplio (0-3600 m s.n.m.) en una región con lluvias estacionales, así como de la relación de esta variación con factores climáticos. Se establecieron 19 sitios de muestreo a lo largo del gradiente, a intervalos altitudinales de 200 m, en los que se registró la identidad específica y se midió el diámetro a la altura del pecho (DAP) de las plantas leñosas con  $DAP \geq 2.5$  cm. En todo el gradiente se registraron 3300 individuos (4632 tallos), de los cuales 2598 fueron árboles, 417 lianas, 266 arbustos y 19 cactus, y se identificaron 436 especies de plantas leñosas (distribuidas en 183 géneros y 75 familias). En general, las especies con los valores de importancia relativa (VIR, calculado con valores de densidad y área basal) más altos en cada comunidad difirieron entre sitios, aunque algunas se repitieron, sobre todo en la parte más alta. La variación altitudinal de las densidades de los diferentes taxones (especies, géneros, familias) fue similar, con un descenso brusco entre 1800 y 2000 m; en todos los casos se obtuvieron buenos ajustes de estas densidades a modelos logísticos ( $R^2 > 0.90$ ). La variación altitudinal de la estructura de la vegetación no mostró patrones consistentes de cambios monotónicos graduales entre atributos. Una clasificación de los sitios por medio del algoritmo de promedios aritméticos no ponderados (UPGMA) basada en información florística cualitativa (presencia-ausencia de las especies) permitió diferenciar dos grandes zonas de vegetación a lo largo del gradiente. El Análisis Canónico de Correspondencia realizado para determinar la relación entre los atributos estructurales de la vegetación y las variables climáticas, señaló a la temperatura como el factor relacionado con los atributos estructurales y florísticos. Este estudio permite concluir que la aparición de temperaturas  $< 10$  °C en el gradiente altitudinal está relacionada con el cambio abrupto en la riqueza taxonómica de las comunidades estudiadas observado entre 1800 y 2000 m, marcando el límite altitudinal de la vegetación tropical, mientras que las temperaturas  $\leq 0$  °C parecen ser el factor que limita la distribución altitudinal de los árboles pequeños ( $DAP \leq 10$  cm).

## Abstract

Altitudinal gradients have received much attention in the study of vegetation because they encompass strong environmental variations related to important changes in vegetation attributes. In this chapter the altitudinal variation of structural and floristic attributes of the vegetation is analyzed along a broad gradient (0-3600 m a.s.l.) located in a region with seasonal rainfall, together with the relationship of this variation to climatic factors. Nineteen sampling sites were established along the gradient at 200 m elevation intervals, in which the specific identity was recorded and the diameter at breast height (DBH) was measured of woody plants with  $DBH \geq 2.5$  cm. Along the gradient 3300 individuals were recorded, of which 2598 were trees, 417 lianas, 266 shrubs and 19 cacti, and 436 species of woody plants (distributed in 183 genera and 75 families) were identified. Overall, the species having the largest relative importance values (RIV, calculated with density and basal area values) in each community differed between sites, although there was some overlap, especially in the highest elevations. The altitudinal variation of the densities of the different taxa (species, genera, families) was similar, with a sharp decline between 1800 and 2000 m; in all cases these densities showed a good fit to logistic models ( $R^2 > 0.90$ ). The altitudinal variation in vegetation structure showed no consistent patterns between attributes and generally they did not show gradual monotonic changes. A classification of the sites using the UPGMA algorithm based on qualitative floristic data (species presence-absence) allowed the distinction of two large vegetation sections along the gradient. A Canonical Correspondence Analysis performed to determine the relationship between the structural attributes of the vegetation and climate variables, pointing to temperature as the factor that is related to the structural and floristic attributes. It is concluded that the occurrence of temperatures  $< 10$  °C on the altitudinal gradient is related to the abrupt change in the taxonomic richness of the communities studied that was observed between 1800 and 2000 m, marking the altitudinal limit of tropical vegetation, whereas temperatures  $\leq 0$  °C appear to be the most limiting factor of the altitudinal distribution of small trees ( $DBH \leq 10$  cm).

## Introducción

Entre los gradientes ambientales que interactúan con la vegetación, los altitudinales han sido el objeto de la atención desde hace más de un siglo. La variación altitudinal causa cambios importantes en los atributos estructurales y florísticos de la vegetación y en características de las plantas individuales, como su morfología y hábitos de crecimiento (Jones, 1983; Huntley y Baxter, 2005). Esto ha motivado la realización de diversas investigaciones en sistemas montañosos sobre las relaciones entre la variación de las comunidades y los organismos, y los gradientes altitudinales (*e.g.*, Bhattarai *et al.*, 2004; Kattan y Franco, 2004; McCain, 2005).

Numerosos investigadores han sido atraídos hacia los sistemas montañosos de las regiones tropicales por los fuertes gradientes ambientales que se presentan en ellos aun en distancias cortas, ya que esto genera una heterogeneidad muy marcada en la vegetación. En los trópicos se pueden encontrar todas las zonas de vida del planeta en tan sólo 10 km de distancia (Körner, 2000). A pesar del gran número de publicaciones sobre este tema, su estudio ha estado sesgado hacia comunidades de ambientes húmedos (Grubb, 1977; Gentry, 1988; Kitayama, 1992; Kappelle y Zamora, 1995; Kessler, 2000; Bachman *et al.*, 2004; Grytnes y Beaman, 2006; Williams-Linera *et al.*, 2013), aunque hay excepciones importantes (Hamilton y Perrott, 1981; Vázquez-G. y Givnish, 1998).

En general, las formaciones vegetales –o tipos de vegetación– están fuertemente controladas por el clima (Stephenson, 1990; Beniston, 2000). En las montañas tropicales la zonación altitudinal de la vegetación depende en gran medida del gradiente climático (Holdridge, 1947; Beard, 1955). La temperatura y la precipitación son factores climáticos muy importantes que afectan la distribución de la vegetación y las especies (Holdridge, 1982; Krebs, 1994). Diversos estudios han demostrado el papel central de la temperatura en la determinación de los cambios en la vegetación (Greller, 1980; Larcher y Bauer, 1981; Tang y Fang, 2006). La relación altitud-precipitación en las regiones tropicales es más compleja que en las templadas, ya que en las primeras la lluvia depende de las condiciones geográficas precisas de cada sistema montañoso, por lo que su variación (y la de la humedad relativa) es mayor que la de la temperatura (Sarmiento, 1986).

Numerosas investigaciones sobre gradientes altitudinales han analizado la variación de la diversidad biológica a lo largo de éstos. En general, se coincide en la existencia de una relación

inversamente proporcional entre la diversidad de la flora y la altitud (Lieberman *et al.*, 1996; Kappelle y Zamora, 1995; Kappelle *et al.*, 1995; Vázquez-G. y Givnish, 1998; Odland y Birks, 1999; Grytnes y Vetaas; 2002; Grytnes y Beaman, 2006). Sin embargo, hay evidencias que sugieren que esta relación inversa entre la diversidad y la altitud no es general, como es el caso de la flora en algunas localidades de Tanzania (Tallens *et al.*, 2005; Lovett, 1999).

Son menos los estudios que han documentado cambios altitudinales en la estructura de la vegetación y, a diferencia de la variación de la diversidad, las tendencias son inconsistentes entre regiones y localidades. Por ejemplo, Hamilton y Perrot (1981) encontraron que la densidad de árboles disminuye en altitudes medias, mientras que el área basal se mantiene casi constante a lo largo del gradiente. Por el contrario, Lieberman *et al.* (1996) reportaron que la mayor altura del dosel de la vegetación coincide con la parte media del gradiente y que los picos de área basal se presentan en el extremo de mayor altitud. Vázquez-G. y Givnish (1998) determinaron que el área basal arbórea se incrementa entre 1500 y 2500 m s.n.m. y la densidad se incrementa sólo ligeramente. En un intento por resolver estas inconsistencias, Bruijnzeel y Veneklaas (1998) propusieron que el principal cambio altitudinal en la estructura de la vegetación es la disminución de su estatura, el cual suele estar acompañado de una tendencia de las hojas a ser más pequeñas, gruesas y duras. Lo cierto es que todavía no existe un consenso ni modelos generales aplicables a todos los organismos, comunidades, gradientes ambientales o sistemas montañosos. Por lo tanto, sigue vigente la necesidad de continuar con el estudio de las relaciones entre la vegetación y los gradientes altitudinales.

Un factor común a muchos estudios es que los extremos de los gradientes altitudinales examinados han sido excluidos, es decir, sus resultados sólo muestran lo que sucede en un segmento de dicho gradiente, lo cual limita todavía más la posibilidad de extraer conclusiones generales (Lomolino, 2001; Rahbek, 2005; Grytnes y Beaman, 2006; Nogués-Bravo *et al.*, 2008). El presente estudio se desarrolló en un gradiente altitudinal amplio, que va desde el nivel del mar hasta la cima más alta de la región, con el objetivo de determinar los patrones de cambio altitudinal de la estructura de la vegetación y su relación con factores ambientales, tratando de responder a las siguientes preguntas: ¿cómo son los cambios en los atributos estructurales y de composición de la vegetación a lo largo de un gradiente altitudinal en una región tropical estacionalmente seca? ¿los cambios en los atributos de la vegetación son graduales o bruscos? ¿coinciden los cambios bruscos en estos atributos de la vegetación con los cambios en los

factores ambientales?

## Método

### Área de estudio

El gradiente altitudinal que fue estudiado se localiza cerca del litoral del Océano Pacífico, en el sur de Oaxaca, México. En esta región, la vegetación presenta un buen estado de conservación, lo que permite estudiar a las comunidades vegetales en varios pisos altitudinales, desde el nivel del mar hasta poco más 3600 m s.n.m. Los suelos son muy variados; en la zona baja dominan los cambisoles crómicos, hacia las zonas medias hay regosoles eútricos y feozem háplicos, y en las zonas de mayor altitud son principalmente acrisoles órticos y húmicos. También hay una gran variación climática: el clima es cálido subhúmedo ( $Aw_1(w)igw''$ ) en la parte baja, hacia mayores elevaciones el clima es semicálido húmedo ( $(A)C(w_2)(w)igw''$ ), entre 2000 y 3000 m el clima es templado húmedo,  $C(w_2)(w)igw''$  y en altitudes por arriba de 3000 m el clima es templado con verano fresco y largo,  $Cb'(w_2)(w)$ . La precipitación total anual varía poco a lo largo del gradiente, desde 600 mm en la parte baja, hasta valores superiores a 1200 mm en sitios ubicados > 2000 m. La temperatura media anual es muy variable a lo largo del gradiente, desde 28 °C en la parte baja hasta tan sólo 10 °C arriba de 3000 m de altitud (Salas-Morales *et al.*, en revisión).

En las partes bajas (50-400 m s.n.m.), la vegetación es un bosque tropical caducifolio, caracterizado por especies tropicales como *Bursera excelsa* (Kunth) Engl., *Cordia elaeagnoides* DC., *Guaiacum coulteri* A. Gray y *Handroanthus chrysanthus* (Jacq.) S.O. Grose, entre otras. En las vegas de los ríos hay bosque tropical subcaducifolio con *Andira inermis* (W. Wright) Kunth ex DC., *Astianthus viminalis* (Kunth) Baill., *Pithecellobium dulce* (Roxb.) Benth. y *Thouinidium decandrum* (Bonpl.) Radlk. Entre 400 y 1600 m se presenta el bosque tropical subperennifolio, con *Aphananthe monoica* (Hemsl.) J.-F. Leroy, *Astronium graveolens* Jacq., *Brosimum alicastrum* Sw., *Cojoba arborea* (L.) Britton & Rose, principalmente (Salas-Morales *et al.*, 2003). En la franja de 1,600 a 2,000 m el bosque es más húmedo, con especies como *Clethra lanata* M. Martens & Galeotti, *Morella lindeniana* (C. DC.) S. Knapp y *Saurauia pringlei* Rose; entre 2,200 y 3,000 m hay bosques mixtos de pino-encino. Finalmente, en las partes más altas, arriba de 3,000 m, se da una dominancia casi total de *Pinus hartwegii* Lindl., a veces acompañada de *Abies hickelii* Flous & Gaussen en algunas laderas muy húmedas.

## Ubicación de los sitios de muestreo y muestreo de la vegetación

Los sitios de muestreo se ubicaron con el apoyo de la cartografía topográfica 1:50,000, considerando las condiciones de la vegetación, su accesibilidad y la altitud. Estos sitios se ubicaron a intervalos altitudinales de 200 m, partiendo desde el nivel del mar hasta 3600 m, resultando así 19 sitios de muestreo.

Para el muestreo de la vegetación se utilizó el método propuesto por Gentry (1982), consistente en cubrir un área de 0.1 ha (1,000 m<sup>2</sup>) dividida en 10 transectos de 50 × 2 m, colocados de forma paralela a la pendiente. En los transectos se incluyeron todos los árboles, arbustos y lianas enraizados en su interior que tuvieron un diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 2.5 cm. Las lianas se midieron en donde enraizaban y si entraban más de una vez en un transecto, se midieron una sola vez. En todos los individuos se midió el diámetro a la altura del pecho (DAP), para los árboles y arbustos a 1.3 m desde la base del tronco, y para las lianas en su base; posteriormente se calculó el área basal de todos los individuos. Durante el muestreo las especies fueron asignadas a morfoespecies, de las que se recolectaron ejemplares de respaldo para su determinación taxonómica.

## Análisis de datos

Los datos estructurales se concentraron en una matriz de sitios × variables estructurales (DAP promedio, área basal total, densidad total, y densidad de árboles, de arbustos y de lianas por separado). Se calcularon valores de importancia relativa (VIR) para las especies de cada sitio sumando sus valores relativos de densidad y área basal. Los datos estructurales de los árboles fueron analizados en dos grupos por separado: árboles con DAP ≤ 10 cm y DAP > 10 cm. Con los datos de la composición florística se construyeron dos matrices, una con los datos de presencia-ausencia y otra con las densidades de las especies.

Se ajustaron funciones matemáticas a los datos de la variación altitudinal de la riqueza de familias, géneros y especies; los criterios para la selección de funciones fueron que éstas fueran sencillas y que los ajustes tuvieran los valores de  $R^2$  más altos. Los datos de riqueza específica y de la riqueza específica arbórea fueron rarificados con el programa EstimateS versión 9.1.0 (Colwell, 2013), con el fin de estimar la riqueza por sitio de los dos conjuntos de datos, para las cifras estandarizadas de 100 y 200 individuos para la riqueza específica (en el caso de la riqueza arbórea sólo para 100 individuos, ya que en varios sitios no se alcanzaba el número de especies

para interpolar a 200, e inclusive en algunos sitios fue necesario extrapolar la riqueza estimada para 100 individuos). Las correlaciones entre los datos de estructura, de riqueza florística y de variables climáticas fueron evaluadas con el programa SPSS versión 19 (SPSS, 2010).

Para identificar grupos altitudinales de vegetación se utilizaron análisis estadísticos multivariados (Gauch, 1982; Jongman *et al.*, 1995). En particular, se hicieron análisis aglomerativos jerárquicos con los datos cualitativos (presencia-ausencia) y cuantitativos (VIR) de las especies, usando la distancia euclídea como medida de disimilitud y el método de Ward para determinar la agrupación de los sitios, estos análisis se hicieron en el programa STATISTICA versión 8.0 (StatSoft, 2007).

Para determinar las relaciones entre los sitios, y entre éstos y las variables ambientales, se aplicó un análisis de Escalamiento Multidimensional no Métrico (NMDS, por sus siglas en inglés). Se utilizó la distancia euclídea para construir la matriz de disimilitud con los datos de presencia-ausencia; para la configuración de inicio se seleccionó el método Simplex y se fijaron dos dimensiones. Se usó el paquete SPSS versión 19 (SPSS, 2010). Se correlacionaron las puntuaciones de los sitios en el primer eje de ordenación con la altitud, la temperatura promedio y la humedad relativa promedio. Usando el método de Análisis Canónico de Correspondencia (CCA) se determinaron las relaciones entre los atributos de la vegetación y el ambiente (McGarigal *et al.*, 2000). Para este análisis se usaron los datos estructurales normalizados (a los cuales se les sumó 3 para eliminar datos negativos ya que este análisis no los permite). Las variables ambientales fueron altitud, temperatura promedio y humedad relativa promedio. Para este análisis de ordenación se usó el programa MVSP versión 3.2 (Kovach, 2010).

## **Resultados**

### VARIABLES ESTRUCTURALES

Densidad.— Se midieron 4632 tallos que corresponden a 3300 individuos, de los cuales 2598 fueron árboles, 417 lianas, 266 arbustos y sólo 19 fueron cactus (Cuadro 1). Aunque la tendencia general es de decremento conforme aumenta la altitud, al pasar de 393 individuos con DAP  $\geq$  2.5 cm en la base del gradiente a sólo 55 individuos en la parte más alta, esta disminución no se dio de forma constante. En la parte baja del gradiente, entre el nivel del mar y 600 m, los cambios en la densidad entre los diferentes pisos son abruptos y con tendencias variables; entre 800 m y 1800

m la densidad aumenta conforme se incrementa la altitud, y en 1800 m se alcanza una de las densidades más altas de todo gradiente, altitud a partir de la cual la tendencia es a disminuir hasta una densidad tan baja como 37 individuos sitio<sup>-1</sup> a 3000 m (Fig. 1a). La densidad más alta se registró en el sitio de menor elevación (393 individuos) mientras que la densidad menor se encontró en los sitios de 3000 m (37) y de 3400 m (47). Este patrón incluye varios cambios bruscos en la densidad: entre 70 y 200 m pasa de 393 a 225 individuos, y entre 400 m y 600 m, cambió de 317 individuos a 149.

