



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE GEOLOGÍA
ECOLOGÍA

**EL FUNCIONAMIENTO ECOHIDROLÓGICO DEL BOSQUE MESÓFILO DE
MONTAÑA EN DOS AMBIENTES CONTRASTANTES A LO LARGO DE UN
GRADIENTE ALTITUDINAL EN EL CENTRO DE VERACRUZ, MÉXICO**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTORA EN CIENCIAS

PRESENTA:

TERESA MARGARITA GONZÁLEZ MARTÍNEZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. FRISO HOLWERDA

CENTRO DE CIENCIAS DE LA ATMÓSFERA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. JORGE ALEJANDRO LÓPEZ-PORTILLO GUZMÁN

INSTITUTO DE ECOLOGÍA, A.C.

DRA. MARÍA GUADALUPE WILLIAMS LINERA

INSTITUTO DE ECOLOGÍA, A.C.

MÉXICO, CD. MX. ENERO, 2018.



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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
INSTITUTO DE GEOLOGÍA
ECOLOGÍA

**EL FUNCIONAMIENTO ECOHIDROLÓGICO DEL BOSQUE MESÓFILO DE
MONTAÑA EN DOS AMBIENTES CONTRASTANTES A LO LARGO DE UN
GRADIENTE ALTITUDINAL EN EL CENTRO DE VERACRUZ, MÉXICO**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTORA EN CIENCIAS

PRESENTA:

TERESA MARGARITA GONZÁLEZ MARTÍNEZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. FRISO HOLWERDA

CENTRO DE CIENCIAS DE LA ATMÓSFERA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. JORGE ALEJANDRO LÓPEZ-PORTILLO GUZMÁN

INSTITUTO DE ECOLOGÍA, A.C.

DRA. MARÍA GUADALUPE WILLIAMS LINERA

INSTITUTO DE ECOLOGÍA, A.C.

MÉXICO, CD. MX. ENERO, 2018.


Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted, que el Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su sesión ordinaria del día 25 de septiembre de 2017, aprobó el jurado para la presentación de su examen para obtener el grado de **DOCTORA EN CIENCIAS** de la alumna **GONZÁLEZ MARTÍNEZ TERESA MARGARITA** con número de cuenta **94016536** con la tesis titulada **"EL FUNCIONAMIENTO ECOHIDROLÓGICO DEL BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA EN DOS AMBIENTES CONTRASTANTES A LO LARGO DE UN GRADIENTE ALTITUDINAL EN EL CENTRO DE VERACRUZ, MÉXICO"**, realizada bajo la dirección del **DR. FRISO HOLWERDA**:

Presidente: DR. JOSÉ MANUEL MAASS MORENO
Vocal: DRA. MERCEDES ISOLDA LUNA VEGA
Secretario: DRA. MARÍA GUADALUPE WILLIAMS LINERA
Suplente: DR. OSWALDO TÉLLEZ VALDÉS
Suplente: DR. JORGE ALEJANDRO LÓPEZ PORTILLO GUZMÁN

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

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 08 de enero de 2018.


DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, por todo el apoyo recibido durante esta etapa de mi formación académica.

Al CONACYT por la beca nacional (CVU 208006) y las becas de movilidad nacional otorgadas.

Al Centro de Ciencias de la Atmósfera, UNAM, por la Beca de Apoyo para Titulación y Obtención de Grado.

Esta investigación recibió financiamiento de los proyectos de investigación UNAM-PAPIIT (IB100113) y CONACYT (187646).

Al Dr. Friso Holwerda, Tutor Principal, y a los miembros del Comité Tutor, Dra. María Guadalupe Williams Linera y Dr. Jorge Alejandro López Portillo Guzmán.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Esta experiencia académica ha sido la prueba más difícil que he tenido que afrontar, han sido cinco años muy intensos en los que aprendí muchísimo, me voy feliz del logro obtenido. Gracias a todos aquellos que contribuyeron a realizar este trabajo de investigación proporcionándome parte de su tiempo, esfuerzo, conocimiento y apoyo.

Dr. Friso Holwerda, muchas gracias por tu paciencia, comprensión y por compartir conmigo tu amplia experiencia y conocimiento.

Dra. María Guadalupe Williams Linera y Dr. Jorge Alejandro López Portillo Guzmán, gracias por darme la oportunidad de recorrer con ustedes este camino de aprendizaje, fueron un gran apoyo.

Agradezco a los miembros del jurado por la revisión del presente documento: Dr. Manuel Maass Moreno, Dra. Isolda Luna Vega, Dr. Oswaldo Téllez Valdés, Dra. María Guadalupe Williams Linera y Dr. Jorge Alejandro López Portillo Guzmán

Agradezco al Instituto de Ecología A.C. (INECOL), Xalapa, Veracruz, México, por los permisos para realizar esta investigación y por las facilidades para utilizar sus instalaciones y equipo.

Dra. Irma Aurora Rosas Pérez, Dra. Rocío García Martínez, Dra. Gemma Luz Andraca Ayala y Dr. Ángel Ruiz Angulo, agradezco el apoyo otorgado en sus respectivos laboratorios de investigación en el Centro de Ciencias de la Atmósfera, UNAM. Asimismo, agradezco al departamento de Electrónica y Taller Mecánico del Centro de Ciencias de la Atmósfera (Ing. Wilfrido Gutiérrez, Ing. Manuel García, Ing. Miguel Ángel, Ing. Alfredo Rodríguez) por las facilidades otorgadas.

Gracias a todas las personas que me apoyaron en el trabajo de campo y laboratorio, soportar las largas jornadas de trabajo y los mosquitos en campo fue todo un logro: Nayeli Gerardo Márquez, Susana Alvarado Barrientos, Inti Burgos Hidalgo, Arturo Alarcón González, Itzel Díaz Nava, Jonathan Aguilar, Alejandro Medina Andrés, Jesús Zumaya Hernández, Karina Bautista Ramírez, Ángel, Víctor.

Gracias a todos los amigos que tuve la oportunidad de conocer en Xalapa y que hicieron mi estancia fuera de casa más agradable: Carmen, Jonathan, Mariana, Adi, Paola, Pilar, Diana, Ingrid, Allison...

Mi más grande gratitud a mi hermosa familia, que me ha apoyado siempre y me ha hecho fuerte:

Gracias Inti por alentarme a seguir adelante y estar conmigo en todas las formas posibles, eres un compañero extraordinario.

Gracias a mis hijos por ser mi inspiración.

Gracias Padre y Madre por su ayuda incondicional, los quiero mucho.

DEDICATORIA

*Con todo el amor del mundo a mis hijos Arturo y Alejandro
y a mi compañero de vida Inti Burgos Hidalgo.*

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	3
INTRODUCCIÓN GENERAL	5
<i>Importancia ecohidrológica del Bosque Mesófilo de Montaña</i>	5
<i>Interceptación de lluvia, partición de la lluvia neta e interceptación de la niebla</i>	7
<i>Antecedes en el estudio de la interceptación de lluvia y niebla en los bosques de niebla</i>	9
<i>Justificación</i>	11
<i>Objetivos</i>	13
CAPÍTULO 1 (Artículo de requisito). Understory and small trees contribute importantly to stemflow of a lower montane cloud forest	14
CAPÍTULO 2. Interceptación de lluvia y niebla en los límites de distribución altitudinal del bosque mesófilo de montaña en Veracruz, México	24
DISCUSIÓN GENERAL	62
<i>Diferencias en la interceptación de niebla y lluvia entre los extremos del gradiente</i>	62
<i>Diferencias en la partición de la lluvia neta entre los extremos del gradiente</i>	68
CONCLUSIONES	72
REFERENCIAS	75

RESUMEN

Los Bosques Mesófilos de Montaña (BMM) presentan un funcionamiento ecohidrológico distintivo, gracias a la presencia frecuente de niebla, a que reciben grandes cantidades de lluvia (P) y a que suelen presentar condiciones de baja evapotranspiración. Un primer paso para entender cómo estas características confluyen para definir la importancia hidrológica de los BMM, es analizar los siguientes procesos: interceptación de la lluvia (I_p), partición de la lluvia neta en escurrimiento foliar (EF) y escurrimiento caulinar (EC), e interceptación de la niebla (I_f). En los BMM los principales factores que intervienen en los procesos antes mencionados cambian con la altitud, sin embargo, muy pocas investigaciones se han enfocado en analizar su variación altitudinal a nivel de ecosistema. El BMM en el centro de Veracruz, México, tiene una franja de distribución que va de 1200 a 2550 m snm, en la cual las condiciones meteorológicas cambian considerablemente. Entre los extremos inferior y superior del gradiente altitudinal de distribución, la P anual se incrementa de 1500 a 3250 mm, respectivamente; y la temperatura media anual disminuye de 19 a 14 °C, respectivamente. La vegetación es muy heterogénea y no muestra un patrón altitudinal en altura, densidad y área basal por unidad de área. No obstante, el sotobosque presenta mayor densidad en los sitios asociados a procesos de perturbación. La presente investigación tuvo por objetivo analizar la I_p , la partición de la lluvia neta en EF y EC, y la I_f en la reserva natural Santuario del Bosque de Niebla (Santuario; 1300 m snm), que es uno de los pocos remanentes del BMM en el extremo inferior del área de distribución de este tipo de bosque. Así como comparar los resultados con los datos publicados para la reserva la Cortadura, sitio ubicado cerca del límite superior (2170 m de altitud). Adicionalmente, tomando en cuenta que la densidad de plantas leñosas de sotobosque y árboles pequeños es elevada en el Santuario, el EC se analizó a detalle, ya que existen estudios que han mostrado que este grupo de vegetación genera un alto porcentaje de EC a nivel de parcela.

Se realizaron dos campañas de monitoreo representativas de las temporadas de secas y lluvias. La P se midió en una estación meteorológica cercana y en un claro del bosque. En la estación meteorológica se midió también radiación solar entrante, temperatura, humedad relativa, presión atmosférica, velocidad del viento y visibilidad. Se utilizaron los datos de visibilidad para determinar la presencia, duración y densidad de la niebla. Para la caracterización del dosel y de la estructura de la vegetación se realizó un levantamiento en campo y se utilizó información de estudios previos. El EF se midió en dos parcelas de monitoreo con 20 pluviómetros manuales. El volumen de EC se midió en una muestra representativa de árboles y arbustos, y se utilizó para estimar el EC por unidad de área y el cociente de canalización. La I_p se determinó como la diferencia entre P y la lluvia neta. Para evaluar si hubo evidencia de I_f , se examinaron las diferencias en la I_p relativa (% de P) entre eventos de lluvia con y sin niebla. La capacidad de almacenamiento del dosel (C_m) se estimó empleando el modelo de interceptación de Liu (2001) para tormentas individuales.

En el Santuario se registraron 1788 mm de P durante el año de estudio, con una distribución marcadamente estacional. En la temporada de secas se registraron un total de

21 eventos de niebla, los cuales tendieron a ser cortos (duración media de 3.1 hrs) y poco densos (visibilidad media de 328 m). Considerando las dos campañas de monitoreo, el promedio de la lluvia neta relativa fue 85 % de P . El EF contribuyó en promedio con 96 % de la lluvia neta y el EC con 4 %. Los árboles pequeños y las leñosas de sotobosque presentaron una capacidad significativamente más alta de canalizar el agua hacia sus tallos con respecto a su área basal (cocientes de canalización de 28.8 ± 4.3 y 20.2 ± 3.9 (SE), respectivamente), en comparación con los árboles de gran tamaño (cociente de canalización de 1.6 ± 0.5). Y esto, combinado con su alta densidad de individuos, dio como resultado que la vegetación leñosa del sotobosque generara 70 % del EC total, mientras que los árboles pequeños aportaron 11 % y los árboles del dosel superior aportaron 19 %. En el Santuario no se observaron diferencias estadísticamente significativas en la I_p relativa entre intervalos de monitoreo con y sin niebla, lo cual sugiere que la aportación de agua por I_f fue despreciable. La I_p media relativa para las dos campañas de monitoreo fue 15 %. Durante la temporada de secas se estimó una I_p acumulada de 30.7 ± 18.0 mm (22 % de P), mientras que durante la temporada de lluvias fue de 43.4 ± 67.3 mm (9 % de P). El tamaño medio de los eventos de lluvia fue tres veces más bajo en la temporada seca que en la temporada de lluvias. Mientras que C_m presentó un valor de 1 mm durante ambas temporadas, sin embargo se observó una fuerte incertidumbre (± 0.3 mm desviación estándar) en la estimación.

Aunque en el Santuario el ingreso de agua por I_f fue despreciable, en la Cortadura se estimó en 8 % de P durante la temporada seca. La evaporación posterior a los eventos de lluvia dominó el proceso de I_p en ambos límites del gradiente altitudinal. Por lo tanto, los principales factores que determinaron la variación en I_p fueron el tamaño medio de los eventos de lluvia y C_m . El valor de C_m en la Cortadura (2.8 y 3.9 mm para las temporadas seca y lluvias, respectivamente) fue alrededor de 3-4 veces más alta que en el Santuario, y se debió tanto a diferencias en el índice de área foliar como en la carga de epífitas. Durante la temporada de lluvias, el tamaño medio de los eventos de lluvia fue similar en los extremos del gradiente altitudinal, pero debido a que C_m fue mucho menor en el Santuario, la I_p en este sitio fue la mitad que en la Cortadura. En contraste, en la temporada seca el tamaño medio de los eventos de lluvia en el Santuario fue la mitad que en la Cortadura, dando como resultado que la I_p relativa fuera similar tanto en el Santuario como en la Cortadura. Considerando el promedio de las dos campañas, el EF relativo fue equivalente en ambos límites del gradiente altitudinal (81 % de P para los dos sitios). Por lo tanto, las diferencias en la partición de la lluvia neta entre el Santuario y la Cortadura estuvieron definidas principalmente por EC y reflejaron la densidad de la vegetación de sotobosque debido al grado de perturbación de estos bosques.

Esta investigación permitió comparar distintos procesos del balance hídrico del dosel húmedo en los extremos de la franja de distribución del BMM, en donde no solo hay un gradiente altitudinal en las condiciones climáticas, sino también hay variación en las condiciones de perturbación a que están sujetos los bosques.

ABSTRACT

Tropical montane cloud forests (TMCF) owe their distinctive eco-hydrological functioning to the frequent presence of fog, large amounts of rainfall (P) and low evaporative losses. To understand how these characteristics converge to define the hydrological importance of TMCF, a first step is to analyze the wet-canopy processes of rainfall interception (I_p), net rainfall partitioning into throughfall (Tf) and stemflow (Sf), and fog interception (I_f). In addition, while it is obvious that the main drivers of the aforementioned processes change with altitude, very little research has been done on analyzing the variation in wet-canopy water fluxes along the elevational gradient of TMCF. The cloud forest in central Veracruz, Mexico, occurs within the altitudinal range of 1200 to 2550 m asl, along which weather conditions change considerably, i.e. between the lower and upper limits, annual P increases from 1500 to 3250 mm and mean annual temperature decreases from 19 to 14 °C, respectively. The vegetation is very heterogeneous and shows no altitudinal patterns in height, density and basal area per unit area. However, understory vegetation shows greater density in disturbed sites. The objective of this study was to analyze I_p , net rainfall partitioning into Tf and Sf, and I_f in the Santuario del Bosque de Niebla (el Santuario) natural reserve (1300 m asl), which is one of the few remnants in the lower part of the TMCF belt, as well as to compare the results with previously published data for the la Cortadura reserve (2170 m asl), a site located near the upper altitudinal limit of this forest. In addition, due to the high density of woody understory plants and small trees in el Santuario, and since other studies have shown that these vegetation groups may account for the majority of Sf at the plot level, a detailed study of Sf was conducted.

Two sampling campaigns were conducted during the wet and dry seasons, respectively. P was measured at a nearby meteorological station and in a forest clearing. Measurements at the meteorological station also included incoming solar radiation, temperature, relative humidity, atmospheric pressure, wind speed and visibility. The visibility data were used to obtain presence, duration and density of the fog. The vegetation structure was characterized using data from a field survey and information from previous studies. Tf was measured using 20 roving manual gauges. Sf volumes were measured on a representative sample of trees and shrubs, and subsequently used to derive Sf per unit area and stemflow funneling ratios. I_p was determined as the difference between P and net rainfall. The occurrence of I_f was evaluated by examining differences in the relative I_p (% of P) between rain events with and without fog. Canopy storage capacity (C_m) was calculated using the Liu (2001) interception model for individual storms.

During the study year, P in el Santuario was 1788 mm and showed a marked seasonal pattern. Only 21 fog events were recorded during the dry season, and these events were relatively short in duration (3.1 hrs on average) and of low density (mean visibility of 328 m). On average, net rainfall was 85 % of P during the two sampling campaigns. Tf

contributed with 96 % to net rainfall and Sf with 4 %. Small trees and woody understory vegetation had a significantly higher capacity to funnel water from their crowns to their stems (stemflow funneling ratio of 28.8 ± 4.3 and 20.2 ± 3.9 (SE), respectively) than large trees (stemflow funneling ratio of 1.6 ± 0.5). And this, combined with their high density, made that woody understory vegetation contributed 70 % of the total Sf, while small trees contributed 11 % and upper canopy trees 19 %. No statistically significant differences were found between the relative I_p of sampling intervals with and without fog, suggesting that contributions from I_f were negligible in el Santuario. Total I_p was 30.7 ± 18.0 mm (22% of P) for the dry season campaign and 43.4 ± 67.3 mm (9% of P) for the wet season campaign. The average size of rainfall events was three times smaller during the dry season than during the wet season. C_m was estimated at 1 mm for both seasons, but the uncertainty in these estimates was high (± 0.3 mm standard deviation).

While I_f was negligible in el Santuario, it was estimated at 8% of dry season P in la Cortadura. Post-event evaporation of intercepted water stored in the canopy dominated the I_p process at both the lower and upper altitudinal limits. Hence, differences in I_p were primarily due to differences in the average size of rainfall events and C_m . The C_m of the forest at la Cortadura (2.8 and 3.9 mm for the dry and wet seasons, respectively) was about 3-4 times higher than in el Santuario, and this difference was attributed to differences in leaf area index and epiphyte load. During the wet season, average event size was similar at both altitudes, but since C_m was much smaller in el Santuario, relative I_p at this site was about half that at la Cortadura. In contrast, during the dry season, the average event size at el Santuario was about half that at la Cortadura, resulting in similar relative I_p at both sites. Considering average for the two seasons, relative Tf was equivalent in both limits of the altitudinal gradient (81% of P for each site). Therefore, differences in net rainfall partition between Sanctuary and the Cortadura are mainly determined by differences in Sf and reflect disturbance degree in these forests.

This research allowed comparisons to be made between wet-canopy processes at both ends of the altitudinal TMCF gradient, between which not only climatic conditions vary, but also the degree of forest disturbance.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Importancia ecohidrológica del Bosque Mesófilo de Montaña

Al bosque de niebla o bosque nublado se le conoce comúnmente en México como Bosque Mesófilo de Montaña (BMM) (Rzedowski, 2006). Los BMM son un conjunto de comunidades muy diversas en estructura y composición (Rzedowski, 1996; Luna *et al.*, 1999; Williams-Linera *et al.*, 2013), que ocupan ambientes templados muy húmedos, con abundante lluvia (*P*) y presencia frecuente de niebla (Rzedowski, 2006; Holwerda *et al.*, 2010). Se encuentran en un amplio abanico de condiciones geomorfológicas y climáticas, generalmente al barlovento de los macizos montañosos donde se condensa el vapor de agua y se forman nubes y niebla, así como en barrancas y laderas húmedas protegidas de la radiación solar (Rzedowski, 1996; Challenger, 1998). En México pueden encontrarse en altitudes desde 600 hasta 3000 m snm (Rzedowski, 2006), aunque es más común que se ubiquen en zonas montañosas con un rango altitudinal entre 1500 y 2500 msnm (González-Espinosa, *et al.* 2012).

Las condiciones que requieren los BMM se presentan en zonas restringidas del territorio nacional, generando una distribución limitada y archipelágica (Rzedowski, 1996; Luna *et al.*, 1999). Esta condición, en conjunto con una baja capacidad para recuperarse de las perturbaciones, los convierte en uno de los ecosistemas terrestres más amenazados (Hamilton, 1995; Challenger, 1998). Se estima que los BMM ocupaban 3.09 millones de hectáreas de la superficie nacional, sin embargo, han experimentado una reducción de alrededor de 41 %, debido al reemplazo por otros tipos de vegetación y usos de suelo. Actualmente representan menos de 1 % del territorio nacional, con 0.87 millones de hectáreas en condición primaria y 0.95 millones en condición secundaria (Challenger y Soberón, 2008).

A nivel mundial, la importancia hidrológica de los bosques de niebla se relaciona con las condiciones climáticas en que se desarrollan (Jarvis y Mulligan, 2011), pero también depende de las características de los ecosistemas que los integran, las cuales determinan ampliamente su funcionamiento (Bruijnzeel y Proctor, 1995; Köhler *et al.*, 2007; Muñoz-Villers *et al.*, 2012). La interceptación de niebla (I_f) es uno de sus procesos ecosistémicos más relevantes, ya que permite el ingreso de una fuente adicional de humedad durante casi todo el año (el rango reportado en distintos bosques de niebla del mundo es 22 a 1300 mm año⁻¹) y depende principalmente de la ocurrencia y permanencia de niebla (Bruijnzeel *et al.*, 2011). Esta circunstancia es especialmente importante durante la temporada de secas, en la cual la entrada de agua procedente de niebla puede llegar a superar a la P (Stadtmüller, 1987; Bruijnzeel *et al.*, 2011).

Otra propiedad importante de los bosques de niebla es que tienden a presentar una evapotranspiración reducida (839 ± 324 mm año⁻¹, rango reportado a nivel mundial), en comparación con los bosques tropicales de montaña no afectados por niebla (1280 ± 72 mm año⁻¹, rango reportado a nivel mundial), debido a las altas tasas de humedad y a la reducción en la incidencia de la radiación solar que los caracterizan (Bruijnzeel *et al.*, 2011; Gotsch *et al.*, 2016). De esta manera, la combinación de una entrada adicional de humedad procedente de la niebla y el uso de agua relativamente bajo por parte de la vegetación, permiten que el rendimiento hídrico (la diferencia entre P y la evapotranspiración) tienda a ser superior a lo observado en otros tipos de bosques de montaña (Bruijnzeel *et al.*, 2011). Adicionalmente, en los bosques de niebla conservados, los ríos y arroyos tienden a presentar cauces más estables durante los períodos sin P debido a altas tasas de infiltración (Bruijnzeel, 2001, 2004; Muñoz-Villers y McDonnell, 2012). Estas características favorecen la generación de diversos servicios ecosistémicos hidrológicos de gran

El funcionamiento ecohidrológico del bosque mesófilo de montaña en dos ambientes contrastantes a lo largo de un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México

importancia para las poblaciones humanas. Destaca su función en la capacidad de recarga de los acuíferos, en la regulación de los patrones naturales de flujo de los arroyos y ríos, y en la reducción del riesgo de inundaciones (Bruijnzeel *et al.*, 2011; Muñoz-Villers y McDonnell, 2012).

La importancia hidrológica de los bosques de niebla está ampliamente reconocida. A nivel internacional los bosques de niebla han sido catalogados como ecosistemas que requieren atención especial debido a su relevancia hidrológica (FAO, 2006). Mientras que a nivel nacional, la Comisión Nacional Forestal (CONAFOR) reconoce una categoría especial para este tipo de bosques en el esquema de pagos por servicios ambientales hidrológicos (CONABIO, 2010).

Entender el funcionamiento de los bosques de niebla es un insumo fundamental para la toma de decisiones. Toda vez que los procesos de cambio global están generando graves consecuencias para los ecosistemas mismos, pero también para las poblaciones humanas que dependen de los servicios ecosistémicos generados en ellos (Bubb *et al.*, 2004, CONABIO, 2010).

Interceptación de lluvia, partición de la lluvia neta e interceptación de la niebla

La interceptación de lluvia (I_p), partición de la lluvia neta en escurrimiento foliar (EF) y escurrimiento caulinar (EC), e I_f son procesos importantes en el ciclo hidrológico de los bosques de niebla.

La I_p es el proceso que ocurre cuando el agua que es almacenada temporalmente en las superficies de la vegetación se evapora sin escurrir al suelo (Carlyle-Moses y Gash, 2011). Una porción de esta agua puede evaporarse durante el evento de P , permitiendo su rápido retorno hacia la atmósfera; el resto del agua almacenada en el dosel se evaporará al finalizar el evento (Klaassen *et al.*, 1998). En los bosques de niebla, además del agua que se

El funcionamiento ecohidrológico del bosque mesófilo de montaña en dos ambientes contrastantes a lo largo de un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México

almacena en las hojas, el fuste y ramas de los árboles, también existe una fracción importante que se queda en las plantas epífitas y el sustrato que se forma en el dosel. Las briofitas y epífitas vasculares, muy comunes en los BMM, tienen una amplia capacidad de almacenar agua, y pueden conducir a aumentar la I_p (Van Stan II y Pypker, 2015).

La I_p puede influenciar el ciclo hidrológico de los bosques de niebla por distintas vías. La más directa es la reducción del agua que alcanza el suelo durante un evento de P ; también influye en la redistribución espacial del agua y el camino que seguirá una vez que se satura el dosel; y provoca un retraso en el tiempo de recorrido del agua hacia el suelo en eventos en que se alcanza la saturación (Gerrits y Savenije, 2011).

La partición de la lluvia neta en EF y EC incluye los dos caminos que sigue el agua que no regresa a la atmósfera por I_p o que se incorpora por I_f . El EF incluye el agua que gotea hacia el suelo después de estar en contacto con las estructuras de la vegetación o que pasa directamente a través de los huecos del dosel. El EC incluye al agua que escurre a través de las ramas y el fuste de los árboles hacia el suelo (Levia *et al.*, 2001).

La I_f es el proceso por el cual las gotitas de niebla que se encuentran suspendidas en el aire son incorporadas al ciclo hidrológico de los bosques. En este proceso, las estructuras de la vegetación almacenan agua y cuando alcanzan la saturación puede generarse un goteo, que suele denominarse precipitación de niebla (Katata, 2014). La entrada de agua por medio de I_f puede ser muy importante y representar una elevada proporción dentro del ciclo hidrológico de los bosques de niebla (Bruijnzeel *et al.*, 2011).

La I_p y la I_f son dos procesos distintos que implican respectivamente, una pérdida y una ganancia de agua en el balance hídrico del dosel (Holwerda *et al.*, 2010). Sin embargo, por lo general no se hace distinción entre ellos, y su efecto neto es referido como interceptación aparente (I).

