



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

**FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
IZTACALA**

**Efecto microambiental en la estructura arbórea
en un bosque mesófilo de montaña en el estado de
Hidalgo: importancia para su conservación**

QUE PRESENTA:

LUIS FERNANDO LÓPEZ CALVILLO

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

NOMBRE DEL TUTOR DEL TRABAJO:

DR. ERNESTO CHANES RODRÍGUEZ RAMÍREZ

RECEPCIONAL ESCRITO

**LOS REYES IZTACALA, TLALNEPANTLA,
ESTADO DE MÉXICO (FES IZTACALA)**

2023





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.

Agradecimientos académicos

Agradezco al proyecto DGAPA-PAPIIT IN223218 “*Evaluando la vulnerabilidad ecológica de especies arbóreas relictas/diagnósticas del bosque templado húmedo del este de México*”, el cuál financió este trabajo.

Agradezco al Laboratorio de Biogeografía y Sistemática, de la Facultad de Ciencias, UNAM que me permitieron trabajar en sus instalaciones, así como al Dr. Othón Alcántara Ayala, quien apoyo con la identificación de ejemplares.

Agradecimiento especial a la Sra. Esperanza, quien nos dio alojamiento y hospitalidad en su casa durante la duración de todo el proyecto.

Agradezco al comité de revisores: Dra. María Félix Ramos Ordoñez, Dr. José Daniel Tejero Díez, Dra. Mercedes Isolda Luna Vega y Mtro. Arturo Romero Santamaría por su tiempo en revisar este trabajo y sus comentarios.

Muchas gracias.

Agradecimientos personales

A mis padres Jesús y Beatriz, mi hermano Carlos. Gracias por su apoyo durante este momento de mi vida a pesar de todo.

A los Wansos, Poncho, Paulo, Rober, Charly, Edgar y Aleex. Son la mera banda.

A los chicos del laboratorio: al doctor Hernán, al doctoro Othón, la Mtra. Celia y la Dra. Isolda por su guía, su conocimiento y su amabilidad al trabajar con ustedes. Han sido una parte muy importante en este proceso.

A la Biol. Pamela Zepeda Gutiérrez, por apoyarme y alentarme a persistir en este proyecto. Gracias por todo este tiempo juntos, por tu amor y por paciencia.

En general a todos aquellos que me han acompañado durante este proceso. No es mucho, pero es trabajo honesto. Los quiero mucho y disculpen la tardanza.

Muchas gracias.

Contenido

Resumen	1
Introducción	2
Antecedentes	3
Estudios microambientales en Hidalgo	3
Estudio de las comunidades vegetales en Hidalgo	3
Objetivo general	4
Objetivos particulares	4
Hipótesis	4
Área de estudio	5
Ubicación y geografía	5
Unidades de muestreo	6
Composición florística y análisis de la vegetación	8
Análisis de biodiversidad	8
Diversidad β	9
Correlación entre variables microambientales y recambio de la diversidad arbórea	9
Resultados	10
Composición florística	10
Diversidad de especies arbóreas	15
β-diversidad	15
Efectos de las variables microambientales en la diversidad arbórea	16
Discusión	20
Conclusiones	24
Bibliografía NOTA: mostrar cuidado en la estructura de las referencias	24

FIGURA

<u>FIGURA 1. MAPA DE SITIO DE ESTUDIO. LOCALIDAD DE MEDIO MONTE. SE OBSERVAN LOS PUEBLOS ALEDAÑOS A LA LOCALIDAD Y LA CERCANÍA CON RELACIÓN A LA CABECERA MUNICIPAL DE SAN BARTOLO TUTOTEPEC, HIDALGO. MAPA REALIZADO CON LOS DATOS LIBRES DEL PORTAL DE CONABIO (2022).</u>	6
<u>FIGURA 2. ESQUEMATIZACIÓN DE LAS UNIDADES DE MUESTREO.</u>	7
<u>FIGURA 3. VALOR DE IMPORTANCIA RELATIVA (VIR). SE RESALTAN CON SUS ABREVIATURAS TRES VALORES MÁS ALTOS Y EL VALOR MÁS BAJO. ABREVIATURAS SE REFIEREN AL CUADRO 1.</u> ...	12
<u>FIGURA 4. PERFILES DE VEGETACIÓN POR TRANSECTO (100 M). LAS ABREVIATURAS DE CADA OBJETO HACEN REFERENCIA AL CUADRO 1. SE MENCIONA TAMBIÉN LA ALTURA MÁXIMA REGISTRADA (MAX.), ASÍ COMO LA MÍNIMA (MIN.).</u>	13
<u>FIGURA 5. DISIMILITUD TOTAL EN LA COMPOSICIÓN DE ESPECIES ENTRE RECAMBIO (B.3) Y ANIDAMIENTO BRICH) OBTENIDAS POR PARES DE TRANSECTOS DEL BMM DE MEDIO MONTE.</u>	16
<u>FIGURA 6. DISPERSIÓN DE LOS VALORES MICROAMBIENTALES EN LOS TRANSECTOS DEL BMM DE MEDIO MONTE. LOS NIVELES ALTOS Y BAJOS DE LAS CAJAS REPRESENTAN EL 75% Y EL 25% Y LOS “BIGOTES” REPRESENTAN EL 90% Y EL 10%. LA LÍNEA SÓLIDA QUE DIVIDE LA CAJA REPRESENTA LA MEDIA.</u>	17
<u>FIGURA 7. PROYECCIÓN DE LAS VARIABLES MICROAMBIENTALES Y ESPECIES ARBÓREAS DE CADA TRANSECTO EN UNA ORDENACIÓN ESPACIAL CONSTRUIDA CON UN ANÁLISIS RDA. LA LONGITUD Y DIRECCIÓN DE LAS FLECHAS INDICAN EL GRADO DE RELEVANCIA Y LA DIRECCIÓN DE ASOCIACIÓN. LAS ABREVIATURAS ESTÁN EN EL CUADRO 1.</u>	18
<u>FIGURA 8. CURVAS DE SEIS ESPECIES ARBÓREAS CON LOS MÁS ALTOS VALORES VIR CONTRA VARIABLES MICROAMBIENTALES ESPECÍFICAS. ESTAS RESPUESTAS FUERON ESTIMADAS CON EL MODELO LINEAR QUASI-POISSON (GLM) Y SELECCIONADAS A TRAVÉS DEL CRITERIO DE INFORMACIÓN AKAIKE. DONDE: BM= <i>BEILSCHMIEDIA MEXICANA</i>; CF= <i>CYATHEA FULVA</i>; QL= <i>QUERCUS LAURINA</i>; MS= <i>MAGNOLIA SCHIEDEANA</i>; Y DS= <i>DICKSONIA SELLOWIANA</i> VAR. <i>ARACHNEOSA</i>.</u>	20

CUADRO

<u>CUADRO 1. COMPOSICIÓN DE ESPECIES POR TRANSECTO Y SU RESPECTIVO VALOR DE IMPORTANCIA RELATIVA.</u>	1
<u>CUADRO 2. VALORES DE RIQUEZA Y DIVERSIDAD DE ESPECIES ($Q=0$ Y $Q=1$), INTERVALO DE CONFIANZA (CI), Y VALORES DE COMPLETITUD (SC) DE ESPECIES ARBÓREAS DEL BMM DE MEDIO MONTE.</u>	15
<u>CUADRO 3. RESULTADOS DEL ANÁLISIS DE RDA PARA VARIABLES MICROAMBIENTALES. LOS PORCENTAJES DE VARIANZA EN LOS DATOS DE ESPECIES ARBÓREAS Y LA RELACIÓN DE LAS VARIABLES MICROAMBIENTALES EXPLICADAS POR LA REDUNDANCIA DE LOS EJES SON ACUMULATIVOS.</u>	18
<u>CUADRO 4. RESUMEN DEL ANÁLISIS DEL MODELO LINEAR DE QUASI-POISSON (GLM) DE LAS VARIABLES MICROAMBIENTALES Y SU EFECTO EN ESPECIES CON VALORES VIR ALTOS.</u>	19



EFECTO MICROAMBIENTAL EN
LA ESTRUCTURA ARBÓREA EN UN
BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA EN
EL ESTADO DE HIDALGO:
IMPORTANCIA PARA SU
CONSERVACIÓN

Efecto microambiental en la estructura arbórea en un bosque mesófilo de montaña en el estado de Hidalgo: importancia para su conservación