El patrón de variación altitudinal de la densidad es el resultado principalmente de la variación de la densidad arbórea (Fig. 1a), contribuyendo las otras formas de crecimiento muy poco a este patrón; a su vez, el patrón de variación altitudinal de la densidad arbórea está dado principalmente por la densidad de los árboles con DAP  $\leq 10$  cm (Fig. 1b).

Diámetro a la altura del pecho (DAP) y área basal.— El DAP promedio por sitio varió entre el nivel del mar y 2400 m de 5.4 cm a 16.7 cm, y por arriba de 2400 m fluctuó de 16.6 cm hasta casi 35 cm en 3000 m. Respecto a las formas de crecimiento, el DAP promedio varió muy poco a lo largo del gradiente tanto para los bejucos, como para los arbustos y los árboles con DAP  $\leq 10$  cm (intervalo para los bejucos: 3.5-5.4 cm; intervalo para los arbustos: 2.6-6.0 cm; intervalo para los árboles: 4.0-6.5 cm). Por el contrario, los árboles con DAP  $\geq 10.1$  cm mostraron una tendencia general de aumento conforme se incrementa la altitud, pero con una variación muy fuerte (de 16.9 cm en el sitio más bajo hasta 45.6 cm a 3000 m; Fig. 2a). Desde el nivel del mar hasta 2,400 m de altitud predominan individuos con DAP  $\leq 10$  cm, los cuales representan entre 57.0 % y 85.5 % de la densidad total en esta parte del gradiente, correspondiendo el mayor porcentaje al sitio de menor elevación. A partir de 2600 m la proporción de individuos con DAP  $\leq 10$  cm disminuyó notablemente y a 2800 m sólo representaron poco más del 20 %. Los troncos con los DAP mayores ( $> 1$  m) en todo el gradiente se registraron a 1200 y 1400 m (Fig. 2b).

El área basal total por sitio mostró una fuerte variación a lo largo del gradiente (intervalo: 18.1 - 60 m<sup>2</sup>/ha). Entre el nivel del mar y 1200 m se observó un incremento —de hecho es el único tramo con un incremento gradual—, posteriormente el patrón no mostró ninguna tendencia general (Fig. 1c). En los extremos del gradiente y a 1600 m se midieron las áreas basales más pequeñas (19.6, 18.1 y 19.7 m<sup>2</sup>/ha, respectivamente), mientras que a 2600 m se tuvo la más grande (60 m<sup>2</sup>/ha). La variación del área basal total en el gradiente es el resultado de la variación



del área basal arbórea, con una contribución mínima de las otras formas de crecimiento (Fig. 1c). Por su parte, la variación del área basal arbórea está dada por la variación del área basal de los árboles con DAP  $\geq$  10.1 cm (Fig. 1d).

Valor de importancia relativa (VIR).— Con base en los VIR más altos se seleccionaron las 10 especies más importantes por sitio. Este procedimiento resultó en una lista de 163 especies en lugar de 190, ya que en algunos sitios no había 10 especies (*e.g.*, a 2800 m y 3600 m, la riqueza fue de 3 y 2 especies, respectivamente; Cuadro 2), o porque algunas especies (14) quedaron entre las más importantes en más de un sitio. En los sitios por abajo de 2000 m los VIR fueron más similares entre sí que en los sitios por arriba de esa altitud, y de hecho en los sitios de mayor elevación una especie llegó a representar más del 50 % del VIR total de ese sitio. En los sitios de 1200 y 1400 m la misma especie (*Sapium glandulosum*) tuvo el VIR más alto, pero ésta estuvo acompañada por especies diferentes en cada sitio. Por el contrario, en los sitios más altos, entre 2800 y 3600 m, las mismas especies tuvieron los VIR más altos y además compartieron varias especies acompañantes.

#### Composición y riqueza florística

En los 19 sitios de muestreo se registraron 436 especies de plantas leñosas distribuidas en 183 géneros y 75 familias; 115 de dichas especies sólo fueron identificadas a nivel de familia o género y 39 más quedaron como morfoespecies no determinadas a ningún nivel taxonómico. La densidad de familias por sitio mostró mucha variación, variando desde un máximo de 38 familias 1000 m<sup>-2</sup> a 1000 m de altitud hasta sólo dos familias en el sitio de 3600 m. El patrón altitudinal general fue de decremento conforme aumentó la altitud, pero este decremento no fue constante, ya que las tendencias difirieron a distintas altitudes. Entre el nivel del mar y 1600 m de altitud el número de familias varió entre 25 y 38 familias, con un decremento fuerte entre 1800 y 2000 m, mientras que entre 2200 m y 3600 m el intervalo de variación fue mucho más estrecho, de 2 a 7 familias (Fig. 3a). La función que mejor se ajustó ( $R^2= 0.90$ ) a la variación altitudinal de la densidad de familias fue la función logística:

$$\text{densidad de familias} = a+b/(1+(elevación/c)^d)$$

con los siguientes valores de los parámetros:  $a = 4.09$ ;  $b = 27.19$ ;  $c = 1976.78$ ; y  $d = 15.77$ .

La riqueza de las familias varió notablemente de acuerdo con la altitud. En los sitios ubicados desde el nivel del mar hasta 1200 m una de las familias mejor representada en términos de

números de especies fue Leguminosae; aunque ésta fue registrada incluso en los sitios más altos, en ellos sólo tuvo unos pocos representantes. Otras familias de gran riqueza en los sitios de menor elevación ( $S > 5$ ) fueron Euphorbiaceae, Malpighiaceae, Malvaceae, Rubiaceae y Sapindaceae, entre otras más. En los sitios localizados entre 1400 y 2000 m de altitud las familias más sobresalientes fueron Asteraceae, Araliaceae, Myrsinaceae, Myrtaceae, Piperaceae y Rubiaceae. En los sitios de más de 2000 m de elevación la familia Pinaceae fue entre las más importantes, junto con Asteraceae, Ericaceae y Fagaceae.

La densidad de géneros varió de 67 a 1600 m a tan sólo dos en el sitio más alto, con un patrón similar al de las familias, es decir, variable por abajo de 1600 m y con una fuerte caída por arriba de esta altitud, aunque también se observaron al menos otros dos cambios bruscos (Fig. 3a). Uno de ellos se ubicó a 600 m con una disminución de más de 30 % en el número de géneros con respecto al sitio de 400 m, y el otro a 1200 m, también con una reducción de casi 30 % con relación al sitio de 1000 m. A partir de 2200 m en ningún sitio se registraron más de 10 géneros. La variación altitudinal de la densidad de géneros también tuvo su mejor ajuste ( $R^2 = 0.92$ ) a una función logística:

$$\text{densidad de géneros} = a + b / (1 + (\text{elevación}/c)^d)$$

con los siguientes valores de los parámetros:  $a = 4.86$ ;  $b = 50.51$ ;  $c = 1940.45$ ; y  $d = 19.14$ .

En cuanto a la densidad de especies, la variación fue mucho mayor que para los taxa superiores, ya que fluctuó entre 80 (a 200 m) hasta dos especies (a 3600 m). El patrón general fue similar a la de los otros taxa, aunque en este caso hubo una mayor variación entre el nivel mar y 1600 m, con al menos tres cambios fuertes (Fig. 3a). El cambio más notable tuvo lugar a partir de 1600 m, altitud arriba de la cual la riqueza mostró una fuerte disminución al caer de 71 especies a sólo 10 en 2200 m, lo que representa una disminución de poco más de 85 %. Arriba de 2200 m la densidad de especies siguió disminuyendo hasta llegar a dos especies en el sitio de mayor altitud. Nuevamente esta variación tuvo su mejor ajuste ( $R^2 = 0.92$ ) a una función logística:

$$\text{densidad de especies} = a + b / (1 + (\text{elevación}/c)^d)$$

con los siguientes valores de los parámetros:  $a = 6.40$ ;  $b = 56.58$ ;  $c = 1916.27$ ; y  $d = 17.39$ .

La mayoría de las especies (283, 65 %) sólo fueron registradas en un sitio de muestreo. En contraste, destacan *Bursera simaruba*, la única especie que apareció en ocho sitios, y *Arbutus xalapensis* y *Combretum fruticosum*, registradas en seis sitios cada una.

Respecto al análisis de la riqueza específica por forma de crecimiento, el mayor número de

especies de árboles se encontró en el sitio de 1600 m, donde se registraron 56 especies de árboles que representan casi 80 % de las 71 especies encontradas en ese sitio. En el sitio de 200 m se registró la mayor riqueza de especies de arbustos (18, 22.5%) y de lianas (22 especies, 27.5%). Con excepción de un individuo registrado en 2400 m, a partir de 2000 m ya no se encontraron lianas con DAP  $\geq$  2.5 cm. En el sitio ubicado a 70 m de altitud se encontraron tres especies de cactus y en los sitios de 400 y 600 m se registró sólo una especie de este grupo en cada uno; en el resto de los sitios no se registraron cactus (Cuadro 1). El patrón altitudinal de la riqueza específica arbórea fue muy similar a los patrones obtenidos para las densidades de las familias, géneros y especies, e inclusive la función matemática que mejor describió su variación altitudinal ( $R^2= 0.92$ ) fue también una función logística (Fig. 3b):

$$\text{densidad de especies arbóreas} = (a+b)/(1+(x/c)^d)$$

con los siguientes valores de los parámetros:  $a = 5.53$ ;  $b = 40.52$ ;  $c = 10.81$ ; y  $d = 19.96$ .

La riqueza específica total rarificada a 100 y 200 individuos y la riqueza específica arbórea rarificada a 100 individuos tuvieron patrones muy parecidos a los obtenidos con la riqueza observada (Fig. 4), es decir, estos valores se separaron de forma abrupta entre 1800 y 2000 m mostrando dos conjuntos, con una fuerte caída de la riqueza rarificada en esa franja altitudinal.

Los coeficiente de correlación obtenidos entre la riqueza de los diferentes niveles taxonómicos fueron muy altos;  $r = 0.99$  entre familias y géneros,  $r = 0.97$  para las familias y las especies, y  $r = 0.98$  entre géneros y especies.

#### Clasificación de sitios

El dendrograma obtenido de la clasificación basada en la matriz de presencia-ausencia reveló una distinción clara entre dos grandes grupos, usando como umbral de corte una distancia euclídea de 16. Estos grupos estuvieron conformados por sitios contiguos en el gradiente. El primer grupo fue muy homogéneo y reunió a los sitios más altos (2200–3600 m); el segundo grupo incluyó al resto de los sitios y en él fue posible percibir una distinción entre dos subgrupos, cada uno de ellos muy heterogéneo, con un umbral de corte de 13. El primer subgrupo estuvo conformado por los sitios ubicados entre 1200 m y 2000 m, y el segundo englobó los sitios más bajos, localizados entre 70 y 1000 m (Fig. 5a). El dendrograma basado en los datos de VIR reveló una agrupación diferente de la anterior, ya que mostró un cambio gradual entre los sitios, separado a los sitios de mayor elevación ( $> 2800$  m) del resto. A una distancia euclídea de 240 se separaron tres grupos,

uno formado por los sitios ubicados desde 70 hasta 2600 m, otro integrado sólo por dos sitios (2800 y 3000 m), y el último agrupando a los tres sitios de mayor elevación (Fig. 5b).

La ordenación NMDS mostró que todos los sitios ubicados > 2000 m de elevación son muy homogéneos florísticamente, mientras que los sitios bajos e intermedios son mucho más heterogéneos entre sí (Fig. 6). A pesar de que los sitios más bajos tendieron a estar en la parte derecha del primer eje, en realidad este eje parece estar mal correlacionado con la altitud, ya que en el extremo izquierdo del mismo se concentran sitios de altitud intermedia y no los más altos. Tampoco el eje 2 muestra una relación clara con la elevación, pues de nuevo los sitios más altos están concentrados en su parte central, rodeados por sitios bajos y de elevación intermedia.

#### Relación de las variables estructurales con los factores climáticos

Al correlacionar los atributos estructurales y la riqueza florística de los diferentes taxa con las variables ambientales se encontró que las correlaciones más fuertes fueron con la temperatura mínima promedio y la temperatura promedio anual. Por su parte, los números de géneros, de familias y de especies arbóreas tuvieron las correlaciones más altas con la temperatura mínima promedio, mientras que los números de especies, de individuos y de lianas estuvieron más fuertemente correlacionados con la temperatura promedio anual (Cuadro 3).

Los dos primeros ejes del CCA explicaron 37 % de la variación total de la estructura de las comunidades analizadas, basada en los datos normalizados de los atributos estructurales (Fig. 7). El primer eje explicó una proporción mucho más grande (34 %) que el segundo (3 %). Los sitios de menor altitud se concentraron en la mitad izquierda del eje 1 (puntuaciones negativas) y los sitios más altos quedaron en general ubicados a la derecha (puntuaciones positivas). La excepción más importante a este arreglo fue el sitio de 1200 m que se ubicó del lado derecho. Este patrón coincide con las correlaciones calculadas con las puntuaciones del eje 1, ya que éstas se correlacionaron negativamente con la temperatura promedio (-0.99) y positivamente con la altitud (0.98). La dispersión de los sitios sobre el eje 2 fue baja, en coincidencia con la proporción menor de la variación explicada por este eje. Aunque la humedad relativa se correlacionó negativamente con el eje 1, también mostró una correlación negativa (-0.79) con el eje 2. En general, los sitios con mayor humedad relativa tuvieron puntuaciones negativas (parte baja del eje), mientras que los sitios más secos se concentraron en la parte superior (puntuaciones positivas). Por su parte, las correlaciones de las puntuaciones de los sitios en el primer eje de la

ordenación NMDS, y las variables ambientales no fueron en ningún caso significativas.

## **Discusión**

### Patrones altitudinales de los atributos estructurales de la vegetación

Diversos estudios han encontrado patrones de variación altitudinal para los atributos estructurales de la vegetación (Hamilton y Perrot, 1981; Kitayama, 1992; Lieberman *et al.* 1996; Tang y Ohsawa, 1997; Lovett *et al.*, 2006), aunque dichos patrones no necesariamente coinciden en el tipo de cambios que comprenden. Por el contrario, otros estudios no han encontrado tendencias altitudinales significativas en la estructura de la vegetación, al menos en la porción analizada del gradiente altitudinal (Williams-Linera *et al.*, 2013). Por lo tanto, los cambios altitudinales en los atributos estructurales de la vegetación muestran tendencias inconsistentes entre regiones y localidades, y aún no existe un consenso sobre un patrón general. Los resultados de esta investigación mostraron que los atributos estructurales de la vegetación presentan una variabilidad muy alta respecto a la altitud, pero que esta variación no es gradual y uniforme. Aunque otros estudios también han reportado una gran variabilidad, como por ejemplo el de Vásquez-G. y Givnish (1998), quienes reportaron un incremento en el área basal de casi cinco veces en la parte del gradiente estudiado, hay una gran diferencia entre éste y los estudios que han registrado patrones regulares de cambios monotónicos o claramente direccionales relacionados con la elevación. El análisis de la variación altitudinal de los atributos estructurales también reveló que existe una independencia considerable de los comportamientos de los distintos componentes de la estructura. En particular, llama la atención que los cambios en la densidad no hayan tenido un paralelo fuerte en los cambios en el área basal.

La distribución de los árboles en clases diamétricas en las comunidades ubicadas a lo largo del gradiente permitió identificar una altitud relacionada con un cambio considerable en la estructura de la vegetación. En los sitios de elevación menor e intermedia (*i.e.*, desde el nivel del mar hasta 2400 m) la mayoría de las plantas censadas tienen valores de DAP  $\leq 10$  cm. Esto significa que en términos de densidad estas comunidades están dominadas por árboles de tallas pequeñas. Arriba de dicha altitud la proporción correspondiente a este conjunto de plantas disminuyó sensiblemente, de modo que a las clases diamétricas más grandes les correspondieron proporciones más o menos iguales a las de los árboles pequeños. En otras palabras, esto significa

que los bosques de gran elevación tienen más árboles grandes que pequeños. En este momento es difícil afirmar si esto se debe a diferentes tasas de reclutamiento de individuos o si obedecen a otra razón, aunque sí se relaciona con un factor ambiental, como se discute más adelante.

Uno de los aspectos importantes de la estructura de la comunidad es la determinación de las especies que tienen contribuciones más grandes a dicha estructura. En el contexto de un gradiente altitudinal, además, surge la pregunta de si las especies más importantes en unos sitios también lo son en otros, al menos en los sitios adyacentes. Los resultados muestran que en general, las especies con los VIR más altos en cada sitio son diferentes a lo largo del gradiente, es decir, el reemplazo del conjunto de especies es casi completo entre los sitios. Este reemplazo se observa principalmente en los sitios ubicados en altitudes < 2000 m. Sin embargo, esto no ocurrió en los cinco sitios de mayor altitud, todos ellos dominados por especies de *Pinus*, ya que partir de 2800 m los bosques son más homogéneos entre sí que los sitios a menores altitudes.