Antecedentes en el estudio de la interceptación de lluvia y niebla en los bosques de niebla

En el contexto internacional, el funcionamiento hidrológico de los bosques de niebla se mantuvo poco estudiado hasta finales del siglo pasado (Scatena *et al.*, 2010). De acuerdo a Bruijnzeel (2005), fue a partir del trabajo realizado por Zadroga (1981), y de la reunión de especialistas en el Simposio Internacional de Bosques de Niebla Tropicales de Montaña realizado en San Juan, Puerto Rico en 1993, que se comenzó a realizar un esfuerzo internacional para estudiar los procesos hidrológicos en estos bosques, y muy especialmente en la I_f .

A partir de entonces el conocimiento hidrológico de los bosques de niebla ha avanzado rápidamente. Bruijnzeel *et al.* (2011) realizaron una revisión de más de 60 estudios correspondientes a ecosistemas influenciados por niebla. Esto permitió establecer una clasificación de los bosques en base a sus características estructurales y sirvió de base para definir tendencias en sus procesos hidrológicos. De acuerdo a sus resultados la I y la lluvia neta (sumatoria de EF y EC) pueden variar ampliamente de un tipo de bosque a otro:

- Bosques tropicales lluviosos de montaña poco afectados por niebla, con valores de I entre 15 y 37 % de P , así como lluvia neta entre 63 y 85 % de P .
- Bosques de niebla de baja montaña, con dominancia de árboles altos (15-33 m), sujetos a baja o moderada incidencia de niebla; con valores de I entre -6 y 46 % de P , así como lluvia neta entre 54 y 106 % de P .
- Bosques de niebla de alta montaña y bosques de niebla enanos, caracterizados por árboles de talla baja a intermedia y, a menudo, alta densidad de árboles; con valores de I entre -79 y 22 % de P , así como lluvia neta entre 78 y 179 % de P .

Las diferencias en I y en la lluvia neta entre diferentes tipos de bosque de niebla a lo largo de gradientes altitudinales se ha estudiado en varias regiones y los resultados muestran que la variación puede ser muy amplia. La mayoría de los estudios manifiestan una reducción en I (diferencia de 13 a 49 % de P entre sitios) conforme aumenta la altitud (con diferencias altitudinales de entre 350 y 1300 m; Vis, 1986; Holder, 2004; McJannet *et al.*, 2007; Gómez-Peralta *et al.*, 2008). A excepción de Veneklaas y van Ek (1990) que encontraron que la I relativa fue más elevada (diferencia de 6 % de P) en un bosque de niebla de alta montaña ubicado a 3370 m snm, que en un bosque de niebla de baja montaña ubicado a 2550 m snm.

Tanto en la comparación realizada por Bruijnzeel *et al.* (2011) como en los estudios antes mencionados, gran parte de la variación observada entre los distintos tipos de bosque de niebla se debe a las diferencias altitudinales en las características de la lluvia, las condiciones climáticas y la estructura de la vegetación (IAF, altura y apertura del dosel, cobertura de epífitas), aunque otros factores como la distancia a la costa también tienen un efecto, principalmente en la presencia de niebla (Vis, 1986; Holder, 2004; McJannet *et al.*, 2007; Gómez-Peralta *et al.*, 2008; Veneklaas y van Ek, 1990).

En el caso de México, los procesos de I_p , partición de la lluvia neta e I_f han sido muy poco estudiados en la mayoría de los BMM. Sin embargo en la región del centro de Veracruz se cuenta con mucha información. Las investigaciones realizadas hasta la fecha se han enfocado en entender los efectos del cambio de uso del suelo sobre estos procesos.

Ponette-González *et al.* (2010) compararon la precipitación neta entre el BMM, cafetal bajo sombra y pastizal. Cinco de sus seis sitios de comparación estaban ubicados entre 1300 y 1600 m snm, y uno a 1100 m snm. Holwerda *et al.* (2010, 2013) y Muñoz-Villers *et al.* (2012, 2015) hicieron comparaciones entre el BMM ubicado en la reserva “la Cortadura”

El funcionamiento ecohidrológico del bosque mesófilo de montaña en dos ambientes contrastantes a lo largo de un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México

(2170 m de altitud), cerca del límite superior de distribución del BMM, con otros tipos de vegetación como bosque secundario, cafetal bajo sombra y plantaciones de pino. Todos estos estudios encontraron que la I_p fue más alta en el BMM. De acuerdo a Holwerda *et al.* (2010, 2013) esto es el reflejo de una mayor capacidad de almacenamiento del dosel (C_m), que a su vez está relacionado con un mayor Índice de Área Foliar (IAF) y, probablemente, una mayor presencia de epífitas (ver también Ponette-González *et al.*, 2010).

Justificación

A pesar de que en los ecosistemas de montaña las condiciones pueden cambiar rápidamente por la altitud (Jarvis y Mulligan, 2011; Sundqvist *et al.*, 2013; Asner *et al.*, 2014; Fahey *et al.*, 2016; Myster, 2017), prácticamente no se ha estudiado la variación de los procesos de I_p , partición de la lluvia neta e I_f en la franja de distribución de un mismo tipo de bosque de niebla (McJannet *et al.*, 2007).

En el centro de Veracruz, México, se han estudiado a detalle los procesos de interceptación de lluvia y niebla en la reserva “la Cortadura” (2170 m de altitud) (Holwerda *et al.*, 2010; Muñoz-Villers *et al.*, 2012), cerca del límite superior de distribución del BMM. No obstante, las condiciones meteorológicas cambian considerablemente a lo largo del gradiente altitudinal de distribución, que va de 1200 a 2550 m snm (19.05°-19.75° N y 96.78°- 97.02° O; Cruz-Angón *et al.*, 2010; Williams-Linera *et al.*, 2013). En los extremos inferior y superior la precipitación anual varía entre 1500 mm y 3250 mm, respectivamente, mientras que las temperaturas varían entre 19 y 14 °C, respectivamente (Holwerda *et al.*, 2010, 2013). De acuerdo a la clasificación de Bruijnzeel *et al.* (2011) en la zona se distribuye un bosque de niebla de baja montaña. Su vegetación arbórea es muy heterogénea y no muestra un patrón altitudinal en altura, densidad y área basal por unidad de área (Williams-Linera *et al.*, 2013). Sin embargo, en los sitios asociados a procesos de

El funcionamiento ecohidrológico del bosque mesófilo de montaña en dos ambientes contrastantes a lo largo de un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México

perturbación el sotobosque presenta mayor densidad (González-Martínez *et al.*, 2017) y la distribución diamétrica arbórea también puede presentar alteraciones (Rüger *et al.*, 2010). Aunque se cuenta con esta información, hasta el momento no se habían realizado comparaciones para ver cómo cambian los procesos de I_p , partición de la lluvia neta e I_f a lo largo del gradiente de distribución del BMM. Esta información es muy valiosa, ya que además de mejorar el conocimiento de los procesos hidrológicos a escala local como insumo para el manejo adecuado del bosque y sus recursos hídricos (Muñoz-Villers *et al.*, 2015), también constituye, probablemente, el primer estudio a nivel mundial que analiza las diferencias altitudinales a escala de ecosistema en los bosques de niebla.

Adicionalmente, esta investigación puede aportar información relevante para entender los efectos del cambio global. Se sabe que el funcionamiento ecohidrológico de los bosques de niebla está siendo comprometido por la alteración de los patrones climáticos naturales (Hu y Riveros-Iregui, 2016). Se espera que en el futuro próximo existan condiciones de mayor temperatura, menor incidencia de niebla y una reducción de la precipitación anual (Karmalkar *et al.*, 2008). Además, los cambios en el uso de suelo acentúan estas tendencias, especialmente en la formación y persistencia de niebla (Lawton *et al.*, 2001). Esto tendrá un efecto evidente en las tasas de I_p e I_f , entre otros procesos (Still *et al.*, 1999). Conocer el funcionamiento actual de los procesos ecohidrológicos (incluyendo I_p , I_f y la partición de la precipitación neta) y el papel de los cambios altitudinales en la vegetación y las condiciones climáticas, puede aportar información muy valiosa para analizar los posibles efectos de las proyecciones climáticas (Malhi *et al.*, 2010; Goulden *et al.*, 2012).

El funcionamiento ecohidrológico del bosque mesófilo de montaña en dos ambientes contrastantes a lo largo de un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México

Objetivos

General:

Analizar el efecto de los procesos de interceptación de lluvia, partición de la lluvia neta, e interceptación de niebla, en el funcionamiento ecohidrológico de los extremos del gradiente altitudinal de distribución del BMM en el centro de Veracruz, México.

Específicos:

- Caracterizar y cuantificar la lluvia neta y sus componentes en el límite inferior de distribución altitudinal del BMM en el centro de Veracruz.
- Caracterizar y cuantificar la interceptación de la lluvia y de la niebla en el límite inferior de distribución altitudinal del BMM en el centro de Veracruz.
- Comparar la interceptación de lluvia y niebla, y la partición de la lluvia neta entre el límite inferior y superior de distribución del BMM en el centro de Veracruz.

CAPÍTULO 1 (Artículo de requisito)

Understory and small trees contribute importantly to stemflow of a lower montane cloud forest

Received: 4 August 2016 | Accepted: 19 December 2016

DOI 10.1002/hyp.11114

WILEY

RESEARCH ARTICLE

Understory and small trees contribute importantly to stemflow of a lower montane cloud forest

Teresa Margarita González-Martínez^{1,2}  | Guadalupe Williams-Linera³  | Friso Holwerda²

¹Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria, 04510 Mexico City, Mexico

²Centro de Ciencias de la Atmósfera, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito de la Investigación s/n, Ciudad Universitaria, 04510 Mexico City, Mexico

³Functional Ecology, Instituto de Ecología A.C., Carretera Antigua a Coatepec 351, 91070 Xalapa, Veracruz, Mexico

Correspondence

Teresa Margarita González-Martínez, Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria, 04510 Mexico City, Mexico.
Email: tere_mar_gm@yahoo.com.mx

Funding information

CONACYT, Grant/Award Number: 187646. UNAM-PAPIIT, Grant/Award Number: IB100113.

Abstract

Stemflow (Sf) measurements in tropical rain and montane forests dominated by large trees rarely include the understory and small trees. In this study, contributions of lower (1- to 2-m height) and upper (>2-m height and <5-cm diameter at breast height [DBH]) woody understory, small trees (5 < DBH < 10 cm), and canopy trees (>10-cm DBH) to Sf per unit ground area (Sf_a) of a Mexican lower montane cloud forest were quantified for 32 days with rainfall (P) during the 2014 wet season. Rainfall, stemflow yield (Sf_v), vegetation height, density, and basal area were measured. Subsequently, stemflow funneling ratios (SFRs) were calculated, and three common methods to scale up Sf_v from individual trees to the stand level (tree-Sf_v correlation, P-Sf_v correlation, and mean-Sf_v extrapolation) were used to calculate Sf_a. Understory woody plants, small trees, and upper canopy trees represented 96%, 2%, and 2%, respectively, of the total density. Upper canopy trees had the lowest SFRs (1.6 ± 0.5 Standard Error (SE) on average), although the lower understory had the highest (36.1 ± 6.4). Small trees and upper understory presented similar SFRs (22.9 ± 5.4 and 20.2 ± 3.9, respectively). Different Sf scaling methods generally yielded similar results. Overall Sf_a during the study period was 22.7 mm (4.5% of rainfall), to which the understory contributed 70.1% (15.9 mm), small trees 10.6% (2.4 mm), and upper canopy trees 19.3% (4.4 mm). Our results strongly suggest that for humid tropical forests with dense understory of woody plants and small trees, Sf of these groups should be measured to avoid an underestimation of overall Sf at the stand level.

KEYWORDS

canopy water balance, stemflow funneling ratio, stemflow per unit ground area, vegetation structure

1 | INTRODUCTION

Most of the rainfall incident (P) to forest canopies reaches the soil surface as throughfall and stemflow (Sf; Tanaka, 2011). Despite the fact that Sf usually represents a relatively small proportion of P, its role in hydrological and ecological processes has been increasingly studied (Levia & Germer, 2015; Levia, Keim, Carlyle-Moses, & Frost, 2001). Sf is a concentrated point source of water and nutrients that may affect surface runoff patterns and groundwater infiltration, as well as influence the spatial distribution of soil moisture and nutrients, understory vegetation, and canopy epiphytes (Levia & Frost, 2003).

Sf has been found to vary widely in humid tropical forests, including those influenced by the presence of fog (i.e., tropical montane cloud forests, TMCFs). For instance, in lowland tropical rainforests, Sf is usually very low (<2% of P; Levia & Frost, 2003; Levia & Germer, 2015), with the exception of forests with a high presence of palms

where values of up to 9% have been observed (Germer, Werther, & Elsenbeer, 2010; Raich, 1983). In lower montane cloud forests (LMCFs), characterized by tall trees (15–33 m) and low to moderate fog incidence, Sf also tends to be minimal (≤1% of P; see Bruijnzeel, Mulligan, & Frederick, 2011). In contrast, much higher contributions of Sf (up to 31% of P) have been measured in upper montane cloud forests and elfin cloud forests, which are characterized by high-density stands of small trees (Bruijnzeel et al., 2011).

Among many abiotic and biotic factors influencing the amount of Sf produced by individual trees, larger trunk size has been associated with higher Sf volumes (Hofhansl et al., 2012; Pypker, Levia, Staelens, & Van Stan, 2011). Therefore, Sf studies usually consider only large trees (>10 cm DBH, diameter at 1.3 m) and neglect contributions of small trees and understory vegetation (Honda, Mendonça, & Durigan, 2014). However, some studies have shown that in humid tropical forests, trees with DBH < 10 cm as well as understory woody plants

can contribute importantly to overall Sf at the plot level (Germer et al., 2010; Jordan, 1978; Manfroi et al., 2004). Small trees and understory plants contribute importantly to overall Sf due to their much higher density in comparison to that of large overstory trees (Jordan, 1978; Takahashi et al., 2011). Additionally, some characteristic traits of understory vegetation enhance water channeling towards their stems (Siles, Vaast, Dreyer, & Harmand, 2010), including smooth-textured bark, monopodial stems, and vertical branch growth (cf. Honda et al., 2014; Siegert & Levía, 2014).

Hence, by not considering the contributions of understory vegetation and small trees, Sf of tropical forests may be underestimated, particularly if the density of these vegetation groups is high (Germer et al., 2010; Manfroi et al., 2004). The latter may result from natural conditions and/or may be the consequence of disturbance processes affecting tropical humid forests around the world (Berenguer et al., 2014; Chazdon, 2003; Royo & Carson, 2006), including plant invasive processes (Asner et al., 2008), fires (Cochrane & Schulze, 1999), logging (Malcolm & Ray, 2000), and fragmentation (Harper et al., 2005). In hydrological studies, an underestimation of Sf could result in an overestimation of rainfall interception, which is calculated as the difference between P and the sum of throughfall and Sf (cf. van Dijk et al., 2015). Furthermore, in TMCF, the underestimation of Sf would result in an underestimation of fog interception when that is calculated as the residual of the canopy water balance (cf. Holwerda, Bruijnzeel, Muñoz-Villers, Equihua, & Asbjornsen, 2010).

Finally, the choice of an appropriate scaling method is a critical step in Sf studies. This is because the various methods that exist may yield rather different results (Aboal, Morales, Hernández, & Jiménez, 1999). The most frequently used methods are as follows: (a) the development of allometric equations between Sf and DBH or basal area (BA; e.g., Dietz, Hölscher, Leuschner, & Hendrayanto, 2006; Takahashi et al., 2011); (b) the use of equations to relate Sf to rainfall (Hanchi & Rapp, 1997); and (c) the extrapolation of mean stemflow yield (Sf_v) using data on tree density (Levia & Germer, 2015) or BA (Oliveira et al., 2015). To date, there is no consensus about which of these scaling methods is the most appropriate.

Our objectives were to (a) compare Sf yield of woody plants of the lower (1- to 2-m height) and upper (>2-m and <5-cm DBH) understory, small trees (5 < DBH < 10 cm), and canopy trees (>10-cm DBH) in LMCF of central Veracruz, Mexico; and (b) evaluate the contribution of these different vegetation groups to overall Sf, using different scaling methods.

2 | METHODS

2.1 | Study area

The study area is located in the TMCF region of central Veracruz, Mexico, in the Sierra Madre Oriental (at the Eastern part of the Trans-Mexican Volcanic Belt; Cruz-Angón et al., 2010). The TMCF occurs between 1,200 and 2,550 m (Williams-Linera, Toledo-Garibaldi, & Gallardo, 2013). The climate is temperate with year-round precipitation, although the majority (~80%) falls from June to October (García, 2004). Total annual rainfall along the elevation gradient varies from

1,500 to 3,250 mm, and annual mean temperature from 14 to 19 °C (Holwerda, Bruijnzeel, Barradas, & Cervantes, 2013; Holwerda et al., 2010).

The study site was located in the cloud forest natural reserve “Santuario del Bosque de Niebla” (19°30'48"N, 96°56'34"W, 1,300-m elevation; 30 ha) belonging to the Instituto de Ecología A.C. (INECOL). The vegetation type is LMCF (Williams-Linera et al., 2013), and the forest at this site is an old secondary forest of ca. 100 years with a mixture of deciduous and broadleaved-evergreen tree species. The forest has an average height of 24 m, and canopy openness <10% for most of the year. The forest presents three strata: an upper canopy, a lower canopy, and the understory (Williams-Linera, 1997; Williams-Linera, 2002; Williams-Linera & Tolome, 1996).

2.2 | Vegetation structure

The vegetation structure of canopy trees was determined in two randomly selected 12-m-diameter plots (113 m²). In each plot, we recorded number of trees ≥5-cm DBH and number of individuals per species. For each tree, we measured the DBH and the major and minor diameters of the horizontal crown projection. We calculated BA from DBH at both individual (BA; m²) and plot level (m² ha⁻¹), crown area (CA; m²), CA/BA ratio (CBR), density (individuals ha⁻¹), and relative dominance (with respect to BA).

The understory woody vegetation was evaluated in three 6-m-diameter plots (28.3 m²) located within the two 12-m-diameter plots. In each plot, all trees and shrubs <5 -cm DBH and ≥1-m height were identified, and their diameter at ground level (DAG; cm), height (m) and diameters of the horizontal crown projection were measured. We calculated BA (m² and m² ha⁻¹) from DAG, CA, CBR, density, and relative dominance (with respect to BA). All measurements were carried out in 2013, and these plots will hereafter be referred to as sample plots.

The characterization of the site vegetation structure was supplemented with our original databases from previous studies carried out at the same site (Gómez-Hernández & Williams-Linera, 2011; Williams-Linera et al., 2013). Previous measurements on DBH, BA, density, and species relative dominance were done in 2007 on ten 10 × 10-m plots for canopy trees ≥5-cm DBH, and ten 5 × 5-m plots for woody understory plants <5-cm DBH and ≥2-m height. Those plots will hereafter be referred as reference plots. Note that for woody understory plants in the reference plots data on DAG and BA were not available, and therefore for this group, no comparisons could be made with the sample plots.

The vegetation structure was categorized into the following groups: upper canopy trees >10-cm DBH ($T_{>10}$), lower canopy trees (small trees) > 5-cm DBH and <10-cm DBH (T_{5-10}), upper understory <5-cm DBH and >2-m height ($S_{h>2}$), and lower understory >1-m height and <2-m height (S_{h1-2}). To highlight the role of small-sized plants, the understory woody vegetation was grouped by height instead of diameter classes.

2.3 | Stemflow yield

To measure Sf_v (L), we selected canopy and understory woody species on the basis of their relative dominance in both the sample and

reference plots. The six selected canopy tree species represented 71%, whereas the six selected understory woody species represented 73% of the relative dominance by strata. Trees sampled for Sf included 15 trees of group $T_{>10}$ (with DBH ranging between 11 and 63 cm; Table 1), nine trees of group T_{5-10} (5–8 cm DBH), 10 woody plants of group $S_{h>2}$ (2–7-cm DAG), and eight woody plants of group S_{h1-2} (1- to 2-cm DAG). Sample trees were located within 15 m from the two 12-m-diameter sample plots.

For trees with DBH ≥ 10 cm, Sf gauges consisting of PVC tubing cut open lengthwise were attached to the trunk in a spiral fashion using nails and silicon sealant. For the smaller-sized trees and shrubs, collectors in the form of plastic funnels were attached to the main stem of the plant using tie-rips, duct tape, and silicon sealant (Figure S1).

Sf was collected in containers of different capacity (0.5–90 L), and then measured in a graduated cylinder, except for *Platanus mexicana* for which graduated plastic drums were used. Measurements were carried out during the 2014 rainy season, from June 18 to August 21, at intervals of 1–2 days. However, for the subsequent analysis, only data corresponding to daily intervals were considered (92% of measurements). When the capacity of the containers was exceeded for more than 25% of the individual plants in a particular vegetation group, measurements were discarded.

2.4 | Incident rainfall

Incident rainfall (P , mm) was measured with a manual rain gauge (custom-made from PVC pipe with 11.3-cm interior diameter). The rain

TABLE 1 Woody plant species selected for measurement of Sf in the canopy and understory of a lower montane cloud forest in central Veracruz, Mexico

Species	Code	Relative dominance by stratum (%)	N	Growth form
Canopy				
<i>Quercus sartorii</i> /	Qs/	27.6	9	T
<i>Quercus xalapensis</i> ^a	Qx			
<i>Carpinus tropicalis</i>	Ct	25.8	3	T
<i>Platanus mexicana</i>	Pm	12.0	3	T
<i>Clethra macrophylla</i>	Cm	4.3	6	T
<i>Cinnamomum effusum</i>	Ce	0.9	3	T
Total		70.6	24	
Understory				
<i>Hoffmannia excelsa</i>	He	35.1	3	Sh
<i>Palicourea padifolia</i>	Pp	20.6	3	Sh
<i>Turpinia insignis</i>	Ti	11.8	3	T
<i>Cinnamomum effusum</i>	Ce	2.2	3	T
<i>Cinnamomum psychotrioides</i>	Cp	1.9	3	T
<i>Piper nudum</i>	Pn	0.9	3	Sh
Total		73.0	18	

Note. N is the sample size per species. Studied growth forms are tree (T) and shrub (Sh).

Note. Sf = stemflow.

^aThe relative dominance of *Q. sartorii* and *Q. xalapensis* was presented as a single value, because no distinction was made between these species in the reference plots.

gauge was placed on the roof of a surveillance booth (3 m above ground level), located in a forest clearing of approximately 2,500 m², at 80 m from the measurement site.

The rain gauge and Sf collectors were read at approximately the same time. The manual rainfall measurements were validated against measurements from a tipping bucket rain gauge (TE525M, Texas Electronics) forming part of a meteorological station located at the INECOL (500 m from the sampling site). Linear regression analysis showed a highly significant relationship ($r^2 = .99$) between the daily P measurements from both gauges. The manual gauge tended to record higher values ($y = 1.09x - 0.18$), resulting in an overall difference of 7.4% in accumulated P for the study period. Also, data from the INECOL meteorological station were used to calculate P when data from the manual gauge were unavailable (8% of the daily sampling intervals).

2.5 | Stemflow funneling ratio (SFR)

The SFR is a parameter used to analyze the capacity of plants to transform P in Sf (Herwitz, 1986). Values near 0 to 1 indicate that the BA of a plant receives less water from Sf than from P in an open area of the same size. Values greater than 1 indicate that water is transported from the crown towards the stem of the plant (Germer et al., 2010). Daily values of SFR were calculated for all sampled individuals, using (Herwitz, 1986)

$$SFR = \frac{Sf_y}{BA \cdot P}$$

Because data on SFR were not normally distributed (Shapiro–Wilk W test, $p > .05$), differences in groups were examined using the nonparametric Kruskal–Wallis test. When significant differences were observed, a Tukey's honest significant difference (HSD) post-hoc test was performed to evaluate pairwise differences among the means at $\alpha = .05$ (Zar, 2010).

2.6 | Stemflow per unit ground area (Sf_a)

Sf_a (mm) was calculated separately for each group (T_{5-10} , $T_{>10}$, S_{h1-2} , and $S_{h>2}$) and expressed in millimeter and as a percentage of P . We used three methods to calculate Sf_a: tree–stemflow correlation method (Sf-BA; Hanchi & Rapp, 1997), rainfall–stemflow correlation (Sf-P; Hanchi & Rapp, 1997), and mean-stemflow yield extrapolation (Sf-M; Levia & Germer, 2015). Because the Sf_a data were not normally distributed (Shapiro–Wilk W test, $p > .05$), differences among methods and groups were evaluated using the nonparametric Kruskal–Wallis test (Zar, 2010).

The Sf-BA method relies on establishing an allometric relationship between Sf_y (L) and a structural measure of the plants. In our study, Sf_y was related to BA (cm²). Relationships were developed for each sampling interval and for vegetation groups $S_{h>2}$ and $T_{>10}$. For S_{h1-2} and T_{5-10} , the Sf-BA method could not be used because the relationships between Sf_y and BA were poor or nonexistent. In addition, for $S_{h>2}$, this method could not be used to calculate Sf_a for the reference plots because data on DAG were not available (see above). Sf_a was then calculated using (Hanchi & Rapp, 1997)

$$[Sf_a]_t = \left\{ \sum_{n=1}^N \sum_{j=1}^J \sum_{i=1}^I a_{nj}(BA_i) + b_{nj} \right\} 10^{-4}$$

where $[Sf_a]_t$ is the total Sf_a over time t , N is the number of daily sampling intervals, J is the vegetation groups for which an allometric relationship was generated, I is the number of individuals per hectare of group j , a_{nj} and b_{nj} are the constants of the allometric relationship for the daily sampling interval n and the vegetation group j , and BA_i is the BA of the individual i . The intercept of the allometric equation was forced to 0, because Sf_v cannot have a value below this point (Carlyle-Moses, 2004). For daily sampling intervals without Sf_v data, the slope of the allometric equation was calculated for each group separately, using the linear relationship between a_{nj} and P .

The Sf-P method calculates Sf_a (mm) using correlations between P (mm) and Sf_v (L) for different vegetation groups (Hanchi & Rapp, 1997):

$$[Sf_a]_t = \left\{ \sum_{n=1}^N \sum_{j=1}^J (a_j(P_n) + b_j) D_j \right\} 10^{-4}$$

where a_j and b_j are the constants of the linear relationship between Sf_v and P for group j , P_n is the rainfall in the daily sampling interval n , and D_j is the density of group j (individuals ha^{-1}). For the calculation corresponding to group $S_{h>2}$, two linear functions were generated, that is, one for individuals 2–3 m in height (S_{h2-3}) and another for individuals >3 m in height ($S_{h>3}$). This allowed for a better estimation of Sf_a , because the density of the smaller individuals was much higher compared to the larger ones, so that the use of a single equation yielded an overestimate of Sf_a (see also Section 4).