Resumen

Las variables microambientales del suelo han mostrado tener relación en la composición de árboles en el bosque mesófilo de montaña (BMM) en Hidalgo, estado que alberga el 34% de riqueza de especies del total estimado para el BMM. Por lo tanto, entender la fluctuación microambiental en los efectos de los fragmentos pequeños en la diversidad de los árboles es crucial para mantener los ecosistemas de los BMM. El objetivo de este trabajo fue evaluar estas fluctuaciones para contestar las siguientes dos preguntas: 1) ¿Difiere la diversidad α y β -arbórea entre transectos, incluso en una distancia corta entre ellos?; y 2) ¿Existe alguna variable microambiental concreta que influya en las especies arbóreas específicas? Se establecieron cuatro transectos permanentes durante un año (2019) en un BMM para evaluar la diversidad de especies arbóreas, su estructura, así como las variables microambientales: humedad del suelo, temperatura del suelo, pH, profundidad de la hojarasca e incidencia de la luz. Nuestros resultados mostraron que la diversidad α no fue diferente entre los transectos; no obstante, la diversidad β -específica de los árboles, se explica principalmente por el recambio. La humedad del suelo, la temperatura del suelo, y la incidencia de la luz influyeron directamente en el recambio de una especie por otra (β .3). Encontramos un efecto microambiental similar en las especies arbóreas específicas: *Beilschmiedia mexicana*, *Cyathea fulva*, *Dicksonia sellowiana* var. *arachneosa*, *Fagus mexicana*, *Magnolia schiedeana* y *Quercus delgadoana*. El presente trabajo proporciona información para discernir la protección de ciertas zonas como microrefugios, así como también permite evaluar la calidad y la estabilidad del hábitat en un pequeño fragmento de BMM del este de México.

Introducción

El bosque mesófilo de montaña (BMM) es un ecosistema que se define por presentar atributos fisonómicos, climáticos, estructurales y fenológicos específicos (Motzer, 2005). Se caracteriza por la presencia de especies de plantas de tipo “mesófilo”, es decir, especies que se desarrollan en condiciones de humedad abundante en el medio terrestre (Rzedoswki, 2006), así como por su distribución en ecotonos asociados a géneros de especies arbóreas Neárticas (e.g., *Pinus*, *Quercus*, *Podocarpus*, *Fagus*, *Liquidambar* y *Magnolia* principalmente) y Neotropicales (*Meliosma*, *Befaria*, *Clethra*, y *Dipholis*). De igual manera, es característico la presencia de musgos, orquídeas, lianas, bejucos, bromelias y helechos arborescentes (Jardel-Peláez *et al.* 2014) que llegan a presentar gran diversidad y endemidad en comparación con otros ecosistemas (Sarukhán, 2014). Dicha diversidad es resultado de la heterogeneidad topográfica y microambiental del BMM (Gonzalez-Espinosa *et al.* 2011), ya que la interacción entre estos dos propicia cambios a pequeña escala, en la estructura de la vegetación, y consecuentemente, en la distribución y composición de nichos ecológicos, lo que influye en el recambio de especies (Williams-Linera 2000). Asimismo, estas particularidades topográficas y microambientales influye, en procesos ecológicos fundamentales en los ecosistemas forestales, por ejemplo, intervienen desde el momento de la dispersión y germinación de las semillas, desarrollo de las plántulas y establecimiento de juveniles de las diferentes poblaciones que las conforman (Geßler *et al.* 2007).

En México, el BMM presenta una distribución geográfica archipelágica a lo largo de cadenas montañosas, ocupando menos del 1% de superficie del territorio nacional, influenciada por la condensación de humedad, que responde a los altos niveles de precipitación durante todo el año (Gual-Díaz & González-Medrano, 2014; Sarukhán, 2014). Debido a esta característica climática, el BMM provee de servicios ambientales importantes como captación y regulación de agua dulce, energía hidroeléctrica, protección contra deslizamientos y erosión del suelo, regulación del clima y almacenamiento de carbono (Jardel-Peláez *et al.* 2014; Mendoza-Vega *et al.* 2003).

El BMM puede definirse de manera general como el conjunto de bosques mixtos dominados por árboles latifoliados, que se encuentran en zonas montañosas de altitud media ($\approx 600-3200$ msnm), en condiciones bioclimáticas mesotermales (con temperatura media de

alrededor de 10 a 20 °C) y húmedas, con una evapotranspiración potencial inferior a la precipitación pluvial anual (Jardel-Peláez *et al.* 2014). Igualmente, este ecosistema ha tenido una larga historia biogeográfica, pues el registro fósil muestra que en México estuvo distribuido en el norte de Chiapas, así como en el sureste de Veracruz y ampliamente en Hidalgo, y que posee una relación con los BMM del este de Asia (Toledo-Aceves *et al.* 2011). Esto demuestra que su distribución geográfica fragmentada es indudablemente cambiante a lo largo del tiempo (Luna-Vega *et al.* 1999).

Antecedentes

Estudios microambientales en Hidalgo

Pocos trabajos de índole microambiental se han realizado para el BMM del estado de Hidalgo. Como único trabajo específico en este tema, se reporta el de Rodríguez-Ramírez *et al.* (2018a), donde se compararon las localidades de El Gosco y La Mojonera, Medio Monte y Tutotepec, y se estableció que la variación de la riqueza de árboles y arbustos en las cuatro localidades estuvo correlacionada significativamente con el pH del suelo, cantidad de hojarasca, humedad del suelo, temperatura del suelo, profundidad de la hojarasca y la humedad de suelo.

Estudio de las comunidades vegetales en Hidalgo

Para el estado de Hidalgo se reporta una riqueza de 1006 especies de plantas vasculares, pertenecientes a 146 familias y 520 géneros, de las cuales 101 géneros son árboles (Luna-Vega & Alcántara-Ayala, 2001). El BMM hidalguense presenta de dos a tres estratos arbóreos, donde el estrato alto es usualmente representado por *Liquidambar styraciflua* L. y algunas especies de *Quercus*, mientras que en el estrato medio se presentan *Carpinus caroliniana* Walter y varias especies de *Quercus* L. (Luna-Vega & Alcántara-Ayala, 2001; González-Murillo, 2012; Monterroso-Rivas *et al.*, 2013). Las variaciones en estos estratos están relacionadas con la altitud, orientación de la ladera, el relieve propio del sitio y la humedad (Alcántara-Ayala & Luna-Vega, 1997; Mayorga-Saucedo, 2002; Escutia-Sánchez, 2004; Alcántara-Ayala, 2009; entre otros).

En el estado de Hidalgo se ha reportado que, dentro de algunos BMM pertenecientes a la Sierra Madre Oriental, localidades como Medio Monte, La Mojonera y Tutotepec, el taxón *Fagus mexicana* Martínez presenta un alto Valor de Importancia

Relativa (VIR), confiriéndole una importancia a estos lugares ya que a esta especie se le considera relictual (Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2013, 2018b). De igual manera, resalta que en Medio Monte y Tutotepec, la presencia de taxones como *Cyathea fulva* y *Dicksonia sellowiana* indican condiciones de temperatura moderada, disponibilidad de agua durante todo el año y una alta densidad del dosel (Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2018a).

Objetivo general

Establecer qué relación existe entre la composición arbórea y ciertos factores microambientales en diferentes sitios del BMM en Medio Monte, Hidalgo.

Objetivos particulares

- Definir los parámetros microambientales que caracterizan cada uno de los cuatro sitios escogidos para este estudio.
- Determinar la estructura arbórea de un fragmento de BMM de la localidad de “Medio Monte”, Hidalgo.
- Evaluar y comparar la diversidad alfa y equidad entre 4 sitios con diferencias microambientales de BMM.
- Evaluar la diversidad beta (recambio y anidamiento) entre los cuatro sitios dentro del BMM.

Hipótesis

En este estudio se plantea que la heterogeneidad y ensambles de especies en diferentes sitios están correlacionados a las variaciones de los parámetros microambientales. Estas variaciones se reflejan en los diferentes valores de diversidad de cada unidad de muestreo.