#### Patrones altitudinales de la composición florística de las comunidades

A diferencia de los resultados obtenidos para los atributos estructurales, la riqueza florística de las comunidades estudiadas (medida a través de las densidades de los diferentes taxones por unidad de área) sí mostró patrones claros de decremento con la altitud para los diferentes niveles taxonómicos, si bien en todos los casos éste no fue muy gradual ya que se observaron reducciones abruptas entre 1600 y 2200 m. Este patrón se mantuvo inclusive en el caso de la densidad de especies en los sitios, para la cual la reducción fue tan grande como 85 %. Es interesante que en la misma región de estudio, los patrones altitudinales generales reportados por Salas-Morales y Meave (2012) correspondientes a los cambios en la magnitud de la flora en pisos altitudinales son muy similares a los obtenidos en este estudio para la riqueza florística de las comunidades, a pesar de que en dicho estudio las reducciones abruptas de la flora (*e.g.*, 80 % para las especies) fueron observadas en un sólo punto del gradiente (de 1800 a 2000 m). La similitud de los resultados de estos dos estudios indica que hay una correspondencia fuerte entre la riqueza de las comunidades y el contingente de especies presente en cada piso altitudinal, pues entre ambas se guarda una proporcionalidad muy marcada. Valdría la pena investigar en el futuro los mecanismos involucrados en el mantenimiento de esta proporcionalidad.

Un resultado interesante de este estudio se refiere a los altos coeficientes de correlación obtenidos entre las densidades de familias, géneros y especies en los sitios de estudio. Estudios

enfocados en el análisis de floras o faunas completas de localidades o regiones, y no en comunidades estudiadas en muestras pequeñas, han reportado resultados similares. A partir de dichos resultados, diferentes autores han concluido que los niveles taxonómicos superiores tienen una utilidad potencial muy grande para estimar la riqueza específica en toda una región, donde poder consignar la riqueza total de especies puede ser difícil (Mora *et al.*, 2011; Prinzing *et al.*, 2003; Ricotta *et al.*, 2002; Villaseñor *et al.*, 2005; Williams y Gaston, 1994). El hallazgo de esta investigación señala que en el estudio de las comunidades vegetales, los taxa superiores pueden tener un nivel predictivo sobre la riqueza de taxa inferiores análogo al observado para las biotas regionales.

### Zonación altitudinal de la vegetación

Un aspecto que todavía no está resuelto en el estudio de la vegetación a lo largo de gradientes ambientales, sean éstos altitudinales o de otro tipo, se refiere a la cuestión de si es posible poner límites precisos entre las diferentes comunidades que se pueden reconocer en ellos (Hemp, 2006; Kappelle *et al.*, 1995). En el caso del gradiente estudiado, es indudable que las comunidades de las partes más bajas, que se pueden clasificar como una selva baja caducifolia en el sistema de Miranda y Hernández-X. (1963) o un bosque tropical caducifolio en el de Rzedowski (1978), pertenecen a un tipo de vegetación diferente del bosque de pino presente en las partes más altas. Sin embargo, a lo largo del gradiente las distinciones entre posibles tipos de vegetación no siempre son tan contundentes. En este contexto, la información estructural y florística obtenida para las 19 comunidades y el análisis de su variación altitudinal pueden ser de utilidad para resolver esta cuestión. Varios resultados de este estudio están relacionados con la búsqueda de límites naturales o claros entre tipos de vegetación en el extenso gradiente ambiental estudiado. Algunos de ellos se relacionan con los atributos estructurales y otros con aspectos de la composición taxonómica.

En términos de la estructura, la variación altitudinal de la densidad de individuos, el área basal, la densidad de los individuos pequeños ( $DAP \leq 10$  cm) y la estructura diamétrica coinciden en señalar de manera independiente que en términos generales hay dos grandes conjuntos altitudinales de vegetación. Sin embargo, la coincidencia entre ellos respecto a la altitud donde se presenta el cambio no es total. Por ejemplo, los cambios abruptos en la densidad total y la de árboles pequeños se ubica a 2000 m, el área basal cambia fuertemente a 2200 m, mientras que la

estructura diamétrica se modifica fuertemente a 2400 m, sugiriendo que estas características estructurales responden de manera diferente a los factores ambientales.

Los resultados basados en la composición florística de las comunidades en el gradiente son todavía menos claros respecto a posibles límites naturales entre tipos de vegetación. Por ejemplo, usando a la variación de la densidad de las familias en los sitios como criterio, es posible distinguir tres conjuntos. El primero de ellos lo integran los sitios ubicados entre el nivel del mar y 1200 m, en donde algunas familias de afinidad tropical son muy importantes (*e.g.*, Euphorbiaceae, Leguminosae, Rubiaceae y Sapindaceae) (Heywood *et al.*, 2007). El segundo grupo lo forman los sitios localizados entre 1400 y 2000 m, en donde sobresalen las familias Araliaceae, Myrsinaceae, Myrtaceae y Piperaceae, algunas las cuales tienen su primera aparición en estas altitudes. De la mezcla de familias que se presenta en esta franja se desprende que se trata de un conjunto de vegetación subtropical, con especies que tienen requerimientos altos de humedad. Finalmente, entre 2200 y 3600 m, resalta la familia Pinaceae, la cual está acompañada de familias cuya afinidad es principalmente templada, como Ericaceae y Fagaceae (Heywood *et al.*, 2007), así como la familia Asteraceae, de distribución más cosmopolita (Villaseñor, 1993). La segregación de todas estas familias por franjas altitudinales puede interpretarse como un indicio de zonas de vida donde se presentan condiciones ambientales más favorables para cada una de ellas (Gentry, 1982, 1988; Holdrige, 1882).

Los patrones altitudinales en las densidades de géneros y especies también sugieren la posible existencia de tres grupos altitudinales de sitios, pero no coinciden completamente con los límites sugeridos en el análisis de las familias: desde el nivel del mar hasta 1600 hay una franja con densidades altas de estos dos taxones, entre 2400 y 3600 m las densidades son bajas y con muy poca variación, mientras que entre 1800 y 2200 se distingue otra franja que es muy heterogénea porque los valores decrecen muy rápidamente conforme aumenta la altitud.

La existencia de estos tres grupos altitudinales no está apoyada por los resultados de los análisis multivariados de clasificación y ordenación basados en información florística. Por ejemplo, la clasificación de los sitios basada en una matriz de presencia ausencia de las especies permitió distinguir sólo dos grupos, uno bajo (70-2000) y otro alto (2200-3600), aunque en realidad también hay indicios de que el primero pueda ser a su vez dividido aunque de forma menos clara, entre 1000 y 1200 m. Por su parte, la ordenación basada en el algoritmo NMDS mostró que sólo los sitios ubicados en la elevaciones mayores ( $\geq 2200$  m) guardan suficiente



homogeneidad como para reconocerlos como un tipo de vegetación; el resto de los sitios está muy disperso en el espacio de ordenación y por lo tanto no se observa alguna agrupación natural.

En síntesis, el conjunto de información estructural y florística obtenido en este estudio no permite distinguir de forma contundente conjuntos que puedan interpretarse como tipos de vegetación. Las discordancias son grandes no sólo entre la información estructural y florística, sino también entre los resultados de los diferentes análisis. Sin embargo, muchos de éstos coinciden en señalar una distinción más o menos natural de dos grandes zonas altitudinales de vegetación, una ubicada entre el nivel del mar y 2000 m, la cual podría corresponder a la vegetación de afinidad tropical, y otra desde 2200 hasta la cima del gradiente, que estaría representando una zona de vegetación templada.

La inspección visual de la vegetación al inicio del estudio apegada a criterios fisionómicos sugirió la existencia de cuatro tipos de vegetación (selva baja y mediana caducifolia, selva mediana subperennifolia, bosque de pino encino y bosque de pino), pero este número no coincide con ninguna de las agrupaciones basada en la información cuantitativa de la estructura y la composición florística de las comunidades. Por lo tanto, queda la duda de si esta información realmente puede ser de utilidad para la delimitación natural de los tipos de vegetación, aunque también es cierto que haría falta incluir más variables (*e.g.*, la cobertura o la altura de las plantas) para poder obtener resultados más claros.

#### Relación entre la vegetación y el ambiente en el gradiente altitudinal

Una de las preguntas centrales del estudio se refería a la posible existencia de relaciones claras entre la vegetación y el ambiente. En general, varios análisis estadísticos coincidieron en señalar la existencia de una relación fuerte entre diferentes atributos de la vegetación y de la flora con la temperatura. En un estudio llevado a cabo en el mismo gradiente altitudinal (Salas-Morales *et al.*, en revisión), se encontró que la riqueza florística de los pisos altitudinales a lo largo del gradiente está fuertemente correlacionada con la temperatura. Estos autores encontraron una reducción del 80 % de la riqueza florística en la franja altitudinal entre 1800 y 2000 m, que coincide con la altitud en donde registran por primera vez temperaturas  $\leq 10$  °C, y concluyen que estas temperaturas limitan la distribución altitudinal de la flora con afinidad tropical. En el presente estudio se determinó que en los patrones de variación altitudinal de la riqueza florística de las plantas leñosas en los sitios de muestreo de la vegetación se presenta también un cambio brusco

en casi la misma franja altitudinal, entre 1600 y 2000 m, por lo que el factor ambiental restrictivo para este grupo de plantas es posiblemente la temperatura  $\leq 10$  °C. Se ha documentado ampliamente que las temperaturas bajas son limitantes para las plantas tropicales (Lyons 1973; Woodward 1987; Taiz y Zeiger 2010), las cuales, debido a que son intolerantes al frío, no necesitan estar expuestas a temperaturas de congelamiento para que varias de sus funciones fisiológicas se dañen (Larcher y Bauer 1981; Osmond *et al.* 1987; Woodward 1992). La posible existencia de un límite altitudinal para la flora tropical coincidente con la aparición de temperaturas de alrededor de 10 °C sugiere que la variación en la riqueza de especies está relacionada con los patrones espaciales de las condiciones ambientales, y que cuando hay una variación en estos patrones ambientales, se puede esperar también un cambio en la flora y en la vegetación (Tuomisto *et al.*, 2003; Tuomisto y Poulsen, 1996). Otros estudios han reportado discontinuidades similares en la variación altitudinal de la vegetación a la aquí encontrada; por ejemplo, en los yungas de Bolivia se observó un recambio notable de especies a una elevación de 2000 m (Bach y Gradstein, 2007), mientras que en el Monte Kerinci, Sumatra, la transición entre la vegetación subtropical y la templada se ubicó a 2400 m (Ohsawa *et al.*, 1985).

Una relación interesante observada en este estudio entre la estructura de la vegetación y el ambiente fue entre los árboles con DAP  $\leq 10$  cm y las temperaturas  $\leq 0$  °C. La distribución altitudinal de este grupo de árboles es homogénea hasta 2400 m, pero en 2600 m ocurre un cambio repentino, ya que la densidad de estas plantas cae bruscamente. Esta altitud coincide con la primera aparición de temperaturas  $\leq 0$  °C (Salas-Morales *et al.*, en revisión). Este conjunto de árboles está conformado por especies que no alcanzan grandes portes, *e.g.*, especies de la familia Asteraceae, pero principalmente por árboles jóvenes de especies que sí pueden crecer hasta alcanzar el dosel superior. En árboles jóvenes es frecuente que haya daños por congelamiento en los tallos cerca del suelo, porque esta parte de las plantas es menos resistente que otras partes (Eiche, 1966; Sakai, 1968; Sakai y Weiser, 1973); por lo tanto, ésta puede ser una posible explicación para la reducción brusca de la densidad de árboles pequeños en 2600 m, una vez que aparecen temperaturas menores a 0 °C en este gradiente.

Además de los cambios en la temperatura, en el gradiente altitudinal estudiado también hay una fuerte variación de la humedad relativa (Salas-Morales *et al.*, en revisión). Por lo tanto, también se esperaba que al menos algunos atributos de la vegetación también estuvieran relacionados con esta variable ambiental (Beniston, 2000), ya que ésta no varía de forma

completamente paralela a la temperatura (Salas-Morales *et al.*, en revisión). La humedad relativa promedio no mostró ninguna relación evidente con los cambios en composición florística, ya que ningunos de los ejes de la ordenación NMDS se correlacionó significativamente con esta variable. Sin embargo, el CCA mostró que la humedad relativa está correlacionada negativamente con el primer eje que sintetiza la variación estructural de los sitios (aunque con una magnitud mucho menor que la temperatura), y que es la única variable ambiental que se correlacionó negativamente con el eje 2. Es decir, del remanente de la variación estructural que no fue explicado por el eje 1, una fracción está relacionada con el comportamiento de la humedad relativa en el gradiente.

### Conclusiones

Los resultados de este estudio permiten concluir que en esta región tropical con lluvias estacionales la variación altitudinal de los atributos estructurales es grande, pero los cambios no son graduales ni uniformes, pues no tuvieron una direccionalidad clara. En cambio, los atributos de composición florística mostraron en general patrones decrecientes con la altitud, aunque los cambios tampoco fueron graduales. Si bien hay varias altitudes coincidentes con cambios abruptos en algunas de estas variables, parece ser que la diferenciación más fuerte tiene lugar entre 1600 y 2000 m. Asimismo, se obtuvo evidencia fuerte de que estos cambios están relacionados más fuertemente con la variabilidad térmica que con la hídrica a lo largo del gradiente altitudinal.

### Referencias

- Bach, K., y Gradstein, S.R. 2007. Cambio hipsométrico de la vegetación en un bosque nublado de los Yungas de Bolivia – metodología y cinturones altitudinales. *Ecología en Bolivia* 42: 83-101.
- Bachman, S., Baker, W.J., Brummit, N., Dransfield, J. y Moat, J. 2004. Elevational gradients, area and tropical island diversity: an example from the palms of New Guinea. *Ecography* 27: 299-310.
- Beard, J.S. 1955. The classification of tropical american vegetation- types. *Ecology* 36: 89-100.
- Beniston, M. 2000. *Environmental Change in Mountains and Uplands*. Arnold Publication.

Londres.

- Bhattarai, K.R., Vetaas, O.R. y Grytnes, J.A. 2004. Fern species richness along a central Himalayan elevational gradient, Nepal. *Journal of Biogeography* 31: 389-400.
- Bruijnzeel, L.A. y Veneklaas, E.J. 1998. Climatic conditions and tropical montane forest productivity: the fog has not lifted yet. *Ecology* 79: 3-9.
- Colwell, R. K. 2013. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9. Persistent URL <[purl.oclc.org/estimates](http://purl.oclc.org/estimates)>.
- Eiche, V. 1966. Cold damage and plant mortality in experimental provenance plantations with Scots pine in northern Sweden. *Studia Forestalia Suecica* 36: 1-218.
- Gauch, H.G. 1982. *Multivariate Analysis in Community Ecology*. Cambridge University Press, Nueva York.
- Gentry, A.H. 1982. Patterns of Neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology* 15: 1-84.
- Gentry, A.H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75: 1-34.
- Greller, A.M. 1980. Correlation of some climate statistic with distribution of broadleaved forest zones in Florida, U.S.A. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 107: 189-219.
- Grubb, P.J. 1977. Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: with special reference to mineral nutrition. *Annual Review Ecology and Systematics* 8: 83-107.
- Grytnes, J.A. y Beaman, J.H. 2006. Elevational species richness patterns for vascular plants for Mount Kinabalu, Borneo. *Journal of Biogeography* 33: 1838-1849.
- Grytnes, J.A. y Vetaas, O.R. 2002. Species richness and altitude: a comparison between null models and interpolated plant species richness along the Himalayan altitudinal gradient, Nepal. *American Naturalist* 159: 294-304.
- Hamilton, A.C. y Perrott, R.A. 1981. A study of altitudinal zonation in the montane forest belt of Mt. Elgon, Kenia/Uganda. *Vegetatio* 45: 107-125.
- Hemp, A. 2006. Continuum or zonation? Altitudinal gradients in the forest vegetation of Mt. Kilimanjaro. *Plant Ecology* 184: 27-42.
- Heywood, V. H., Brummitt, R.K., Culham, A. y Seberg, O. 2007. *Flowering Plant Families of the World*. Royal Botanic Gardens, Kew, Londres.

- Holdridge, L.R. 1947. Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science* 105: 367-368.
- Holdridge, L.R. 1982. *Ecología Basada en Zonas de Vida*. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura, San José.
- Huntley, B. y Baxter, R. 2005. Vegetation ecology and global change. En: van der Maarel E. (ed.) *Vegetation Ecology*, pp. 356-372, Blackwell Science, Oxford.
- Jongman, R.H.G., ter Braak, C.J.F. y van Tongeren, O.F.R. (eds.). 1995. *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Jones, H.G. 1983. *Plants and Microclimate. A Quantitative Approach to Environmental Plant Physiology*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Kappelle, M. y Zamora, N. 1995. Changes in woody species richness along an altitudinal gradient in Talamancan montane *Quercus* forests, Costa Rica. En: Churchill, S.P., H. Balslev, E. Forero y J.L. Luteyn (eds.). *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forest*, pp. 135-148, The New York Botanical Garden, Nueva York.
- Kappelle, M., Van Uffelen, J.-G. y Cleef, A.M. 1995. Altitudinal zonation of montane *Quercus* forests along two transects in Chirripó National Park, Costa Rica. *Vegetatio* 119: 119-153.
- Kattan, G.H. y Franco, P. 2004. Bird diversity along elevational gradients in the Andes of Colombia: area and mass effects. *Global Ecology and Biogeography* 13: 451-458.
- Kessler, M. 2000. Elevational gradients in species richness and endemism of selected plant groups in the central Bolivian Andes. *Plant Ecology* 149: 181-193.
- Kitayama, K. 1992. An altitudinal transect study of vegetation on Mount Kinabalu, Borneo. *Vegetatio* 102: 149-171.
- Kovach, W.L. 2010. *MVSP – A Multivariate Statistical Package for Windows*, ver. 3.2. Kovach Computing Service, Pentraeth, Wales, U.K.
- Körner, C. 2000. Why are there global gradients in species richness? Mountains might hold the answer. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 513-514.
- Krebs, Ch. J. 1994. *Ecology. The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. 4a ed. Harper Collins College Publishers. Menlo Park, California.
- Larcher, W. y Bauer, H. 1981. Ecological significance of resistance to low temperature. En: Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B. y Ziegler, H. (eds.) *Physiological plant ecology I. Responses to the physical environment*. *Encyclopedia of Plant Physiology*, pp 403-437,

Springer, Berlin.