The Sf-M method consists in multiplying the average Sf_v (L) for each vegetation group by the corresponding density of stems in a determined area (Levia & Germer, 2015):

$$[Sf_a]_t = \left\{ \sum_{n=1}^N \sum_{j=1}^J (Sf_{v_{nj}}) D_j \right\} 10^{-4}$$

where $Sf_{v_{nj}}$ is the average of Sf_v in the daily sampling interval n for group j . Such as for the Sf-P method, calculations for $S_{h>2}$ were performed using subgroups S_{h2-3} and $S_{h>3}$. For daily sampling intervals without Sf_v data, linear equations generated by the Sf-P method were used for interpolation.

TABLE 2 Vegetation structure of the LMCF in central Veracruz, Mexico

	Density (individuals ha^{-1})			BA ($m^2 ha^{-1}$)			CBR
	Sample plots	Reference plots	All plots	Sample plots	Reference plots	All plots	Sample plots
S_{h1-2}	20,160 ± 2,484	-	-	6.2 ± 1.7	-	-	2,884 ± 191
$S_{h>2}$	8,135 ± 1,472	5,640 ± 515	6,216 ± 573	6.2 ± 2.1	-	-	3,723 ± 1277
T_{5-10}	442 ± 177	560 ± 99	540 ± 86	1.4 ± 0.7	2.3 ± 0.4	2.2 ± 0.4	2,610 ± 523
$T_{>10}$	531 ± 88	440 ± 58	455 ± 50	42.0 ± 13.9	32.2 ± 6.3	33.8 ± 5.6	1,076 ± 150

Note. Shown are average values (±standard error) of density, basal area (BA) and the ratio of the crown area to basal area (CBR) for sample plots, reference plots, and all plots together. The studied categories are shrubs 1- to 2-m height (S_{h1-2}), shrubs >2-m height ($S_{h>2}$), trees 5- to 10-cm DBH (T_{5-10}), and trees >10-cm DBH ($T_{>10}$).

Note. DBH = diameter at breast height; LMCF = lower montane cloud forest.

3 | RESULTS

3.1 | Vegetation characteristics

Considering all plots, BA of upper canopy trees averaged (mean ± SE) $34 \pm 5.6 m^2 ha^{-1}$, whereas density was $455 \pm 50 individuals ha^{-1}$ (Table 2). For small trees and understory plants, average BA was $15 m^2 ha^{-1}$ and density was $26,916 individuals ha^{-1}$. Including all vegetation groups, upper canopy trees represented 70% of the total BA, and the understory vegetation (S_{h1-2} and $S_{h>2}$ groups) and small trees represented 30% (Table 2). However, upper canopy trees only constituted a small portion of the forest density (2% of total density), but small trees and understory vegetation were much more abundant (98% of total density). If understory individuals are not considered, the relative dominance and relative density of upper canopy trees would dramatically increase to 94% and 46%, respectively.

Within the sample plots, the DAG range was 0.4–5.4 cm (mean = 1.5 cm, median = 1.3 cm) for group S_{h1-2} and 0.3–7.9 cm (mean = 2.5 cm, median = 2.2 cm) for group $S_{h>2}$. Considering all plots, the DBH range was 5.0–9.9 cm (mean = 6.9, median = 6.7) for group T_{5-10} and 10.0–84.7 (mean = 26.0, median = 18.2) for group $T_{>10}$.

The proportion of the CA with respect to BA (CBR) differed between upper canopy and understory vegetation (Table 2). CBR is a proxy of the plant shape, and it was near threefold higher in the small trees and understory vegetation as compared to the upper canopy trees. Therefore, shrubs and trees with DBH < 10 cm tend to have wider crowns in relation to their BA than large trees.

3.2 | Stemflow funneling ratio

The SFR differed significantly between vegetation groups (Kruskal-Wallis test; chi-squared = 28.37, df = 3, $p < .0001$; Figure 1). SFR for understory vegetation (S_{h1-2} and $S_{h>2}$) and T_{5-10} was not significantly different among themselves but greater than SFR for $T_{>10}$ at $p < .05$ (Figure 1).

Canopy trees ($T_{>10}$) presented the lowest SFR values (1.6 ± 0.5 SE; Figure 1). SFR values within this group tended to be near or slightly below 1, except for the smaller trees (Cm5 and Ct1,). This indicates a low capacity to funnel rainfall from the crown to the stem. Within the 90th and 10th percentiles, the highest daily SFR value recorded in this group was 23.0 (tree with DBH of 11 cm and an accumulated P of 16.4 mm), while the lowest value was 0.025 (tree with DBH of 34 cm and P of 1.5 mm; Figure S2).

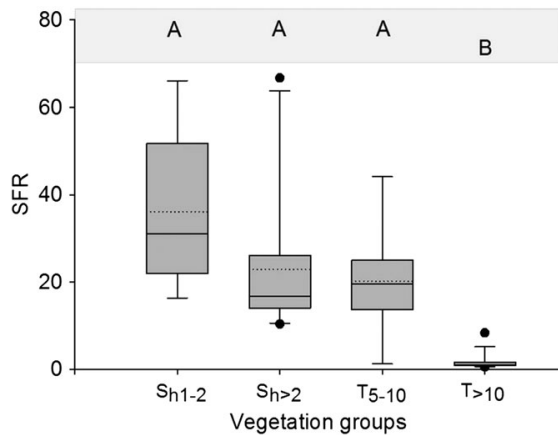


FIGURE 1 Boxplots of stemflow funneling ratios (SFR) observed in understory vegetation 1- to 2-m height (S_{h1-2}), understory >2-m height ($S_{h>2}$), trees 5- to 10-cm diameter at breast height (DBH; T_{5-10}) and trees >10-cm DBH ($T_{>10}$) of tropical montane cloud forest in central Veracruz, Mexico. The crossbar within the box marks the median and the dotted line the mean, the length of the box represents the interquartile range of distribution, the lower and upper fences indicate the 10th and 90th percentiles, respectively, and dots represent atypical values. Results of a Tukey's (HSD) test are shown using capital letters; groups with different letters are significantly different from each other ($\alpha = .05$)

The SFR values of the understory vegetation and small trees indicate a high capacity to funnel water from their crowns to their stems. This was particularly so for S_{h1-2} , having an average SFR of 36.1 ± 6.4 (Figure 1). In this group, at the individual plant level, daily maximum and minimum values observed within the 90th and 10th percentiles were 125.7 and 3.4, respectively (Figure S2). Average SFR for $S_{h>2}$ and T_{5-10} were similar (22.9 ± 5.4 and 20.2 ± 3.9 , respectively; Figure 1), and maxima and minima within the 90th and 10th percentiles were 93.6/86.2 and 1.0/0.1, respectively (Figure S2).

3.3 | Stemflow per unit ground area

Figure 2 shows that for $T_{>10}$ and $S_{h>2}$, correlations between Sf_y and BA became stronger with increasing P . For $T_{>10}$, the Pearson correlation coefficient (R) ranged from -0.14 to 0.85 for sampling intervals with $P < 5$ mm, 0.61 to 0.82 for P of 5–10 mm, and 0.65 to 0.90 for $P > 10$ mm. Corresponding values for $S_{h>2}$ were -0.48 to 0.56 ($P < 5$ mm), 0.49 to 0.84 (5–10 mm), and 0.74 to 0.93 ($P > 10$ mm; Figure S3).

The slope of the Sf_y versus BA relationship increased with increasing P . This tendency was more notable for individuals of group $S_{h>2}$ ($y = 2.57e-3x - 7.75e-3$, $R^2 = 0.96$) than for $T_{>10}$ ($y = 3.12e-4x - 1.34e-3$, $R^2 = 0.96$; Figure S4).

Figure 3 shows that for both canopy and understory vegetation groups, Sf_y was strongly linearly related to P (mean $R^2 = 0.93$; range of 0.84 – 0.97). The slopes increased with increasing plant size, that is, being 0.007 , 0.015 , 0.059 , 0.101 , and 0.238 for S_{h1-2} , S_{h2-3} , $S_{h>3}$, T_{5-10} , and $T_{>10}$, respectively. Similarly, trees of larger size required more P to produce Sf , as shown by the more negative intercept values

(-0.69 , -0.18 , -0.15 , -0.03 , and -0.13 for $T_{>10}$, T_{5-10} , $S_{h>3}$, S_{h2-3} , and S_{h1-2} , respectively).

Values of Sf_a calculated for the sample and reference plots using the different scaling methods were generally very similar (Table 3). For T_{5-10} , Sf_a values obtained with the Sf-P and Sf-M methods were 30% and 25% lower, respectively, in the sample plots than in the reference plots. For $T_{>10}$, Sf_a values obtained for the sample plots were 32% (Sf-BA method), 23% (Sf-P), and 21% (Sf-M) higher as compared to the reference plots. Sf_a values for S_{h1-2} , T_{5-10} , and $T_{>10}$ obtained by different calculation methods showed small differences (not statistically significant; $\alpha = .05$). For $S_{h>2}$, estimations obtained with the Sf-P and Sf-M methods were 50% and 48% higher, respectively, than those derived with the Sf-BA method; however, differences were not statistically significant ($\alpha = .05$).

Averaging across methods and plots, total Sf_a during the study period was 22.7 mm (4.5% of P). Of this value, 70.1% was contributed by woody understory vegetation (S_{h1-2} and $S_{h>2}$ generated 6.4 and 9.5 mm, respectively), 10.6% (2.4 mm) by small trees (T_{5-10}), and 19.3% (4.4 mm) by canopy trees ($T_{>10}$).

4 | DISCUSSION

Our results suggest that understory woody plants and small trees can play an important role in the generation of Sf . Two essential factors leading to this were high SFR values at the individual plant level and high density of individuals at the plot level. The three methods used to calculate Sf_a generally yielded similar results.

4.1 | Methods of scaling stemflow measurements

It was not the objective of our study to compare the performance of different scaling methods. We used three methods (Sf-BA, Sf-P, and Sf-M) that are frequently employed in the literature, but there is no consensus regarding which is the most appropriate. Nevertheless, all three methods generally yielded similar results. Only in case of $S_{h>2}$, the Sf-P and Sf-M methods yielded higher estimates of Sf_a than the Sf-BA method (although not statistically significant). The reason for this difference is not clear. A potential problem of Sf-P and Sf-M methods is that they use average Sf_y values, calculated from a sample of trees of different sizes, each assigned an equal weight (Aboal et al., 1999; Hanchi & Rapp, 1997). However, because the diametric distribution of trees in natural forests typically follows a negative exponential distribution, with the highest number of individuals in the smallest DBH classes (Guariguata, Chazdon, Denslow, Dupuy, & Anderson, 1997; Mendonça et al., 2010; Morales-Salazar et al., 2012), the smaller individuals, having usually lower Sf_y , may become underrepresented in the mean Sf_y , possibly leading to an overestimation of Sf_a (Aboal et al., 1999). The average DBH of the trees sampled for Sf was 3.9 cm and that of individuals in $S_{h>2}$ was 2.5 cm. Hence, some bias in the estimates of Sf_a as obtained with the Sf-P and Sf-M methods cannot be ruled out.

Alternatively, there is a substantial amount of unexplained variation in the Sf-BA relationships, particularly for the smaller storms (Figure S3), which also may have contributed to the difference with

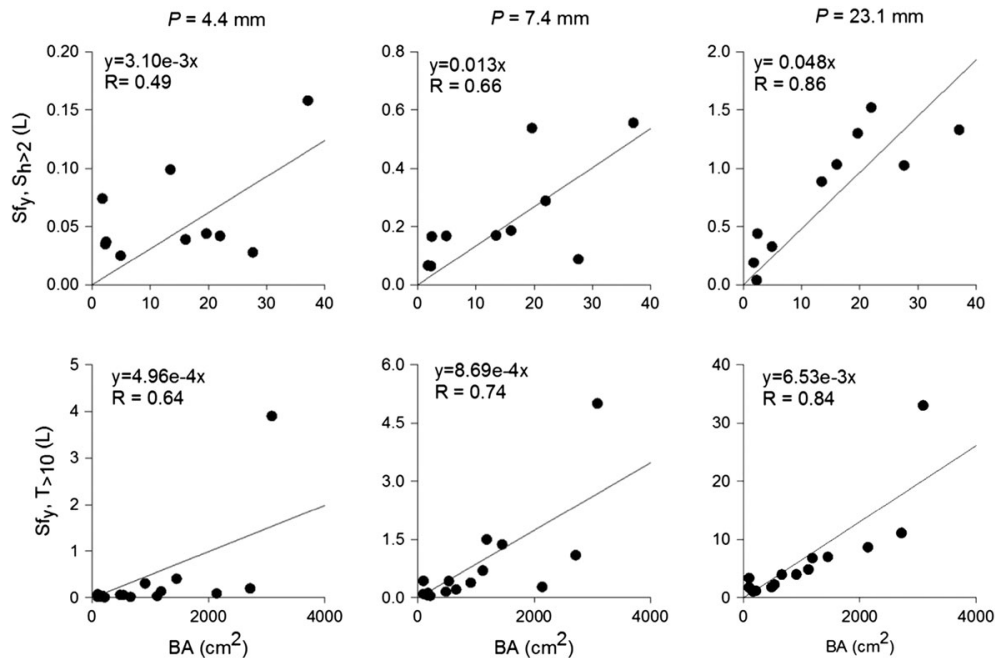


FIGURE 2 Allometric relationships between stemflow (Sf_y) and basal area (BA) for understory vegetation >2-m height and <5-cm diameter at breast height (DBH; $S_{h>2}$), and trees >10-cm DBH ($T_{>10}$) for three daily sampling intervals with different amounts of P , as observed in tropical montane cloud forest of central Veracruz, Mexico (see text for further explanation)

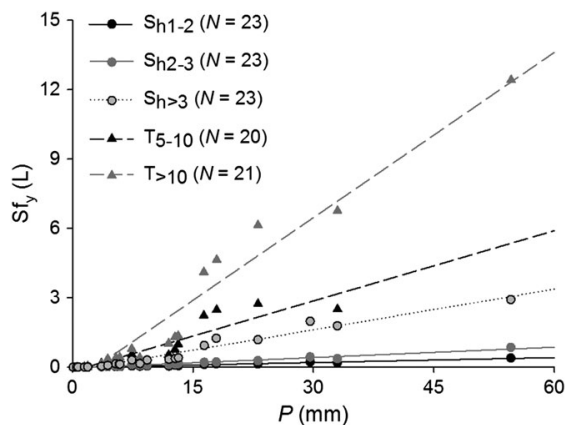


FIGURE 3 Average Sf_y versus P for understory vegetation 1- to 2-m height (S_{h1-2}), understory 2- to 3-m height (S_{h2-3}), understory >3-m height ($S_{h>3}$), trees 5- to 10-cm diameter at breast height (DBH; T_{5-10}), and trees >10-cm DBH ($T_{>10}$) in tropical montane cloud forest of central Veracruz, Mexico. N = number of daily sampling intervals included in the regression analysis (see text for further explanation)

the other methods. Furthermore, the lack of correlation between Sf_y and BA prevented the use of this method for S_{h1-2} and T_{5-10} . Perhaps better correlations would have been obtained if species-specific allometric relationships were derived (cf. Aboal et al., 1999). However, in forests as diverse as ours that would imply the derivation of multiple relationships per vegetation group, requiring a sampling effort much beyond that currently performed ($n = 41$ trees). The literature shows mixed results regarding the relationship between Sf_y and DBH or BA,

with some studies finding acceptable relationships (Hanchi & Rapp, 1997; Manfroi et al., 2004) and others reporting poor (or complete lack of) correlation (Krämer & Hölscher, 2009; Levia & Frost, 2003; Takahashi et al., 2011; Zimmermann, Uber, Zimmermann, & Levia, 2015).

4.2 | Differences in stemflow among vegetation groups

The Sf_a of 4.5% of P measured in the Veracruz LMCF is higher than values reported for tropical rainforests with scarce or nil presence of palms ($\leq 2\%$; Levia & Frost, 2003; Levia & Germer, 2015), as well as higher than values obtained for other LMCFs ($\leq 1\%$ of P ; Bruijnzeel et al., 2011).

However, when only trees >10 DBH ($T_{>10}$) are considered, which is the size of trees evaluated in other studies, we would obtain an Sf_a (0.9% of P) comparable to values reported for other humid tropical forests. Upon measuring the contribution of the woody understory vegetation, as well as the contribution of smaller-sized trees (T_{5-10}), Sf_a increased fivefold. Trees and shrubs <10 cm DBH contributed 80.7% of Sf_a , and the greatest proportion (70.1% of Sf_a) was generated by the understory vegetation (S_{h1-2} and $S_{h>2}$). The latter results are broadly consistent with the few studies that have also measured Sf of small trees and understory vegetation in humid tropical forest. Manfroi et al. (2004) evaluated Sf in a lowland tropical forest in Malaysia for trees >1-cm DBH and >1-m height and found that understory trees <10-cm DBH contributed on average 70% of the annual stemflow volume, but for rainfall events smaller than 20 mm, the contribution was even higher (90%). Likewise, Hofhansl et al. (2012) found

TABLE 3 Mean Sf_a (in mm and as a % of P) calculated using the Sf-BA, Sf-P, Sf-M, and all methods (average), for sample, reference, and all plots

Group	Method	Sample plots		Reference plots		All plots	
		mm	%	mm	%	mm	%
Sh_{1-2}	Sf-BA	-	-	-	-	-	-
	Sf-P	6.4 ± 0.8	1.3 ± 0.2	-	-	-	-
	Sf-M	6.4 ± 0.8	1.3 ± 0.2	-	-	-	-
	Average	6.4 ± 0.8	1.3 ± 0.2	-	-	-	-
$Sh_{>2}$	Sf-BA	6.6 ± 2.2	1.3 ± 0.4	-	-	-	-
	Sf-P	10.6 ± 0.4	2.1 ± 0.1	9.7 ± 1.1	1.9 ± 0.2	9.9 ± 0.9	2.0 ± 0.2
	Sf-M	10.4 ± 0.4	2.1 ± 0.1	9.6 ± 1.1	1.9 ± 0.2	9.8 ± 0.8	1.9 ± 0.2
	Average	9.2 ± 0.9	1.8 ± 0.2	9.6 ± 1.1	1.9 ± 0.2	9.5 ± 0.9	1.9 ± 0.2
T_{5-10}	Sf-BA	-	-	-	-	-	-
	Sf-P	2.0 ± 0.8	0.4 ± 0.2	2.6 ± 0.5	0.5 ± 0.1	2.5 ± 0.4	0.5 ± 0.1
	Sf-M	2.0 ± 0.8	0.4 ± 0.2	2.5 ± 0.4	0.5 ± 0.1	2.4 ± 0.4	0.5 ± 0.1
	Average	2.0 ± 0.8	0.4 ± 0.2	2.5 ± 0.5	0.5 ± 0.1	2.4 ± 0.4	0.5 ± 0.1
$T_{>10}$	Sf-BA	5.0 ± 1.7	1.0 ± 0.3	3.8 ± 0.8	0.8 ± 0.2	4.0 ± 0.7	0.8 ± 0.1
	Sf-P	5.4 ± 0.9	1.1 ± 0.2	4.4 ± 0.6	0.9 ± 0.1	4.6 ± 0.5	0.9 ± 0.1
	Sf-M	5.2 ± 0.9	1.0 ± 0.2	4.3 ± 0.6	0.9 ± 0.1	4.5 ± 0.5	0.9 ± 0.1
	Average	5.2 ± 1.1	1.0 ± 0.2	4.2 ± 0.6	0.8 ± 0.1	4.4 ± 0.5	0.9 ± 0.1

Note. Values are mean and one standard error. See text for further explanation.

Note. Sf_a = stemflow per unit ground area; Sf-BA = tree-stemflow correlation method; Sf-M = mean-stemflow yield extrapolation; Sf-P = rainfall-stemflow correlation.

that trees 2.5- to 10-cm DBH contributed 65–81% of Sf_a in a tropical rain forest in Costa Rica. It should be noted, however, that a high proportion of Sf_a from vegetation <10-cm DBH does not always lead to an overall elevated Sf_a value (Hofhansl et al., 2012). This is evidenced by the range of Sf_a values (0.3% to 3.5% of P) reported in studies that included small trees and understory vegetation (Appendix S1).

One factor that influences the Sf_a contribution is the individual plant capacity to funnel water to stems, which can be evaluated by the SFR (Herwitz, 1986; Levia & Germer, 2015). SFR values observed in the Veracruz LMCF were within the range of values reported for different tree size classes in tropical rain and montane forests (0.1–118; Table 4). In this study, mean SFR increased as the size of the evaluated plants decreased (1.6, 20.2, 22.9, and 36.1 for groups $T_{>10}$, T_{5-10} , $Sh_{>2}$, and Sh_{1-2} , respectively), showing that individuals <10-cm DBH collected more water in relation to their BA than larger sized trees. Several authors have reported an increase in SFR as DBH or BA decrease (Aboal et al., 1999; Chuyong, Newbery, & Songwe, 2004; Germer et al., 2010; Macinnis-Ng, Flores, Müller, & Schwendenmann, 2014).

Differences in SFR values are to a great extent explained by tree size, but other attributes may also influence the capacity of trees and shrubs to channel water from the canopy towards the stem (Honda et al., 2014; Levia et al., 2015; Zimmermann et al., 2015). For example, in their search for light, branches of understory species often grow vertically, promoting water drainage towards the stem and increasing SFR (Germer et al., 2010). The SFR of individuals directly exposed to sun may be reduced compared to those growing in the shade (Siles et al., 2010). Other traits of understory species, such as their smooth texture and monopodial growth, may also favor a higher SFR (Honda et al., 2014). In our study, groups with a higher SFR tended to present a higher CBR, indicating a proportionally greater collecting area in comparison to large trees. This feature may be associated with other attributes that favor high capacity to channel water to their stems, such as a large number of branches and high woody to foliar biomass ratio (cf. Levia et al., 2015).

At the plot level, the amount of Sf_a produced by a particular vegetation group primarily depends on the density of individuals within

TABLE 4 Stemflow funneling ratios (SFR) observed in tropical rainforests (TRF) and the lower montane cloud forest (LMCF) of central Veracruz, Mexico

Forest type (country)	Tree size DBH (height)	Range of mean SFR	Reference
LMCF (Mexico)	<5 cm (1–2 m)	16.3–66.1	This study
LMCF (Mexico)	<5 cm (>2 m)	10.4–66.7	This study
LMCF (Mexico)	5–10 cm	1.3–44.1	This study
LMCF (Mexico)	>10 cm	0.5–8.3	This study
TRF (Cameroon)	>5 cm	0.1–54.1	Chuyong et al., 2004
Old-growth open TRF (Brazil)	5–10 cm and palms	15–27*	Germer et al., 2010
Old-growth open TRF (Brazil)	>10 cm	1–2*	Germer et al., 2010
Montane TRF (Australia)	>10 cm	9–112	Herwitz, 1986
Montane TRF (Australia)	≥30 cm	57–118	Herwitz, 1991
Primary lower montane TRF (Panama)	3–5 cm	~30–75	Macinnis-Ng et al., 2014
Primary lower montane TRF (Panama)	5–30 cm	~5–55	Macinnis-Ng et al., 2014

*range of median values.

Note. DBH = diameter at breast height.

that group (Jordan, 1978; Manfroi et al., 2004; Takahashi et al., 2011). In the Veracruz LMCF, the density of woody plants >1-m height was 27,371 individuals ha⁻¹, of which 2% corresponded to small trees (T₅₋₁₀) and 96% to understory woody plants (S_{h1-2} and S_{h>2}). For comparative purposes, the density of individuals >2-m height was 7,211 ha⁻¹. The latter value is within the range of densities of woody plants >2-m height reported for TCMF of this region of central Veracruz, Mexico, that is, 1,560 to 3,560 individuals ha⁻¹ for undisturbed sites (Williams-Linera, 2002) and 6,426 to 8,265 individuals ha⁻¹ for anthropogenically disturbed sites (unpublished data).

The relatively few studies that report density of understory woody vegetation in tropical rain forests coincided in reporting high densities of individuals (Appendix S1). For example 1,277 individuals ha⁻¹ > 1-m height and <2-cm DBH were reported in a tropical seasonal rain forest of China (Lü, Yin, & Tang, 2011), 2,511 individuals ha⁻¹ > 2 m in a montane rain forests in Indonesia (Dietz et al., 2006), and 6,920 individuals ha⁻¹ > 2 m in a lowland rainforest in Malaysia (Manfroi et al., 2004). Likewise, 6,386 individuals >1 m were found in Ecuador (Grubb, Lloyd, Pennington, & Whitmore, 1963), 7,261 individuals ha⁻¹ > 1-m height in a humid tropical forest in Costa Rica (Guariguata et al., 1997), 11,772 individuals ha⁻¹ > 0.5 m in a premontane tropical rain forest in Costa Rica (Di Stéfano & Hurtado, 1995), and 11,217 individuals ha⁻¹ > 1 m in a lowland tropical rainforest in Venezuela (Jordan, 1978). Hence, even though in primary and secondary forests, the density of individuals <10-cm DBH is much higher than individuals >10-cm DBH (Grubb et al., 1963; Guariguata et al., 1997; Mendonça et al., 2010; Morales-Salazar et al., 2012), few Sf studies have included small trees and shrubs (Appendix S1), suggesting that Sf_a of tropical forests may have been systematically underestimated.

The few data available for comparing tropical and temperate forest understories in different regions indicate that in temperate forests, vertical structure tends to be less complex (Smith, 1973) and understory vegetation less dense, sparse, or even absent (Beatty, 1984; Glitzenstein, Harcombe, & Streng, 1986; Hart & Chen, 2006). Therefore, understory Sf_a in temperate forests is usually very small, and the contribution of the canopy trees can reach values of up to 20% of P (Levia & Frost, 2003; Levia & Germer, 2015).

An increase of small-sized individuals may be expected in forests subject to disturbance processes, resulting sometimes in dense and persistent understories over time (Royo & Carson, 2006). Overstory disturbance in tropical (Chazdon, 2003) and temperate forests (Glitzenstein et al., 1986; Hart & Chen, 2006) alter understory composition and stand structure (Royo & Carson, 2006). Canopies of disturbed forests are more open, allowing more light to reach the understory layer and resulting in higher densities of smaller trees as compared to undisturbed forests (Barbier, Gosselin, & Balandier, 2008; Montagnini & Jordan, 2005).