Materiales y Métodos

Área de estudio

El estado de Hidalgo es el tercer estado con mayor superficie ocupada por BMM (21,641 ha), después de Oaxaca y Chiapas (Rzedowski, 1996). Presenta una distribución discontinua a lo largo de las montañas, así como una compleja composición florística relictó-endémica (Luna-Vega *et al.* 1999; Alcántara Ayala & Luna-Vega, 2001; Ponce-Vargas *et al.* 2006). Se reporta que el estado de Hidalgo alberga el 34% de riqueza de vegetación del BMM reportada en 1991 por Rzedowski (Luna-Vega & Alcántara-Ayala, 2004).

Ubicación y geografía

El estudio fue llevado a cabo en el Área Natural Protegida “Medio Monte”, al noroeste de la cabecera municipal de San Bartolo Tutotepec, Hidalgo en las coordenadas 20.414836°, -98.240351°. La vegetación del sitio de estudio es BMM, con un intervalo altitudinal entre 1800 a 1850 msnm (Figura 1, encontrándose completamente en la provincia fisiográfica de la Sierra Madre Oriental. El municipio colinda al norte con el estado de Veracruz y el municipio de Huehuetla, Hidalgo; al este con el municipio de Huehuetla, Hidalgo; al sur con los municipios de Huehuetla, Tenango de Doria y Metepec, Hidalgo; al oeste con el municipio de Agua Blanca de Iturbide, Hidalgo y el estado de Veracruz de Ignacio de la Llave (INEGI, 1989). El clima es templado (Cwb *sensu* Peel *et al.*, 2007) con tres periodos estacionales bien marcados a través del año: seco-fresco de octubre a enero, seco-cálido de febrero a mayo y veranos frescos de junio a septiembre. La temperatura media anual es 12.7–14°C (Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2021), la precipitación anual es de 1200–2015 mm, y humedad relativa de 60–85% (Miranda & Sharp, 1950). El tipo de suelo es húmico (Th) Andisol (FAO-UNESCO, 1998) y pH de 4 a 6 (Peters, 1995).

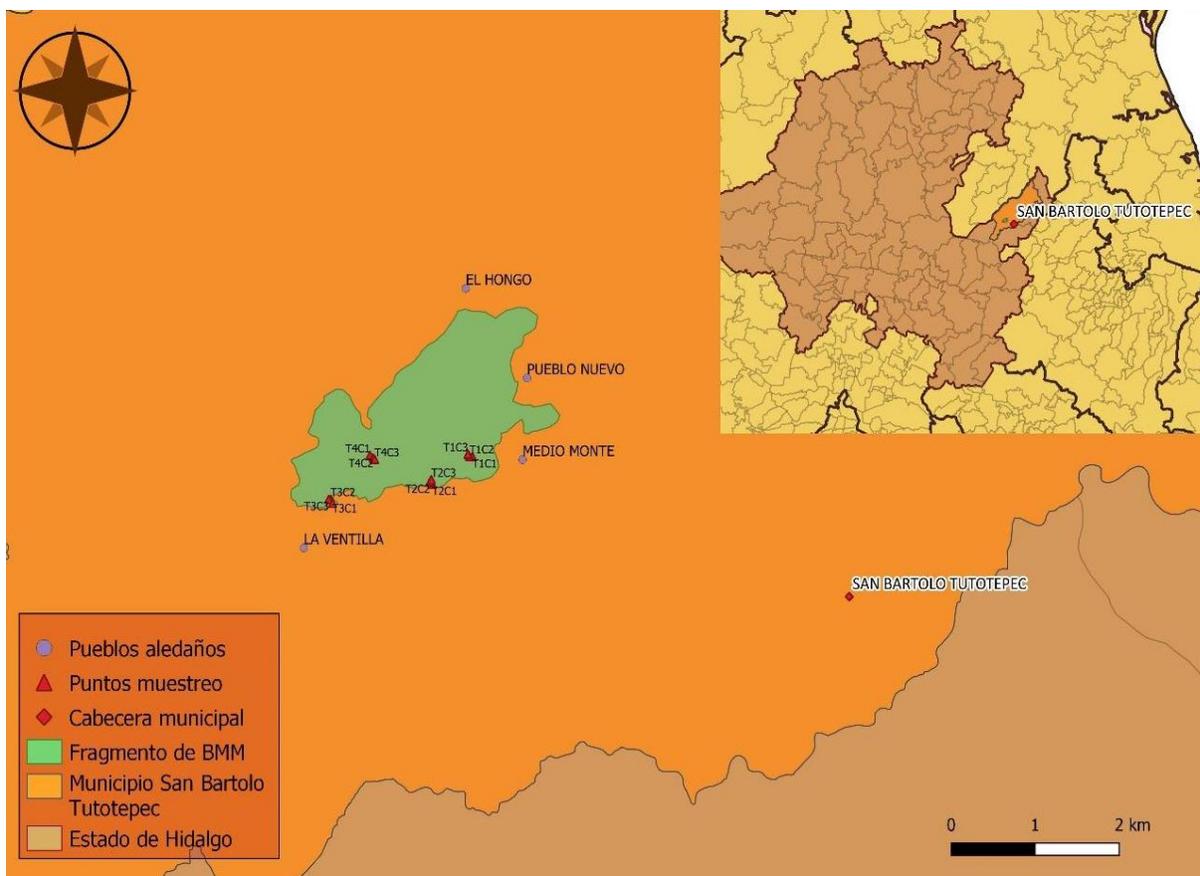


Figura 1. Mapa de sitio de estudio. Localidad de Medio Monte. Mapa realizado con los datos libres del portal de CONABIO (2022).

Unidades de muestreo

Este trabajo se realizó siguiendo las recomendaciones de Roberts-Pichette y Gillespie (1999):

- En áreas representativas y heterogéneas del BMM se ubicaron de manera aleatoria, cuatro transectos de 100 m con orientación Norte-Sur, previamente marcados con un GPS (Garmin ® eTrex 10), tomando en cuenta la ausencia de influencia antrópica (potreros, manchas urbanas y tala).
- En cada transecto se colocaron tres unidades de muestreo (UM) de 20 x 20 m a lo largo de cada transecto, dejando 20 metros de espacio entre cada unidad (Figura 2).

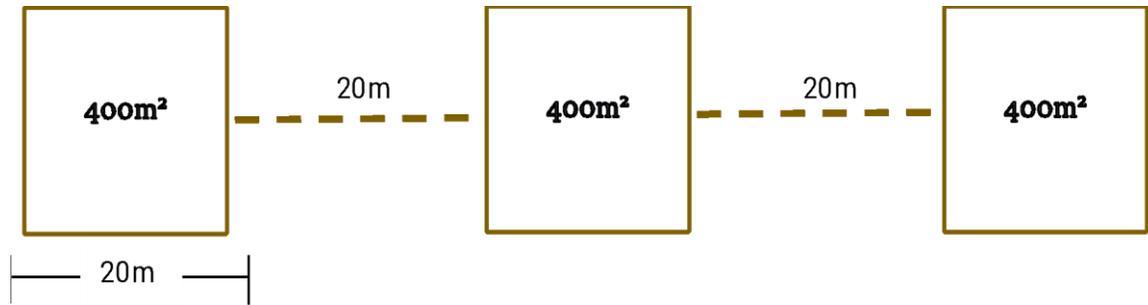


Figura 2. Esquemización de las unidades de muestreo.

Composición florística y análisis de la vegetación

La recolección de ejemplares de especies arbóreas se realizó durante los años 2019-2020. La herborización se realizó de acuerdo con Lot & Chiang (1986). Las especies presentes en cada sitio se determinaron utilizando claves taxonómicas (Valencia-Ávalos, 2017; Calderón de Rzedowski, 2010) en el Laboratorio de Biogeografía y Sistemática, Facultad de Ciencias, UNAM.

El nombre aceptado fue seleccionado en la página web del proyecto “Flora Mesoamericana”, del Missouri Botanical Garden, el Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), el Natural History Museum, Londres, y especialistas de todo el mundo (<http://www.tropicos.org/Project/FM>). Los ejemplares se depositaron en la colección del herbario de la Facultad de Ciencias, de la UNAM. También se revisó su categoría de protección según la NOM-059-SEMARNAT y la IUCN Redlist.