- Lieberman, D., Lieberman, M., Peralta, R. y Hartshorn, G.S. 1996. Tropical forests structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology* 84: 137-152.
- Lomolino, M.V. 2001. Elevations gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography* 10: 3-13.
- Lovett, J.C. 1999. Tanzanian forest tree plot diversity and elevation. *Journal of Tropical Ecology* 15: 689-694.
- Lovett, J.C., Marshall, A.R. y Carr, J. 2006. Changes in tropical forest vegetation along an altitudinal gradient in the Udzungwa Mountains National Park, Tanzania. *African Journal of Ecology* 44: 478-490.
- Lyons, J.M. 1973. Chilling injury in plants. *Annual Review of Plant Physiology* 24: 445-466.
- McCain, C.M. 2005. Elevational gradients in diversity of small mammals. *Ecology* 86: 366-372.
- McGarigal, K., Cushman, S. y Stafford, S. 2000. *Multivariate Statistics for Wildlife and Ecology Research*. Springer, Nueva York.
- Miranda, F. y Hernández X. E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28: 29-179.
- Mora, C., Tittensor, D.P., Adl, S., Simpson, A.G.B. y Worm, B. 2011. How many species are there on earth and in the ocean? *PLoS Biol* 9: e1001127.
- Nogués-Bravo, D., Araújo, M.B., Romdal, T. y Rahbek, C. 2008. Scale effects and human impact on the elevational species richness gradients. *Nature* 453: 216-220.
- Odland A. y Birks H.J.B. 1999. The altitudinal gradient of vascular plant richness in Aurland, western Norway. *Ecography* 22: 548-566.
- Ohsawa, M., Nainggolan, P.H.J., Tanaka, N. y Anwar, C. 1985. Altitudinal zonation of forest vegetation on Mount Kerinci, Sumatra: with comparisons to zonation in the temperate region of east Asia. *Journal of Tropical Ecology* 1: 193-216.
- Osmond, C.B., Austin, M.P., Berry, J.A., Billings, W.D., Boyer, J.S., Dacey, J.W.H., Nobel, P.S., Smith, S.D. y Winner, W.E. 1987. Stress physiology and the distribution of plants. *BioScience* 37: 38-48.
- Prinzing, A., Klotz, S., Stadler, J., y Brandl, R. 2003. Woody plants in Kenia: expanding the higher-taxon approach. *Biological Conservation* 110: 307-314.

- Rahbek, C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters* 8: 224-239.
- Ricotta, C., Ferrari, M. y Avena, G. 2002. Using the scaling behaviour of higher taxa for the assessment of species richness. *Biological Conservation* 107: 131-133.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Ed. Limusa. México, D.F.
- Sakai, A. 1968. Frost damage on basal stems in young trees. *Contributions from the Institute of Low Temperature Science* B15: 1-14.
- Sakai, A. y Weiser, C.J. 1973. Freezing resistance of trees in North America with reference to tree regions. *Ecology* 54: 118-126.
- Salas-Morales, S.H., Saynes-Vásquez, A. y Schibli, L. 2003. Flora de la Costa de Oaxaca: Lista florística de la región de Zimatán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 72:21-58.
- Salas-Morales, S.H. y Meave, J.A. 2012. Elevational patterns in the vascular flora of a highly diverse region in southern Mexico. *Plant Ecology* 213: 1209-1220.
- Salas-Morales, S.H., Meave, J.A. y Trejo, I. En revisión. Meteorological patterns along a large elevational gradient in a seasonally dry region of southern Mexico: implications for changes in floristic richness. *International Journal of Biometeorology*.
- Sarmiento, G. 1986. Ecological features of climate in high tropical mountains. En: Vuilleumier, F. y Monasterio, M. (eds.). *High Altitude Tropical Biogeography*, pp 11-45, Oxford University Press, Nueva York.
- SPSS INC. 2010. SPSS for Windows. Rel. 19.0.0. SPSS Inc. Chicago, Illinois.
- StatSoft, Inc. 2007. Statistica (data analysis software system). Versión 8.0. [www.statsoft.com](http://www.statsoft.com).
- Stephenson, N.L. 1990. Climatic control of vegetation distribution: the role of the water balance. *The American Naturalist* 135: 649-670.
- Taiz, L. y Zeiger, E. 2010. *Plant Physiology*. 5<sup>th</sup> ed. Sinauer, Sunderland, MA.
- Tallens, L.A., Lovett, J.C., Hall, J.B. y Hamilton, A.C. 2005. Phylogenetic diversity of forest trees in the Usambara mountains of Tanzania: correlations with altitude. *Botanical Journal of the Linnean Society* 149: 217-228.
- Tang, C.Q. y Ohsawa, M. 1997. Zonal transition of evergreen, deciduous, and coniferous forests along the altitudinal gradient on a humid subtropical mountain, Mt. Emei, Sichuan, China. *Plant Ecology* 133: 63-78.
- Tang, Z. y Fang, J. 2006. Temperature variation along the northern and southern slopes of Mt.

- Taibai, China. *Agricultural and Forest Meteorology* 139: 200-207.
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K., Aguilar, M., y Sarmiento, A. 2003. Floristic patterns along a 43-km long transect in an Amazonian rain forest. *Journal of Ecology* 91: 743-756.
- Tuomisto, H. y Poulsen, A.D. 1996. Influence of edaphic specialization on pteridophyte distribution in neotropical rain forests. *Journal of Biogeography* 23: 283-293.
- Vázquez-G., A. y Givnish, T. 1998. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlán. *Journal of Ecology* 86: 999-1020.
- Villaseñor, J.L. 1993. La familia Asteraceae en México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 44: 117-124.
- Villaseñor, J.L., Ibarra-Manríquez, G., Meave, J.A. y Ortíz, E. 2005. Higher taxa as surrogates of plant biodiversity in a megadiverse country. *Conservation Biology* 19: 1-7.
- Williams-Linera, G., Toledo-Garibaldi, M., y Hernández, C.G. 2013. How heterogeneous are the cloud forest communities in the mountains of central Veracruz, Mexico? *Plant Ecology* 214: 685-701.
- Williams P.H. y Gaston, K.J. 1994. Measuring more of biodiversity: can higher-taxon richness predict wholesale species richness? *Biological Conservation* 67: 211-217.
- Woodward, F.I. 1987. *Climate and Plant Distribution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Woodward, F.I. 1992. A review of the effects of climate on vegetation: ranges, competition, and composition. En: Peters, R.L., Lovejoy, T.E. (eds.). *Global Warming and Biological Diversity*, pp 105-123, Yale University Press, New Haven, Connecticut.



**Cuadro 1.** Valores de densidad (N), riqueza específica y riqueza estimada (S) por forma de crecimiento. Los subíndices 100 y 200 indican que la riqueza fue estandarizada a 100 y 200 individuos. Los asteriscos indican que se trata de datos extrapolados.

Elevación (m)	N				S						
	tallos	inds.	tallos/inds	Total	Total <sub>100</sub>	Total <sub>200</sub>	árboles	árboles <sub>100</sub>	arbutos	lianas	cactos
70	472	393	1.20	63	34	48	46	27	9	10	3
200	327	225	1.45	78	51	73	48	45	18	22	0
400	389	317	1.22	62	39	52	47	34	1	13	1
600	191	149	1.28	41	33	46*	34	34*	2	7	1
800	272	208	1.30	71	51	69	49	42	5	17	0
1000	288	222	1.29	66	46	63	49	41	7	14	0
1200	306	227	1.34	52	35	49	40	32	6	11	0
1400	343	237	1.44	59	42	55	47	36	8	12	0
1600	345	254	1.35	71	46	64	56	41	8	13	0
1800	525	317	1.65	45	28	37	36	23	6	9	0
2000	464	185	2.50	26	26	20*	23	19	9	2	0
2200	124	113	1.09	10	9	10*	9	8	2	0	0
2400	80	65	1.23	11	12*	10*	10	11*	1	1	0
2600	103	65	1.58	13	13*	10*	12	12*	2	0	0
2800	76	69	1.10	3	2*	10*	3	3*	0	0	0
3000	41	37	1.10	8	8*	10*	7	10*	1	0	0
3200	170	115	1.47	5	4	10*	4	4*	3	0	0
3400	56	47	1.19	5	4*	10*	3	3*	4	0	0
3600	60	55	1.09	2	2*	10*	2	2*	1	0	0

**Cuadro 2.** Valores de importancia relativa (VIR) de las 10 especies con los VIR más altos por sitio y atributos estructurales usados para su cálculo. Dens.= Densidad, AB= Área Basal, VIR= Valor de Importancia Relativa

<b>Nombre científico</b>	<b>Densidad</b>	<b>AB (m<sup>2</sup>)</b>	<b>Dens. rel.</b>	<b>AB rel.</b>	<b>VIR</b>
<b>70 m (63 especies)</b>					
<i>Croton niveus</i>	145	0.18	36.90	8.35	45.25
<i>Cnidoscolus tubulosus</i>	50	0.23	12.72	10.31	23.03
<i>Amphipterygium adstringens</i>	3	0.32	0.76	14.35	15.12
Leguminosae sp. 02	8	0.12	2.04	5.42	7.46
<i>Pachycereus pecten-aboriginum</i>	4	0.12	1.02	5.36	6.38
Leguminosae sp. 15	7	0.08	1.78	3.51	5.29
<i>Handroanthus impetiginosus</i>	5	0.08	1.27	3.81	5.08
<i>Cascabela ovata</i>	10	0.06	2.54	2.53	5.08
<i>Bursera excelsa</i>	6	0.077	1.53	3.48	5.01
<i>Ibervillea hypoleuca</i>	11	0.03	2.80	1.49	4.29
<b>200 m (78 especies)</b>					
<i>Bursera grandifolia</i>	7	0.30	3.11	15.32	18.43
Leguminosae sp. 02	4	0.23	1.78	11.49	13.27
<i>Jacaratia mexicana</i>	2	0.24	0.89	12.14	13.02
<i>Bursera excelsa</i>	6	0.16	2.67	8.11	10.77
<i>Guapira petenensis</i>	5	0.15	2.22	7.58	9.80
<i>Serjania triquetra</i>	20	0.14	8.89	0.74	9.63
<i>Heliocarpus</i> sp.	7	0.12	3.11	5.97	9.08
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	3	0.11	1.33	5.39	6.73
<i>Forchhammeria pallida</i>	5	0.09	2.22	4.41	6.64
<i>Arrabidaea mollissima</i>	10	0.02	4.44	0.81	5.25
<b>400 m (62 especies)</b>					
<i>Comocladia mollissima</i>	56	0.30	17.67	13.02	30.68
<i>Poepigia procera</i>	22	0.19	6.94	8.28	15.22
<i>Semialarium mexicanum</i>	20	0.11	6.31	4.67	10.97
<i>Drypetes</i> sp.	17	0.09	5.36	3.99	9.35
<i>Gliricidia sepium</i>	7	0.12	2.21	4.98	7.19
<i>Lysiloma divaricatum</i>	4	0.13	1.26	5.58	6.84
<i>Luehea candida</i>	7	0.10	2.21	4.24	6.45
<i>Cedrela salvadorensis</i>	1	0.13	0.32	5.76	6.08
<i>Sideroxylon capiri</i>	8	0.08	2.52	3.38	5.91
<i>Pseudobombax ellipticum</i>	13	0.04	4.10	1.63	5.73
<b>600 m (41 especies)</b>					
<i>Pterocarpus rohrii</i>	12	0.84	8.05	31.74	39.80
<i>Combretum fruticosum</i>	25	0.07	16.78	2.63	19.41
<i>Pseudobombax ellipticum</i>	5	0.42	3.36	15.76	19.12
<i>Spondias purpurea</i>	1	0.31	0.67	11.77	12.44

<b>Nombre científico</b>	<b>Densidad</b>	<b>AB (m<sup>2</sup>)</b>	<b>Dens. rel.</b>	<b>AB rel.</b>	<b>VIR</b>
<i>Senegalia polyphylla</i>	14	0.071	9.40	2.68	12.07
<i>Gliricidia sepium</i>	3	0.17	2.01	6.40	8.41
<i>Arrabidaea mollissima</i>	10	0.02	6.71	0.90	7.61
<i>Astronium graveolens</i>	3	0.14	2.01	5.31	7.32
<i>Solenandra mexicana</i>	9	0.02	6.04	0.84	6.88
<i>Urera pacifica</i>	7	0.05	4.70	1.97	6.66
<b>800 m (71 especies)</b>					
<i>Heliocarpus</i> sp. 1	7	0.36	3.37	12.36	15.73
<i>Quercus peduncularis</i>	2	0.40	0.96	13.86	14.82
<i>Inga punctata</i>	17	0.17	8.17	5.91	14.08
<i>Bursera simaruba</i>	7	0.29	3.37	10.01	13.38
<i>Calycophyllum candidissimum</i>	3	0.28	1.44	9.73	11.18
<i>Guazuma ulmifolia</i>	7	0.18	3.37	6.19	9.56
<i>Vitex hemsleyi</i>	4	0.14	1.92	4.80	6.72
<i>Astronium graveolens</i>	8	0.06	3.85	1.95	5.80
<i>Pseudobombax ellipticum</i>	5	0.09	2.40	3.01	5.42
<i>Paullinia cururu</i>	10	0.01	4.81	0.40	5.21
<b>1000 m (66 especies)</b>					
<i>Lysiloma divaricatum</i>	7	0.68	3.15	19.93	23.08
<i>Fraxinus uhdei</i>	5	0.40	2.25	11.62	13.87
<i>Combretum fruticosum</i>	24	0.06	10.81	1.89	12.70
<i>Vitex hemsleyi</i>	6	0.22	2.70	6.43	9.13
<i>Luehea candida</i>	4	0.23	1.80	6.84	8.65
Malpighiaceae 2	6	0.20	2.70	5.85	8.56
<i>Aphananthe monoica</i>	8	0.15	3.60	4.58	8.18
<i>Bursera simaruba</i>	5	0.18	2.25	5.50	7.76
<i>Astronium graveolens</i>	9	0.10	4.05	2.96	7.01
Annonaceae 6	5	0.13	2.25	4.02	6.27
<b>1200 m (52 especies)</b>					
<i>Sapium glandulosum</i>	5	2.31	2.20	42.72	44.92
<i>Phenax mexicanus</i>	65	0.19	28.63	3.57	32.21
<i>Persea americana</i>	3	1.20	1.32	22.13	23.45
<i>Piper</i> sp. 2	23	0.05	10.13	0.96	11.09
<i>Inga oerstediana</i>	3	0.31	1.32	5.75	7.07
<i>Vernonia</i> sp. 2	10	0.03	4.41	0.49	4.90
<i>Guarea</i> sp. 2	1	0.23	0.44	4.42	4.86
<i>Inga inicuil</i>	8	0.07	3.52	1.20	4.72
<i>Trophis mexicana</i>	8	0.06	3.52	1.11	4.63
<i>Inga punctata</i>	7	0.07	3.08	1.38	4.46
<b>1400 m (59 especies)</b>					
<i>Sapium glandulosum</i>	5	1.68	2.11	31.78	33.89
<i>Prunus tetradenia</i>	2	0.62	0.84	11.68	12.52