5 | CONCLUSIONS

The Sf_a of the presently studied LMCF was estimated at 4.5% of P. This value is considerably higher than the 0.9% of P that would have been obtained by considering only the contribution of canopy trees >10-cm DBH, which is the typical size range of trees included in Sf

studies. Woody understory vegetation (>1-m tall and <5-cm DBH) and small trees (5- to 10-cm DBH) contributed importantly (70% and 11%, respectively) to the overall Sf_a of this forest.

The high values of SFR for understory and small trees (20–36) demonstrated a higher capacity of these plants to channel water from the crown towards the stem as compared to canopy trees (SFR values of ~2). However, in the case of the understory vegetation, the high number of individuals (96% of the overall density) was the most important factor to increase Sf from this group.

Studies measuring Sf of understory vegetation and small trees are relatively scarce. More studies in humid tropical forests are required to determine how high density of woody understory plants and small trees contribute to Sf_a. The vegetation structure of humid tropical forests seems characterized by higher density of understory and small trees than found in tall temperate forests. It is important to take into account understory vegetation to avoid an underestimation of Sf_a, particularly in forests subject to disturbance promoting high understory plant density. Further research is needed to study the effects of Sf from understory and small trees on rainfall infiltration, canopy water balance, and nutrient fluxes.

ACKNOWLEDGMENTS

The authors thank the Posgrado en Ciencias Biológicas at UNAM. T. González-Martínez was supported by a doctoral and research stay grants from CONACYT and research stay grant from Posgrado en Ciencias Biológicas (PAEP program) at UNAM. This research was funded by grants to F. Holwerda from UNAM-PAPIIT (IB100113) and CONACYT (187646). The authors thank the Instituto de Ecología A. C. (INECOL), Xalapa, Veracruz, Mexico, for permission to conduct this research. Furthermore, the authors thank Nayeli Gerardo Márquez, Inti Burgos Hidalgo, Arturo Alarcón González, and Itzel Díaz Nava for their assistance during the field work. The authors would also like to thank Dr. Manuel Maass for his valuable comments on an earlier version of this manuscript. Finally, we would like to thank the three reviewers of this manuscript for their helpful and constructive comments.

REFERENCES

- Aboal, J. R., Morales, D., Hernández, M., & Jiménez, M. S. (1999). The measurement and modelling of the variation of stemflow in a laurel forest in Tenerife, Canary Islands. *Journal of Hydrology*, 221, 161–175. doi:10.1016/S0022-1694(99)00086-4
- Asner, G. P., Hughes, R. F., Vitousek, P. M., Knapp, D. E., Kennedy-Bowdoin, T., Boardman, J., ... Green, R. O. (2008). Invasive plants transform the three-dimensional structure of rain forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(11), 4519–4523. doi:10.1073/pnas.0710811105
- Barbier, S., Gosselin, F., & Balandier, P. (2008). Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved—A critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 254, 1–15. doi:10.1016/j.foreco.2007.09.038
- Bäse, F., Elsenbeer, H., Neill, C., & Krusche, A. V. (2012). Differences in throughfall and net precipitation between soybean and transitional tropical forest in southern Amazon, Brazil. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 159, 19–28. doi:10.1016/j.agee.2012.06.013
- Beatty, S. W. (1984). Influence of microtopography and canopy species on spatial patterns of forest understory plants. *Ecology*, 65(5), 1406–1419.
- Berenguer, E., Ferreira, J., Gardner, T. A., Aragão, L. E. O. C., De Camargo, P. B., Cerri, C. E., ... Barlow, J. (2014). A large-scale field assessment of

- carbon stocks in human-modified tropical forests. *Global Change Biology*, 20, 3713–3726. doi:10.1111/gcb.12627
- Brujinzeel, L. A., Mulligan, M., & Frederick, N. (2011). Hydrometeorology of tropical montane cloud forests: Emerging patterns. *Hydrological Processes*, 25, 465–498. doi:10.1002/hyp.7974
- Carlyle-Moses, D. E. (2004). Throughfall, stemflow, and canopy interception loss fluxes in a semi-arid Sierra Madre Oriental matorral community. *Journal of Arid Environments*, 58, 181–202. doi:10.1016/S0140-1963(03)00125-3
- Chazdon, R. L. (2003). Tropical forest recovery: Legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6, 51–71. doi:10.1078/1433-8319-00042
- Chuyong, G. B., Newbery, D. M., & Songwe, N. C. (2004). Rainfall input, throughfall and stemflow of nutrients in a central African rain forest dominated by ectomycorrhizal trees. *Biogeochemistry*, 67, 73–91. doi:10.1023/B:BI0G.0000015316.90198.cf
- Cochrane, M. A., & Schulze, M. D. (1999). Fire as a recurrent event in tropical forests of the eastern amazon: Effects on forest structure, biomass, and species composition. *Biotropica*, 31(1), 2–16. doi:10.2307/2663955
- Cruz-Angón, A., Escobar, F., Gerez, P., Muñoz, M. A., Ramírez F., & Williams-Linera, G. (2010). Región V. Centro de Veracruz. En: Toledo-Aceves T. (Ed.). *El bosque mesófilo de Montaña en México: amenazas y oportunidades para su conservación y manejo sostenible*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México D. F., México. Pp 80–87.
- Cuartas, L. A., Tomasella, J., Nobre, A. D., Hodnett, M. G., Waterloo, M. J., & Múnera, J. C. (2007). Interception water-partitioning dynamics for a pristine rainforest in Central Amazonia: Marked differences between normal and dry years. *Agricultural and Forest Meteorology*, 145, 69–83. doi:10.1016/j.agrformet.2007.04.008
- Di Stéfano, J. F., & Hurtado, F. (1995). Daños en plantas de un sotobosque tropical premontano pluvial, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 44(1), 275–277.
- Dietz, J., Hölscher, D., Leuschner, C., & Hendrayanto (2006). Rainfall partitioning in relation to forest structure in differently managed montane forest stands in Central Sulawesi, Indonesia. *Forest Ecology and Management*, 237, 170–178. doi:10.1016/j.foreco.2006.09.044
- García, E. (2004). *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen* (5ta ed.). (pp. 91) Distrito Federal, México: Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Germer, S., Werther, L., & Elsenbeer, H. (2010). Have we underestimated stemflow? Lessons from an open tropical rainforest. *Journal of Hydrology*, 395, 169–179. doi:10.1016/j.jhydrol.2010.10.022
- Glitzenstein, J. S., Harcombe, P., & Streng, D. R. (1986). Disturbance, succession, and maintenance of species diversity in an east texas forest. *Ecological Monographs*, 56(3), 243–258.
- Gómez-Hernández, M., & Williams-Linera, G. (2011). Diversity of macromycetes determined by tree species, vegetation structure, and microenvironment in tropical cloud forests in Veracruz, Mexico. *Botany*, 89, 203–216. doi:10.1139/B11-007
- Grubb, P. J., Lloyd, J. R., Pennington, T. D., & Whitmore, T. C. (1963). A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador I. The forest structure, physiognomy, and floristics. *Journal of Ecology*, 51(3), 567–601. doi:10.2307/2257748
- Guariguata, M. R., Chazdon, R. L., Denslow, J. S., Dupuy, J. M., & Anderson, L. (1997). Structure and floristics of secondary and old-growth forest stands in lowland Costa Rica. *Plant Ecology*, 132, 107–120. doi:10.1023/A:1009726421352
- Hanchi, A., & Rapp, M. (1997). Stemflow determination in forest stands. *Forest Ecology and Management*, 97, 231–235. doi:10.1016/S0378-1127(97)00066-2
- Harper, K. A., MacDonald, S. E., Burton, P. J., Chen, J., Brososke, K. D., Saunders, S. C., ... Eeseen, P. (2005). Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology*, 19(3), 768–782. doi:10.1111/j.1523-1739.2005.00045.x
- Hart, S. A., & Chen, H. (2006). understory vegetation dynamics of North American boreal forests. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 25, 381–397. doi:10.1080/07352680600819286
- Herwitz, S. R. (1986). Infiltration-excess caused by stemflow in cyclone-prone tropical rain forest. *Earth Surface Processes and Landforms*, 11, 401–412. doi:10.1002/esp.3290110406
- Hofhansl, F., Wanek, W., Drage, S., Huber, W., Weissenhofer, A., & Richter, A. (2012). Controls of hydrochemical fluxes via stemflow in tropical lowland rainforests: Effects of meteorology and vegetation characteristics. *Journal of Hydrology*, 452–453, 247–258. doi:10.1016/j.jhydrol.2012.05.057
- Holwerda, F., Brujinzeel, L. A., Muñoz-Villers, L. E., Equihua, M., & Asbjornsen, H. (2010). Rainfall and cloud water interception in mature and secondary lower montane cloud forests of central Veracruz, Mexico. *Journal of Hydrology*, 384, 84–96. doi:10.1016/j.jhydrol.2010.01.012
- Holwerda, F., Brujinzeel, L. A., Barradas, V. L., & Cervantes, J. (2013). The water and energy exchange of a shaded coffee plantation in the lower montane cloud forest zone of central Veracruz, Mexico. *Agricultural and Forest Meteorology*, 173, 1–13. doi:10.1016/j.agrformet.2012.12.015
- Honda, E. A., Mendonça, A. H., & Durigan, G. (2014). Factors affecting the stem flow of trees in the Brazilian Cerrado. *Ecohydrology*, 8, 1351–1362. doi:10.1002/eco.1587
- Jordan, C. F. (1978). Stem flow and nutrient transfer in a tropical rain forest. *Oikos*, 31(2), 257–263. doi:10.2307/3543571
- Krämer, I., & Hölscher, D. (2009). Rainfall partitioning along a tree diversity gradient in a deciduous old-growth forest in Central Germany. *Ecohydrology*, 2, 102–114. doi:10.1002/eco.44
- Levia, D. F., & Frost, E. E. (2003). A review and evaluation of stemflow literature in the hydrologic and biogeochemical cycles of forested and agricultural ecosystems. *Journal of Hydrology*, 274, 1–29. doi:10.1016/S0022-1694(02)00399-2
- Levia, D. F., & Germer, S. (2015). A review of stemflow generation dynamics and stemflow-environment interactions in forests and shrublands. *Reviews of Geophysics*, 53, 673–714. doi:10.1002/2015RG000479
- Levia DF, Keim RF, Carlyle-Moses DE, Frost EE. (2001). Throughfall and Stemflow in Wooded Ecosystems. In: Levia DF, Carlyle-Moses D, Tanaka T. (eds.) *Forest hydrology and biogeochemistry: synthesis of past research and future directions, ecological studies 216*, Springer Science + Business Media B.V. DOI: 10.1007/978-94-007-1363-5_21"
- Levia, D. F., Michalzik, B., Nätke, K., Bischoff, S., Richter, S., & Legates, D. R. (2015). Differential stemflow yield from European beech saplings: The role of individual canopy structure metrics. *Hydrological Processes*, 29, 43–51. doi:10.1002/hyp.10124
- Lloyd, C. R., & Marques, F. A. (1988). Spatial variability of throughfall and stemflow measurements in Amazonian rain-forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 42, 63–73. doi:10.1016/0168-1923(88)90067-6
- Lü, X. T., Yin, J. X., & Tang, J. W. (2011). Diversity and composition of understory vegetation in the tropical seasonal rain forest of Xishuangbanna, SW China. *Revista de Biología Tropical*, 59(1), 455–463. doi:10.15517/rbt.v59i1.3212.
- Macinnis-Ng, C. M. O., Flores, E. E., Müller, H., & Schwendenmann, L. (2014). Throughfall and stemflow vary seasonally in different land-use types in a lower montane tropical region of Panama. *Hydrological Processes*, 28, 2174–2184. doi:10.1002/hyp.9754
- Malcolm, J. R., & Ray, J. C. (2000). Influence of timber extraction routes on Central African small-mammal communities, forest structure, and tree diversity. *Conservation Biology*, 14(6), 1623–1638. doi:10.1111/j.1523-1739.2000.99070.x
- Manfroi, O. J., Koichiro, K., Nobuaki, T., Masakazu, S., Nakagawa, M., Nakashizuka, T., & Chong, L. (2004). The stemflow of trees in a Bornean lowland tropical forest. *Hydrological Processes*, 18, 2455–2474. doi:10.1002/hyp.1474
- Mendonça, E. L., Dias, A. P., Caldas, W. A., Souza, J. S., Higuchi, P., dos Santos, R. M., ... de Oliveira, A. T. (2010). Flutuações temporais nos padrões de

- distribuição diamétrica da comunidade arbóreo-arbustivo e de 15 populações em um fragmento florestal. *Revista Árvore, Viçosa-MG*, 34(4), 723–732. doi:10.1590/S0100-67622010000400017
- Montagnini, F., & Jordan, C. (2005). *Tropical forest ecology. The basis for conservation and management*. (pp. 300). Berlin: Springer.
- Morales-Salazar, M., Vilchez-Alvarado, B., Chazdon, R. L., Ortega-Gutiérrez, M., Ortiz-Malavassi, E., & Guevara-Bonilla, M. (2012). Diversidad y estructura horizontal en los bosques tropicales del Corredor Biológico de Osa, Costa Rica. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú (Costa Rica)*, 9(23), 19–28. doi:10.18845/rfmk.v9i23.487.
- Oliveira, P. T. S., Wendland, E., Nearing, M. A., Scott, R. L., Rosolem, R., & da Rocha, H. R. (2015). The water balance components of undisturbed tropical woodlands in the Brazilian cerrado. *Hydrology and Earth System Sciences*, 19, 2899–2910. doi:10.5194/hess-19-2899-2015
- Pypker, T. G., Levia, D. F., Staelens, J., & Van Stan, J. R. (2011). Canopy structure in relation to hydrological and biogeochemical fluxes. In D. F. Levia, D. E. Carlyle-Moses, & T. Tanaka (Eds.), *Forest hydrology and biogeochemistry: synthesis of past research and future directions*. Heidelberg, Germany: Springer-Verlag.
- Raich, J. W. (1983). Throughfall and stemflow in mature and young wet tropical forests. *Tropical Ecology*, 24(2), 234–243.
- Royo, A. A., & Carson, W. P. (2006). On the formation of dense understory layers in forests worldwide: Consequences and implications for forest dynamics, biodiversity, and succession. *Canadian Journal of Forest Restoration*, 36, 1345–1362. doi:10.1139/X06-025
- Siegert, C. M., & Levia, D. F. (2014). Seasonal and meteorological effects on differential stemflow funneling ratios for two deciduous tree species. *Journal of Hydrology*, 519(2014), 446–454.
- Siles, P., Vaast, P., Dreyer, E., & Harmand, J. M. (2010). Rainfall partitioning into throughfall, stemflow and interception loss in a coffee (*Coffea arabica* L.) monoculture compared to an agroforestry system with *Inga densiflora*. *Journal of Hydrology*, 395, 39–48. doi:10.1016/j.jhydrol.2010.10.005
- Smith, A. P. (1973). Stratification of temperature and tropical forests. *The American Naturalist*, 107(957), 671–683.
- Takahashi, M., Giambelluca, T. W., Mudd, R., DeLay, J. K., Nullet, M., & Asner, G. (2011). Rainfall partitioning and cloud water interception in native forest and invaded forest in Hawaii Volcanoes National Park. *Hydrological Processes*, 25, 448–464. doi:10.1002/hyp.7797
- Tanaka T. (2011). Effects of the canopy hydrologic flux on groundwater. En: Levia DF et al. (eds.), *Forest hydrology and biogeochemistry: synthesis of past research and future directions, ecological studies* 216, Springer Science + Business Media B.V. DOI: 10.1007/978-94-007-1363-5_21
- van Dijk, A., Gash, J. H., van Gorsel, E., Blanken, P. D., Cescatti, A., Emmel, C., ... Wohlfahrt, G. (2015). Rainfall interception and the coupled surface water and energy balance. *Agricultural and Forest Meteorology*, 214–215, 402–415. doi:10.1016/j.agrformet.2015.09.006
- Williams-Linera, G. (1997). Phenology of deciduous and broadleaved-evergreen tree species in a Mexican tropical lower montane forest. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 6(2), 115–127. doi:10.2307/2997568
- Williams-Linera, G. (2002). Tree species richness complementarity, disturbance and fragmentation in a Mexican tropical montane cloud forest. *Biodiversity and Conservation*, 11, 1825–1843. doi:10.1023/A:1020346519085
- Williams-Linera, G., & Tolome, J. (1996). Litterfall, temperate and tropical dominant trees, and climate in a mexican lower montane forest. *Biotropica*, 28(4), 649–656. doi:10.2307/2389051
- Williams-Linera, G., Toledo-Garibaldi, M., & Gallardo, C. (2013). How heterogeneous are the cloud forest communities in the mountains of central Veracruz, Mexico? *Plant Ecology*, 214, 685–701. doi:10.1007/s11258-013-0199-5
- Zar, J. H. (2010). *Biostatistical analysis* (5th ed.). (pp. 944). Upper Saddle River, NJ, USA: Pearson Prentice Hall.
- Zimmermann, A., Uber, M., Zimmermann, B., & Levia, D. F. (2015). Predictability of stem flow in a species-rich tropical forest. *Hydrological Processes*, 29(23), 4947–4956. doi:10.1002/hyp.10554

SUPPORTING INFORMATION

Additional Supporting Information may be found online in the supporting information tab for this article.

How to cite this article: González-Martínez TM, Williams-Linera G, Holwerda F. Understory and small trees contribute importantly to stemflow of a lower montane cloud forest. *Hydrological Processes*. 2017;31:1174–1183. <https://doi.org/10.1002/hyp.11114>

CAPÍTULO 2

Intercepción de lluvia y niebla en los límites de distribución altitudinal del bosque mesófilo de montaña en Veracruz, México

González-Martínez Teresa Margarita ^{a,b,*}, Holwerda Friso ^b.

^a Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria, Ciudad de México, 04510, México.

^b Centro de Ciencias de la Atmósfera, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito de la Investigación s/n, Ciudad Universitaria, Ciudad de México, 04510, México.

* Autor de correspondencia. Tel.: +52 55 56224092

Direcciones de correo electrónico: tere_mar_gm@yahoo.com.mx (González-Martínez T), friso.holwerda@gmail.com (Holwerda F).

Resumen

La interceptación de lluvia y niebla varía fuertemente entre distintos tipos de bosque de niebla, pero se desconoce la variabilidad que existe en estos procesos dentro de un mismo tipo de bosque. En este estudio se investigó la variación altitudinal de la interceptación de lluvia (I_p) y niebla (I_f) en un bosque de niebla de baja montaña en el centro de Veracruz, México. Para ello, se realizaron mediciones de lluvia (P), lluvia neta, presencia de niebla (visibilidad) y variables meteorológicas durante dos campañas de monitoreo representativas de las temporadas de secas y lluvias, en la reserva natural “Santuario” del Bosque de Niebla (1300 m snm). También se determinó la capacidad de almacenamiento del dosel (C_m). Los resultados se compararon cualitativamente con información publicada para la “Cortadura”, sitio ubicado a 2170 m de altitud. En el Santuario no se detectaron evidencias de I_f , mientras que en la Cortadura fue estimada en 8 % de P durante la temporada de secas. En el

El funcionamiento ecohidrológico del bosque mesófilo de montaña en dos ambientes contrastantes a lo largo de un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México

Santuario se estimó una I_p relativa de 22 y 9 % de P durante las temporadas de secas y lluvias, respectivamente (comparado con 20 y 18 % de P , respectivamente, en la Cortadura). Los factores determinantes de la variación altitudinal de I_p fueron el tamaño medio de los eventos de lluvia y C_m . La C_m en el Santuario (1.0 mm) fue mucho menor que en la Cortadura (3.9 mm en lluvias y 2.8 mm en secas). Sin embargo, debido a que durante la temporada de secas el tamaño de los eventos de lluvia fue menor en el Santuario, la I_p relativa fue similar entre sitios. Al contrario, durante la temporada de lluvias el tamaño de los eventos de lluvia fue similar entre sitios, de modo que la diferencia en C_m resultó en una variación altitudinal de I_p importante.

Palabras clave: balance hídrico del dosel húmedo, capacidad de almacenamiento del dosel, carga de epífitas, estructura de la vegetación.

Abstract

Comparisons of rainfall and fog interception usually show large differences among different types of tropical montane cloud forest, but the variation in these processes within the same forest type is largely unknown. In the present study, the altitudinal variation of rainfall (I_p) and fog (I_f) interception was investigated for a lower montane cloud forest in central Veracruz, Mexico. For this, measurements of rainfall (P), net rainfall, fog presence (visibility) and meteorological variables were made in the natural reserve “el Santuario” (1300 m asl) during two sample periods representative of dry and wet seasons, respectively. In addition, canopy water storage capacity (C_m) was determined. The results were then compared with data published for the “la Cortadura” reserve located at 2170 m asl. There was no evidence of I_f in el Santuario, while it was estimated at 8 % of dry-season P in la Cortadura. In el Santuario, relative I_p was 22 and 9 % of P during the dry and wet seasons,

El funcionamiento ecohidrológico del bosque mesófilo de montaña en dos ambientes contrastantes a lo largo de un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México

respectively (compared to 20 and 18 % of P , respectively, in la Cortadura). Average rain event size and C_m were the main factors controlling I_p at both sites. C_m was much smaller in el Santuario (1.0 mm) than in la Cortadura (3.9 and 2.8 mm in the wet and dry seasons, respectively). However, since during the dry season the average event size was much lower in el Santuario, relative I_p was similar between sites. In contrast, during the wet season, the average event size was similar between sites, so that the difference in C_m caused important altitudinal variation in I_p .

Key words: wet-canopy water balance, canopy water storage capacity, epiphyte load, vegetation structure.

1. Introducción

Los bosques de niebla suelen presentar un funcionamiento ecohidrológico que los distingue de cualquier otro tipo de ecosistema, gracias a la presencia de niebla. Esta característica puede influenciar ampliamente el balance hídrico del dosel húmedo, ya que constituye una fuente adicional de agua que se suma a elevadas tasas anuales de lluvia (Bruijnzeel y Scatena, 2011). Este proceso ocurre cuando las gotitas de niebla suspendidas en el aire interaccionan con el dosel y se depositan sobre las superficies de la vegetación (Eugster *et al.*, 2006). La interceptación de la niebla (I_f) puede representar un alto porcentaje del agua que llega al suelo por goteo y ser especialmente importante durante los periodos menos lluviosos del año (Bruijnzeel *et al.*, 2011). Constituye una fuente importante de agua para las epífitas (Gotsch *et al.*, 2015), e influye en el rendimiento hídrico (Muñoz-Villers *et al.*, 2015). Además, su presencia reduce la radiación entrante y la demanda evaporativa de la atmósfera, y por ende, las tasas de evapotranspiración (Bruijnzeel *et al.*, 2011).

Otro proceso que influye ampliamente el balance hídrico de los bosques de niebla es la interceptación de lluvia (I_p). Durante y después de un evento de lluvia, el agua que queda almacenada temporalmente en las superficies de la vegetación sin escurrir al suelo, regresa a la atmósfera por evaporación (Carlyle-Moses y Gash, 2011). La I_p y la I_f son dos procesos distintos que implican respectivamente, una pérdida y una ganancia de agua en el balance hídrico del dosel húmedo (Holwerda *et al.*, 2010). Sin embargo, por lo general no se hace distinción entre ellos, y su efecto neto es referido como interceptación aparente (I). Los valores relativos de I suelen ser más altos en los bosques de niebla de baja montaña (entre 8 y 46 % de P), en donde dominan las pérdidas por evaporación de I_p . Mientras que en los bosques de niebla de alta montaña, enanos y subalpinos, los valores relativos tienden a ser considerablemente más bajos e incluso negativos (entre -79 y 22 % de P), debido a una mayor I_f (Bruijnzeel *et al.*, 2011). Las diferencias en I entre los distintos tipos de bosque se han asociado tanto a las condiciones meteorológicas (persistencia, frecuencia y densidad de la niebla, intensidad, duración y tamaño de los eventos de lluvia, velocidad del viento, temperatura y energía disponible para la evaporación), como a las características estructurales de la vegetación (altura, apertura del dosel, índice de área foliar (IAF), cobertura de epífitas, etc.; Vis, 1986; Veneklaas y van Ek, 1990; Holder, 2004; McJannet *et al.*, 2007; Gómez-Peralta *et al.*, 2008; Bruijnzeel *et al.*, 2011).

A pesar de que en los ecosistemas de montaña las condiciones meteorológicas y de vegetación pueden cambiar rápidamente con la altitud (Jarvis y Mulligan, 2011; Sundqvist *et al.*, 2013; Asner *et al.*, 2014; Fahey *et al.*, 2016), son muy pocos los estudios que han investigado la variación de los procesos de I_p e I_f en la franja de distribución de un mismo tipo de bosque de niebla (McJannet *et al.*, 2007).

En el centro de Veracruz, México, el bosque de niebla se distribuye en un gradiente altitudinal que va de 1200 a 2550 m snm (Cruz-Angón *et al.*, 2010; Williams-Linera *et al.*, 2013). De acuerdo la clasificación de los bosques de niebla de Bruijnzeel *et al.* (2011), en la zona se distribuye un bosque de niebla de baja montaña, que se caracteriza por la dominancia de árboles altos (15-33 m) y por baja o moderada incidencia de niebla. Cerca del límite superior de distribución, en la reserva “la Cortadura” (2170 m de altitud), se ha estudiado a detalle el funcionamiento ecohidrológico del bosque, incluyendo los procesos de I_p e I_f (Holwerda *et al.*, 2010; Muñoz-Villers *et al.*, 2012). No obstante, las condiciones meteorológicas cambian considerablemente a lo largo del gradiente altitudinal. En los extremos inferior y superior la precipitación anual varía entre 1500 mm y 3250 mm, respectivamente, mientras que la temperatura media varía entre 19 y 14 °C, respectivamente (Holwerda *et al.*, 2010, 2013). En esta franja, las comunidades arbóreas son muy heterogéneas y tienden a ser más diversas a mayor altitud, sin embargo, su altura, densidad y área basal no muestran un patrón altitudinal (Williams-Linera *et al.*, 2013). Por otro lado, en los sitios con historial de perturbación, el sotobosque presenta mayor densidad (González-Martínez *et al.*, 2017) y la distribución diamétrica arbórea también puede presentar alteraciones (Rüger *et al.*, 2010).