En cada unidad de muestreo (UM) se estimó el área basal (AB) de aquellos árboles con diámetro ($DAP_{1.3m}$) ≥ 1.5 cm y la densidad de individuos de cada especie. El AB se calculó con la fórmula $AB = \pi(DAP^2/4)$ donde $\pi = 3.1416$ (Matteucci y Colma, 1982). A partir de los valores relativos de AB (AB_r) y densidad relativa (D_r), se estimó el valor de importancia relativa (VIR) (Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2018a) de la siguiente manera: $VIR = \frac{1}{2} (AB_r + D_r)$. Adicionalmente, se elaboraron diagramas de perfil semi-realista para representar visualmente la composición y estructura de cada fragmento de bosque analizado, utilizando el programa Adobe Illustrator® v. 23.0.5 (www.adobe.com).

Análisis de biodiversidad

Diversidad alfa

Para los análisis de diversidad alfa, se utilizaron los datos obtenidos del muestreo por transectos, debido a que los datos de las muestras (muestreos mensuales) fueron comparables entre sí. Para garantizar nuestro esfuerzo de muestreo de las especies arbóreas, utilizamos el estimador de cobertura sugerido por Chao & Jost (2012), que oscila entre 0 (completitud mínima) y 100% (completitud máxima). La diversidad de árboles fue estimada utilizando los índices de $q=0$ (riqueza de especies), y $q=1$ (diversidad de especies) (Hill 1973). Esta estimación se llevó a cabo entre transectos. Para un determinado orden q , la diversidad α es:

$$q_D = \left(\sum_{i=1}^S p_i^q \right)^{1/(1-q)}$$

Donde: S es el número de especies, p es la abundancia relativa de especies i , y q es el número del orden de diversidad. Se compararon estos valores utilizando intervalos de confianza del 95%. Estos análisis se llevaron a cabo utilizando el software R v.2.4.S1 (R Core Team, 2018) y R-Studio (RStudio Team (2020). *RStudio: Integrated Development for R*. RStudio, PBC, Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>), mediante la paquetería iNEXT R-Library (Chao *et al.* 2014, <https://chao.shinyapps.io/iNEXTOnline/>).

Diversidad β

La diversidad β se particionó utilizando el procedimiento de Podani y Schemera (2011) basado en la aproximación de Baselga (2010). De acuerdo con este método, la disimilitud total (β_{cc}) es igual a 1 menos el coeficiente de similitud de Jaccard. El β_{cc} es dividido en dos componentes: recambio (β_{β} , reemplazamiento de una especie por otra o pérdida de especies) y anidamiento (β_{rich} , diferencia en la riqueza de especies). La diversidad β fue evaluada utilizando los valores de importancia relativa (VIR) de cada una de las especies arbóreas (Naidu y Kumar 2016). Estos análisis se llevaron a cabo con el software R v.2.4.S1 (R Core Team, 2018) y R-Studio (RStudio Team (2020). *RStudio: Integrated Development for R*. RStudio, PBC, Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>), utilizando el R-script de Carvalho *et al.* (2012, 2013).

Variables microambientales

En cada unidad de muestreo se midieron cinco parámetros microambientales; cuatro de suelo y uno de luz: humedad, temperatura, potencial de Hidrógeno (pH del suelo), profundidad de la hojarasca e incidencia de luz (Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2018a). Los datos se midieron durante un año (enero-diciembre de 2019), en un horario entre las 9:00 y 12:00 para estandarizar la variación de la humedad en el día, en intervalos de dos meses (Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2018a). Cada medición se tomó con referencia los puntos cardinales (norte, sur, este y oeste) en cada unidad de muestreo respectivo de su transecto (Fig. 1). En el análisis estadístico de los datos se utilizó el valor promedio de cuatro mediciones de cada factor microambiental. A continuación, se describe brevemente cómo se realizaron las mediciones de cada variable:

- **Humedad del suelo:** Se registró a una profundidad de 2–3 cm, con un higrómetro (VT-05) que incluye una escala del 1 al 8 (10% a 80% de humedad).
- **Temperatura del suelo:** Se midió con la ayuda de un termómetro edafológico (Taylor® Switchable Digital Pocket Thermometer).
- **Profundidad de la hojarasca:** Se midió la profundidad de la capa de hojarasca en el suelo con ayuda de una regla metálica graduada con incertidumbre de medición de 0.5 mm. Se insertó hasta la capa de humus o tierra, según el caso.
- **Potencial de hidrógeno (pH) del suelo:** Se registró con el mismo higrómetro (VT-05) con su lector de pH, con precisión de ± 0.2 pH.
- **Incidencia de luz:** Se estimó en cada unidad de muestreo, utilizando un densitómetro forestal de espejo cóncavo (densitómetro esférico, modelo A). El total de los conteos se multiplicó por 1.04 para obtener el porcentaje no ocupado por cobertura arbórea.

Correlación entre variables microambientales y recambio de la diversidad arbórea

Se realizó un análisis de componentes principales (PCA) utilizando los datos de abundancia de árboles para identificar qué variables microambientales son más importantes o tienen un efecto en la estructura de la vegetación para cada transecto (Kent & Coker, 1996; Anderson *et al.* 2011). Todas las variables microambientales se transformaron primero en \log^{10} después de añadir una constante, ya que cada variable mostraba diferentes tipos de valores.

Con la finalidad de estimar la relación entre la composición y estructura arbórea con respecto a la variación local en las condiciones micro-ambientales en los cuatro transectos del BMM, se realizó un análisis de redundancia (RDA; Borcard *et al.*, 2011), con las matrices de datos que contenían el VIR de las especies y el valor promedio de las cuatro mediciones de cada factor microambiental, por parcela de muestreo. El RDA se realizó con el programa R y R Studio y con la librería “Vegan” (Oksanen *et al.*, 2019).

Basados en los valores VIR de las especies, se realizó un análisis de regresión Quasi-Poisson (GLM; Ver Hoef & Boveng, 2007), para determinar específicamente qué variables microambientales pudiesen tener influencia en el recambio de especies con altos valores VIR; tomando como variables dependientes las especies y los valores micro-ambientales como factores independientes. Para este análisis, las variables microambientales se normalizaron con log o raíz cuadrada (Shapiro–Wilk test; Hanusz *et al.*, 2014). En todos los casos, se seleccionó el mejor modelo para cada variable microambiental. Para esto se usó el criterio de información de Akaike (AIC por sus siglas en inglés), seleccionando de este modo el modelo con el valor más bajo de AIC (Hurvich & Tsai, 1989). Se consideraron estadísticamente significativas las variables con un valor $P \leq 0.05$ y un valor $P \leq 0.1$ (Borcard *et al.*, 2011). Todos los análisis GLM fueron realizados con la paquetería *glm2*, usando el software R. Aunado a esto, las curvas de respuesta entre las seis especies con los valores VIR más altos y las variables microambientales fueron realizadas en el software CANOCO v. 5.0 (Šmilauer & Lepš, 2014).

Resultados

Composición florística

Un total de 22 especies de árboles fueron identificadas dentro de los cuatro transectos (T1, T2, T3, T4), distribuidas en 18 géneros y 14 familias. De manera particular: en el T1 se identificaron 10 especies, distribuidas en 10 géneros y 8 familias; en el T2 se identificó 14 especies, de 12 géneros y 9 familias; en el T3 se identificaron 10 especies, pertenecientes a 10 géneros y 11 familias; por último, en el T4 se identificó 16 especies, de 13 géneros y 13 familias. Por otra parte, las especies presentes en todos los transectos fueron: *Oreopanax xalapensis*, *Ostrya virginiana*, *Clethra mexicana*, *Beilschmiedia mexicana* y *Prunus*

serotina. Por el contrario, las especies presentes únicamente en el T1 fueron *Fagus mexicana* y *Liquidambar styraciflua*. De igual manera, las presencias únicas del T2 fueron *Persea americana*, *Quercus laurina* y *Cyathea fulva*. Por último, las presencias únicas del T4 fueron *Perrottetia ovata*, *Quercus meavei*, *Quercus trinitatis* y *Turpinia insignis*. El T3 no tuvo presencias únicas (Cuadro 1).

Cuadro 1. Composición de especies por transecto, su respectivo Valor de Importancia Relativa y estatus de conservación según la NOM-059-SEMARNAT-2010, IUCN Redlist.