<b>Nombre científico</b>	<b>Densidad</b>	<b>AB (m<sup>2</sup>)</b>	<b>Dens. rel.</b>	<b>AB rel.</b>	<b>VIR</b>
<i>Heliocarpus</i> sp. 2	9	0.42	3.80	7.93	11.73
<i>Fraxinus uhdei</i>	17	0.18	7.17	3.47	10.64
<i>Clusia salvinii</i>	18	0.16	7.59	2.98	10.58
<i>Coccoloba barbadensis</i>	6	0.39	2.53	7.35	9.89
<i>Bernoullia flammea</i>	6	0.36	2.53	6.73	9.27
<i>Gyrotaenia microcarpa</i>	13	0.04	5.49	0.76	6.24
<i>Bursera simaruba</i>	7	0.12	2.95	2.35	5.30
<i>Hamelia patens</i>	10	0.03	4.22	0.59	4.81
<b>1600 m (71 especies)</b>					
<i>Styphnolobium conzattii</i>	3	0.27	1.18	13.76	14.95
<i>Heliocarpus</i> sp. 2	4	0.24	1.57	12.31	13.89
<i>Sapium glandulosum</i>	6	0.16	2.36	8.27	10.64
<i>Oreopanax peltatus</i>	6	0.15	2.36	7.78	10.14
<i>Eugenia</i> sp. 3	17	0.07	6.69	3.32	10.02
<i>Cojoba arborea</i>	15	0.06	5.91	3.12	9.03
Desconocido 13	4	0.13	1.57	6.79	8.36
Desconocido 19	14	0.06	5.51	2.79	8.30
Asteraceae 8	16	0.02	6.30	1.12	7.42
<i>Arachnothryx capitellata</i>	15	0.02	5.91	0.79	6.69
<b>1800 m (45 especies)</b>					
<i>Rogiera langlassei</i>	52	0.38	16.40	8.89	25.29
<i>Trichilia havanensis</i>	21	0.63	6.62	14.82	21.45
<i>Saurauia pringlei</i>	4	0.78	1.26	18.56	19.82
<i>Oreopanax xalapensis</i>	48	0.15	15.14	3.54	18.68
<i>Eugenia</i> sp. 2	40	0.24	12.62	5.67	18.29
Rubiaceae 6	16	0.42	5.05	9.85	14.90
<i>Clethra lanata</i>	16	0.28	5.05	6.61	11.65
<i>Morella lindeniana</i>	14	0.30	4.42	7.15	11.57
<i>Alvaradoa amorphoides</i>	7	0.28	2.21	6.60	8.81
<i>Prunus brachybotrya</i>	5	0.17	1.58	4.08	5.65
<b>2000 m (26 especies)</b>					
<i>Saurauia pringlei</i>	10	1.07	5.41	28.63	34.03
Rubiaceae 6	25	0.55	13.51	14.53	28.05
<i>Tilia americana</i>	18	0.47	9.73	12.48	22.21
<i>Quercus</i> sp. 1	10	0.60	5.41	15.97	21.37
Asteraceae 2	22	0.14	11.89	3.67	15.56
<i>Pinus pseudostrobus</i>	1	0.43	0.54	11.52	12.06
<i>Rogiera langlassei</i>	18	0.09	9.73	2.28	12.00
<i>Ardisia</i> sp. 2	17	0.08	9.19	2.20	11.39
<i>Oreopanax xalapensis</i>	13	0.05	7.03	1.43	8.45
Asteraceae 4	11	0.05	5.95	1.38	7.33
<b>2200 m (10 especies)</b>					
<i>Pinus maximinoi</i>	43	2.00	38.05	65.23	103.29
<i>Alnus jorullensis</i>	44	0.35	38.94	11.27	50.21
<i>Quercus candicans</i>	8	0.56	7.08	18.10	25.18
Asteraceae 12	9	0.01	7.96	0.22	8.18
<i>Quercus laurina</i>	2	0.08	1.77	2.75	4.52

<b>Nombre científico</b>	<b>Densidad</b>	<b>AB (m<sup>2</sup>)</b>	<b>Dens. rel.</b>	<b>AB rel.</b>	<b>VIR</b>
<i>Arbutus xalapensis</i>	2	0.06	1.77	2.09	3.86
<i>Oreopanax xalapensis</i>	2	0.001	1.77	0.04	1.81
<i>Viburnum jucundum</i>	1	0.01	0.88	0.26	1.14
Asteraceae 11	1	0.001	0.88	0.02	0.91
Asteraceae 14	1	0.001	0.88	0.02	0.90
<b>2400 m (11 especies)</b>					
<i>Quercus rugosa</i>	13	1.39	20.00	40.44	60.44
<i>Pinus pseudostrubus</i>	20	0.88	30.77	25.49	56.26
<i>Quercus</i> sp. 5	4	1.11	6.15	32.33	38.49
Asteraceae 10	13	0.04	20.00	1.02	21.02
<i>Ageratina maireriana</i>	8	0.01	12.31	0.25	12.56
Asteraceae 21	2	0.004	3.08	0.10	3.18
<i>Quercus laurina</i>	1	0.01	1.54	0.23	1.77
Asteraceae 11	1	0.001	1.54	0.04	1.58
Desconocido 35	1	0.001	1.54	0.03	1.57
<i>Pinus ayacahuite</i>	1	0.001	1.54	0.03	1.57
<b>2600 m (13 especies)</b>					
<i>Pinus herrerae</i>	11	2.54	16.92	42.04	58.96
<i>Pinus montezumae</i>	9	1.17	13.85	19.45	33.30
<i>Pinus ayacahuite</i>	7	0.75	10.77	12.39	23.16
<i>Quercus laurina</i>	9	0.47	13.85	7.75	21.60
<i>Arbutus xalapensis</i>	8	0.28	12.31	4.60	16.91
<i>Pinus pseudostrubus</i>	4	0.37	6.15	6.13	12.28
<i>Arbutus</i> sp.	5	0.10	7.69	1.60	9.29
<i>Alnus jorullensis</i>	5	0.08	7.69	1.38	9.07
<i>Cercocarpus macrophyllus</i>	3	0.05	4.62	0.76	5.37
<i>Pinus douglasiana</i>	1	0.23	1.54	3.83	5.36
<b>2800 m (3 especies)</b>					
<i>Pinus pseudostrubus</i>	62	4.73	89.86	99.32	189.18
<i>Alnus jorullensis</i>	5	0.03	7.25	0.65	7.90
<i>Arbutus xalapensis</i>	2	0.001	2.90	0.03	2.93
<b>3000 m (8 especies)</b>					
<i>Pinus pseudostrubus</i>	21	4.12	56.76	79.06	135.81
<i>Pinus</i> sp. 2	2	0.51	5.41	9.72	15.12
<i>Ceanothus caeruleus</i>	5	0.003	13.51	0.06	13.58
<i>Arbutus xalapensis</i>	4	0.14	10.81	2.66	13.47
<i>Pinus</i> sp. 1	1	0.29	2.70	5.52	8.22
<i>Pinus ayacahuite</i>	1	0.15	2.70	2.87	5.57
<i>Lupinus Jaimehintoniana</i>	2	0.004	5.41	0.07	5.47
<i>Alnus jorullensis</i>	1	0.003	2.70	0.05	2.75
<b>3200 m (5 especies)</b>					
<i>Pinus hartwegii</i>	58	3.92	50.43	70.34	120.77
<i>Arbutus xalapensis</i>	46	1.37	40.00	24.57	64.57
<i>Nolina parviflora</i>	3	0.27	2.61	4.75	7.36
<i>Alnus jorullensis</i>	6	0.02	5.22	0.32	5.53
<i>Ceanothus caeruleus</i>	2	0.001	1.74	0.03	1.76
<b>3400 m (5 especies)</b>					
<i>Pinus hartwegii</i>	25	1.53	53.19	72.62	125.81
<i>Arbutus xalapensis</i>	7	0.54	14.89	25.56	40.45

<b>Nombre científico</b>	<b>Densidad</b>	<b>AB (m<sup>2</sup>)</b>	<b>Dens. rel.</b>	<b>AB rel.</b>	<b>VIR</b>
<i>Ageratina pringlei</i>	8	0.03	17.02	1.28	18.30
<i>Lupinus jaimehintoniana</i>	6	0.01	12.77	0.42	13.19
<i>Verbesina macdonaldii</i>	1	0.003	2.13	0.12	2.25
<b>3600 m (2 especies)</b>					
<i>Pinus hartwegii</i>	43	1.77	78.18	97.30	175.48
<i>Lupinus jaimehintoniana</i>	12	0.05	21.82	2.70	24.52

**Cuadro 3.** Resultados del análisis de correlación y su significancia entre atributos de la vegetación y variables ambientales. Con asterisco se marcan las correlaciones más altas para cada variable de la vegetación. La significancia se muestra en *itálicas* en el segundo renglón para cada atributo de la vegetación.

Atributo	TPA	TAmín	TAmáx	HRProm	RHmín	RHmáx
<i>De composición</i>						
No. de especies	0.891*	0.883	0.824	0.621	0.638	0.495
	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	0.005	0.003	0.031
No. de familias	0.873	0.874*	0.801	0.648	0.667	0.517
	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	0.003	0.002	0.024
No. de géneros	0.857	0.865*	0.775	0.632	0.673	0.487
	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	0.004	0.002	0.035
<i>De estructura</i>						
No. de tallos	0.664	0.667*	0.581	0.514	0.602	0.381
	0.002	0.002	0.009	0.024	0.006	0.107
No. de individuos	0.800*	0.792	0.738	0.480	0.556	0.329
	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	0.038	0.013	0.169
No. de árboles	0.677	0.679*	0.605	0.413	0.511	0.263
	0.001	0.001	0.006	0.079	0.025	0.277
No. de arbustos	0.361	0.347	0.341	0.188	0.267	0.137
	0.129	0.145	0.153	0.441	0.269	0.575
No. de lianas	0.843*	0.814	0.832	0.519	0.471	0.428
	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	0.023	0.042	0.068
A.B. total	-0.384	-0.397	-0.365	-0.019	-0.069	0.107
	0.105	0.092	0.124	0.938	0.778	0.663

TPA = temperatura promedio anual, TAmín = Temperatura mínima promedio anual, TAmáx = Temperatura máxima promedio anual, HRprom = humedad relativa promedio anual, RHmín = humedad relativa mínima anual, RHmáx = humedad relativa máxima anual. No. ind. = número de individuos, A.B. total= área basal total.

Pies de figura

**Figura 1.** Variación altitudinal de la densidad de individuos en 0.1 ha y del área basal a lo largo del gradiente altitudinal: (a) densidad total de individuos y por forma de crecimiento; (b) densidad total arbórea, densidad de árboles con  $DAP \leq 10$  cm, densidad de árboles con  $DAP \geq 10.1$  cm; (c) área basal total y por forma de crecimiento; (d) área basal arbórea, área basal de los árboles con  $DAP \leq 10$  cm, área basal de los árboles con  $DAP \geq 10.1$  cm.

**Figura 2.** (a) Variación altitudinal del diámetro promedio por forma de crecimiento y para los árboles con  $DAP \leq 10$  cm y  $\geq 10.1$  cm; (b) frecuencia relativa de las clases diamétricas.

**Figura 3.** (a) Variación altitudinal de la densidad de familias, géneros y especies, las líneas continuas son los modelos ajustados para cada variable; (b) Variación altitudinal de la riqueza específica por forma de crecimiento.

**Figura 4.** Variación altitudinal de la riqueza específica observada y estimada;  $Stotal$ = riqueza específica total,  $Stotal_{100}$ = riqueza total estimada a 100 individuos,  $Stotal_{200}$ = riqueza total estimada a 200 individuos,  $Sárboles$ = riqueza específica arbórea,  $Sárboles_{100}$ = riqueza específica arbórea estimada a 100 individuos.

**Figura 5.** Clasificación (UPGMA) de los 19 sitios con base en los datos de presencia- ausencia (a), y los valores de importancia relativa (b). Se usó la distancia euclídea como medida de disimilitud. Las líneas discontinuas indican el umbral de corte utilizado para identificar a los grupos; para la clasificación en (a) se muestran los dos niveles de corte utilizados.

**Figura 6.** Ordenación por Escalamiento Multidimensional no Métrico (NMDS) de los 19 sitios de muestreo. Se utilizaron los datos de presencia ausencia y como medida de disimilitud la distancia euclídea. El número después de la letra S indica la altitud en la que se ubica cada sitio de muestreo.

**Figura 7.** Análisis Canónico de Correspondencia (CCA) para los 19 sitios ubicados en el



gradiente altitudinal, basado en una matriz de datos normalizados de estructura (a éstos se les sumaron tres unidades debido a que este análisis no acepta datos negativos).