La presente investigación se desarrolló en el límite inferior de la distribución del bosque de niebla del centro de Veracruz, con el objetivo de comparar los procesos de I_p e I_f con datos publicados para el límite superior del gradiente altitudinal, así como definir los factores que regulan estos procesos en las temporadas de secas y lluvias. Entender cómo cambian estos procesos a distintas altitudes y a lo largo del año es de gran relevancia. En el ámbito local aporta información muy valiosa para el manejo de los bosques y sus recursos

El funcionamiento ecohidrológico del bosque mesófilo de montaña en dos ambientes contrastantes a lo largo de un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México

hidrológicos (Muñoz-Villers *et al.*, 2015), y es especialmente importante en el escenario actual de cambio global (Hu y Riveros-Iregui, 2016).

2. Métodos

2.1. Área de estudio

Las mediciones se realizaron cerca del límite inferior de la franja de distribución del bosque de niebla del centro de Veracruz, México, en la reserva natural “Santuario del Bosque de Niebla” (19.5133° N y 96.9427° O, 1300 m snm; figura 1), en lo sucesivo denominada como “Santuario”. La cual tiene una extensión aproximada de 30 ha y se ubica al suroeste de la ciudad de Xalapa. El clima es templado con lluvias todo el año C(fm), con precipitación abundante durante el verano y lluvias invernales menores a 18 % de la precipitación anual (Clasificación Köppen modificada por García, 2004).

En el Santuario se establecieron dos parcelas de monitoreo circulares con 12 m de diámetro (113 m²), una contigua a la otra, en una ladera con orientación sur y pendiente media de 16°. Se seleccionó un fragmento de bosque secundario de ca. 100 años (Williams-Linera comunicación personal), cuya vegetación arbórea presenta una estructura y composición florística representativa de los bosques de niebla maduros de la región (Rüger *et al.*, 2010; Williams-Linera *et al.*, 2013). La vegetación arbórea > 5 cm de diámetro a la altura del pecho (DAP; altura del pecho = 1.3 m sobre el nivel del suelo) presentó una densidad de 995 individuos ha⁻¹ y un área basal de 36 m² ha⁻¹. La densidad de la vegetación de sotobosque > 2 m de altura y < 5 cm de DAP fue de 6216 individuos ha⁻¹ y su área basal 3.2 m² ha⁻¹ (Gómez-Hernández y Williams-Linera, 2011; Williams-Linera *et al.*, 2013; González-Martínez *et al.*, 2017). Algunas especies de árboles dominantes en la zona son *Carpinus tropicalis*, *Quercus xalapensis*, *Q. sartorii*, *Q. germana*, *Liquidambar styraciflua*,

El funcionamiento ecohidrológico del bosque mesófilo de montaña en dos ambientes contrastantes a lo largo de un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México

Platanus mexicana, *Clethra macrophylla* y *Turpinia insignis* (Williams-Linera y Tolome, 1996; Williams-Linera *et al.*, 2013).

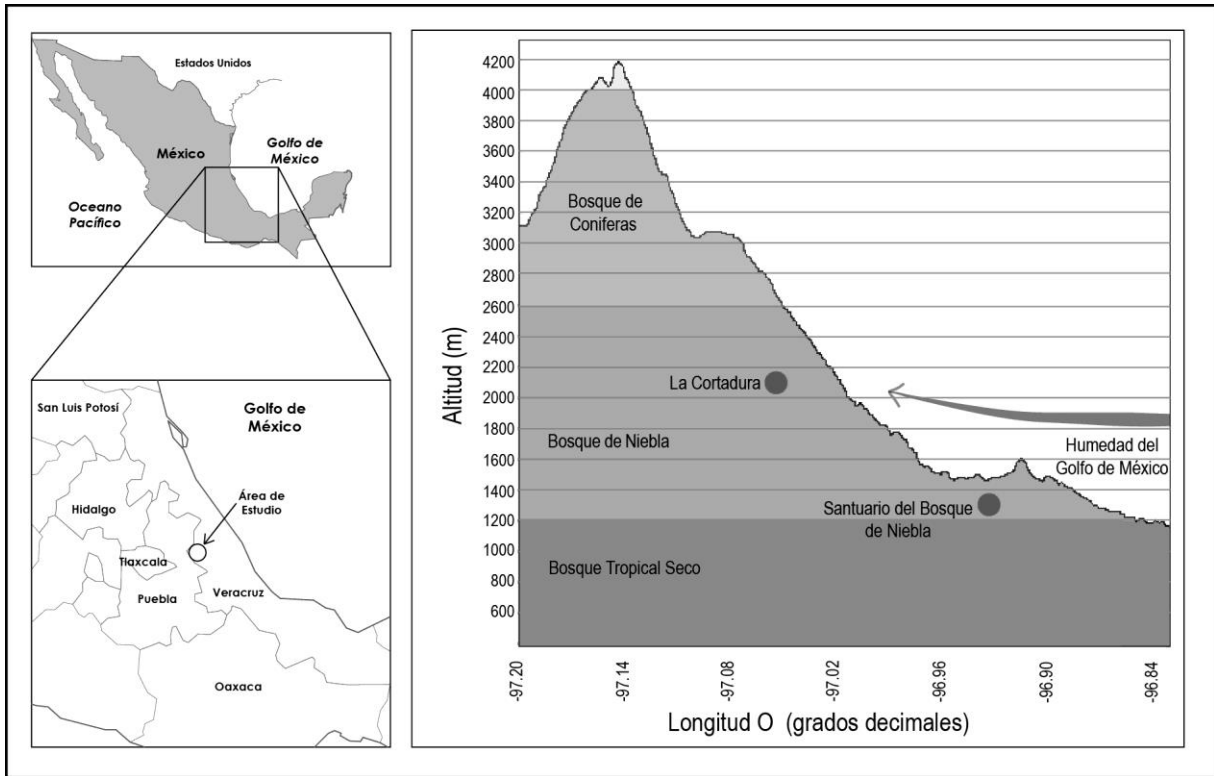


Figura 1. Localización del área de estudio y perfil altitudinal en donde se ubica la franja de distribución del Bosque de Niebla del Centro de Veracruz, México, así como el Santuario del Bosque de Niebla y la Reserva la Cortadura. Los colores indican el gradiente de distribución de cada tipo de vegetación.

2.2. Mediciones en campo

El presente estudio comprendió un año hidrológico (noviembre de 2013 a octubre de 2014), en el cual se realizaron dos campañas de monitoreo representativas las temporadas de secas (13 de diciembre de 2013 al 30 de enero de 2014 y del 5 al 31 de marzo de 2014) y lluvias

El funcionamiento ecohidrológico del bosque mesófilo de montaña en dos ambientes contrastantes a lo largo de un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México

(18 de junio al 21 de agosto de 2014). Todas las variables se midieron durante las campañas de monitoreo a menos que se haga otra especificación.

Lluvia y niebla: la lluvia (P , mm) se caracterizó para el ciclo anual completo. Se utilizaron los registros de P (pluviómetro de balancín TR-525 M, Texas Electronics) de una estación meteorológica ubicada aproximadamente a 500 m de las parcelas de monitoreo. Los eventos de lluvia se definieron como periodos con $P > 0.2$ mm, separados por un periodo seco de al menos 3 hrs (Gash, 1979). Durante la campaña de monitoreo de la temporada de lluvias, la P también se midió con un pluviómetro manual (100 cm² de apertura), localizado en un claro de bosque de 2500 m², aproximadamente a 80 m de las parcelas de monitoreo. El intervalo de monitoreo fue el mismo que para los colectores de EC y EF, aproximadamente de 1 a 2 días (ver abajo). Puesto que el pluviómetro de balancín de la estación meteorológica no fue calibrado para tener en cuenta la subestimación sistemática generada por la rotación del cucharón, y dado que el pluviómetro manual se ubicó más cerca de las parcelas de monitoreo, los datos del primero fueron corregidos usando la regresión lineal con este último ($y = 1.09x - 0.18$, $r^2 = 0.99$). Los eventos de niebla únicamente se monitorearon durante la temporada de secas (noviembre de 2013 a abril de 2014), ya que su ocurrencia durante la temporada de lluvias es prácticamente nula (Holwerda *et al.*, 2010). La visibilidad (VIS) registrada en la estación meteorológica (mini sensor óptico de niebla, Optical Sensors, Sweden) se usó para estimar la duración (minutos), permanencia relativa (duración acumulada de los eventos con respecto a las horas del día; %) y VIS media (m) de los eventos de niebla. Para separar dichos eventos se tomó como criterio la presencia de un periodo ≥ 3 hrs sin niebla (Alvarado-Barrientos *et al.*, 2014). La niebla se clasificó en ligera ($200 \text{ m} < \text{VIS} < 1000 \text{ m}$)

El funcionamiento ecohidrológico del bosque mesófilo de montaña en dos ambientes contrastantes a lo largo de un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México

y densa ($VIS < 200$ m; Eugster *et al.*, 2006). En el análisis final solo se consideraron los eventos con duración ≥ 1 hr.

Caracterización del dosel: para todos los árboles con $DAP > 5$ cm en las dos parcelas de monitoreo, se registró altura (pistola Haga, Forestry Suppliers), DAP (estimado a partir mediciones de perímetro con cinta métrica) y área basal (estimada a partir del DAP). La altura media del dosel fue determinada como el máximo de la derivada de la relación entre la altura de los árboles y el área basal acumulada (Nakai *et al.*, 2008). Los árboles se clasificaron en caducifolios, perennifolios y subperennifolios, conforme a lo reportado en Williams-Linera (1997). La pérdida relativa de hojas de cada árbol, con respecto al volumen de su copa, se determinó cualitativamente y se clasificó en una categoría de 0 a 4 (0 %, 1-25 %, 26-50 %, 51-75 % y 76-100 %, respectivamente; Williams-Linera, 1997). El DAP de los árboles se utilizó para obtener el promedio ponderado de pérdida relativa de hojas a nivel de parcela. El IAF se obtuvo a partir de mediciones de radiación fotosintéticamente activa (AccuPAR LP-80, Decagon) arriba y abajo del dosel. La carga de epífitas vasculares y no vasculares se determinó cualitativamente en cada árbol mediante observaciones en fuste, horquetas y base de las ramas primarias. Se incluyeron cuatro categorías: alta (> 60 % de cobertura), media (30-60 %), baja (< 30 %) y libre (0 %) (Ponette-González *et al.*, 2010).

Intercepción de lluvia: la interceptación de lluvia (I_p , mm) se determinó como la diferencia entre P y la lluvia neta, esta última entendida como la suma del escurrimiento foliar (EF, mm) y el escurrimiento caulinar (EC, mm). El EF se midió con 10 pluviómetros manuales por parcela de monitoreo, iguales al utilizado para medir P . El intervalo de monitoreo fue de 1 a 2 días, excepto por una medición durante la temporada de secas que incluyó 16 días consecutivos. Para minimizar el error de muestreo debido a la variación

El funcionamiento ecohidrológico del bosque mesófilo de montaña en dos ambientes contrastantes a lo largo de un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México

espacial, los colectores se reacomodaron de manera aleatoria en un nuevo sitio dentro de las parcelas después de cada medición (Holwerda *et al.*, 2006). El EC se midió en un total de 42 árboles y plantas leñosas de sotobosque. EC por unidad de área se estimó utilizando relaciones lineales entre P y EC, así como datos de densidad de árboles y arbustos. Para una descripción detallada de este método y de las mediciones realizadas véase González-Martínez *et al.* (2017).

Interceptación de niebla: durante el periodo de muestreo de la temporada seca nunca se observó EF derivado de los eventos de niebla sin lluvia, que pudiera indicar una aportación significativa de agua al balance hídrico del dosel. Para evaluar si hubo evidencia de I_f en eventos que fueron acompañados por P , se examinaron las diferencias en la interceptación relativa (% de P) entre eventos de lluvia con y sin niebla, utilizando la prueba no paramétrica Wilcoxon. Dado que la interceptación relativa disminuye conforme aumenta P , la prueba Wilcoxon también se utilizó para evaluar diferencias en el tamaño de P . Se utilizó esta prueba debido a que las variables no presentaron una distribución normal (Shapiro–Wilk. $W, p > 0.05$; Zar, 2010).

Capacidad de almacenamiento del dosel: el modelo de Liu en su forma para tormentas individuales (Liu, 2001), se utilizó para obtener las estimaciones de capacidad de almacenamiento del dosel por temporada:

(Equation 1)

$$I = C_m \left[1 - \exp\left(-\frac{k}{C_m} P\right) \right] \left[1 - \frac{\bar{E}}{kR} \right] + \frac{\bar{E}}{R} P$$

Donde,

I = Interceptación modelada por evento de lluvia.

C_m = Capacidad de almacenamiento del dosel (mm).

El funcionamiento ecohidrológico del bosque mesófilo de montaña en dos ambientes contrastantes a lo largo de un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México

k = Fracción de cobertura del dosel (adimensional).

\bar{E} = Evaporación media del dosel húmedo (mm h^{-1}).

\bar{R} = Intensidad media de la lluvia (mm h^{-1}).

En la modelación de I , idealmente únicamente deben incluirse eventos de P en los que no hubo I_f . Sin embargo, tomando en cuenta que I_f es prácticamente nula en el sitio de estudio (ver resultados), se incluyeron todos los eventos de cada campaña de monitoreo en el cálculo de C_m .

La fracción de cobertura del dosel por campaña se estimó como el complemento aritmético de la apertura media del dosel. Esta última se estimó a partir de observaciones propias y de datos reportados para el sitio de estudio por Williams-Linera y Tolome (1996); en ambos casos se utilizó un densímetro esférico (Forestry Suppliers) para medir la apertura del dosel. La intensidad media de la lluvia y la evaporación media del dosel húmedo se estimaron por campaña a partir de la información de la estación meteorológica; se consideraron todas las horas con lluvia > 0.5 mm (Gash, 1979). La evaporación media del dosel húmedo se calculó con la ecuación de Penman (p.ej. Rutter *et al.*, 1972); se asumió que las mediciones de velocidad del viento (m s^{-1} ; anemómetro 034B, Met One), temperatura ($^{\circ}\text{C}$) y humedad relativa (%; sensor de temperatura y humedad relativa HC2-S3, Rotronic) fueron representativas de las condiciones a dos metros sobre las parcelas de monitoreo. La radiación neta se estimó a partir de la radiación solar entrante (W m^{-2} ; radiómetro CM3, Kipp and Zonen), se utilizó un valor fijo de 0.15 para el albedo y se asumió una radiación de onda larga nula (Rutter *et al.*, 1972). La resistencia aerodinámica del aire se estimó a partir de la ecuación para la transferencia de momento en condiciones casi neutrales (Rutter *et al.*, 1972). Las estimaciones de C_m se obtuvieron mediante un

El funcionamiento ecohidrológico del bosque mesófilo de montaña en dos ambientes contrastantes a lo largo de un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México

ajuste iterativo de su valor, hasta que la diferencia entre la I total modelada y observada por campaña fue $< 0.1 \%$.

2.3. Análisis de error

La incertidumbre en la estimación de C_m se evaluó usando análisis Monte Carlo (Kalos y Whitlock, 2008). Esta técnica permitió considerar de manera explícita el error de los parámetros involucrados en la estimación de C_m . Para ello se definieron las distribuciones de probabilidad y los parámetros de distribución de cada componente del modelo de Liu (I , P , k , \bar{E} y \bar{R}). El análisis Monte Carlo incluyó 10000 iteraciones por campaña.

Para calcular la distribución de probabilidad y la incertidumbre de I total observada por campaña, se consideró el error en los valores acumulados de P , EF y EC. El error en EF se asoció a la variación espacial en las parcelas de monitoreo y se estimó como la desviación estándar (DE) de los valores acumulados por campaña de cada uno de los 20 pluviómetros utilizados en las mediciones. Este parámetro presentó una distribución normal (prueba Shapiro – Wilk W , secas $p = 0.32$; lluvias $p = 0.24$). En el caso de EC por unidad de área, la DE se estimó a partir de ecuaciones de propagación de error, primero para el producto del volumen estimado de EC y la densidad de vegetación por grupo de vegetación, y posteriormente para la adición de la contribución de todos los grupos de vegetación (Stull, 2011). Dado que el volumen estimado de EC se estimó a partir de modelos de regresión lineal por grupo de vegetación y por campaña, su DE se obtuvo mediante análisis gráfico de las regresiones usando el volumen medido de $EC \pm 1$ DE (Manzur, 2010). Tanto el volumen medido de EC como la densidad de la vegetación por grupo de vegetación presentaron una distribución normal, por tanto se asumió la misma distribución de probabilidad para el EC por unidad de área. El error en P se estimó como la diferencia porcentual absoluta ponderada media, entre el pluviómetro de balancín y el

El funcionamiento ecohidrológico del bosque mesófilo de montaña en dos ambientes contrastantes a lo largo de un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México

pluviómetro manual (Aguirre, 1994). La ponderación se realizó con la lluvia acumulada por intervalo de monitoreo, ya que la diferencia porcentual absoluta disminuyó con respecto a esta variable. Al rango de valores de P se le asignó una distribución de probabilidad uniforme. Se utilizó análisis Monte Carlo para incorporar el error asociado a P , EF y EC, en la estimación de incertidumbre de I total por campaña. Para el análisis Monte Carlo de I se realizaron 10000 iteraciones, cuyos valores de salida presentaron una distribución aproximadamente normal (prueba Kolmogorov-Smirnov-Lillefors, secas $KSL = 0.01$; $p = 0.010$; lluvias $KSL = 0.009$; $p = 0.02$).

Tomando en cuenta que existe una variabilidad temporal en la cobertura del dosel, el error de k se estimó como la DE de los valores mensuales por campaña de monitoreo. De acuerdo a las observaciones mensuales de apertura del dosel realizadas en el sitio de estudio por Williams-Linera y Tolome (1996), el parámetro k presenta una distribución normal por temporada.

La incertidumbre de \bar{E} y \bar{R} se asoció a la variación temporal observada en todas las horas con $P > 0.5$ mm durante las campañas de monitoreo. Ambos parámetros presentaron una distribución asimétrica y sesgada a la derecha. Aunque existen distintas distribuciones de probabilidad que pueden utilizarse para modelar este tipo de datos, se eligió la distribución Gamma debido a la sencillez de su aplicación, y a que es una de las distribuciones más empleadas para modelar parámetros meteorológicos. Los parámetros de escala y forma se estimaron a partir de la media y la desviación típica; para la distribución de \bar{E} en la temporada seca, también fue necesario estimar el parámetro de ubicación (Bobee y Ashkar, 1991).

El intervalo de confianza al 95 % para C_m se definió en base a los percentiles (2.5 % y 97.5 %) de los valores de salida del análisis Monte Carlo (JCGM, 2008).

3. Resultados

3.1. Características de la lluvia y la niebla

Durante el año de estudio se registraron 1788 mm de P , con una media mensual (\pm DE) de 59 ± 41 mm durante la temporada de secas y de 239 ± 126 mm durante la temporada de lluvias. En la temporada de secas predominaron los eventos de P de tamaño reducido (79 % de los eventos fueron ≤ 5 mm; figura 2a) y baja a moderada intensidad (84 % presentaron ≤ 2 mm h^{-1} ; figura 2b). Mientras que en la temporada de lluvias menos de la mitad de los eventos presentaron estas características. El mayor porcentaje de P se acumuló en los eventos > 5 mm; sin embargo, esta tendencia fue más marcada en la temporada de lluvias que en la temporada de secas (92 % y 69 % de la P , respectivamente; figura 2c).

Se registraron 21 eventos de niebla en la temporada de secas, de los cuales 48 % se presentaron en diciembre (figura 3a). El promedio mensual de permanencia relativa de la niebla fue 1.9 % (figura 3a), en tanto que febrero manifestó el promedio diario más alto (4.6 % del tiempo se observó niebla en este mes). Los eventos de niebla tendieron a ser de corta duración (3.4 hrs en promedio; figura 3b) y de baja densidad (visibilidad media de 328 m; figura 3c).

3.2. Características del dosel

La altura media del dosel fue 24.8 m. Los árboles caducifolios integraron el mayor porcentaje del dosel (64 % de los árboles y 68 % del área basal relativa dentro de las parcelas). Mientras que los árboles perennes y los subperennifolios representaron 23 y 14 % del total de los individuos, así como 28 y 4 % del área basal relativa, respectivamente.

El funcionamiento ecohidrológico del bosque mesófilo de montaña en dos ambientes contrastantes a lo largo de un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México

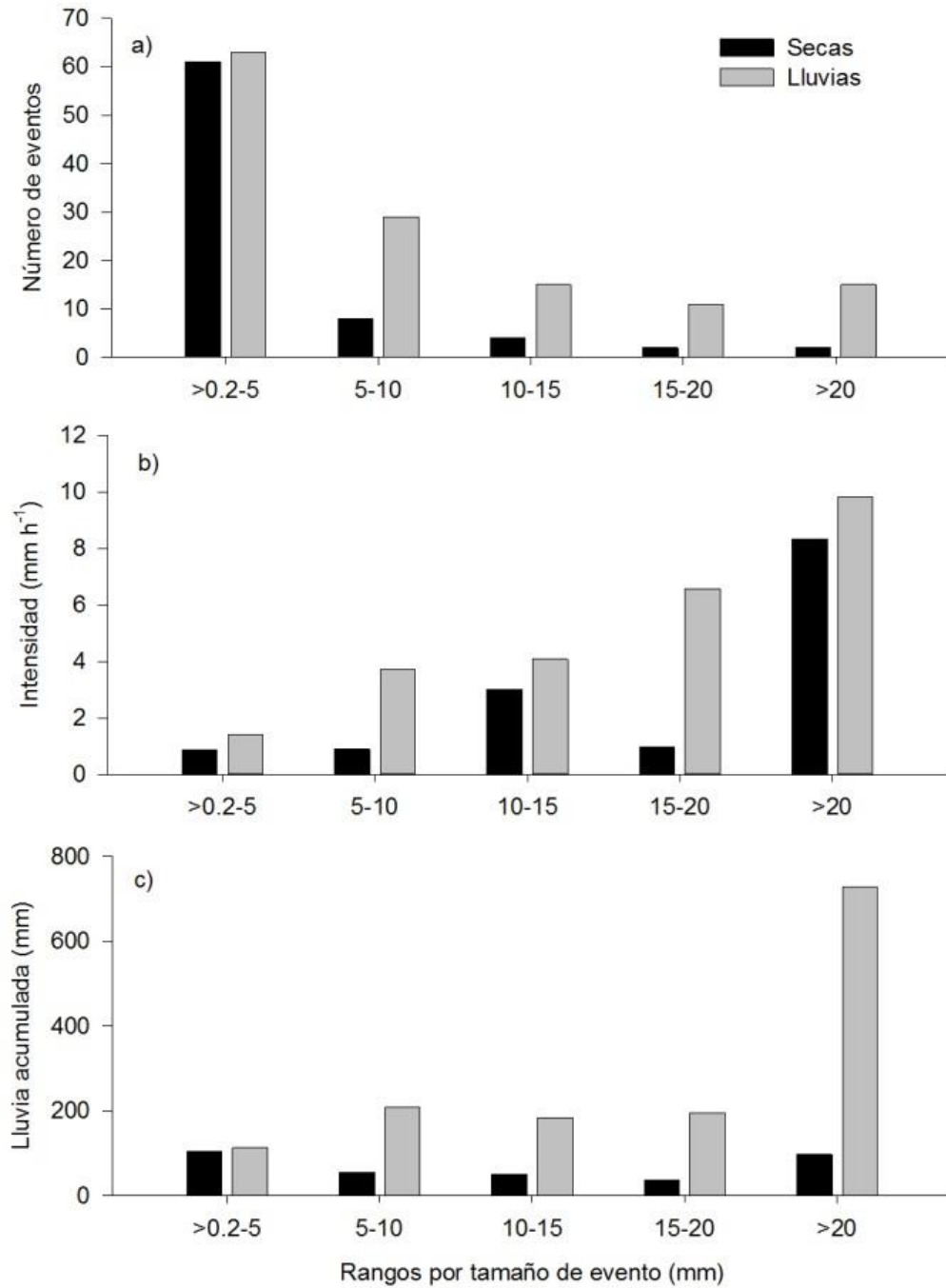


Figura 2. Características de la lluvia por rango de tamaño de eventos y por temporada. a) Número de eventos, b) Intensidad media de los eventos de lluvia y c) Lluvia acumulada.

El funcionamiento ecohidrológico del bosque mesófilo de montaña en dos ambientes contrastantes a lo largo de un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México

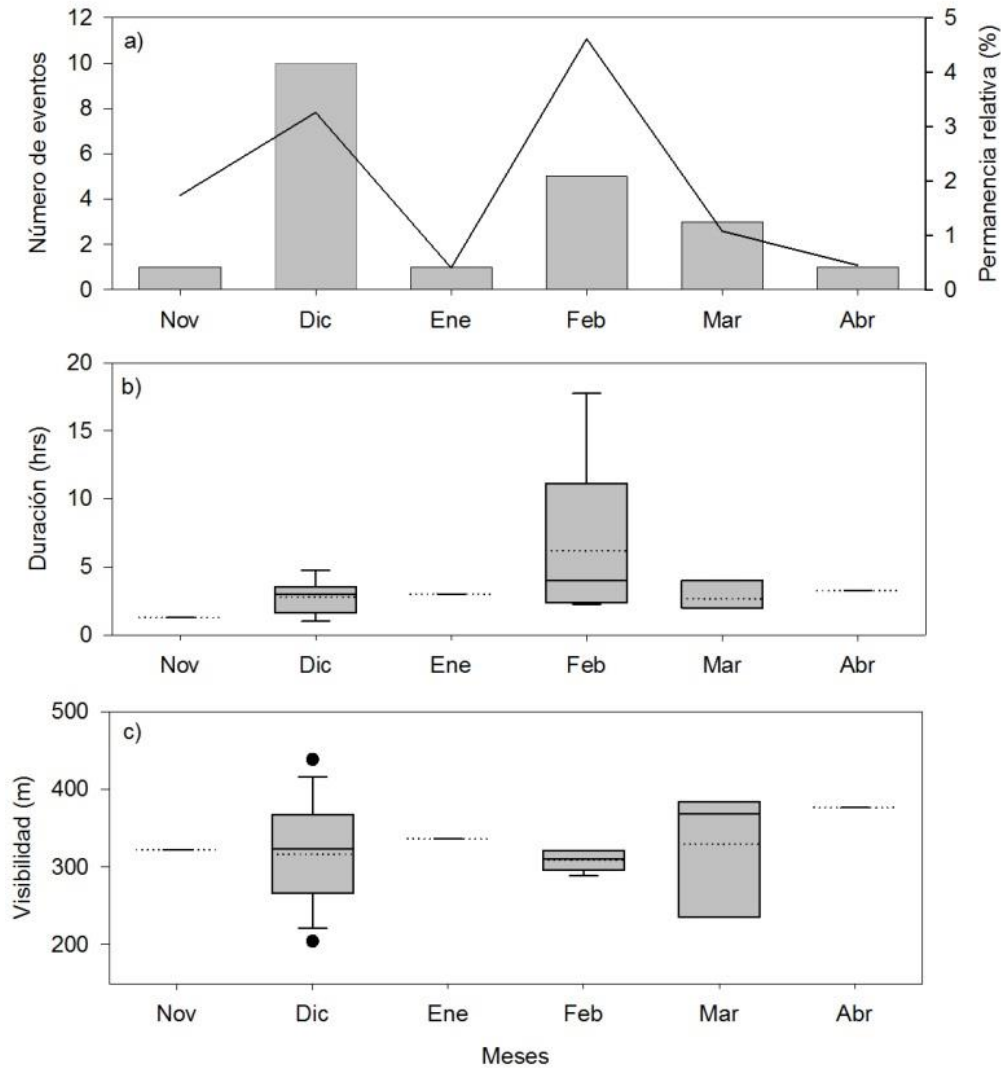


Figura 3. Características mensuales de la niebla. a) número de eventos por mes (columnas) y media mensual de la permanencia relativa de la niebla (línea negra); b) gráficas de caja mensuales de la duración de los eventos de niebla; c) gráficas de caja mensuales de la visibilidad media de los eventos de niebla. La línea continua que atraviesa las cajas indica la mediana y la línea punteada indica la media, la longitud de las cajas representa el rango intercuartil de distribución, las líneas superior e inferior que se extienden desde las cajas indican los percentiles 10° y 90°, respectivamente, los puntos indican valores atípicos. En noviembre solo hubo registros de tres días.