Familia	Género	Especie	Abreviatura	T1	T2	T3	T4	NOM-059	IUCN
Altingiaceae	<i>Liquidambar</i>	<i>Liquidambar styraciflua</i> L.	Ls	0.018	-	-	-	-	LC
Araliaceae	<i>Oreopanax</i>	<i>Oreopanax xalapensis</i> (Kunth) Decne. & Planch.	Ox	0.084	0.011	0.037	0.012	-	LC
Betulaceae	<i>Alnus</i>	<i>Alnus acuminata</i> Kunth	Aa	0.069	0.006	-	-	-	LC
	<i>Ostrya</i>	<i>Ostrya virginiana</i> (Mill.) K. Koch	Ov	0.07	0.021	0.028	0.17	Pr	LC
Clethraceae	<i>Clethra</i>	<i>Clethra mexicana</i> DC.	Cm	0.108	0.192	0.313	0.036	-	LC
Cyatheaceae	<i>Alsophila</i>	<i>Alsophila firma</i> (Baker) D.S. Conant	Af	-	0.039	0.14	0.093	P	-
	<i>Cyathea</i>	<i>Cyathea fulva</i> (M. Martens & Galeotti) Fée	Cf	-	0.034	-	-	Pr	-

Dicksoniaceae	<i>Dicksonia</i>	<i>Dicksonia sellowiana</i> var. <i>arachneosa</i> Sodiro	Ds	-	-	0.188	0.009	Pr	-
Dipentodontaceae	<i>Perrottetia</i>	<i>Perrottetia ovata</i> Hemsl.	Po	-	-	-	0.014	-	-
Fagaceae	<i>Fagus</i>	<i>Fagus mexicana</i> Martínez	Fm	0.252	-	-	-	P	EN
	<i>Quercus</i>	<i>Quercus delgadoana</i> S. Valencia, Nixon & L.M. Kelly	Qd	0.06	0.019	-	0.056	-	EN
		<i>Quercus insignis</i> M. Martens & Galeotti	Qi	-	0.02	0.017	0.006	-	EN
		<i>Quercus laurina</i> Bonpl.	Ql	-	0.088	-	-	-	LC
		<i>Quercus meavei</i> S. Valencia, Sabas & O.J. Soto	Qm	-	-	-	0.009	-	VU
		<i>Quercus trinitatis</i> Trel.	Qt	-	-	-	0.007	-	-
Lauraceae	<i>Beilschmiedia</i>	<i>Beilschmiedia mexicana</i> (Mez) Kosterm.	Bm	0.026	0.164	0.032	0.114	-	LC

	<i>Persea</i>	<i>Persea americana</i> Mill.	Pa	-	0.142	-	-	-	LC
Magnoliaceae	<i>Magnolia</i>	<i>Magnolia schiedeana</i> Schldl.	Ms	0.118	0.074	-	0.099	A	VU
Melastomataceae	<i>Conostegia</i>	<i>Conostegia arborea</i> Steud.	Ca	-	0.005	0.042	0.005	-	-
Rosaceae	<i>Prunus</i>	<i>Prunus serotina</i> Ehrh.	Ps	0.075	0.061	0.033	0.333	-	LC
Staphyleaceae	<i>Turpinia</i>	<i>Turpinia insignis</i> (Kunth) Tul.	Ti	-	-	-	0.013	-	LC
Styracaceae	<i>Styrax</i>	<i>Styrax glabrescens</i> Benth.	Sg	-	-	0.034	0.018	-	LC

*Categorías de la **IUCN Red List**: **LC**=Least Concern (Menor preocupación), **VU**=Vulnerable, **EN**=Endangered (En Peligro). **NOM-059**: **Pr**=Sujeto a protección especial, **A**=Amenazada, **P**=Peligro de extinción.

De igual manera, en el cuadro 1 se muestran sus categorías de riesgo correspondientes a la NOM-059-SEMARNAT y la IUCN Red List. Se resalta a *Fagus mexicana* y *Alsophilla firma* catalogadas como “En Peligro de Extinción” (**P**). Por parte de la IUCN Red List, resaltan *Quercus delgadoana*, *Quercus insignis* y *Fagus mexicana* catalogadas como “Endangered” (En peligro, **EN**).

El índice de valor de importancia (VIR) mostró que este bosque es dominado por: *Fagus mexicana* (VIR= 0.25), *Clethra mexicana* (VIR= 0.19-0.31), *Prunus serotina* (VIR= 0.33), *Beilschmiedia mexicana* (VIR= 0.16) y *Conostegia arborea* (VIR= 0.04-0.05), (Cuadro 1, Figura 3). En cada transecto, la “curva” mostró un ensamble propio de especies, dominado por: T1 = Haya (VIR=0.252); T2 y T3, *C. mexicana* (VIR=0.192, 0.313 respectivamente); y T4 *P. serotina* (VIR= 0.333), (Figura 4). Por otro lado, las especies consideradas como raras fueron: T1, *Liquidambar styraciflua* (VIR= 0.018); T2 y Y4, *P. serotina* (VIR= 0.005); y T3, *Quercus insignis* (VIR= 0.017), (Figura 3). Los perfiles de vegetación nos permitieron visualizar la estructura vertical de dichas especies, en el cual se reporta para el T1 una altura máxima de 25 m por parte de *C. mexicana* y una mínima de 2.5 m por parte de *Prunus serotina*. Para el T2 se observa una altura máxima de 24 m por parte de *Quercus insignis* y una mínima de 1 m por parte de *Clethra mexicana* y *Prunus serotina*. Para el T3 (Figura 4).

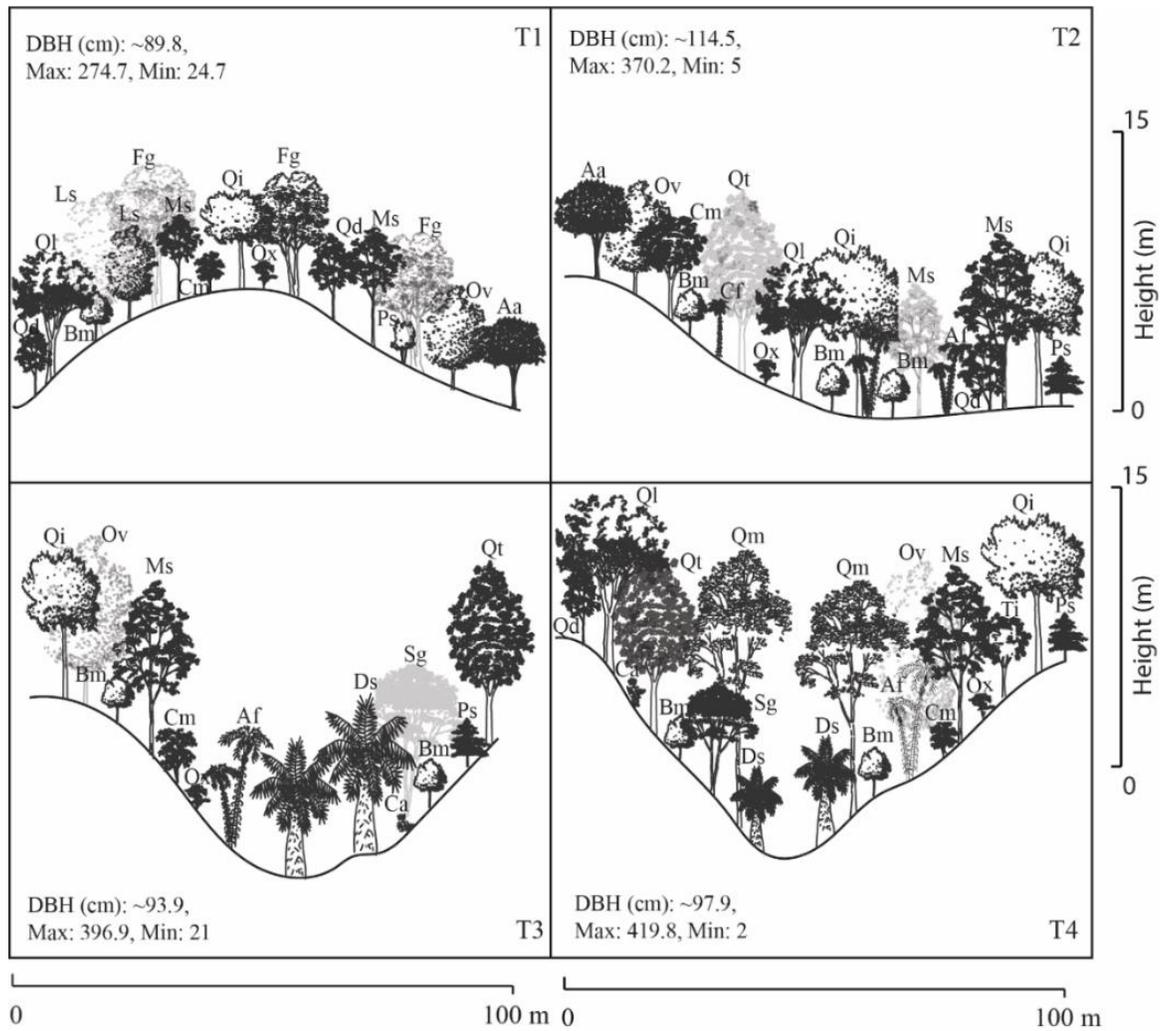


Figura 4. Perfiles de vegetación por transecto (100 m). Las abreviaturas de cada objeto hacen referencia al Cuadro 1. Se menciona también la altura máxima registrada (Max.), así como la mínima (Min.).