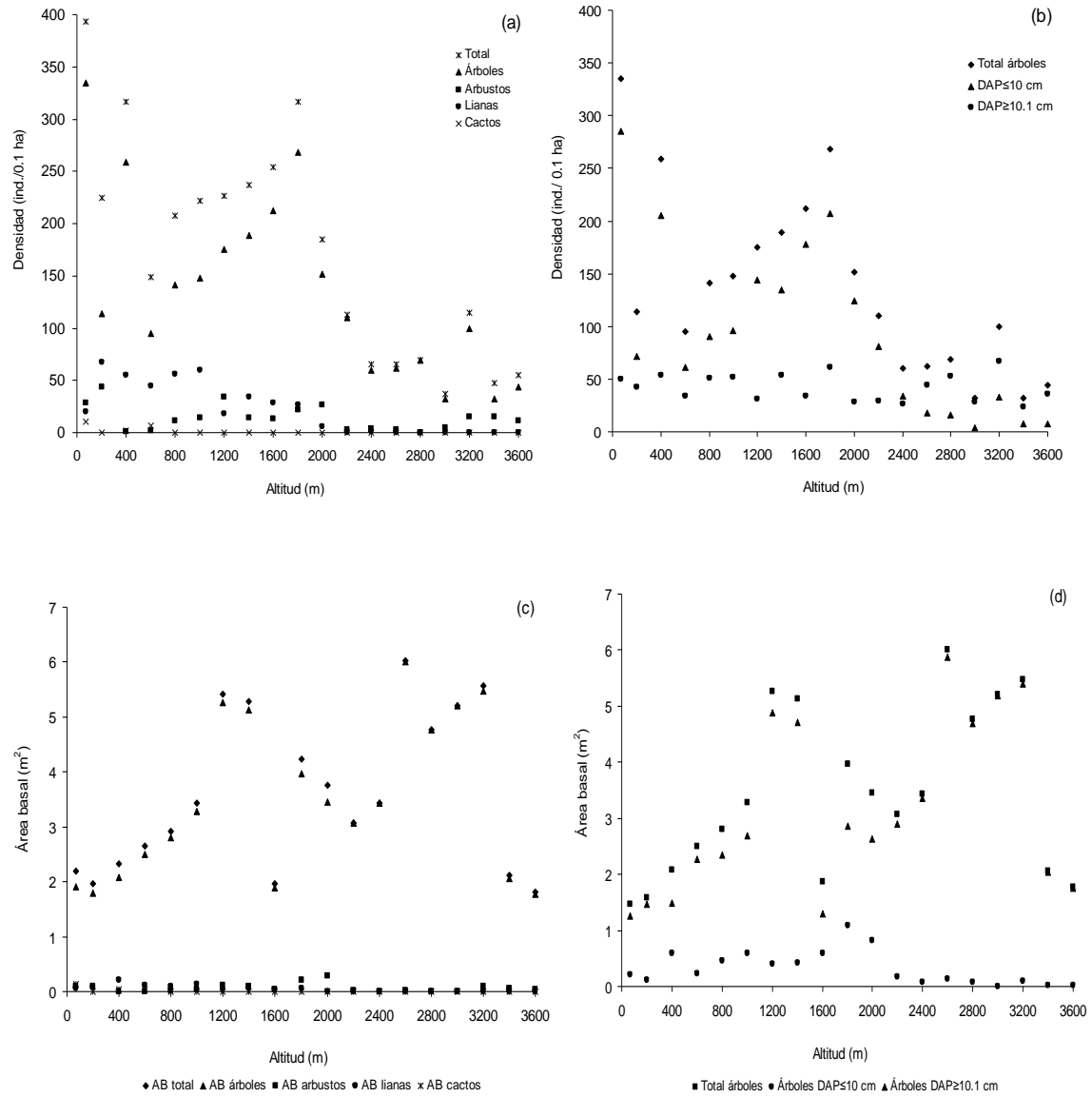


Figura 1

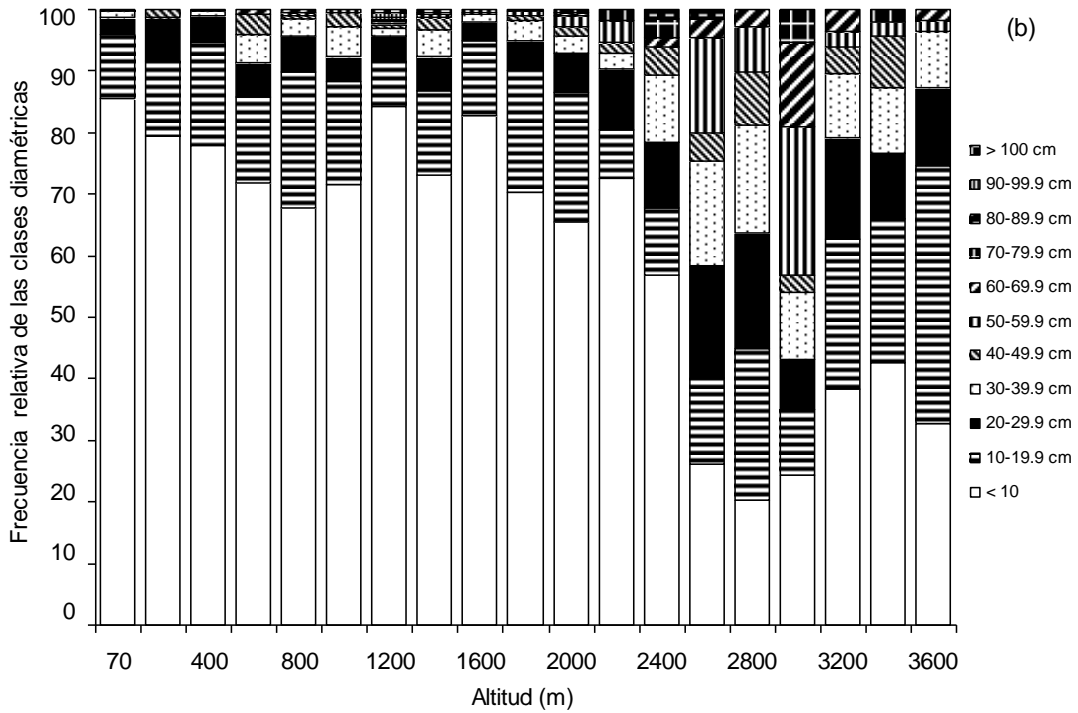
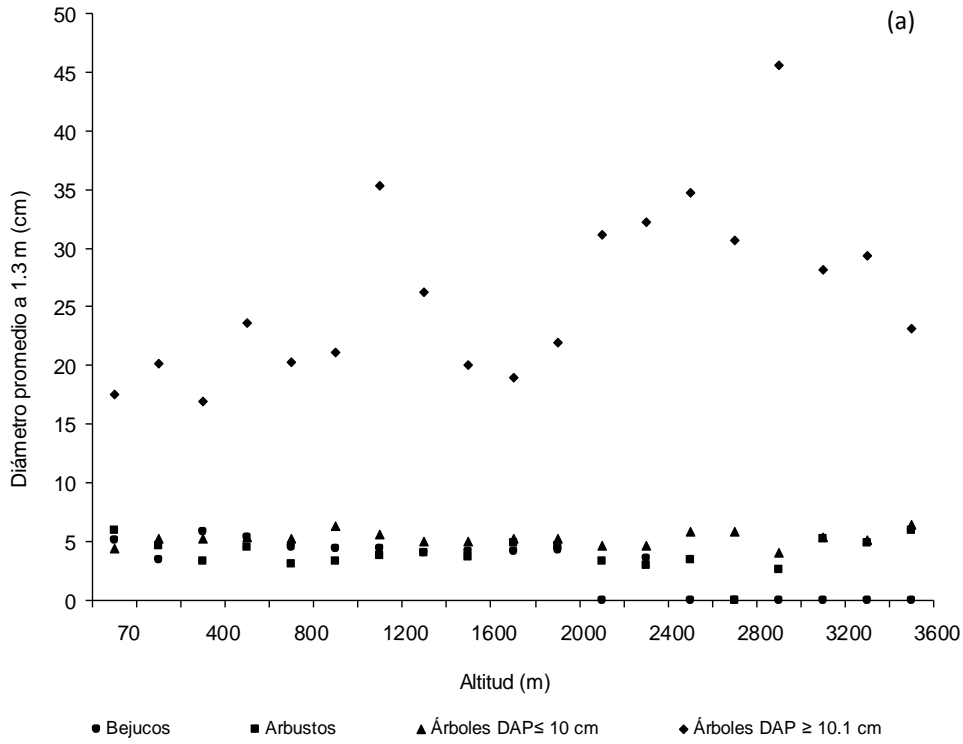


Figura 2

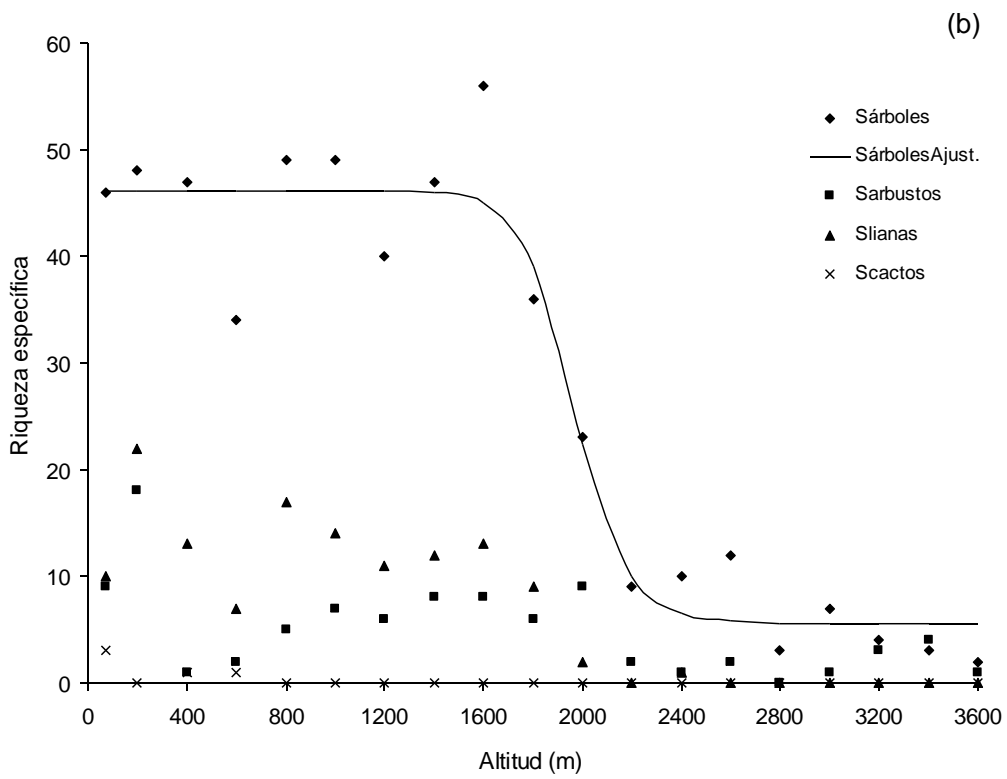
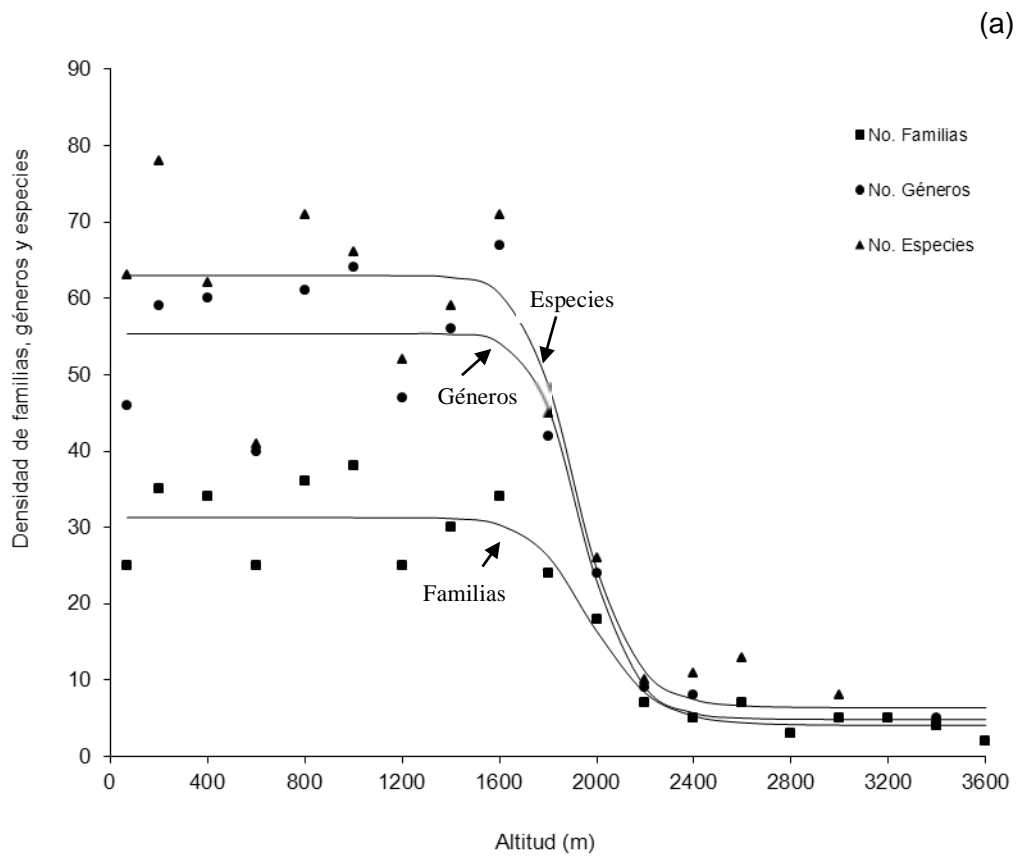


Figura 3

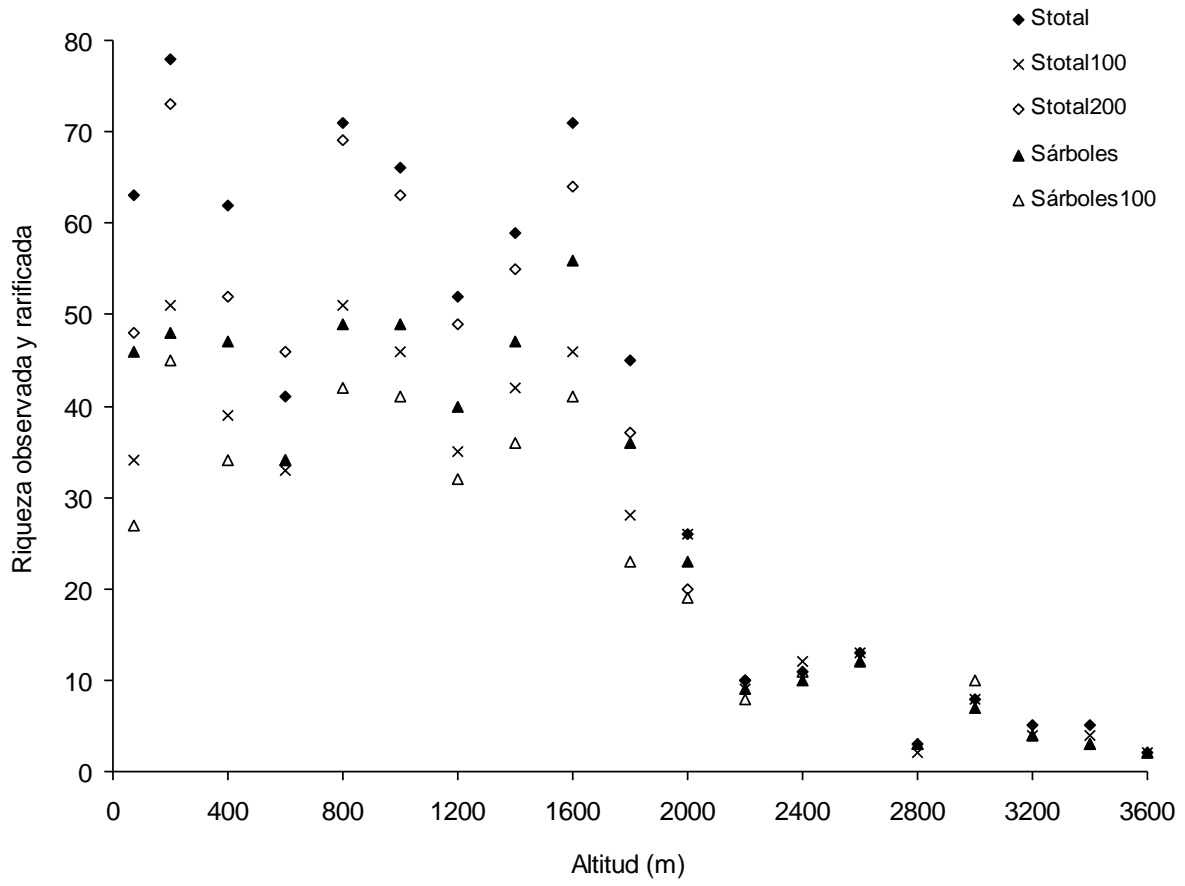


Figura 4

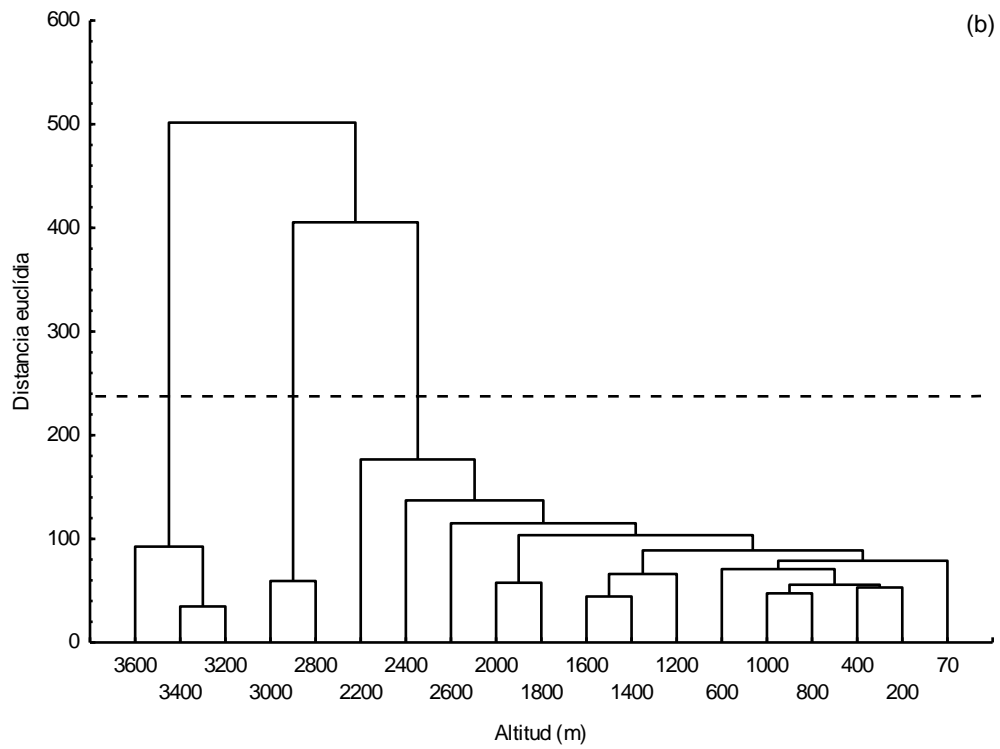
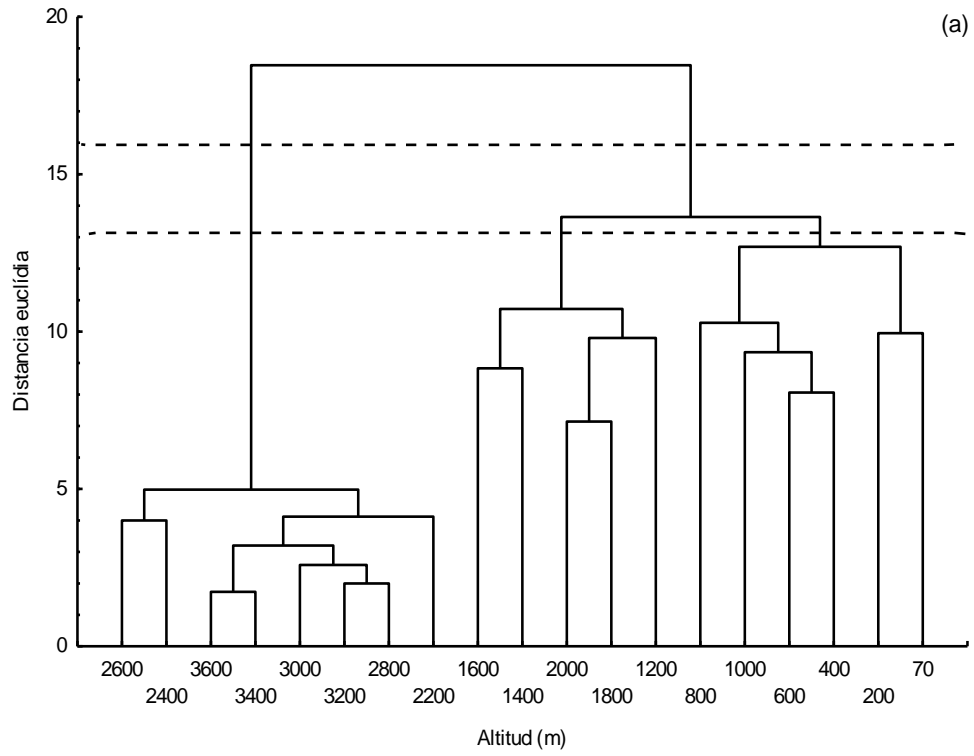