Debido a la presencia de árboles perennifolios, y a que la pérdida de hojas de cada especie ocurrió en diferente momento, la ausencia de follaje nunca fue absoluta. La mayor pérdida de hojas a nivel de parcela se observó entre finales de enero y principios de marzo (pérdida media ponderada de hojas = 2.2; figura 4). Durante la campaña de monitoreo de la temporada de secas la pérdida media ponderada de hojas fue 1.7. Mientras que durante la campaña de monitoreo de la temporada de lluvias el dosel presentó su máxima densidad foliar, con una pérdida media ponderada de hojas de 0.4. El IAF para las temporadas de secas y lluvias fue en promedio de $4.1 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ y $5.9 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$, respectivamente (figura 4).

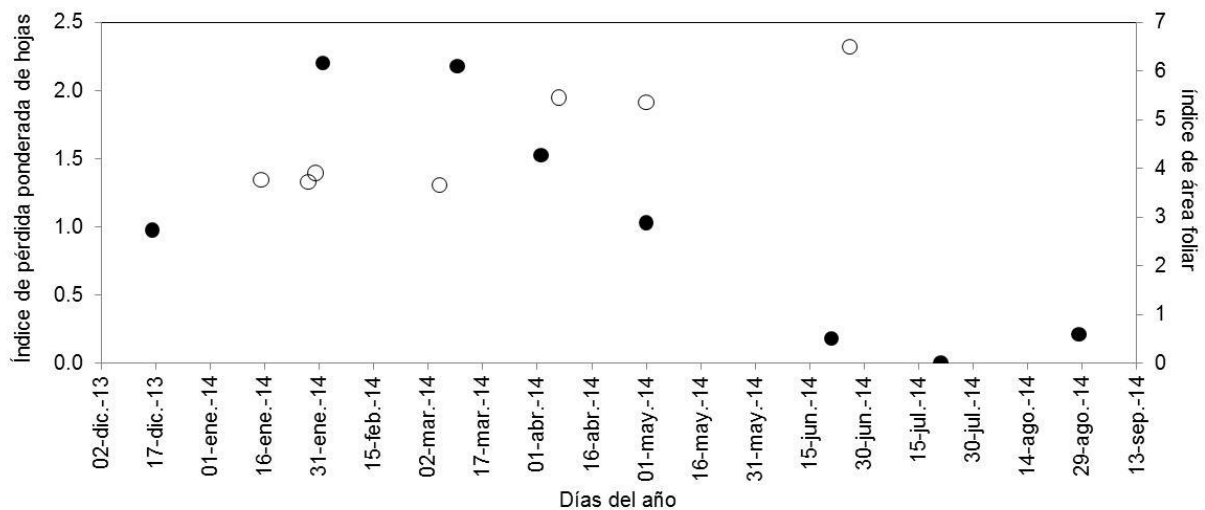


Figura 4. Índice de pérdida ponderada de hojas (círculos negros) e Índice de área foliar (círculos blancos), registrados durante el año de estudio en las parcelas de monitoreo del Santuario del Bosque de Niebla, Veracruz.

Las epífitas vasculares estuvieron ausentes en 77 % de los árboles, mientras que 23 % de los árboles presentaron una cobertura baja (< 30 % de cobertura en fuste, horquetas y base de las ramas primarias). Las epífitas no vasculares (musgos) estuvieron presentes en la

El funcionamiento ecohidrológico del bosque mesófilo de montaña en dos ambientes contrastantes a lo largo de un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México

mayor parte de los árboles: 27 % de los árboles presentaron una cobertura baja, 27 % presentaron una cobertura media y 32 % presentaron una cobertura alta.

3.3. Lluvia incidente y partición de la lluvia neta

En la tabla I se presenta un resumen de las características de P , así como de la lluvia neta y sus componentes para las dos campañas de monitoreo. Durante ambas campañas se observó un número similar de eventos de P . Sin embargo, durante la temporada de lluvias tanto el tamaño medio de los eventos como la P acumulada fueron aproximadamente 3 veces más altos. Considerando las dos campañas de monitoreo, el promedio de la lluvia neta relativa fue 85 % de P . La temporada de lluvias presentó la lluvia neta relativa más alta con 92 % de P , mientras que en la temporada de secas fue 78 % de P . EF y EC contribuyeron en promedio con 96 % y 4 % de la lluvia neta, respectivamente.

3.4. Interceptación de lluvia

La I_p media relativa para las dos campañas de monitoreo fue 15 % (Tabla I), con una diferencia importante entre la temporada de secas (22 % de P) y la de lluvias (9 % de P). Estas estimaciones presentaron una fuerte incertidumbre, principalmente en la temporada de lluvias (coeficiente de variación de 59 y 155 % para las temporadas de secas y lluvias, respectivamente), debido a que el error adquirió mayor peso conforme aumentaron los valores acumulados de P y EF.

3.5. Interceptación de niebla

De acuerdo al análisis de varianza, no se detectaron evidencias de I_f durante la temporada seca; la I relativa para eventos con (44.1 \pm 28.3 %) y sin niebla (46.3 \pm 34.3 %) no presentó diferencias estadísticamente significativas (prueba Wilcoxon; chi cuadrada = 0.01; df = 1; p = 0.91). Asimismo, el tamaño medio de los eventos de P durante intervalos con (2.6 \pm 2.9

El funcionamiento ecohidrológico del bosque mesófilo de montaña en dos ambientes contrastantes a lo largo de un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México

mm) y sin (4.6 ± 4.9 mm) niebla tampoco presentó diferencias estadísticamente significativas (prueba Wilcoxon; chi cuadrada = 1.61; df = 1; $p = 0,20$).

Tabla I. Lluvia incidente (P), escurrimiento foliar (EF), escurrimiento caulinar (EC) e interceptación de la lluvia (I_p ; ± 1 DE), para eventos de $P > 0.2$ mm durante las campañas de monitoreo correspondientes a las temporadas de secas y lluvias, en el Santuario del Bosque de Niebla. También se presentan las características de P , los valores relativos (% de P) de EF, EC, lluvia neta e I_p , el coeficiente de variación (CV; para EF, EC, e I_p), y el intervalo de confianza de 95 % para I_p .

Temporada	Secas	Lluvias
P acumulada (mm)	141.8	513.7
Número de eventos de P	33.0	39.0
P media por evento (mm)	4.3	13.2
EF acumulado (mm)	107.1 ± 13.1	445.4 ± 50.3
CV (%)	12.0	11.0
EF relativo (%)	75.5	86.7
EC acumulado (mm)	4.1 ± 3.7	24.4 ± 10.0
CV (%)	91.0	41.0
EC relativo (%)	2.9	4.8
Lluvia neta relativa (%)	78.4	91.5
I_p acumulada (mm)	30.7 ± 18.0	43.4 ± 67.3
I_p relativa (%)	21.7	8.5
CV (%)	58.6	155.1
Intervalo superior de confianza de I_p (95 %; mm)	65.4	173.0
Intervalo inferior de confianza de I_p (95 %; mm)	-4.2	87.4

3.6. Capacidad de almacenamiento del dosel

Los parámetros meteorológicos que alimentan el modelo de Liu presentaron valores muy distintos durante cada campaña de monitoreo (tabla II). La evaporación media del dosel húmedo fue casi dos veces más baja durante la temporada de secas ($0.065 \pm 0.061 \text{ mm h}^{-1}$) que durante la temporada de lluvias ($0.113 \pm 0.108 \text{ mm h}^{-1}$). Asimismo, la intensidad media de la lluvia fue más de cuatro veces más baja durante la temporada de secas ($1.3 \pm 0.8 \text{ mm h}^{-1}$) que durante la temporada de lluvias ($5.5 \pm 5.8 \text{ mm h}^{-1}$). Derivado de lo anterior, la tasa de evaporación relativa fue más del doble durante la temporada de secas (0.05) que durante la temporada de lluvias (0.02). En contraste, la fracción de cobertura del dosel presentó una diferencia menos marcada entre las dos campañas, con un valor 19 % más bajo durante la temporada de secas (0.78) que durante la temporada de lluvias (0.92). En las figuras 5b y 5c se pueden observar las curvas de ajuste del modelo de Liu correspondientes a las campañas de monitoreo de la temporada de secas y de la temporada de lluvias.

La C_m presentó un valor medio de un milímetro para ambas temporadas. Los intervalos de confianza al 95 % muestran un rango muy amplio de valores que se superponen completamente para ambas campañas (tabla II), lo cual indica que no existen diferencias estadísticamente significativas.

2. Discusión

2.1. Interceptación de lluvia y niebla en el Santuario

No se detectaron evidencias de I_f durante la temporada de secas, ya que la I_p relativa observada durante eventos de lluvia con y sin niebla no presentó diferencias estadísticamente significativas. Esto puede explicarse por el escaso número de eventos de niebla, que además fueron de corta duración y de baja densidad. También el hecho de que los vientos fueron débiles puede haber jugado un rol (Holwerda *et al.*, 2010). De esta

El funcionamiento ecohidrológico del bosque mesófilo de montaña en dos ambientes contrastantes a lo largo de un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México

manera la aportación de agua a partir de I_f no fue suficiente para causar una disminución perceptible en I_p .

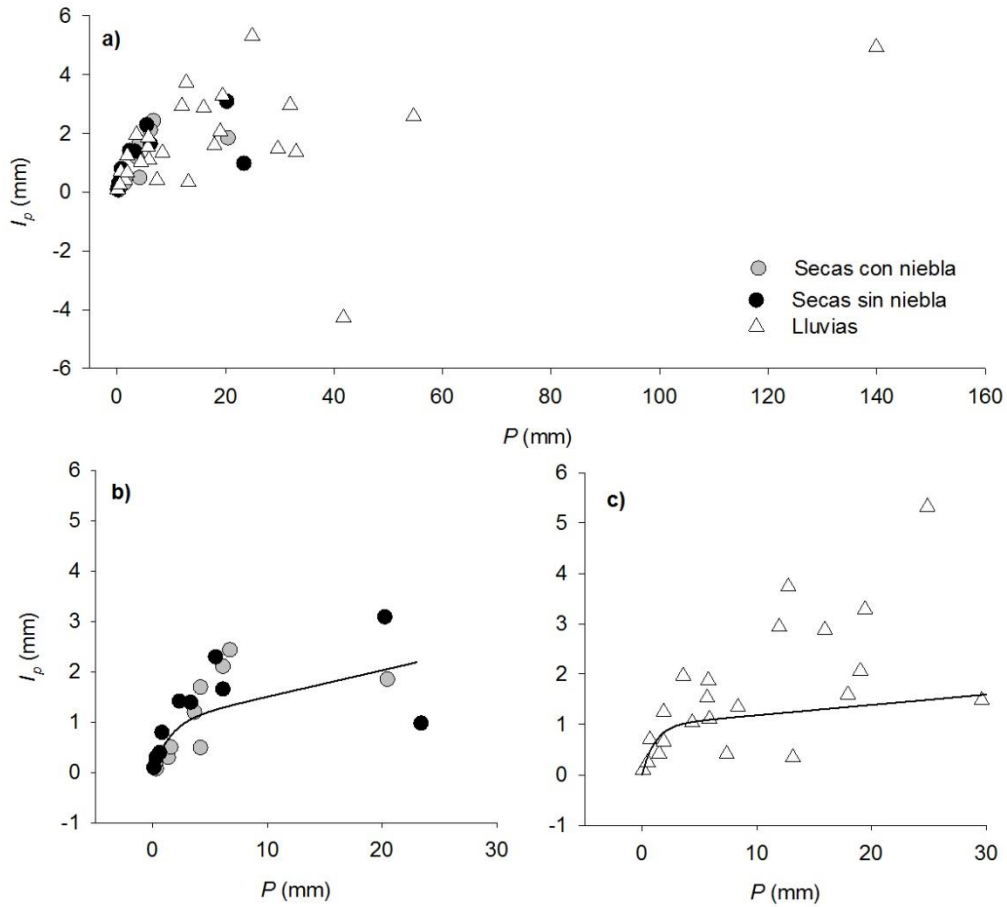


Figura 5. Relación entre la interceptación de lluvia (I_p) y la lluvia incidente (P) para los intervalos de monitoreo correspondientes a las temporadas de secas y lluvias (a). Curvas del modelo de interceptación de Liu ajustado a la temporada de secas (b) y lluvias (c). Nótese que para la temporada de secas I_p se presenta separando intervalos de monitoreo con eventos de niebla y sin eventos de niebla.

Tabla II. Parámetros (media \pm DE) utilizados para ajustar el modelo de interceptación de Liu, capacidad de almacenamiento del dosel e intervalo de confianza de 95 %, por campaña de monitoreo.

Temporada	Secas	Lluvias
Evaporación media del dosel húmedo (mm h^{-1})	0.065 ± 0.061	0.113 ± 0.108
Intensidad media de la lluvia (mm h^{-1})	1.3 ± 0.8	5.5 ± 5.8
Tasa relativa de evaporación (adimensional)	0.05	0.02
Fracción de cobertura del dosel (adimensional)	0.78 ± 0.07	0.92 ± 0.02
Capacidad de almacenamiento del dosel (mm)	1.05 ± 0.34	1.00 ± 0.32
Intervalo superior de confianza para la capacidad de almacenamiento del dosel (95 %; mm)	1.64	1.33
Intervalo inferior de confianza para la capacidad de almacenamiento del dosel (95 %; mm)	0.24	0.18

Considerando las dos campañas de monitoreo, la I_p relativa fue 15 % de P en promedio, la cual se encuentra en el límite inferior del rango de valores reportados para bosques de niebla de baja montaña (entre 8 y 46 % de P ; Bruijnzeel *et al.*, 2011). Sin embargo, los valores estacionales exhibieron amplias diferencias, con una I_p relativa considerablemente más baja en la temporada de lluvias (9 % de P) que en la temporada de secas (22 % de P).

Debido a la baja evaporación relativa, las pérdidas de agua por I_p estuvieron dominadas por la evaporación posterior a los eventos de lluvia (Holwerda *et al.*, 2010, 2013), de modo que la capacidad de almacenamiento de agua del dosel (C_m) y el tamaño de los eventos fueron los principales factores que determinaron la fracción de lluvia

interceptada (Klaassen *et al.*, 1998; Carlyle-Moses y Gash, 2011). Entonces, debido a que C_m no vario entre temporadas, la disminución de la I_p relativa registrada en la temporada de lluvias probablemente refleja el aumento en el tamaño medio de los eventos (13.2 contra 4.3 mm para las temporadas de lluvias y secas, respectivamente).

En los bosques C_m está determinada principalmente por el IAF (cf. Muñoz-Villers *et al.*, 2015). Por lo tanto, la reducción en IAF debido a la fenología foliar puede conducir a una disminución en C_m (Carlyle-Moses y Gash, 2011). En el Santuario la reducción en el IAF debido a la fenología foliar fue relativamente pequeña (3.8 contra 5.4 - 6.5 cuando los árboles presentaron follaje completo) y de corta duración (entre finales de enero y principios de marzo). Esto se debe a la rapidez en el recambio de hojas, al desfase con que distintas especies pierden el follaje y a la presencia de árboles perennes (Williams-Linera y Tolome, 1996; Williams-Linera, 1997, 2003). No obstante, debido a la relación que normalmente existe entre C_m e IAF, se esperaría un valor de C_m más bajo en la temporada de secas. La ausencia de variación entre temporadas puede ser el resultado de altos rangos de incertidumbre en los parámetros utilizados para calcular C_m . Además, durante el periodo de medición con menor valor de IAF, prácticamente no se presentaron eventos de lluvia y la mayoría no saturaron el dosel por su reducido tamaño. Esto sesgó la estimación de C_m hacia el periodo con más eventos de lluvia, que coincidió con un estado más cerrado del dosel.

2.2. Diferencias en la interceptación de lluvia y niebla entre los extremos del gradiente

A continuación se presenta la comparación de los procesos de I_p e I_f en los límites de la distribución altitudinal del bosque de niebla en el centro de Veracruz, México. Dado que este estudio y los realizados en la Cortadura se llevaron a cabo en diferentes momentos y

El funcionamiento ecohidrológico del bosque mesófilo de montaña en dos ambientes contrastantes a lo largo de un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México

con una serie temporal de diferente tamaño, la comparación se realizó en términos cualitativos.

Mientras que en el Santuario I_f fue despreciable, en la Cortadura fue estimada en 8 % de P durante la temporada seca. Esta diferencia se debe a que la niebla es más frecuente y densa en la Cortadura (36 % del tiempo con niebla en comparación con 2 % del tiempo en el Santuario). Además, en el Santuario prácticamente todos los eventos fueron de corta duración (3.4 hrs en promedio), mientras que en la Cortadura 16 % de ellos duraron 24 hrs o más (Alvarado-Barrientos *et al.*, 2014, 2015).

Dado que en la Cortadura I_f tuvo una aportación importante de agua durante la estación seca, para este sitio sólo se incluyeron eventos de P sin niebla en la comparación de I_p . En el apéndice S1 se presenta un esquema comparativo de los parámetros incluidos en los procesos de I_p y partición de la lluvia neta, así como información relacionada con los factores que controlan estos procesos.

Al igual que en el Santuario, las pérdidas de agua por I_p en la Cortadura estuvieron dominadas por la evaporación posterior al evento, y por lo tanto los controles determinantes de este proceso se consideran similares a lo largo del gradiente altitudinal (Holwerda *et al.*, 2010, 2013). Tomando en cuenta las dos temporadas del año, la I_p relativa fue sólo ligeramente más baja en el Santuario (15 % de P) que en la Cortadura (19 % de P). Sin embargo, en la temporada de lluvias la I_p relativa en el Santuario (9 % de P) fue la mitad que en la Cortadura (18 % de P). Dado que en esta temporada el tamaño medio de los eventos de P fue similar en ambos sitios (13 y 14 mm en el Santuario y la Cortadura, respectivamente), la variación altitudinal de I_p parece estar determinada principalmente por las diferencias en C_m , cuyo valor fue mucho menor en el Santuario (1.0 mm) que en la Cortadura (3.9 mm). Al contrario, durante la temporada seca la I_p relativa fue similar entre

El funcionamiento ecohidrológico del bosque mesófilo de montaña en dos ambientes contrastantes a lo largo de un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México

ambos sitios (22 y 20 % de P para el Santuario y la Cortadura, respectivamente), a pesar de que C_m fue menor en el Santuario (1.0 mm contra 2.8 mm en la Cortadura). La similitud en la I_p relativa durante la temporada seca probablemente fue el resultado de la diferencia en el tamaño medio de los eventos de P entre sitios, ya que en el Santuario (4.3 mm) el valor registrado fue de la mitad que en la Cortadura (8.3 mm).

Entonces las diferencias en la I_p relativa entre el límite inferior y superior del BMM parecen estar relacionadas ampliamente con las diferencias en C_m . El valor de C_m en el Santuario (1.0 mm) se encuentran en el rango inferior reportado para bosques lluviosos de baja montaña (0.4-5.6 mm; Link *et al.*, 2004; Fleischbein *et al.*, 2005; Holwerda *et al.*, 2012), mientras que los valores para la Cortadura (2.8-3.9 mm) se encuentran en el rango medio reportado para este tipo de bosques. Los datos de C_m reportados para bosques de niebla de baja montaña son muy escasos, por lo que es difícil comparar nuestros resultados. Köhler (2002) encontró un valor similar al reportado en la Cortadura en un bosque de niebla en Costa Rica (3.5 mm).

Como se mencionó anteriormente, existe una relación positiva entre C_m e IAF. En la Cortadura el IAF tuvo un valor promedio de 6.3, mientras que en el Santuario varió entre 4.1 y 5.9 para las temporadas de secas y lluvias, respectivamente. Cabe señalar que en la Cortadura el IAF fue estimado a partir de la producción anual de hojarasca y el área foliar específica, método que puede estar subestimando este parámetro debido a la presencia de especies perennes en el sitio de estudio. La diferencia altitudinal observada en el IAF no fue suficientemente grande para explicar por sí sola la variación en C_m . No obstante, la variación en C_m observada en la Cortadura entre temporadas (diferencia de 40 %), nos da una idea de la importancia del IAF, ya que la pérdida de follaje es el único factor asociado a la vegetación que cambia considerablemente a lo largo del año.

En los bosques de niebla la presencia de epífitas suele aumentar el valor de C_m gracias a su elevada capacidad para absorber agua (Van Stan II y Pypker, 2015). La carga de epífitas suele ser más alta en sitios con presencia frecuente de niebla, debido a que dependen fuertemente de la humedad que obtienen por esta vía (Mondragón *et al.*, 2015). Dado que la presencia de niebla suele mostrar una relación positiva con la altitud (Rapp y Silman, 2012; Pryet *et al.*, 2012), es probable que la carga de epífitas también presente esa tendencia (cf. Bruijnzeel *et al.*, 2011). Como mencionamos anteriormente, en la Cortadura la niebla es más frecuente y densa, sin embargo no existen mediciones formales de carga de epífitas. De acuerdo a observaciones realizadas por los miembros del equipo de investigación, existe una mayor presencia de epífitas en ese sitio que en el Santuario (observación personal Friso Holwerda). En apoyo a esto, la cobertura de epífitas vasculares en el Santuario fue menor a la observada por Ponette-González *et al.* (2010) en seis fragmentos de bosque de niebla del Centro de Veracruz, todos, salvo uno, ubicados entre 1300 y 1600 m snm.

Otro factor que puede estar influyendo en la variación altitudinal de C_m es la estructura y composición de la vegetación. Ya que las ramas y los troncos de los árboles también tienen una gran capacidad de almacenar agua (Llorens y Gallart, 2000). Bosques dominados por especies de árboles con cortezas rugosas tienen una mayor capacidad de almacenar agua en ramas y troncos. Esta característica se potencializa en los árboles de mayor tamaño y edad, ya que la textura de la corteza suele hacerse más rugosa con el tiempo (Levia y Germer, 2015).

El DAP promedio de los árboles en las parcelas de monitoreo del Santuario fue de 18 cm \pm 16 cm (información no publicada), mientras que en la Cortadura el DAP promedio fue de 29 cm \pm 22 cm (García *et al.*, 2008), lo cual indica una importante diferencia en la

El funcionamiento ecohidrológico del bosque mesófilo de montaña en dos ambientes contrastantes a lo largo de un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México

distribución diamétrica de los árboles y en la frecuencia de árboles de grandes dimensiones. De acuerdo a Williams-Linera *et al.* (2013), no existe un patrón altitudinal en la altura, densidad y área basal de los bosques de niebla del Centro de Veracruz, por lo que las diferencias en el tamaño de los árboles puede estar ligada a los procesos de perturbación ocurridos en el Santuario y a la capacidad del bosque para recuperar su estructura original. Rüger *et al.* (2010) realizaron modelaciones de regeneración de la vegetación en bosques de la zona, y encontraron que la densidad de árboles y el área basal por unidad de área pueden recuperarse en menos de 100 años, sin embargo la distribución diamétrica de cada especie puede tardar más de 300 años en recuperarse a partir del inicio del proceso de sucesión.

A pesar de que la estructura arbórea del Santuario presenta un valor medio de DAP relativamente bajo, es muy probable que la carga de epífitas vasculares sea similar a la de un bosque maduro no alterado del límite inferior de distribución. De acuerdo a estudios realizados en los bosques de niebla del Centro de Veracruz, la cobertura de epífitas suele recuperar en gran medida su densidad, diversidad y abundancia en pocos años (entre 5 y 10 años) después de haber sido removida por completo (Toledo-Aceves *et al.*, 2012; Acuña-Tarazona *et al.*, 2015).

Es importante señalar que el Santuario comprende uno de los pocos remanentes conservados de bosque de niebla en el límite inferior de distribución, ya que este tipo de bosques está seriamente amenazado por el cambio de uso de suelo a cafetales y pastizales, así como por el crecimiento de las zonas urbanas (Cruz-Angón *et al.*, 2010). Es común que los bosques situados en la parte baja de las montañas sean más susceptibles a procesos de perturbación antropogénica, debido a que están más cercanos a los centros de población y a que tienen una mayor accesibilidad (Holder, 2006), lo cual crea un gradiente artificial de perturbación que afecta el funcionamiento hidrológico de los bosques (Myster, 2017).

El funcionamiento ecohidrológico del bosque mesófilo de montaña en dos ambientes contrastantes a lo largo de un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México

Aunque falta mucho trabajo por hacer, la presente investigación permitió comparar el proceso de interceptación en los extremos de un gradiente altitudinal, en el que no solo cambian las condiciones naturales del ambiente, sino también las condiciones de perturbación a que están sujetas los bosques.

3. Conclusiones

En este estudio, las mediciones de I_p e I_f realizadas cerca del límite inferior de distribución (1300 m snm) del BMM en el centro de Veracruz, México, fueron comparadas con datos generados previamente cerca del límite superior (2100 m snm). Mientras que la I_f a 2100 m de altitud fue estimada en 8 % de P durante la estación seca, no se observaron aportaciones significativas a 1300 m, reflejando una menor ocurrencia y densidad de niebla a esta altitud.