Diversidad de especies arbóreas

Se obtuvieron valores de completitud (Sc) > 90% en todos los transectos (Cuadro 2). Los valores de riqueza de especies ($q=0$) y diversidad de especies ($q=1$) se observó que la estructura y composición arbórea no varió entre transectos (Cuadro 2). El T4 en el $q=0$ fue el que mostró la mayor riqueza en especies (17 especies), por el contrario, T1 y T3 mostraron las más bajas (12 especies). T2 mostró los valores más altos de diversidad de especies ($q=1$) (10.18) mientras que el más bajo fue T4 (7.3) (Cuadro2).

Cuadro 2. Valores de riqueza y diversidad de especies ($q=0$ y $q=1$), intervalo de confianza (CI), y valores de completitud máximo (Sc) de especies arbóreas del BMM de Medio Monte.

Transecto	$q=0$	$q=1$	Lower CI	UpperCI	Sc
T1	12	9.71	1.34	1.89	0.99
T2	16	10.18	2.64	1.5	0.97
T3	12	8.67	2.34	2.03	0.97
T4	17	7.3	3.96	1.63	0.93

β -diversidad

La media total de los valores de diversidad β absoluta de los cuatros transectos fue de 0.55, es decir, (β_{cc}), 0.36 de recambio ($\beta_{.3}$) y 0.18 de anidamiento (β_{rich}). La diversidad β resultante de la comparación entre transectos por pares mostró que T1-T3 y T2-T4 se presenta un fenómeno de recambio mayormente ($\beta_{.3}= 0.70, 0.54$ respectivamente) y poco anidamiento de especies ($\beta_{rich}= 0.00$). Así mismo, la relación entre T1-T4 muestra mayormente recambio ($\beta_{.3}= 0.40$) y poco anidamiento ($\beta_{rich}= 0.25$). Los pares de transectos que mostraron valores similares entre recambio y anidamiento fueron T3-T4 ($\beta_{.3} = 0.11; \beta_{rich}= 0.29$) (Figura 5).

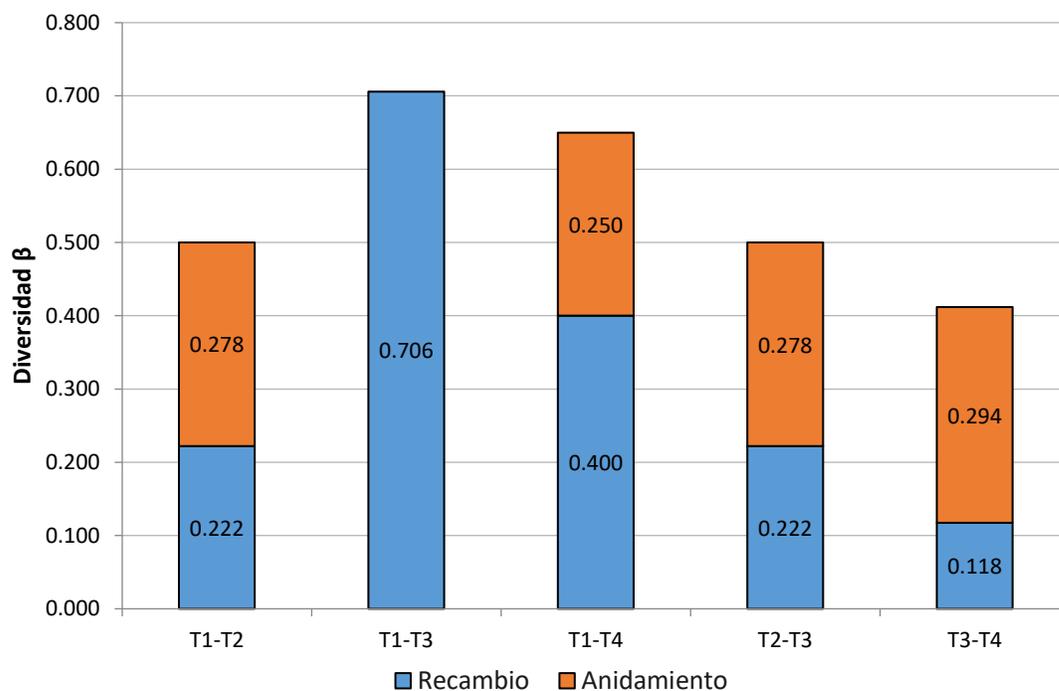


Figura 5. Disimilitud total en la composición de especies entre recambio ($\beta.3$) y anidamiento ($\beta rich$) obtenidas por pares de transectos del BMM de Medio Monte.

Efectos de las variables microambientales en la diversidad arbórea

Los valores microambientales considerados entre transectos no mostraron diferencias significativas (Figura 6). Sin embargo, los valores que contrastaron entre los diferentes transectos fue el de incidencia de luz (cobertura), en donde T1 se registró 98% y T4 77%.