Figura 5

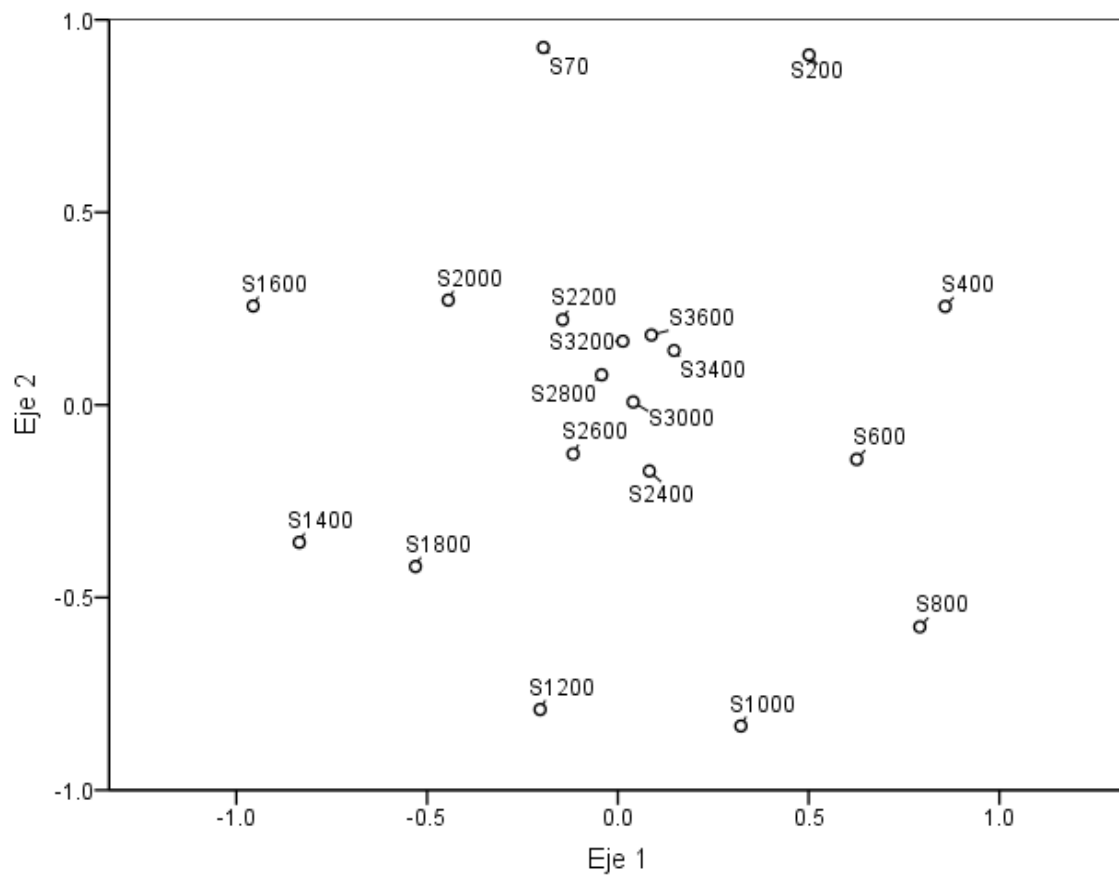


Figura 6

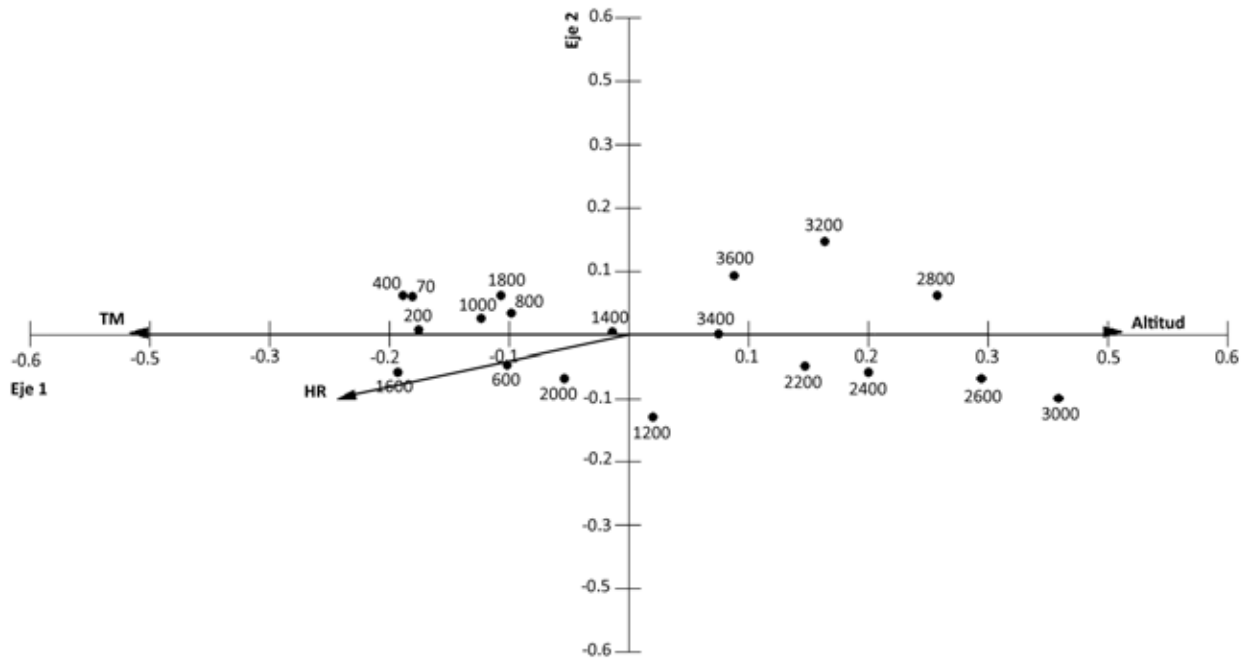


Figura 7



# **CAPÍTULO 6**

## **Discusión general**



Una de las metas centrales de la ecología es tratar de explicar los patrones de distribución de las especies en el planeta en función de los factores abióticos y bióticos que influyen sobre dichos patrones (Rosenzweig, 1995), y los gradientes altitudinales han sido ampliamente utilizados como sistemas de estudio para avanzar en nuestra comprensión sobre este tema. Considerando que en cada gradiente altitudinal los factores ambientales muestran cambios progresivos y que éstos influyen de manera muy importante en los patrones de distribución de la vegetación y los organismos vegetales (Huntley y Baxter, 2005; Bhattarai *et al.*, 2004; Kattan y Franco, 2004; McCain, 2005), en esta investigación se planteó la posibilidad de que tanto la temperatura del aire como la precipitación fueran dos factores ambientales muy importantes como controladores del patrón de variación altitudinal de la vegetación y la flora en el gradiente. Sin embargo, también se esperaba que sus efectos fueran diferentes a distintas altitudes, es decir, que fueran relativamente independientes uno del otro: en la parte baja del gradiente se esperaba que las limitaciones de humedad influyeran más fuertemente sobre la variación altitudinal de la vegetación y la flora, mientras que en la parte más alta, las temperaturas bajas deberían ser el principal factor limitante. Asimismo, era de esperarse que en los puntos de inflexión de la variación de estas dos variables ambientales hubiera cambios abruptos en los atributos de la vegetación en altitudes consideradas como críticas (Hamilton, 1975; Kitayama 1992).

Se reconoce ampliamente que a nivel mundial y regional el clima es uno de los factores ambientales más importantes en la distribución de la vegetación y de las especies individuales (Stephenson, 1990; Beniston, 2000). Desafortunadamente todavía no se pueden extraer conclusiones definitivas sobre la relación clima-vegetación, ya que su estudio en regiones montañosas adolece de información climática suficiente como para hacer análisis formales y objetivos, situación que además se agudiza en las regiones tropicales (Motzer 2005; Richardson *et al.*, 2004; Bovolo *et al.*, 2012). Por esta razón, para este estudio fue necesario, además de examinar la escasa información climática disponible, reunir datos propios sobre la temperatura y la humedad relativa que permitieran abordar, aunque de manera inicial, el análisis de esta relación (Capítulo 3). Aunque no fue posible contar con réplicas para evaluar la variabilidad por piso altitudinal de la información obtenida en el campo, con el riesgo de cometer sesgos y la falta de generalidad que esto conlleva, la información analizada en el Capítulo 3 permitió identificar relaciones básicas entre el clima y la altitud que sin ella quizá no hubieran sido aparentes. Cabe comentar que mantener 19 almacenadores de datos ambientales en los bosques estudiados,

funcionando y sin que desaparecieran, fue un reto, y esto sólo se logró gracias a que se contó con el apoyo de pobladores locales y a las visitas frecuentes para verificar su funcionamiento. A pesar de esta carga de trabajo extra que no había sido considerada inicialmente, la información recabada es invaluable para los propósitos de esta investigación, por lo que es recomendable su uso en investigaciones similares a la presente. La información meteorológica obtenida en el campo sugiere fuertemente que la temperatura es el factor climático más importante en la distribución altitudinal de la vegetación y de la flora en la región de estudio. La riqueza florística decreció notablemente conforme aumentó la altitud, aunque la disminución no fue uniforme, ya que se encontró una reducción abrupta entre 1,800 y 2,000 m, donde se presenta la transición entre la vegetación de afinidad tropical y la de afinidad templada. Además, este cambio parece estar relacionado con la primera aparición de temperaturas de 10 °C o menores en el gradiente, constituyéndose así en el factor más restrictivo en la distribución altitudinal de la vegetación tropical.

Una pregunta central de esta investigación era si la composición florística variaba de manera discreta o continua en el gradiente altitudinal. Aunque esta pregunta ha sido abordada en diversos estudios, todavía no contamos con una respuesta única y satisfactoria. De hecho, los resultados de diversos estudios señalan que la vegetación suele ajustarse a uno u otro patrón (Lovett, 1998; Kitayama, 1992; Hemp, 2006), y actualmente esta inconsistencia se ha convertido en una fuerte controversia. En ocasiones, la variación florística altitudinal en áreas montañosas se ha descrito como una sucesión de bandas o zonas florísticas discretas, acotadas a intervalos altitudinales bien definidos (Kitayama, 1992; Hemp, 2006). Entonces, si a lo largo de los gradientes altitudinales el ambiente cambia continuamente, sería paradójico que la flora sólo cambiara bruscamente en ciertas altitudes. Esta organización florística discreta observada en las laderas en algunas regiones sugiere que hay altitudes críticas en donde algún factor ambiental produce límites abruptos en las distribuciones de las especies o de otros taxones de plantas (géneros, familias).

En este estudio se encontró que la mayor discontinuidad altitudinal de la riqueza florística coincide con la transición entre la vegetación de afinidad tropical y la templada (1,800-2,000 m), aunque también se encontraron cambios bruscos en otras dos franjas altitudinales más bajas (200-400 m y 1,000-1,200 m), en las cuales también se observaron reducciones fuertes de la riqueza de especies (Capítulo 4). Estas discontinuidades en la distribución altitudinal de la flora pueden considerarse como un indicio de que las comunidades vegetales en este gradiente altitudinal

tienen un arreglo discreto, al menos en ciertas altitudes, y que las causas de estas discontinuidades son variables a lo largo del gradiente. Si bien los resultados de los Capítulos 4 y 5 sugieren que para la flora de afinidad tropical existe una temperatura crítica que impide que se distribuya en las elevaciones mayores, esto no significa necesariamente que todas las especies del grupo tropical tengan los mismos límites altitudinales; en realidad, la situación es más compleja, ya que los resultados también muestran un reemplazo o sustitución paulatina de las especies en el gradiente, lo cual debe de estar relacionado con las tolerancias fisiológicas específicas a la disminución de la temperatura. De todas formas, el hecho de que haya cambios altitudinales abruptos en la riqueza de especies permite suponer que varias especies coinciden en sus tolerancias fisiológicas, y que éstas podrían constituir conjuntos homogéneos en ciertas bandas altitudinales que pueden ser interpretados como unidades florísticas, posiblemente coincidentes con unidades vegetacionales.

En el Capítulo 4 se mostró que muchas familias de distribución principalmente tropical, como Leguminosae, Rubiaceae y Acanthaceae, entre otras, tienen una riqueza de especies alta en las partes bajas del gradiente, pero a partir de la franja comprendida entre 1,800 y 2,000 m su riqueza disminuyó drásticamente, lo cual aparentemente tiene que ver con una tolerancia pobre a las bajas temperaturas. Aun así, llama la atención que Leguminosae, considerada generalmente como un grupo de plantas fundamentalmente tropicales (Heywood *et al.*, 2007), rebasa esta franja altitudinal, llegando su distribución hasta las altitudes máximas en el gradiente, aunque con tan sólo una o dos especies. Este resultado plantea nuevas preguntas de investigación para el futuro sobre el análisis de la ubicación de familias de amplia distribución en el gradiente, con el fin de determinar los límites altitudinales de sus especies, las relaciones de parentesco entre ellas y sus relaciones con los factores ambientales que afectan dicha distribución.

La reducción de la riqueza de especies entre 1,800 y 2,000 m reportada en el Capítulo 4, que coincide tanto en el patrón de variación de todas las plantas vasculares como en el de las plantas leñosas reportado en el Capítulo 5, resultó ser el cambio abrupto más notable en el patrón de variación de la flora en este gradiente altitudinal. Llama la atención que pocos estudios que han analizado la variación altitudinal de las floras de regiones tropicales han reportado un hallazgo equivalente. Entre ellos está el trabajo de Ohsawa *et al.* (1985) en el Monte Kerinci en Sumatra, en donde reportan que en 2400 m está la transición entre la vegetación subtropical y la templada, y el de Kitayama (1992), quien logró clasificar sus sitios de muestreo de acuerdo con su

composición florística. Este último autor distinguió un grupo tropical de uno templado, e hizo notar la presencia de altitudes críticas, las cuales, en su opinión, son la base de una discontinuidad de primer orden. La presencia de esta discontinuidad en la distribución altitudinal de las especies de plantas en ambientes húmedos, también observada por Ohsawa *et al.* (1985), sugiere que no se trata de un rasgo asociado únicamente a ambientes con lluvias estacionales, sino que podría ser una característica general para todas las montañas tropicales. La confirmación de esta posibilidad dependerá de que futuros estudios analicen con detalle la distribución de grupos florísticos en gradientes altitudinales extensos.

Por supuesto, no se puede descartar la idea de que la discontinuidad altitudinal observada en la distribución de la flora en la región de estudio no sea real. Sobre este punto, Vázquez-G. y Givnish (1998) sugieren que para evitar determinar falsas discontinuidades en la vegetación es necesario diseñar un muestreo con numerosas réplicas ubicadas a intervalos altitudinales cercanos entre sí. La discontinuidad reportada en este estudio se encontró en la misma franja altitudinal siguiendo dos procedimientos metodológicos diferentes. Por lo tanto, hay razones para concluir que ésta refleja una respuesta real de la riqueza florística a un cambio abrupto en el ambiente, más que a un artefacto de los datos.

En el Capítulo 4 también se reportó que el número de especies de plantas fue de 2,321 para todo el gradiente altitudinal. Esta riqueza florística es similar a la registrada en otras áreas del sur de México (Martínez *et al.*, 2001; Torres *et al.*, 2009), aunque con superficies mucho más grandes que la abordada en este estudio. Este contraste implica que la fuerte limitación hídrica que enfrenta estacionalmente el área estudiada no repercute en una riqueza florística disminuida. De hecho, las especies que han sido recolectadas en este gradiente representan aproximadamente el 10 % de la flora de México (de acuerdo con Villaseñor, 2003) y una proporción tan elevada como el 26 % de la flora vascular total del estado de Oaxaca (de acuerdo con García-Mendoza y Meave, 2011). Las familias más ricas en especies en todo el gradiente altitudinal son generalmente dominantes en los bosques tropicales; por el contrario, más de la mitad de las especies registradas en el gradiente se distribuyen tan sólo en una banda altitudinal (200 m), hallazgo que sugiere que la mayoría presentan requerimientos muy específicos de condiciones ambientales para su desarrollo. Ante la amenaza de fuertes cambios en el clima mundial que se reconoce ampliamente hoy en día (*e.g.*, Karl y Trenberth, 2003; Diffenbaugh y Field, 2013; Moritz y Agudo, 2013), urge tomar medidas de conservación no sólo de hábitats sino también de

especies, con especial atención en las que tienen requerimientos específicos de hábitat y las de distribución restringida (Téllez-Valdés *et al.*, 2006; Arponen, 2012). Por estas razones, existen motivos para proponer que al área aquí estudiada se le otorgue una prioridad alta de conservación.

La última gran pregunta abordada en esta investigación estuvo relacionada con la variación de la vegetación a lo largo del extenso gradiente altitudinal estudiado, en particular con los cambios altitudinales de la estructura de las comunidades que allí se desarrollan. Por una parte, se esperaba que la estructura mostrara cambios altitudinales claros, en coincidencia con diversos estudios que han mostrado este tipo de variación (Lieberman *et al.*, 1996; Vásquez-G. y Givnish, 1998), pero además los atributos estructurales deberían mostrar respuestas a los cambios climáticos analizados en el Capítulo 3. Los resultados reportados en el Capítulo 5 señalan que, sin duda, hay una fuerte variación de la estructura de la vegetación a lo largo del gradiente. Esta variación es en gran medida continua, lo cual dificulta la identificación de puntos de transición entre un tipo de vegetación y otro; sin embargo, también se encontraron algunas discontinuidades notables, aunque éstas no fueron consistentes entre los diferentes atributos estructurales analizados. En términos de la correspondencia entre la variación estructural y la climática, varias características estructurales mostraron de manera individual correlaciones altas con la temperatura, y lo mismo sucedió con la medida integral de la estructura (*i.e.*, la obtenida a partir de la integración de todas las variables estructurales). El CCA sugirió la separación de dos conjuntos de sitios, uno que reúne a los sitios ‘bajos’, ubicados entre el nivel del mar y 2,000 m, y el otro integrado por los sitios ‘altos’, localizados entre 2,200 y 3,600 m. Esta segregación coincide con los resultados del análisis de la variación altitudinal de la riqueza florística (Salas-Morales y Meave, 2012), del cual se desprende la existencia de un reemplazo brusco de una flora bastante diversa de afinidad tropical por una flora más pobre y templada entre 1,800 y 2,000 m.