Los principales controles de la variación altitudinal del proceso de interceptación de lluvia (I_p) fueron las diferencias en la capacidad de almacenamiento de agua del dosel (C_m) y el tamaño promedio de los eventos de P . La C_m del bosque a 1300 m de altitud fue menor por un factor de entre tres y cuatro, dependiendo de la temporada, en comparación con el bosque a 2100 m de altitud. Debido a que durante la temporada de lluvias el tamaño promedio de los eventos de P fue muy similar en ambas altitudes, la I_p relativa a 1300 m (9 %) fue de tan solo la mitad que lo observado a 2100 m (20 %). Al contrario, en la temporada seca el tamaño medio de los eventos de P fue mucho menor a 1300 m que a 2100 m, resultando en valores similares de I_p relativa en ambas altitudes (22 y 20 % de P , respectivamente). Las diferencias en C_m probablemente reflejan variaciones altitudinales en el IAF y la carga de epífitas, así como diferencias en la estructura arbórea. No está claro en qué medida estas variaciones son naturales o inducidas por el hombre.

Agradecimientos

Los autores agradecemos al Posgrado en Ciencia Biológicas de la UNAM. T. González-Martínez recibió una beca doctoral de CONACYT y una beca para estancia de investigación (programa UNAM-PAEP). Esta investigación fue financiada por los proyectos de investigación UNAM - PAPIIT (IB100113) y CONACYT (187646). Los autores agradecemos al Instituto de Ecología A.C. (INECOL), Xalapa, Veracruz, México, por los permisos para realizar esta investigación. Asimismo, los autores agradecen a la Dra. Guadalupe Williams-Linera y al Dr. Jorge López-Portillo por sus observaciones durante la presente investigación. Se agradece a Nayeli Gerardo, Inti Burgos, Arturo Alarcón e Itzel Díaz por su apoyo en campo.

Referencias

- Acuña-Tarazona, M., Toledo-Aceves, T., Flores-Palacios, A., Sosa, V. J., Martínez, M. L. (2015). Post-stripping recolonization of vascular epiphytes in cloud-forest fragments in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 31, 499-508. DOI: 10.1017/S0266467415000395
- Aguirre, J. A. (1994). *Introducción al tratamiento de series temporales: aplicación a las ciencias de la salud*. Madrid, España: Díaz de Santos.
- Alvarado-Barrientos, M. S., Holwerda, F., Asbjornsen, H., Dawson, T. E., Bruijnzeel, L. A. (2014). Suppression of transpiration due to cloud immersion in a seasonally dry Mexican weeping pine plantation. *Agricultural and Forest Meteorology*, 186, 12-25. DOI: 10.1016/j.agrformet.2013.11.002
- Alvarado-Barrientos, M. S., Holwerda, F., Geissert, D. R., Muñoz-Villers, L. E., Gotsch, S. G., Asbjornsen, H., Dawson, T. E. (2015). Nighttime transpiration in a seasonally dry

El funcionamiento ecohidrológico del bosque mesófilo de montaña en dos ambientes contrastantes a lo largo de un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México

tropical montane cloud forest environment. *Trees*, 29, 259-274. DOI: 10.1007/s00468-014-1111-1

Asner, G. P., Anderson, C. B., Martin, R. E., Knapp, D. E., Tupayachi, R., Sinca, F., Malhi, Y. (2014). Landscape-scale changes in forest structure and functional traits along an Andes-to-Amazon elevation gradient. *Biogeosciences*, 11, 843-856. DOI: 10.5194/bg-11-843-2014

Bobee, B., y Ashkar, F. (1991). *The Gamma family and derived distributions applied in hydrology*. Austin, TX: Water resources publications.

Bruijnzeel, L. A., y Scatena, F. N. (2011). Preface: Hydrometeorology of tropical montane cloud forests. *Hydrological Processes*, 25(3), 319-326. DOI: 10.1002/hyp.7962

Bruijnzeel, L. A., Mulligan, M., Frederick, N. (2011). Hydrometeorology of tropical montane cloud forests: emerging patterns. *Hydrological Processes*, 25, 465-498. DOI: 10.1002/hyp.7974

Carlyle-Moses, D. E., y Gash, J. H. C. (2011). Rainfall interception loss by forest canopies. En D. F. Levia, D. Carlyle-Moses, T. Tanaka (Eds.), *Forest Hydrology and Biogeochemistry: Synthesis of Past Research and Future Directions*. (Vol 216, pp. 407-423). Berlin, Germany: Springer Netherlands.

Cruz-Angón, A., Escobar, F., Gerez, P., Muñiz, M. A., Ramírez, F., Williams-Linera, G. (2010). Región V. Centro de Veracruz. En T. Toledo-Aceves (Ed.), *El Bosque Mesófilo de Montaña en México: Amenazas y Oportunidades para su Conservación y Manejo Sostenible*. (pp. 80-87). Distrito Federal, México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.

Eugster, W., Burkard, R., Holwerda, F., Scatena, F. N., Bruijnzeel, L. A. (2006). Characteristics of fog and fogwater fluxes in a Puerto Rican elfin cloud forest.

El funcionamiento ecohidrológico del bosque mesófilo de montaña en dos ambientes contrastantes a lo largo de un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México

Agricultural and Forest Meteorology, 139, 288-306. DOI: 10.1016/j.agrformet.2006.07.008

Fahey, T. J., Sherman, R. E., Tanner, E. V. J. (2016). Tropical montane cloud forest: environmental drivers of vegetation structure and ecosystem function. *Journal of Tropical Ecology*, 32, 355-367. DOI: 10.1017/S0266467415000176

Fleischbein, K., Wilcke, W., Goller, R., Boy, J., Valarezo, C., Zech, W., Knoblich, K. (2005). Rainfall interception in a lower montane forest in Ecuador: effects of canopy properties. *Hydrological Processes*, 19, 1355-1371. DOI: 10.1002/hyp.5562

García, E. (2004). *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. Distrito Federal, Mexico: Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México.

García, F. J. G., Castillo-Campos, G., Mehltreter, K., Martínez, M. L., Vázquez, G., (2008). Composición florística de un bosque mesófilo del centro de Veracruz, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 83, 37-52.

Gash, J. H. C. (1979). An analytical model of rainfall interception by forests. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 105(443), 43-55.

Gómez-Hernández, M., y Williams-Linera, G. (2011). Diversity of macromycetes determined by tree species, vegetation structure, and microenvironment in tropical cloud forests in Veracruz, Mexico. *Botany*, 89, 203-216. DOI:10.1139/B11-007

Gómez-Peralta, D., Oberbauer, S. F., McClain, M. E., Philippi, T. E. (2008). Rainfall and cloudwater interception in tropical montane forests in the eastern Andes of Central Peru. *Forest Ecology and Management*, 255(3-4), 1315-1325. DOI: 10.1016/j.foreco.2007.10.058

- González-Martínez, T. M., Williams-Linera, G., Holwerda, F. (2017). Understory and small trees contribute importantly to stemflow of a lower montane cloud forest. *Hydrological Processes*, 31(5), 1174-1183. DOI: 10.1002/hyp.11114
- Gotsch, S. G., Nadkarni, N., Darby, A., Glunk, A., Dix, M., Davidson, K., Dawson, T. E. (2015). Life in the treetops: ecophysiological strategies of canopy epiphytes in a tropical montane cloud forest. *Ecological Monographs*, 85, 393-412. DOI: 10.1890/14-1076.1
- Holder, C. D. (2004). Rainfall interception and fog precipitation in a tropical montane cloud forest of Guatemala. *Forest Ecology and Management*, 190 (2-3), 373-384. DOI: 10.1016/j.foreco.2003.11.004
- Holder, C. D. (2006). The hydrological significance of cloud forests in the Sierra de las Minas Biosphere Reserve, Guatemala. *Geoforum*, 37, 82-93. DOI: 10.1016/j.geoforum.2004.06.008
- Holwerda, F., Bruijnzeel, L. A., Barradas, V. L., Cervantes, J. (2013). The water and energy exchange of a shaded coffee plantation in the lower montane cloud forest zone of central Veracruz, Mexico. *Agricultural and Forest Meteorology*, 173, 1-13. DOI: 10.1016/j.agrformet.2012.12.015
- Holwerda, F., Bruijnzeel, L. A., Muñoz-Villers, L. E., Equihua, M., Asbjornsen, H. (2010). Rainfall and cloud water interception in mature and secondary lower montane cloud forests of central Veracruz, Mexico. *Journal of Hydrology*, 384, 84-96. DOI: 10.1016/j.jhydrol.2010.01.012
- Holwerda, F., Bruijnzeel, L. A., Scatena, F. N., Vugts, H. F., Meesters, A. G. (2012). Wet canopy evaporation from a Puerto Rican lower montane rain forest: The importance

El funcionamiento ecohidrológico del bosque mesófilo de montaña en dos ambientes contrastantes a lo largo de un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México

of realistically estimated aerodynamic conductance. *Journal of Hydrology*, 414-415, 1-15. DOI:10.1016/j.jhydrol.2011.07.033

Holwerda, F., Scatena, F. N., Bruijnzeel, L. A. (2006). Throughfall in a Puerto Rican lower montane rain forest: a comparison of sampling strategies. *Journal of Hydrology*, 327, 592-602. DOI: 10.1016/j.jhydrol.2005.12.014

Hu, J., y Riveros-Iregui, D. A. (2016). Life in the clouds: are tropical montane cloud forests responding to changes in climate? *Oecologia*, 180(4), 1061-1073. DOI: 10.1007/s004420153533x

Jarvis, A., y Mulligan, M. (2011). The climate of cloud forests. En L. A. Bruijnzeel, F. N. Scatena, & L. S. Hamilton (Eds.), *Tropical Montane Cloud Forests: Science for Conservation and Management* (pp. 39-56). Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press.

JCGM (Joint Committee for Guides in Metrology). (2008). *Evaluation of measurement data —Supplement 1 to the “Guide to the expression of uncertainty in measurement” — Propagation of distributions using a Monte Carlo method* (JCGM Publication No. 101). Retrieved from https://www.bipm.org/utls/common/documents/jcgm/JCGM_101_2008_E.pdf.

Kalos, M. H., y Whitlock, P. A. (2008). *Monte Carlo Methods*. Weinheim, Germany: Wiley-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA.

Klaassen, W., Bosveld, F., de Water, E. (1998). Water storage and evaporation as constituents of rainfall interception. *Journal of Hydrology*, 212-213, 36-50. DOI: 10.1016/S0022-1694(98)00200-5

- Köhler, L. (2002). *Die Bedeutung der Epiphyten im ökosystemaren Wasser- und Nährstoffumsatz verschiedener Altersstadien eines Bergwaldes in Costa Rica*, PhD Thesis, pp. 160. Universität Göttingen: Göttingen, Alemania.
- Levia, D. F., y Germer, S. (2015). A review of stemflow generation dynamics and stemflow-environment interactions in forests and shrublands. *Reviews of Geophysics*, 53, 673-714. DOI: 10.1002/2015RG000479
- Link, T. E., Unsworth, M., Marks, D. (2004). The dynamics of rainfall interception by a seasonal temperate rainforest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 124, 171–191. DOI: 10.1016/j.agrformet.2004.01.010
- Liu, S. G. (2001). Evaluation of the Liu model for predicting rainfall interception in forests world-wide. *Hydrological Processes*, 15(12), 2341-2360. DOI: 10.1002/hyp.264
- Llorens, P., y Gallart, F. (2000). A simplified method for forest water storage capacity measurement. *Journal of Hydrology*, 240, 131-144. DOI: 10.1016/S0022-1694(00)00339-5
- Manzur, G. A. (2010). Análisis gráfico. Parte II. Cálculo de incertidumbres. *Contactos*, 76, 49-57.
- McJannet, D., Jim, W., Reddell, P. (2007). Precipitation interception in Australian tropical rainforests: II. Altitudinal gradients of cloud interception, stemflow, throughfall and interception. *Hydrological Processes*, 21, 1703-1718. DOI: 10.1002/hyp.6346
- Mondragón, D., Valverde, T., Hernández-Apolinar, M. (2015). Population ecology of epiphytic angiosperms: A review. *Tropical Ecology*, 56, 01-39. DOI: 10.13140/2.1.4043.5849
- Muñoz-Villers, L. E., Holwerda, F., Alvarado-Barrientos, M. S., Geissert, D., Marín-Castro, B., Gómez-Tagle, A., McDonnell, J., Asbjornsen, H., Dawson, T., Bruijnzeel,

El funcionamiento ecohidrológico del bosque mesófilo de montaña en dos ambientes contrastantes a lo largo de un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México

- L. A. (2015). Efectos hidrológicos de la conversión del bosque de niebla en el centro de Veracruz, México. *Bosque*, 36(3), 395-407. DOI: 10.4067/S0717-92002015000300007
- Muñoz-Villers, L. E., Holwerda, F., Gómez-Cadénas, M., Equihua, M., Absjornsen, H., Bruijnzeel, L. A., Martín-Castro, B. E., Tobón, C. (2012). Water balances of old-growth and regenerating montane cloud forests in central Veracruz, Mexico. *Journal of Hydrology*, 462–463, 53-66. DOI: 10.1016/j.jhydrol.2011.01.062
- Myster, R. W. (2017). Gradient (elevation) vs. disturbance (agriculture) effects on primary cloud forest in Ecuador: floristics and physical structure. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 47, DOI: 10.1186/s40490-016-0085-8
- Nakai, T., Sumida, A., Daikoku, K., Matsumoto, K., van der Molen, M. K., Kodama, Y., Kononov, A. V., Maximov, T. C., Dolman, A. J., Yabuki, H., Hara, T., Ohta, T. (2008). Parameterisation of aerodynamic roughness over boreal, cool- and warm-temperate forests. *Agricultural and forest meteorology*, 148, 1916-1925. DOI: 10.1016/j.agrformet.2008.03.009
- Ponette-González, A., Weathers, K. C., Curran, L. M. (2010). Water inputs across a tropical montane landscape in Veracruz, Mexico: synergistic effects of land cover, rain and fog seasonality, and interannual precipitation variability. *Global Change Biology*, 16(3), 946-963. DOI: doi:10.1111/j.1365-2486.2009.01985.x
- Pryet, A., Dominguez, C., Fuente, P., Chaumont, C., Villacis, M., D'Ozouville, N., Violette, S. (2012). Quantification of cloud water interception along the windward slope of Santa Cruz Island, Galapagos (Ecuador). *Agricultural and Forest Meteorology*, 161, 94-106. DOI: 10.1016/j.agrformet.2012.03.018

El funcionamiento ecohidrológico del bosque mesófilo de montaña en dos ambientes contrastantes a lo largo de un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México

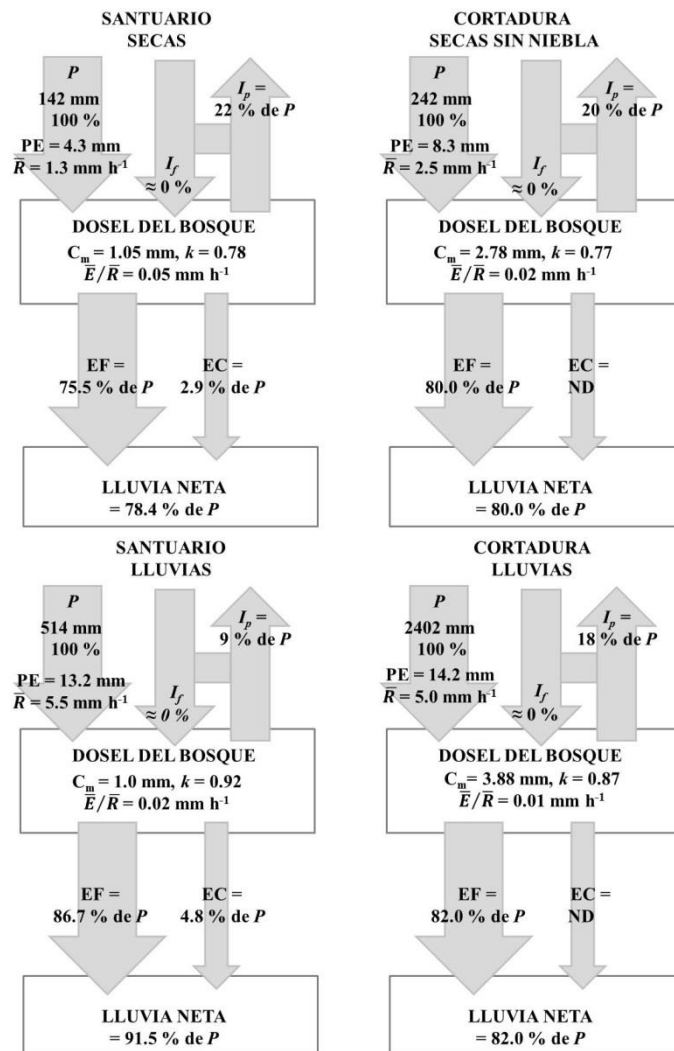
- Rapp, J. M., y Silman, M. R. (2012). Diurnal, seasonal, and altitudinal trends in microclimate across a tropical montane cloud forest. *Climate Research*, 55, 17-32. DOI: 10.3354/cr01127
- Rüger, N., Williams-Linera, G., Huth, A. (2010). Modeling the dynamics of tropical montane cloud forest in central Veracruz, Mexico. En L. A. Bruijnzeel, F. N. Scatena, L. S. Hamilton (Eds.), *Tropical Montane Cloud Forests: Science for Conservation and Management* (pp. 584-594). Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press.
- Rutter, A. J., Robins, P. C., Morton, A. J., Kershaw, K. A. (1972). A predictive model of rainfall interception in forests, 1. Derivation of the model from observations in a plantation of Corsican pine. *Agricultural Meteorology*, 9(5-6), 367-384. DOI: 10.1016/0002-1571(71)90034-3
- Stull, R. (2011). *Meteorology for Scientists & Engineers*. Vancouver, Canada: University of British Columbia.
- Sundqvist, M. K., Sanders, N. J., Wardle, D. A. 2013. Community and Ecosystem Responses to Elevational Gradients: Processes, Mechanisms, and Insights for Global Change. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 44, 261-80. DOI: 10.1146/annurev-ecolsys-110512-135750
- Toledo-Aceves, T., García-Franco, J. G., Hernández-Rojas, A., Macmillan, K. (2012). Recolonization of vascular epiphytes in a shaded coffee agroecosystem. *Applied Vegetation Science*, 15, 99-107. DOI: 10.1111/j.1654-109X.2011.01140.x
- Van Stan, J. T., y Pypker, T. G. (2015). A review and evaluation of forest canopy epiphyte roles in the partitioning and chemical alteration of precipitation. *Science of the Total Environment*, 536, 813-824. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2015.07.134

El funcionamiento ecohidrológico del bosque mesófilo de montaña en dos ambientes contrastantes a lo largo de un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México

- Veneklaas, E. J., y van Ek, R. (1990). Rainfall interception in two tropical montane rain forests, Colombia. *Hydrological Processes*, 4, 311-326. DOI: 10.1002/hyp.3360040403
- Vis, M. (1986). Interception, drop size distributions and rainfall kinetic energy in four colombian forest ecosystems. *Earth Surface Processes and Landforms*, 11, 591-603. DOI: 10.1002/esp.3290110603
- Williams-Linera, G. (1997). Phenology of Deciduous and Broadleaved-Evergreen Tree Species in a Mexican Tropical Lower Montane Forest. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 6(2), 115-127. DOI: 10.2307/2997568
- Williams-Linera, G. (2003). Temporal and Spatial Phenological Variation of Understory Shrubs in a Tropical Montane Cloud Forest. *Biotropica*, 35(1), 28-36.
- Williams-Linera, G., y Tolome, J. (1996). Litterfall, Temperate and Tropical Dominant Trees, and Climate in a Mexican Lower Montane Forest. *Biotropica*, 28(4), 649-656. DOI: 10.2307/2389051
- Williams-Linera, G., Toledo-Garibaldi, M., Gallardo, C. (2013). How heterogeneous are the cloud forest communities in the mountains of central Veracruz, Mexico? *Plant Ecology*, 214, 685-701. DOI: 10.1007/s11258-013-0199-5
- Zar, J. H. (2010). *Biostatistical Analysis*. New Jersey, USA: Pearson Prentice Hall.

El funcionamiento ecohidrológico del bosque mesófilo de montaña en dos ambientes contrastantes a lo largo de un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México

Apéndice S1. Comparación del proceso de interceptación de lluvia en el Santuario del Bosque de Niebla (Santuario) y la reserva la Cortadura, durante las temporadas de secas y lluvias. Se incluye la lluvia incidente (P), interceptación de lluvia relativa (I_p), escurrimiento foliar relativo (EF), escurrimiento caulinar relativo (EC) y lluvia neta relativa. Asimismo se presentan la interceptación de la niebla (I_f) y algunos factores involucrados en el proceso de interceptación de lluvia: tamaño medio de eventos de lluvia (PE), intensidad de la lluvia (\bar{R}), capacidad de almacenamiento del dosel (C_m), fracción de cobertura del dosel (k) y evaporación relativa (\bar{E}/\bar{R}). No determinado (ND). La información para la Cortadura fue tomada de Holwerda *et al.* (2010) y Muñoz-Villers *et al.* (2012).



DISCUSIÓN GENERAL

La presente investigación representa uno de los primeros esfuerzos enfocados en analizar los procesos de I_p , partición de la lluvia neta e I_f , en la franja de distribución de un mismo tipo de bosque de niebla. Los resultados mostraron que el flujo de entrada y salida del agua en el dosel puede presentar fuertes diferencias hacia los extremos de la franja de distribución del BMM del centro de Veracruz, México. La variación en los factores que regulan estos procesos, como el tamaño de los eventos de P y C_m , puede ser explicada en gran medida por el gradiente altitudinal en el que se distribuye el BMM del centro de Veracruz, México. Asimismo, se observó que los procesos de perturbación a los que están o estuvieron sujetos los bosques, pueden afectar la estructura del dosel y el sotobosque, con un efecto perceptible en el flujo del agua.

Diferencias en la interceptación de niebla y lluvia entre los extremos del gradiente

Una de las diferencias más significativas que se observaron entre los extremos de la franja de distribución del BMM del centro de Veracruz, fue que en el Santuario la aportación de agua al balance hídrico por medio del proceso de I_f fue imperceptible, mientras que en la Cortadura la aportación de agua procedente de la niebla fue de 8 % de P durante la temporada de secas (Holwerda *et al.*, 2010; Muñoz-Villers *et al.*, 2012). El valor de I_f observado en la Cortadura concuerda con lo observado en otros bosques de niebla de baja montaña. McJannet *et al.* (2007) reportaron valores de I_f entre 4 y 30 % de P en bosques de niebla de baja montaña con distinta exposición a los vientos dominantes en Australia y Holder (2006) reportó un valor de 6 % de P en la reserva de la biósfera Sierra de las Minas en Guatemala.

Si bien el porcentaje de ingreso de agua por I_f registrado en la Cortadura es relativamente pequeño, refleja un cambio significativo en las condiciones de humedad entre los dos sitios. En el santuario los eventos de niebla estuvieron presentes en un porcentaje muy pequeño del tiempo (2 %) y todos fueron de niebla ligera. En cambio en la Cortadura la niebla estuvo presente durante 36 % del tiempo (los períodos libres de niebla típicamente duraron sólo un par de días) y fue densa la mayor parte del tiempo (80 % de las horas con niebla presentaron una visibilidad < 500 m). Además, en la Cortadura los eventos de niebla fueron más largos que en el Santuario; aproximadamente 16 % de ellos duraron 24 hrs o más, mientras que en el Santuario ningún evento tuvo esta duración (Alvarado-Barrientos *et al.*, 2014, 2015). Debido a que no se cuenta con un registro histórico de la ocurrencia de niebla en el Santuario, es difícil detectar si las condiciones imperantes durante el periodo de análisis fueron normales o si se trata de un patrón alterado por los procesos de deforestación, cambio de uso de suelo o cambio climático. Se sabe que en la zona las características de la niebla pueden tener una variación importante en los ciclos anuales influenciados por fenómenos de La Niña y El Niño-Oscilación del sur (ENSO). La Niña tiende a disminuir la presencia de niebla y lluvia durante la temporada de secas, mientras que El Niño-Oscilación del sur tiende a aumentarlas (Ponette-González *et al.*, 2010; Holwerda *et al.*, 2010; Alvarado-Barrientos *et al.*, 2014). No obstante durante el ciclo anual 2013-2014 en que se realizaron las mediciones en el Santuario prevalecieron condiciones de neutralidad ya que no se presentaron estos fenómenos (CONAGUA, 2013, 2014). Mientras que en la Cortadura se observó la presencia de La Niña en la temporada seca del año 2009, en el cual se realizaron parte de mediciones para caracterizar la niebla en ese sitio (Alvarado-Barrientos *et al.*, 2014).

La pérdida de agua por I_p estuvo dominada por la evaporación posterior al evento de lluvia, tanto en el Santuario como en la Cortadura, por ello los controles determinantes de este proceso se consideran similares a lo largo del gradiente altitudinal (Holwerda *et al.*, 2010, 2013). Considerando las dos temporadas, la I_p presentó una diferencia de tan solo 4 % de P entre los extremos de la franja de distribución del BMM, con un valor más bajo en el Santuario (15 % de P), que en la Cortadura (19 % de P). Sin embargo, durante la temporada de lluvias la diferencia en I_p fue del doble entre sitios (18 % y 9 % de P , en la Cortadura y el Santuario, respectivamente). En esta temporada, el tamaño medio de los eventos de P fue similar en ambos sitios (13 y 14 mm en el Santuario y la Cortadura, respectivamente), por lo tanto la variación altitudinal de I_p parece estar determinada principalmente por las diferencias en C_m , cuyo valor fue casi cuatro veces mayor en la Cortadura (3.9 mm) que en el Santuario (1.0 mm).

Durante la temporada seca la I_p relativa fue similar entre ambos sitios estudiados (20 y 22 % de P para la Cortadura y el Santuario, respectivamente), pero el tamaño medio de los eventos de lluvia (8.3 y 4.3 mm para la Cortadura y el Santuario, respectivamente) y C_m (2.8 y 1.0 mm para la Cortadura y el Santuario, respectivamente) fueron muy distintos. Lo cual mostró que los principales controles de este proceso pueden anular mutuamente sus efectos debido a las variaciones altitudinales. En la Cortadura la reducción en el tamaño promedio de los eventos provocó un incremento moderado de la I_p relativa, ya que C_m se redujo. Mientras que en el Santuario la I_p relativa se duplicó debido a una fuerte reducción del tamaño promedio de los eventos de lluvia (ver arriba). De esta manera, aunque C_m fue casi tres veces mayor en la Cortadura, el reducido tamaño medio de los eventos de lluvia en el Santuario hizo que la I_p relativa fuera similar en el límite inferior y superior.