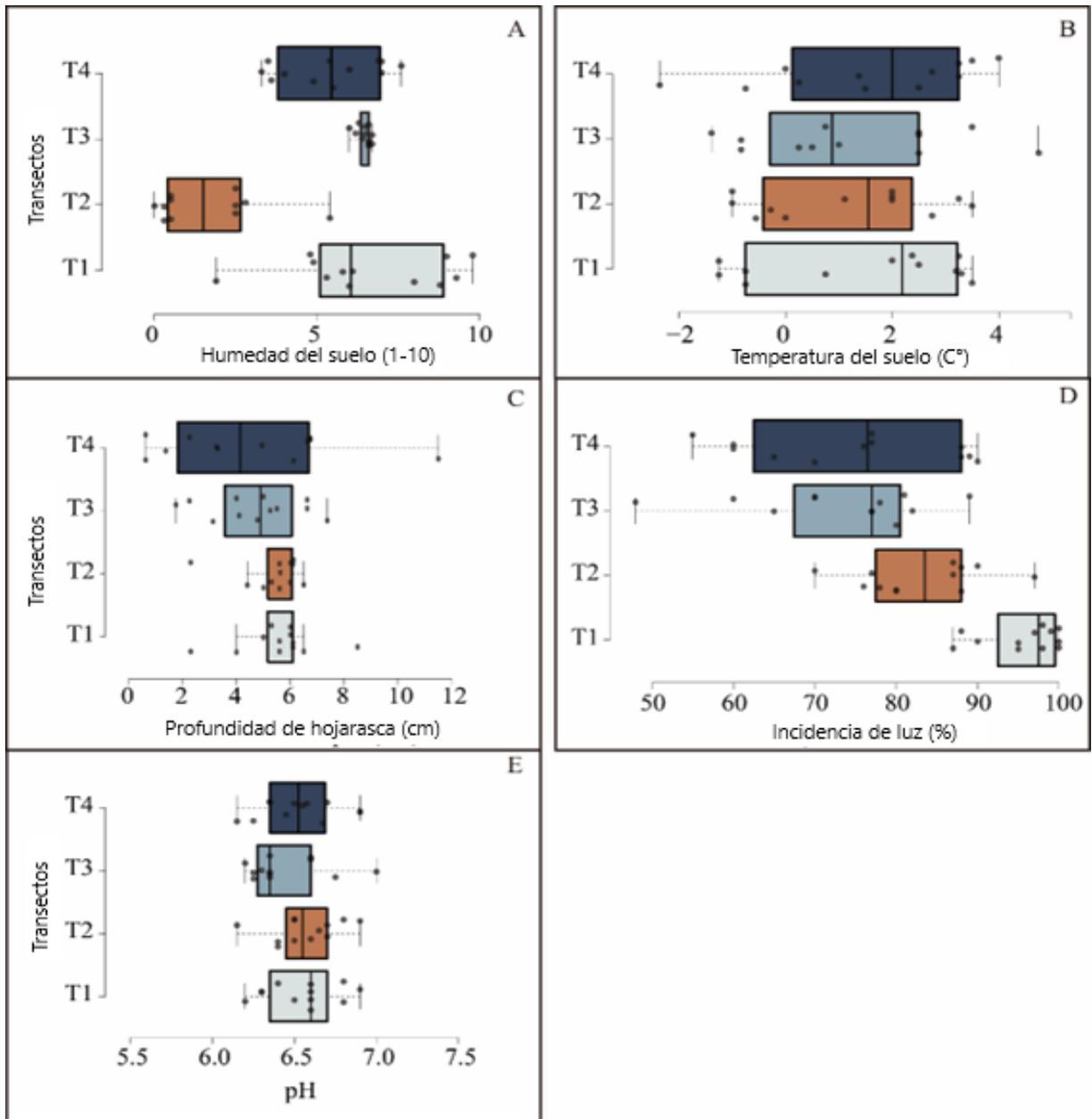


Figura 6. Dispersión de los valores microambientales en los transectos del BMM de Medio Monte. Los niveles altos y bajos de las cajas representan el 75% y el 25% y los “bigotes” representan el 90% y el 10%. La línea sólida que divide la caja representa la media.

El análisis de redundancia (RDA) mostró que la relación entre árboles y variables microambientales fueron significativas ($P < 0.01$). Los primeros dos ejes explican el 95% de la varianza en árboles y entre árboles y variables microambientales (Cuadro 3, Figura 7).

Cuadro 3. Resultados del análisis de RDA para variables microambientales. Los porcentajes de varianza en los datos de especies arbóreas y la relación de las variables microambientales explicadas por la redundancia de los ejes son acumulativos.

Ejes del RDA	1	2	3	Varianza total
Valores propios	0.595	0.361	0.045	1
Correlación entre especies arbóreas y valores micro-ambientales:	1	1	1	-
Porcentajes acumulativos de la varianza de:	-	-	-	-
Especies arbóreas	59.5	95.5	100	-
Relación entre especies arbóreas y variables microambientales:	59.5	95.5	100	-
Suma de todos los valores propios	-	-	-	1
Suma de todos los valores propios canónicos	-	-	-	1

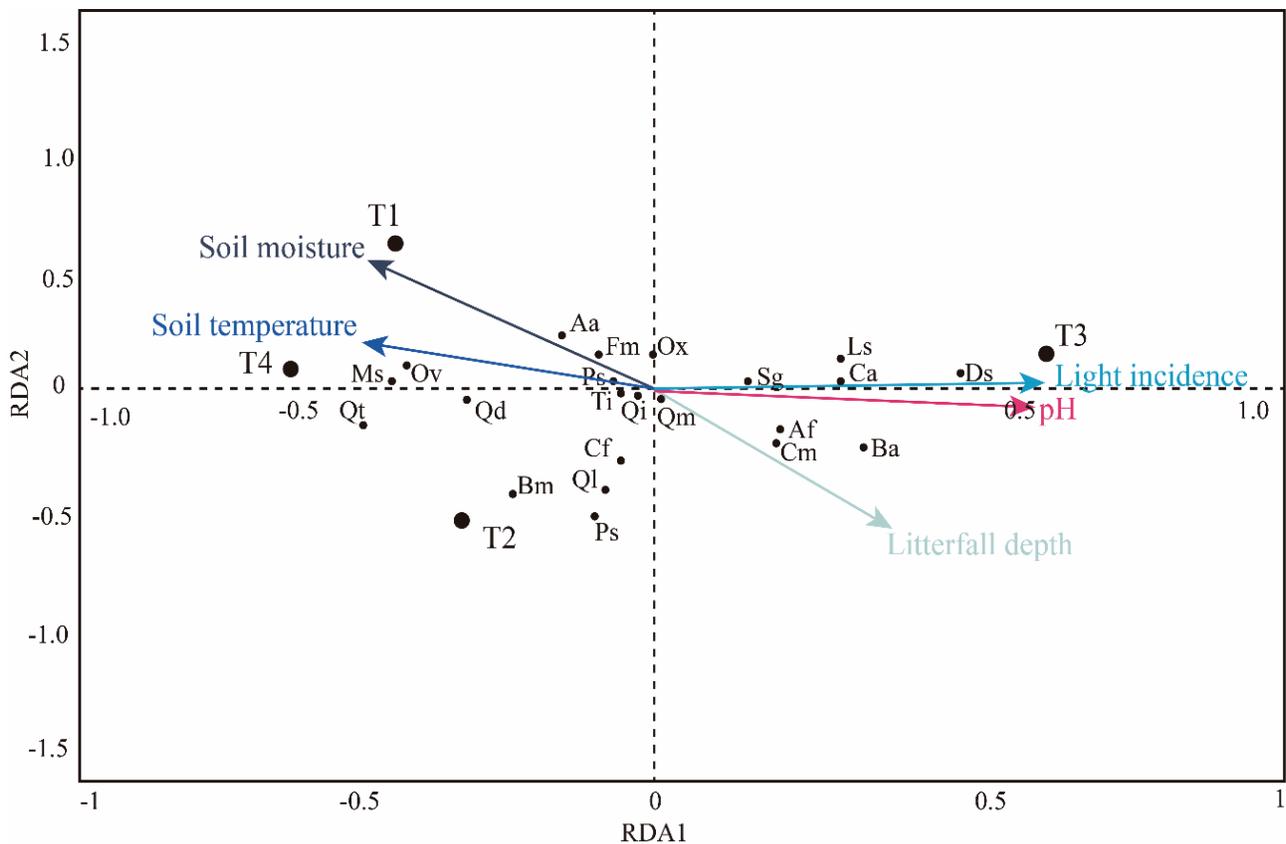


Figura 7. Proyección de las variables microambientales y especies arbóreas de cada transecto en una ordenación espacial construida con un análisis RDA. La longitud y dirección de las flechas indican el grado de relevancia y la dirección de asociación. Las abreviaturas están en el Cuadro 1.

La humedad del suelo influye en la composición arbórea del T1, la temperatura del suelo en la composición de especies del T4 y la incidencia de luz en la composición del T3 (Figura 7). El análisis de Modelo Linear Quasi-Poisson (GLM por sus siglas en inglés, Cuadro 4) mostró que hay ciertas variables microambientales que influyen significativamente en ciertas especies; *Fagus mexicana*, *Quercus delgadoana*, *Cyathea fulva* y *Beilschmiedia mexicana* son influenciados por la humedad y la temperatura del suelo; mientras que *Magnolia schiedeana* y *Dicksonia sellowiana* var. *arachneosa* por la incidencia de luz (Figura 8).