A diferencia de la fuerte relación identificada entre la temperatura y la estructura sintética o integral de la vegetación, se mostró que la influencia de la humedad relativa sobre dicha estructura parece tener un peso mucho menor. Esto puede deberse a varias razones. En primer lugar, puede ser que las plantas de esta región con restricciones estacionales de agua han desarrollado varias estrategias para sobrevivir a la escasez de agua (Becerra, 2005), lo que implicaría que no tengan respuestas claras a la humedad ambiental (esta explicación no necesariamente es aplicable a las comunidades presentes en las porciones intermedias del

gradiente). Sin embargo, también puede deberse a que las plantas que crecen en estas comunidades son más sensibles a la disponibilidad de agua en el suelo (variable ambiental que no fue medida en este estudio) que a la humedad en el aire (Körner, 2007). Independientemente de que esta cuestión permanezca por el momento sin resolver, esta investigación permite concluir sobre la importancia de la temperatura como un factor controlador fundamental de la distribución altitudinal de la estructura de la vegetación. No obstante, no se debe pasar por alto que otros factores del medio físico como la velocidad del viento, los balances de radiación, la evapotranspiración y las características edáficas (Richards, 1996; Stephenson, 1998; Gerold, 2008; Gallardo-Cruz *et al.*, 2009) también podrían tener una influencia importante sobre la variabilidad de la vegetación y la flora en este gradiente altitudinal.

La hipótesis central de esta investigación proponía que a lo largo de gradientes altitudinales amplios en regiones caracterizadas por regímenes estacionales de lluvia, las transiciones o discontinuidades abruptas de la vegetación y de la flora son coincidentes con los cambios bruscos de algunas variables climáticas. Los resultados obtenidos en el análisis altitudinal de la flora apoyan claramente a la hipótesis, ya que las discontinuidades florísticas mayores en general coincidieron con cambios ambientales abruptos. Sin embargo, esto no es así para el caso de la estructura de la vegetación, pues a pesar de que también se registraron discontinuidades estructurales fuertes en el gradiente, éstas no se presentaron a las mismas altitudes entre diferentes variables estructurales, y además en general no fueron coincidentes con los cambios abruptos medidos en el ambiente. Una implicación importante de estos resultados es que la delimitación de tipos de vegetación a lo largo del extenso gradiente altitudinal estudiado en el sur de Oaxaca no parece ser factible si se usan únicamente datos estructurales, y que por lo tanto la información de tipo florístico es fundamental.

Sobre este punto, estudios previos en el área de estudio habían diferenciado al menos cuatro tipos de vegetación a lo largo del gradiente, principalmente con criterios fisonómicos y florísticos: (1) selva baja y mediana caducifolia en la base del gradiente, (2) selva mediana subperennifolia en la parte media, (3) bosques de pino-encino en mayores elevaciones, y (4) bosque de pino en la parte de mayor altitud. En este estudio se esperaba lograr una delimitación más precisa, sobre todo con base en los datos de la estructura de la vegetación. De acuerdo con el análisis de clasificación utilizando datos florísticos de presencia ausencia sólo fue posible distinguir claramente dos conjuntos de sitios, uno de ellos entre 70 y 2,000 m y el otro entre



2,200 y 3,600 m. En realidad, esta agrupación tiene que ver más con la reunión de los sitios que se distinguen por las afinidades biogeográficas de su flora, en tropical y templada, que por sus características estructurales; por lo tanto, estos datos no permitieron hacer una diferenciación equivalente a la hecha previamente. Otro aspecto de la vegetación llamativo en el gradiente estudiado fue que a pesar de que allí se alcanza la mayor altitud de la Sierra Madre del Sur en Oaxaca (3,600 m), el componente arbóreo llega hasta la cima de la máxima altitud. En realidad se esperaba encontrar el límite arbóreo a una altitud menor, ya que en la Sierra Norte de Oaxaca, justo al norte de la Sierra Madre del Sur, el límite arbóreo aparece en altitudes que oscilan entre 2,600 m (Cerro Pelado) y 3,200 m (Cerro Pelón). Al parecer, la influencia de los vientos fríos provenientes del norte del continente (Trejo, 2004) es mayor en la Sierra Norte de Oaxaca que en la Sierra Madre del Sur, y esto puede ser la causa que impide el desarrollo del componente arbóreo en las elevaciones mayores en la Sierra Norte de Oaxaca.

Una última reflexión importante para esta investigación tiene que ver con los aspectos metodológicos de la misma. Sin duda, la exploración botánica llevada a cabo durante más de 10 años en el área de estudio, en combinación con el muestreo de la vegetación a lo largo de un gradiente altitudinal extenso y la obtención de información climática directamente en el campo, permitieron analizar con gran detalle la variación altitudinal de la vegetación y de la flora en una región con lluvias estacionales, y su relación con los factores climáticos que intervienen en esta variación. En particular, se puede afirmar que la información florística que sirvió de base para examinar los patrones de cambio altitudinal de la flora está muy completa (contiene más de 10,000 registros) para las diferentes franjas altitudinales del área de estudio; posiblemente muy pocos gradientes altitudinales tan extensos en una región tropical cuenten con un inventario florístico tan grande. En contraste, la información sobre la estructura de la vegetación, si bien logró un nivel alto de resolución al haber sido obtenida a intervalos de 200 m, presenta una limitación muy fuerte al no estar replicada. Esto significa que el análisis no pudo tomar en cuenta toda la variabilidad de la vegetación en cada piso altitudinal, lo cual en última instancia puede haber ocultado ciertos patrones de cambio estructural. Por su parte, si bien la información ambiental también se caracteriza por dos grandes virtudes, que son su gran resolución altitudinal, lo cual hacía más probable la identificación de altitudes críticas, y su continuidad a través de un año completo de registro, también adolece de la carencia de réplicas. Las consecuencias de la falta de replicación son similares a la de los datos de la vegetación, pero sin duda esto se

compensa al menos parcialmente con la enorme cantidad de datos registrados. Por otra parte, es claro que la influencia del ambiente sobre la variación altitudinal de la vegetación puede estar relacionada con numerosos factores, pero en este estudio sólo se investigó la relación con dos de ellos (la temperatura y la humedad relativa). Por lo tanto, sería conveniente que futuros estudios intenten obtener datos puntuales sobre precipitación, características del suelo y el grado de perturbación de la vegetación, sólo por mencionar algunos, ya que la lista de los factores ambientales que pudieron ser considerados puede hacerse interminable. Sin embargo, esto no será fácil. Por ejemplo, para poder obtener información con alta resolución altitudinal de la precipitación a lo largo del gradiente sería necesario colocar varias estaciones meteorológicas en el área, y esto puede ser muy costoso. Asimismo, la realización de análisis físicos y químicos de los suelos en los sitios de muestreo de la vegetación, actividad contemplada al inicio del estudio, tuvo que ser descartado de este estudio por diversas razones. Sin embargo, sería muy recomendable analizar la posible relación de este factor en la variación altitudinal de la vegetación en futuras investigaciones. Con respecto a la perturbación de la vegetación por actividades humanas, ésta se concentra particularmente en ciertas franjas altitudinales en este gradiente; por ejemplo, entre 2,200 y 2,400 m es la franja altitudinal en donde se establecen los pueblos y las personas llevan a cabo sus actividades agropecuarias de manera intensiva, así es que fue más difícil ubicar los sitios de muestreo en estas altitudes. Por ello, sería conveniente considerar a este factor en la variación altitudinal de la vegetación, aunque su influencia esté muy localizada en ciertas elevaciones. A pesar de la exclusión de muchos factores ambientales en esta investigación, debido a limitaciones de tiempo y de presupuesto, la selección de los factores ambientales con los que se hizo el análisis en este estudio se basó en una exhaustiva revisión bibliográfica, por lo que se logró determinar relaciones muy importantes entre ciertos factores ambientales y la variación altitudinal de la vegetación y de la flora.

Como se indicó en la Introducción de esta investigación (Capítulo 1), el estudio de la variación altitudinal de la riqueza florística y de la vegetación se ha sesgado hacia regiones húmedas, y muchos estudios sólo han incluido una porción de los gradientes. Esto dificulta hacer generalizaciones amplias sobre esta variación. Llama la atención que aunque el estudio de gradientes altitudinales tiene una trayectoria larga, el gradiente aquí abordado se cuenta entre los pocos gradientes completos que han sido examinados; además, es uno de los pocos ubicados en una región con lluvias estacionales. Para este tipo de regiones la información sobre la variación

altitudinal tanto de plantas como de animales sigue siendo muy escasa en todo el mundo. Por lo tanto, se espera que los resultados aquí obtenidos contribuyan a tener un mejor entendimiento de la variación altitudinal de la biota y los grandes sistemas ecológicos en las montañas tropicales, así como los factores ambientales subyacentes. La información sobre los patrones altitudinales aquí encontrados puede potencialmente contribuir a comprender mecanismos de la variación de la diversidad a escalas más grandes (Grytnes y McCain, 2007).

## **Conclusiones**

La riqueza florística tiene un patrón de variación altitudinal de disminución monotónico, sin embargo, hay altitudes críticas en donde esta variación muestra cambios bruscos que se relacionan con cambios repentinos en la variación altitudinal de la temperatura. El mayor cambio encontrado en el patrón altitudinal de la riqueza florística fue entre 1,800 y 2,000 m de altitud, en donde aparecen por primera vez las temperaturas  $< 10\text{ }^{\circ}\text{C}$ , que coincide con el límite altitudinal de especies termófilas de afinidad tropical, lo cual sugiere que estas temperaturas pueden ser el factor altitudinal limitante para la vegetación tropical.

Por su parte, para los atributos estructurales de la vegetación no fue posible identificar un patrón de variación altitudinal continuo y gradual. Aun así, estos resultados coinciden en señalar la importancia de la temperatura como el principal factor controlador ambiental, y en menor medida, la humedad relativa, cuya influencia se nota principalmente en la parte media del gradiente altitudinal.

El análisis de la variación climática a lo largo del extenso gradiente altitudinal estudiado permitió apreciar la complejidad ambiental del área estudiada. Sin embargo, fueron los datos de los factores climáticos recabados puntualmente en el campo lo que sin duda dejó entrever, si bien de manera preliminar, las relaciones que existen entre el clima y la vegetación en este gradiente.

## **Referencias**

Arponen, A. 2012. Prioritizing species for conservation planning. *Biodiversity and Conservation* 21: 875-893.

- Becerra, J.X. 2005. Timing the origin and expansion of the Mexican tropical dry forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102: 10919-10923.
- Beniston, M. 2000. *Environmental Change in Mountains and Uplands*. Arnold Publication. Londres.
- Bhattarai, K.R., O.R. Vetaas y J.A. Grytnes. 2004. Fern species richness along a central Himalayan elevational gradient, Nepal. *Journal of Biogeography* 31: 389-400.
- Bovolo, C.I., R. Pereira, G. Parkin, C. Kilsby y T. Wagner. 2012. Fine-scale regional climate patterns in the Guianas, tropical South America, based on observations and reanalysis data. *International Journal of Climatology* 32: 1665-1689.
- Diffenbaugh, N.S. y C.B. Field. 2013. Changes in ecologically critical terrestrial climate conditions. *Science* 341: 486-492.
- Gallardo-Cruz J.A., E.A. Pérez-García, y J.A. Meave. 2009.  $\beta$ - Diversity and vegetation structure as influenced by slope aspect and altitude in a seasonally dry tropical landscape. *Landscape Ecology* 24:473-482.
- García-Mendoza, A.J. y J.A. Meave. 2011. *Diversidad florística de Oaxaca: de musgos a angiospermas (colecciones y listas de especies)*. 2ª ed. Universidad Nacional Autónoma de México-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F.
- Gerold, G. 2008. Soil, climate and vegetation of tropical montane forests – a case study from the Yungas, Bolivia. En: Gradstein, S.R., J. Homeier y D. Gansert (eds.). *The Tropical Mountain Forests – Patterns and Processes in a Biodiversity Hotspot*, pp 137-162, *Biodiversity and Ecology Series 2*. Universitätsverlag Göttingen.
- Grytnes J-A. y Ch. M. McCain. 2007. Elevational trends in biodiversity. En: Levin, S.A. (ed.). *Encyclopedia of Biodiversity*. 2a ed., vol. 2, pp 1-8, Waltham, MA: Academic Press.
- Hamilton, A.C. 1975. A quantitative analysis of altitudinal zonation in Uganda forests. *Vegetation* 30: 99-106.
- Hartshorn, G. y R. Peralta. 1988. Preliminary description of primary forests along the La Selva-Volcan Barva altitudinal transect, Costa Rica. En: Almeda, F. y C.M. Pringle (eds.). *Tropical Rainforests: Diversity and Conservation*, pp. 281-295, California Academy of Sciences, San Francisco, CA.
- Hemp, A. 2006. Continuum or zonation? Altitudinal gradients in the forest vegetation of Mt.

- Kilimanjaro. *Plant Ecology* 184: 27-42.
- Heywood, V. H., R.K. Brummitt, A. Culham y O. Seberg. 2007. *Flowering Plant Families of the World*. Royal Botanic Gardens, Kew, Londres.
- Holdridge, L.R. 1967. *Life Zone Ecology*. Tropical Science Center, San José, Costa Rica.
- Huntley, B. y R. Baxter. 2005. *Vegetation ecology and global change*. En: van der Maarel E. (ed.) *Vegetation Ecology*, pp. 356-372, Blackwell Science, Oxford.
- Karl, T. R. y K.E. Trenberth. 2003. Modern global climate change. *Science* 302: 1719-1723.
- Kattan, G.H. y P. Franco. 2004. Bird diversity along elevational gradients in the Andes of Colombia: area and mass effects. *Global Ecology and Biogeography* 13: 451-458.
- Kitayama, K. 1992. An altitudinal transect study of vegetation on Mount Kinabalu, Borneo. *Vegetatio* 102: 149-171.
- Larcher, W. y H. Bauer. 1981. Ecological significance of resistance to low temperature. En: Lange, O.L., P.S. Nobel, C.B. Osmond y H. Ziegler (eds.). *Physiological Plant Ecology I. Responses to the Physical Environment*. *Encyclopedia of Plant Physiology*, pp 403-437, Springer, Berlin.
- Lieberman, D., M. Lieberman, R. Peralta y G.S. Hartshorn. 1996. Tropical forests structure and composition on a large scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology* 84: 137-152.
- Lovett, J.C. 1998. Continuous change in Tanzania moist forest tree communities with elevation. *Journal of Tropical Ecology* 14: 719-722.
- Martínez, E., M. Sousa y C.H. Ramos. 2001. *Listados florísticos de México. XXII. Región de Calakmul, Campeche*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- McCain, Ch.M. 2005. Elevational gradients in diversity of small mammals. *Ecology* 86: 366-372.
- Moritz, C. y R. Agudo. 2013. The future of species under climate change: resilience or decline? *Science* 351: 504-508.
- Motzer, T. 2005. Micrometeorological aspects of a tropical mountain forest. *Agricultural and Forest Meteorology* 135: 230-240.
- Ohsawa, M., P.H.J. Nainggolan, N. Tanaka, y C. Anwar. 1985. Altitudinal zonation of forest vegetation on Mount Kerinci, Sumatra: with comparisons to zonation in the temperate region of east Asia. *Journal of Tropical Ecology* 1: 193-216.

- Richards, P.W. 1996. *The Tropical Rain Forest an Ecological Study*. 2a ed. Cambridge University Press. Cambridge.
- Richardson, A.D., X. Lee y A.J. Friedland. 2004. Microclimatology of treeline spruce-fir forests in mountains of the northeastern United States. *Agricultural and Forest Meteorology* 125: 53-66.
- Rosenzweig, M.L. 1995. *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Salas-Morales, S.H. y J.A. Meave. 2012. Elevational patterns in the vascular flora of a highly diverse region in southern Mexico. *Plant Ecology* 213:1209-1220.
- Stephenson, N.L. 1990. Climatic control of vegetation distribution: the role of the water balance. *American Naturalist* 135: 649-670.
- Stephenson, N.L. 1998. Actual evapotranspiration and deficit: biologically meaningful correlates of vegetation distribution across spatial scales. *Journal of Biogeography* 25: 855-870.
- Tang, Z. y J. Fang. 2006. Temperature variation along the northern and southern slopes of Mt. Taibai, China. *Agricultural and Forest Meteorology* 139: 200-207.
- Téllez-Valdés, O., P. Dávila-Aranda y R. Lira-Saade. 2006. The effects of climate change on the long-term conservation of *Fagus grandiflora* var. *mexicana*, an important species of the Cloud Forest in Eastern Mexico. *Biodiversity and Conservation* 15: 1095-1107.
- Torres, R.C., D.H. Lorence, A.M.P. de Ramírez y R.E. Villa-Arce. 2009. Listados florísticos de México. XXV. Flora de la Sierra de Juárez, Oaxaca: Distrito de Ixtlán y áreas adyacentes (Sierra Norte de Oaxaca). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Trejo, I. 2004. Clima. En: García-Mendoza A.J., M.J. Ordóñez y M. Briones-Salas (eds.). *Biodiversidad de Oaxaca*, pp 67-85. Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund, México, D.F.
- Vázquez-G., A. y T. Givnish. 1998. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlán. *Journal of Ecology* 86: 999-1020.
- Villaseñor, J.L. 2003. Diversidad y distribución de las Magnoliophyta de México. *Interciencia* 28: 160-167.