Mientras que las diferencias en el tamaño medio de los eventos fueron marcadas únicamente durante la temporada seca del año, los valores de C_m presentaron amplias diferencias durante todo el año, lo cual mostró su importancia en la variación altitudinal en el proceso de I_p . Los valores de C_m en el Santuario (1.0 mm) y la Cortadura (2.8-3.9 mm) se encuentran en el rango inferior y medio reportado para bosques lluviosos de baja montaña (0,4 – 5,6 mm; Link *et al.*, 2004; Fleischbein *et al.*, 2005; Holwerda *et al.*, 2012). Los datos de C_m reportados para bosques de niebla de baja montaña son muy escasos, por lo que es difícil comparar nuestros resultados. Köhler (2002) encontró un valor similar al reportado en la Cortadura en un bosque de niebla en Costa Rica (3.5 mm).

Uno de los principales factores que determina el valor de C_m es el IAF (Muñoz-Villers *et al.*, 2015). En la Cortadura el IAF tuvo un valor promedio de 6.3 mientras que en el Santuario varió entre 4.1 y 5.9 para las temporadas de secas y lluvias, respectivamente. La diferencia altitudinal observada en el IAF no fue suficientemente grande para explicar por sí sola la variación en C_m . Cabe señalar que en la Cortadura existe la posibilidad de una subestimación en el IAF debido a que fue estimado a partir de la producción anual de hojarasca y el área foliar específica a pesar de que existen árboles perennes (Gómez-Cárdenas, 2009). Mientras que en el Santuario, las diferencias en el IAF parecen no haber tenido un efecto notable en C_m , ya que este parámetro fue de 1 mm en las dos temporadas. Esto puede ser el resultado de altos rangos de incertidumbre en los parámetros utilizados para calcular C_m . Además, durante el periodo de medición con menor valor de k , prácticamente no se presentaron eventos de lluvia y la mayoría no saturaron el dosel por su reducido tamaño. Esto sesgó la estimación de C_m hacia el periodo con más eventos de lluvia, que coincidió con un estado más cerrado del dosel. Es necesario realizar mediciones durante varios ciclos anuales para tener una estimación más exacta de C_m .

Otro factor que parece estar siendo determinante en la variación de C_m entre los extremos de la franja de distribución del BMM es la carga de epífitas. Esta característica distintiva de la vegetación de los bosques de niebla suele aumentar considerablemente el valor de C_m , gracias a la elevada capacidad para absorber agua que tienen muchas especies (hasta 1000 % de absorbanza como porcentaje del peso seco y hasta 3 mm de P almacenada; Van Stan II y Pypker, 2015). La presencia de epífitas suele presentar una relación positiva con la niebla, debido a que dependen fuertemente de la humedad que obtienen por esta vía (Rapp y Silman, 2012; Pryet *et al.*, 2012; Mondragón *et al.*, 2015). En la Cortadura la niebla suele ser densa y está presente en aproximadamente 36 % del tiempo en la temporada seca, sin embargo no existen mediciones formales de carga de epífitas. De acuerdo a observaciones realizadas por los miembros del equipo de investigación, existe una mayor presencia de epífitas en ese sitio que en el Santuario (Comunicación personal Friso Holwerda). La escasa presencia de niebla observada en el Santuario durante la campaña analizada indica que las condiciones de humedad son muy distintas a las observadas en la Cortadura y pueden explicar en gran medida una menor presencia de epífitas. En el Santuario la mayoría de los árboles con epífitas no vasculares presentaron una cobertura baja y media (54 % de los árboles); únicamente 32 % de los árboles presentó una cobertura alta. Mientras que las epífitas vasculares solo estuvieron presentes en 23 % de los árboles y su cobertura fue baja. La cobertura de epífitas vasculares en el Santuario fue menor a la observada por Ponette-González *et al.* (2010) en seis fragmentos de bosque de niebla del Centro de Veracruz, todos, salvo uno, ubicados entre 1300 y 1600 m snm. En estos sitios 27 % de los árboles presentaron una carga baja de epífitas vasculares, 11 % media y 8 % alta.

La estructura y composición de la vegetación también pueden estar influyendo en C_m , ya que no solo las hojas retienen agua, también las ramas y los troncos de los árboles tienen

El funcionamiento ecohidrológico del bosque mesófilo de montaña en dos ambientes contrastantes a lo largo de un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México

una gran capacidad de almacenarla (Llorens y Gallart, 2000). Bosques dominados por especies de árboles con cortezas rugosas tienen una mayor capacidad de almacenar agua en ramas y troncos. Esta característica se potencializa en los árboles de mayor tamaño y edad, ya que la textura de la corteza suele hacerse más rugosa con el tiempo (Levia y Germer, 2015). Adicionalmente, en bosques maduros el tamaño de los árboles presenta una buena correlación con la biomasa de epífitas (Hietz-Seifert *et al.*, 1996).

En la Cortadura el dosel está dominado por especies de encinos (*Quercus ocoteifolia* y *Quercus corrugata*) que presentan cortezas lenticeladas a ligeramente rugosas (Gómez-Cárdenas, 2009). Otras especies codominantes son *Clethra macrophylla* (con corteza ligeramente rugosa), *Parathesis melanosticta* (con corteza lisa), y *Alchornea latifolia* (con corteza lisa a ligeramente fisurada; García *et al.*, 2008). Aunque las especies dominantes en las parcelas de monitoreo del Santuario son distintas, presentan características similares en su corteza: *Quercus sartorii* (con corteza lenticelada a ligeramente rugosa), *Quercus xalapensis* (con corteza muy rugosa), *Platanus mexicana* (con corteza lisa) y *Clethra macrophylla* (con corteza ligeramente rugosa). Parece no existir diferencias importantes en las características de la corteza de los árboles entre los sitios analizados, no obstante es importante profundizar en el estudio de este atributo a nivel de parcela y su efecto en el proceso de I_p en la zona.

Por otro lado, el DAP promedio de los árboles en las parcelas de monitoreo del Santuario fue $18 \text{ cm} \pm 16 \text{ cm}$ (información no publicada), mientras que en la Cortadura el DAP promedio fue $29 \text{ cm} \pm 22 \text{ cm}$ (García *et al.*, 2008), lo cual indica una importante diferencia en la distribución diamétrica de los árboles y en la frecuencia de árboles de grandes dimensiones. De acuerdo a Williams-Linera *et al.* (2013), no existe un patrón altitudinal en la altura, densidad y área basal de los bosques de niebla del Centro de Veracruz, por lo que

El funcionamiento ecohidrológico del bosque mesófilo de montaña en dos ambientes contrastantes a lo largo de un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México

las diferencias en el tamaño de los árboles puede estar ligada a los procesos de perturbación ocurridos en el pasado en el Santuario y a la capacidad del bosque para recuperar su estructura original. Rüger *et al.* (2010) realizaron modelaciones de regeneración de la vegetación en bosques de la zona, y encontraron que la densidad de árboles y el área basal por unidad de área pueden recuperarse en menos de 100 años, sin embargo la distribución diamétrica de cada especie puede tardar más de 300 años en recuperarse a partir del inicio del proceso de sucesión.

A pesar de que la estructura arbórea del Santuario presenta un valor medio de DAP relativamente bajo, es muy probable que la carga de epífitas vasculares sea similar a la de un bosque maduro no alterado del límite inferior de distribución. De acuerdo a estudios realizados en los bosques de niebla del Centro de Veracruz, la cobertura de epífitas suele recuperar en gran medida su densidad, diversidad y abundancia en pocos años (entre 5 y 10 años) después de haber sido removida por completo (Toledo-Aceves *et al.*, 2012; Acuña-Tarazona *et al.*, 2015).

Diferencias en la partición de la lluvia neta entre los extremos del gradiente

Las diferencias observadas en la lluvia neta entre los extremos de la franja de distribución del BMM en el centro de Veracruz fueron poco significativas. En la temporada seca la lluvia neta relativa fue 2 % más baja en el Santuario (78 % de *P*) que en la Cortadura (80 % de *P*). Mientras que en la temporada de lluvias se presentó 10 % más lluvia neta en el Santuario (92 % de *P*) que en la Cortadura (82 % de *P*). Aunque estas diferencias fueron pequeñas, la mayor importancia de la variación en la lluvia neta radicó en la manera en que el agua llegó al suelo. Mientras en que en la Cortadura prácticamente el 100 % de la lluvia neta estuvo constituida por EF, en el Santuario 4 % fue EC y 96 % fue EF.

En los bosques de niebla de baja montaña el EF constituye la mayor proporción de lluvia que atraviesa el dosel y llega al suelo, el rango de valores reportado se ubica entre 54 y 106 % de P (Bruijnzeel *et al.*, 2011). Los valores obtenidos para el Santuario (76 y 87 % de P para las temporadas de secas y lluvias, respectivamente) y la Cortadura (80 y 82 % de P) se encuentran dentro del rango antes mencionado. Considerando el promedio de las dos campañas, el EF relativo fue equivalente en ambos límites del gradiente altitudinal (81 % de P para los dos sitios). Por lo tanto, las diferencias en la partición de la lluvia neta entre el Santuario y la Cortadura están determinadas principalmente por las diferencias en EC y reflejan el grado de perturbación de estos bosques.

Es poco común que en los bosques de niebla se reporten valores de $EC \geq 1$ % de P (Bruijnzeel *et al.*, 2011). A diferencia de la Cortadura, en donde no se llevaron a cabo mediciones de EC porque se asumió que este parámetro tiene una aportación despreciable, en el Santuario se presentaron valores de entre 3 y 5 % de P para las temporadas de secas y lluvias, respectivamente. El EC representa una entrada puntual y concentrada de agua y nutrientes, que afecta los patrones de escorrentía e infiltración del agua, la distribución espacial de humedad y nutrientes del suelo, e incluso puede afectar la distribución de la vegetación del sotobosque y las epífitas en el dosel (Levia y Frost, 2003).

La diferencia observada en el EC entre los extremos de la franja de distribución del BMM obedece a las características estructurales del bosque en ambos sitios, ya que a nivel de parcela, la cantidad de EC depende principalmente de la densidad de individuos y su distribución diamétrica (Jordan, 1978; Takahashi *et al.*, 2011). Un gran número de individuos de tamaño pequeño generan más EC que unos cuantos árboles de grandes dimensiones (Manfroi *et al.*, 2004). En la Cortadura prácticamente no se observó vegetación de sotobosque y la densidad de árboles con $DAP > 2.5$ cm fue 2967 individuos

El funcionamiento ecohidrológico del bosque mesófilo de montaña en dos ambientes contrastantes a lo largo de un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México

por ha^{-1} (Muñoz-Villers *et al.*, 2012). Mientras que en el Santuario, en este mismo rango de tallas de árboles la densidad fue casi del doble (5924 individuos por ha^{-1} , dato no publicado). Tomando en cuenta todas las plantas leñosas > 1 m de altura, la densidad en el Santuario fue de 27,371 individuos ha^{-1} , de los cuales 2 % fueron árboles con DAP > 10 cm, 2 % fueron árboles pequeños con DAP de 5-10 cm y 96 % fueron plantas leñosas de sotobosque > 1 m de altura y DAP < 5 cm.

En el Santuario, los árboles y arbustos < 10 cm de DAP aportaron 80.7 % del EC por unidad de área, y la mayor proporción (70.1 % del EC) fue generada por la vegetación de sotobosque. Estos resultados son consistentes con los pocos estudios de bosques tropicales húmedos que han medido el EC en árboles pequeños y vegetación de sotobosque, los cuales han reportado una aportación de 65 a 90 % del EC por parte de estos grupos de la vegetación (Manfroi *et al.*, 2004; Hofhansl *et al.*, 2012).

Un factor que influye en la generación de EC es la capacidad individual de las plantas para canalizar el agua a los tallos, que puede ser evaluada mediante el cociente de flujo caulinar (CFC; Herwitz, 1986; Levia y Germer, 2015). Los valores de CFC observados en el Santuario estuvieron dentro del rango de valores reportados en distintos bosques tropicales (0.1 – 118; González-Martínez *et al.*, 2017). Los individuos < 10 cm de DBH colectaron más agua en relación con su área basal (rango medio de CFC de 20.2 a 36.1), que los árboles de mayor tamaño (CFC medio de 1.6). Las diferencias en los valores de CFC se explicaron tanto por el tamaño del árbol, como por otros atributos que influyen en la capacidad de los árboles y arbustos para canalizar el agua desde el dosel hacia el tallo (Levia *et al.*, 2015; Zimmermann *et al.*, 2015). Por ejemplo el crecimiento vertical de las ramas (Germer *et al.*, 2010), la textura lisa y el crecimiento monopodial (Honda *et al.*, 2014). En nuestro estudio, los grupos con CFC más alto tendieron a presentar mayor

proporción de área de copa/área basal, lo que indica un área de recolección proporcionalmente mayor en comparación con los árboles grandes.

Aunque se ha reportado una densidad alta de vegetación leñosa > 1 m de altura en distintos bosques tropicales húmedos (entre 2,511 y 11,217 individuos ha⁻¹; Grubb *et al.*, 1963; Di Stéfano y Hurtado, 1995; Guariguata *et al.*, 1997; Manfroi *et al.*, 2004; Dietz *et al.*, 2006; Mendonça *et al.*, 2010; Lü *et al.*, 2011; Morales-Salazar *et al.*, 2012), pocos estudios de EC han incluido en las mediciones arbustos y árboles pequeños, lo que sugiere que el EC de los bosques tropicales podría estar siendo sistemáticamente subestimado. Bosques sujetos a procesos de perturbación suelen presentar un dosel más abierto, que favorece una mayor densidad de árboles pequeños, en comparación con sitios no perturbados (Montagnini y Jordan, 2005; Royo y Carson, 2006; Barbier *et al.*, 2008). Esto ha sido evidente en la franja de distribución del BMM del centro de Veracruz, en donde el rango de densidades de árboles > 2 m de altura y < 5 cm DAP reportado para sitios no perturbados es de 1,560 a 3,560 individuos ha⁻¹ (Williams-Linera, 2002), mientras que el rango de valores reportado para sitios con algún grado con perturbación antropogénica es de 6,426 a 8,265 individuos ha⁻¹ (Williams-Linera, datos no publicados). La densidad de individuos para este rango de tallas en el Santuario fue de 6,216 individuos ha⁻¹, lo cual indica una mayor similitud con los sitios que tienen procesos de perturbación.

El Santuario comprende uno de los pocos remanentes de BMM maduro en el límite inferior de distribución del centro de Veracruz, ya que el cambio de uso de suelo a cafetales y pastizales, así como el crecimiento de las zonas urbanas está provocando su desaparición (Cruz-Angón *et al.*, 2010). Es común que los bosques situados en la parte baja de las montañas sean más susceptibles a procesos de perturbación antropogénica, ya que están más cercanos a los centros de población y tienen una mayor accesibilidad (Holder, 2006),

El funcionamiento ecohidrológico del bosque mesófilo de montaña en dos ambientes contrastantes a lo largo de un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México

lo cual crea un gradiente artificial de perturbación que afecta la composición y estructura de los bosques, así como su funcionamiento ecohidrológico (Myster, 2017). La presente investigación permitió comparar los procesos de interceptación de niebla y lluvia, y la partición de la lluvia neta en los extremos de la franja de distribución del BMM del centro de Veracruz, en el que no solo cambió el gradiente altitudinal de las condiciones climáticas, sino también el estado de perturbación que enfrentan los bosques.

CONCLUSIONES

En este estudio, las mediciones de I_p , I_f y partición de la lluvia neta realizadas cerca del límite inferior de distribución (1300 m) del BMM en el centro de Veracruz, México, fueron comparadas con datos generados previamente cerca del límite superior (2100 m snm). Mientras que la I_f a 2100 m de altitud fue estimada en 8 % de P durante la estación seca, no se observaron aportaciones significativas a 1300 m, reflejando una menor ocurrencia y densidad de niebla a esta altitud.

Los principales controles de la variación altitudinal del proceso de interceptación de lluvia (I_p) fueron las diferencias en la capacidad de almacenamiento de agua del dosel (C_m) y el tamaño promedio de los eventos de P . La C_m del bosque a 1300 m de altitud fue menor por un factor de entre tres y cuatro, dependiendo de la temporada, en comparación con el bosque a 2100 m de altitud. Debido a que durante la temporada de lluvias el tamaño promedio de los eventos de P fue muy similar en ambas altitudes, la I_p relativa a 1300 m (9 %) fue de tan solo la mitad que lo observado a 2100 m (18 %). Al contrario, en la temporada seca el tamaño medio de los eventos de P fue mucho menor a 1300 m que a 2100 m, resultando en valores similares de I relativa en ambas altitudes (22 y 20 % de P , respectivamente).

El funcionamiento ecohidrológico del bosque mesófilo de montaña en dos ambientes contrastantes a lo largo de un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México

Las diferencias en C_m reflejaron variaciones altitudinales en el índice de área foliar y la carga de epífitas, así como diferencias en la estructura arbórea. No está claro en qué medida estas variaciones son naturales o inducidas por el hombre. Sin embargo, los resultados de este estudio mostraron que tienen un efecto muy importante en el funcionamiento ecohidrológico del bosque, que puede ser igual e incluso más importante que las variaciones altitudinales de las características de P .

El porcentaje de variación en la lluvia neta entre los extremos del gradiente altitudinal fue pequeño (entre 2 y 10 % para las temporadas de secas y lluvias, respectivamente), sin embargo, la mayor importancia de esta variación radicó en la manera en que el agua llega al suelo. Considerando el promedio de las dos campañas, el EF relativo fue equivalente en ambos límites del gradiente altitudinal (81 % de P para los dos sitios). Por lo tanto, las diferencias en la partición de la lluvia neta entre el Santuario y la Cortadura están determinadas principalmente por las diferencias en EC y reflejan el grado de perturbación de estos bosques.

Los valores de EF obtenidos para el Santuario (76 y 87 % de P para las temporadas de secas y lluvias, respectivamente) y la Cortadura (80 y 82 % de P) se encuentran dentro del rango reportado para bosques de niebla de baja montaña. Sin embargo el EC estimado para el Santuario (3 a 5 % de P para las temporadas de secas y lluvias, respectivamente) es considerablemente superior al reportado para la mayoría de los estudios. La vegetación de sotobosque (> 1 m de altura y <5 cm de DBH) y los árboles pequeños (DBH de 5 a 10 cm) contribuyeron de manera importante (70 % y 11 %, respectivamente) al EC por unidad de área. Esto fue posible gracias a su elevada capacidad para canalizar el agua de las copas hacia los tallos, en comparación con los árboles del dosel. Sin embargo, en el caso de la

El funcionamiento ecohidrológico del bosque mesófilo de montaña en dos ambientes contrastantes a lo largo de un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México

vegetación del sotobosque, la alta densidad de individuos (96 % de la densidad total) fue el factor más importante para generar una la elevada aportación de EC.

Los estudios que miden EC en la vegetación del sotobosque y árboles pequeños son relativamente escasos. Es importante incluir a la vegetación del sotobosque en las mediciones de EC para evitar una subestimación de este parámetro y posibles errores en el balance hídrico del dosel, particularmente en bosques sujetos a perturbación que presentan una alta densidad de plantas en el sotobosque.

Esta investigación permitió comparar los procesos de interceptación de niebla y lluvia y partición de la lluvia neta en los extremos de la franja de distribución del BMM, en donde no solo hay un gradiente altitudinal en las condiciones climáticas, sino también hay variación en las condiciones de perturbación a que están sujetos los bosques.

REFERENCIAS

- Bruijnzeel, L. A. (2001). Hydrology of tropical montane cloud forests: a reassessment. *Land Use and Water Resources Research*, 1, 1.1-1.18.
- Bruijnzeel, L. A. (2004). Hydrological functions of tropical forests: not seeing the soil for the trees? *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 104, 185-228.
- Bruijnzeel, L. A. (2005). Tropical montane cloud forest: a unique hydrological case. En M. Bonell y L. A. Bruijnzeel (Eds.), *Forests, Water and People in the Humid Tropics* (pp. 462-483). Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press.
- Bruijnzeel, L. A., y Proctor, J. (1995). Hydrology and biogeochemistry of tropical montane cloud forests: what do we really know? En L. S. Hamilton, J. O. Juvik, F. N. Scatena (Eds.), *Tropical Montane Cloud Forests* (pp. 38-78). New York, USA: Springer Verlag.
- Bubb, P., May, I., Miles, L., Sayer., J. (2004). *Cloud Forest Agenda*. Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press, United Nations Environment Program, World Conservation Monitoring Centre.
- Challenger, A. (1998). La zona ecológica templada húmeda (el bosque mesófilo de montaña). En Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) (Ed.), *Utilización y Conservación de los Ecosistemas Terrestres de México, Pasado, Presente y Futuro* (pp. 443-518). Distrito Federal, México: CONABIO.
- Challenger, A., y Soberón, J. (2008). Los ecosistemas terrestres. En Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) (Ed.), *Capital natural de México* (Vol. I, pp. 87-108). Distrito Federal, México: CONABIO.

El funcionamiento ecohidrológico del bosque mesófilo de montaña en dos ambientes contrastantes a lo largo de un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México

CONAGUA (Comisión Nacional del Agua). (2013). *Reporte del clima en México. Reporte anual 2013*. Distrito Federal, México: CONAGUA.

CONAGUA (Comisión Nacional del Agua). (2014). *Reporte del clima en México. Reporte anual 2014*. Distrito Federal, México: CONAGUA.

CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). (2010). *El Bosque Mesófilo de Montaña en México: Amenazas y Oportunidades para su Conservación y Manejo Sostenible*. Distrito Federal, México: CONABIO.

FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations). (2006). *Global Forest Resources Assessment 2005. Progress towards sustainable forest management*. Roma, Italia: FAO.

Gerrits, A. M. J., y Savenije, H. H. G. (2011). Interception. En P. Rogers, S. Uhlenbrook, F. Frimmel, K. Hanaki, T. Vereijken (Eds.), *Treatise on Water Science* (pp. 89-101). Amsterdam, Netherlands: Elsevier.

González-Espinosa, M., Meave, J. A., Ramírez-Marcial, N., Toledo-Aceves, T., Lorea-Hernández, F. G., Ibarra-Manríquez, G. (2012). Los bosques de niebla de México: conservación y restauración de su componente arbóreo. *Ecosistemas*, 21(1-2), 36-52.

Goulden, M. L., Anderson, R. G., Bales, R. C., Kelly, A. E., Meadows, M., Winston, G. C. (2012). Evapotranspiration along an elevation gradient in California's Sierra Nevada. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 117, 2156-2202. DOI:10.1029/2012JG002027

Hamilton, L.S. (1995). Mountain cloud Forest conservation and research: a synopsis. *Mountain Research and Development*, 15, 259-266.

El funcionamiento ecohidrológico del bosque mesófilo de montaña en dos ambientes contrastantes a lo largo de un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México

- Karmalkar, A. V., Bradley, R. S., Diaz, H. F. (2008). Climate change scenario for Costa Rican montane forests. *Geophysical Research Letters*, 35(L11702), 1-5. DOI:10.1029/2008GL033940
- Katata, G. (2014). Fogwater deposition modeling for terrestrial ecosystems: A review of developments and measurements. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 119, 8137-8159.
- Lawton, R. O., Nair, U. S., Pielke, R. A., Welch, R. M. (2001). Climatic Impact of Tropical Lowland Deforestation on Nearby Montane Cloud Forests. *Science*, 294, 584-587.
- Luna, V. I., Alcántara, O., Espinosa, D., Morrone, J. J. (1999). Historical relationships of the Mexican cloud forests: a preliminary vicariance model applying Parsimony Analysis of Endemicity to vascular plant taxa. *Journal of Biogeography*, 26, 1299-1305.
- Malhi, Y., Silman, M., Salinas, N., Bush, M., Meir, P., Saatchi, S. (2010). Introduction: Elevation gradients in the tropics: laboratories for ecosystem ecology and global change research. *Global Change Biology*, 16, 3171-3175.
- Muñoz-Villers, L. E., y McDonnell, J. J. (2012). Runoff generation in a steep, tropical montane cloud forest catchment on permeable volcanic substrate. *Water Resources Research*, 48, W09528. DOI:10.1029/2011WR011316
- Rzedowski, J. (1996). Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botánica Mexicana*, 35, 25-44.
- Rzedowski, J. (2006). *Vegetación de México*. Distrito Federal, México: CONABIO.
- Scatena, F. N., Bruijnzeel, L. A., Bubb, P., Das, S. (2010) Setting the stage. En L. A. Bruijnzeel, F. N. Scatena, L. S. Hamilton (Eds.), *Tropical Montane Cloud Forests*

El funcionamiento ecohidrológico del bosque mesófilo de montaña en dos ambientes contrastantes a lo largo de un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México

Science for Conservation and Management (pp. 3-13). Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press.

Stadtmüller, T. (1987). *Cloud Forests in the Humid Tropics: A Bibliographic Review*. Turrialba, Costa Rica: United Nations University.

Still, C. J., Foster, P. N., Schneider, S. H. (1999). Simulating the effects of climate change on tropical montane cloud forests. *Nature*, 398, 608-610.

Zadroga, F. (1981). The hydrological importance of a montane cloud forest area of Costa Rica. En R. Lal, y E. W. Russell (Eds.), *Tropical Agricultural Hydrology* (pp. 59-73). New York, USA: John Wiley and Sons.

Gómez-Cárdenas, M. (2009). *Transpiration by Contrasting Vegetation Cover Types in the Montane Cloud Forest Belt of Eastern Mexico*. PhD Tesis. Iowa State University: Iowa, USA. (No publicado).

Gotsch, S. G., Asbjornsen, H., Goldsmith, G. R. (2016). Plant carbon and water fluxes in tropical montane cloud forests. *Journal of Tropical Ecology*, 32, 404-420.

Hietz-Seifert, U., Hietz, P., Guevara, S. (1996). Epiphyte vegetation and diversity on remnant trees after forest clearance in southern Veracruz, Mexico. *Biological Conservation*, 75, 103-111.

Köhler, L., Tobón, C., Arnoud, K.F., Bruijnzeel, L.A. (2007). Biomass and water storage dynamics of epiphytes in old-growth and secondary montane cloud forest stands in Costa Rica. *Plant Ecology*, 193, 171-184.