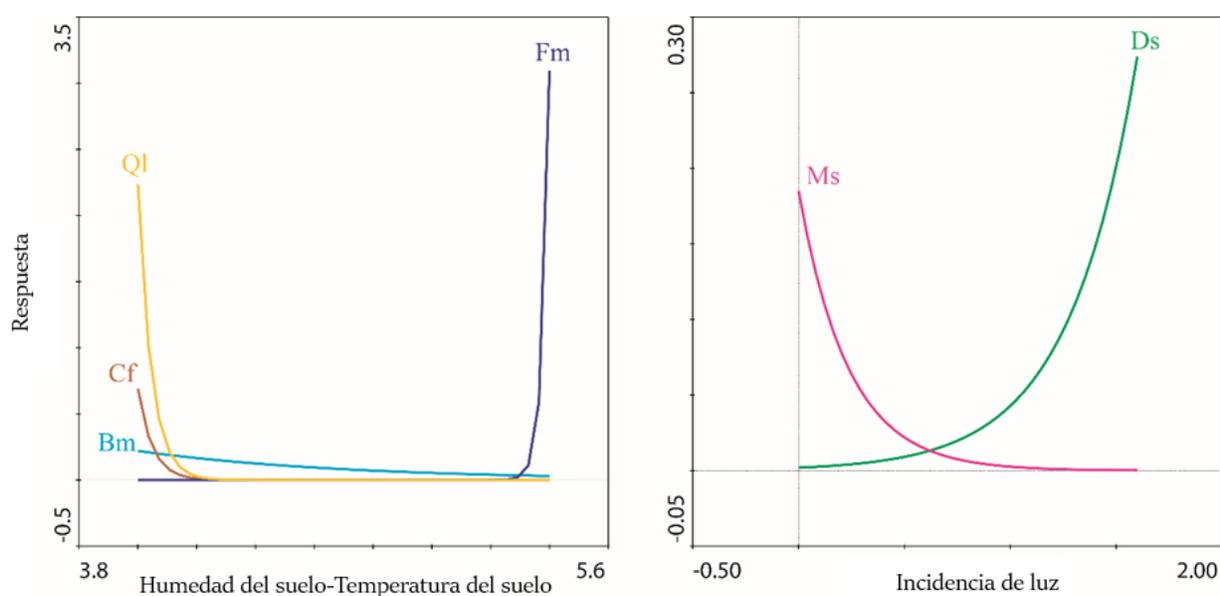


Figura 8. Curvas de seis especies arbóreas con los más altos valores VIR contra variables microambientales específicas. Estas respuestas fueron estimadas con el modelo lineal Quasi-Poisson (GLM) y seleccionadas a través del criterio de información Akaike. Donde: Bm= *Beilschmiedia mexicana*; Cf= *Cyathea fulva*; Ql= *Quercus laurina*; Ms= *Magnolia schiedeana*; y Ds= *Dicksonia sellowiana* var. *arachneosa*.

Cuadro 4. Resumen del análisis del Modelo Linear de Quasi-Poisson (GLM) de las variables microambientales y su efecto en especies con valores VIR altos.

	Especies de árboles con altos valores VIR											
	<i>Fagus mexicana</i> (Fm)		<i>Quercus laurina</i> (Ql)		<i>Magnolia schiedeana</i> (Ms)		<i>Dicksonia sellowiana</i> var. <i>arachneosa</i> (Ds)		<i>Cyathea fulva</i> (Cf)		<i>Beilschmiedia mexicana</i> (Bm)	
Valores micro-ambientales	X^2	<i>P</i>	X^2	<i>P</i>	X^2	<i>P</i>	X^2	<i>P</i>	X^2	<i>P</i>	X^2	<i>P</i>
Humedad del suelo	2.266	0.028**	-1.943	0.058·	1.573	0.123	-0.44	0.662	-1.943	0.058·	-1.87	0.068·
Temperatura del suelo	1.75	0.087*	-2.148	0.037*	0.717	0.477	0.063	0.95	-2.148	0.037*	-2.04	0.047*
Profundidad de la hojarasca	-0.376	0.709	0.694	0.491	-0.503	0.617	-0.319	0.751	0.694	0.491	0.505	0.616
Incidencia de luz	-1.092	0.281	-0.488	0.628	-1.875	0.067·	1.695	0.097·	-0.488	0.628	-0.971	0.337
pH	1.135	0.263	-0.116	0.908	1.37	0.178	-1.17	0.248	-0.116	0.908	0.008	0.993

*Valores de P son significativos con un alfa igual o menor a 0.1. **Valores de P son significativos con un alfa igual o menor a 0.05

Discusión

La composición de especies encontrada en este estudio fue más rica (22 spp), en comparación con las 15 especies reportadas por Rodríguez-Ramírez *et al.* (2018a). En dicho trabajo reportaron que *Fagus mexicana*, *Magnolia schiedeana* y *Quercus xalapensis* presentaron los valores VIR más altos de árboles para la localidad de Medio Monte. En nuestro caso, compartimos cierta similitud entre esos datos y nuestro transecto 1 (T1) a excepción de *Quercus xalapensis*, que no fue encontrada en ninguno de nuestros transectos. *Clethra mexicana* fue encontrada como la tercera especie en el T1 con el VIR más alto. De igual manera, compartimos la tendencia con Williams-Linera *et al.* (2003) donde reportan a *F. mexicana* con altos valores de importancia, seguido de especies como *Quercus ocoteaefolia*, *Liquidambar styraciflua* y *Quercus aff. laurina*. Si bien dicho estudio fue enfocado a localidades con poblaciones de *Fagus mexicana*, se observa un ensamble similar de especies y una tendencia de dominancia de dicho taxón con respecto a los demás árboles, a excepción de su localidad de Tamaulipas.

Se confirma la relación entre la variación de los valores de diversidad β con respecto a los factores micro-ambientales. Esto no sucede con respecto a la diversidad α ; sin embargo, el ensamble de las especies arbóreas que conforman la estructura particular para cada uno de los cuatro transectos fue similar en términos de los valores de riqueza de especies ($q=0$) y diversidad de especies ($q=1$).

Se observó que la diversidad alfa no presentó variaciones tal como lo reportado en otros trabajos, como es el caso de Monge *et al.* (2020), Monarrez *et al.* (2020) y Morandi *et al.* (2020). Esto puede deberse a que las condiciones ambientales son muy homogéneas (Monge *et al.* 2020, Morandi *et al.* 2020), quizá debido a que el intervalo altitudinal es estrecho (Monarrez-González *et al.*, 2020). Sin embargo, llega a haber diferencias en la diversidad beta, como reporta Morandi *et al.* (2020), quienes atribuyen esta fluctuación a un clima estable, lo que conlleva a una especialización de nicho. En el caso del estudio de Monarrez-González *et al.* (2020), estos autores concluyen que una de las explicaciones a estas fluctuaciones se debe a los climas específicos de cada zona. Por último, Monge-González *et al.* (2020) mencionaron que las zonas de bosques degradados y bosques de lento

crecimiento presentan la misma diversidad de especies independientemente de la elevación, siendo los primeros bosques de bajo impacto de uso forestal.

En nuestro estudio la diversidad beta se explica por el recambio (β_3) de los pares de transectos T1–T3, T1–T4 y T2–T4. Estudios previos, como los de Baldeck *et al.* (2016), Tymen *et al.* (2017) y García-Hernández *et al.* (2019), relacionaron este recambio beta a la diferencia entre los valores micro-ambientales de diferentes sitios. El recambio de las especies del estrato arbóreo puede deberse a procesos ecológicos particulares, como la dispersión restringida de ciertas especies a gran y pequeña escala (Rodríguez-Ramírez, 2018a), además de resiliencia y adaptación a variaciones microambientales específicas (Condit *et al.*, 2002). Monge-González *et al.* (2020) mencionaron que dichos bosques degradados, sometidos a un bajo o medio régimen de uso forestal, pueden promover nuevos hábitats que favorecen el establecimiento de especies de árboles de rápido crecimiento y altamente demandantes de luz, o también la facilitación del crecimiento de especies tolerantes a la sombra. González-Murillo (2012) reportó este fenómeno de recambio entre las especies de *Liquidambar styraciflua*, una especie que aprovecha aperturas en el bosque y terminan siendo parte dominante del dosel; con el tiempo, gradualmente es reemplazada por *Fagus mexicana*.

El anidamiento (β_{rich}) no fue significativo, lo que puede mostrarse por la comparación pareada de transectos con valores altos (Figura 5). El anidamiento mostró un proceso no aleatorio de pérdida de especies (Baselga, 2010), dando como resultado un subconjunto de taxones en el transecto de mayor riqueza (T1). Este proceso que, como reportan McAbendroth *et al.* (2005) y Monge-González *et al.* (2020), está influenciado por el aislamiento, la limitación de la dispersión y la disponibilidad de hábitat idóneo a pequeña escala. Estos factores influyen en la dinámica de extinción-establecimiento por tolerancia microambiental. Incluso en un pequeño fragmento de bosque, la diversidad alfa y beta mostraron robustez dando completitud a nuestras curvas de acumulación (> 90%).

En cuanto a los resultados obtenidos a partir de las variables microambientales, podemos decir que la humedad, la temperatura y la incidencia de luz en el suelo son factores importantes en el recambio de las especies del estrato arbóreo. Williams-Linera *et al.* (1996) y Fahey *et al.* (2016), reportaron estas variables como altamente sensibles al recambio de la

estructura florística en comunidades forestales específicas. Según los valores del VIR, las características propias de cada una de las especies y composición florística de cada uno de los transectos evaluados, podemos identificar un grupo de especies arbóreas dominantes fuertemente influenciadas por los factores mencionados arriba, como lo son *Beilschmiedia mexicana*, *Fagus mexicana*, *Magnolia schiedeana*, *Cyathea fulva*, *Dicksonia sellowiana* var. *arachneosa* y *Quercus delgadoana*. Estos resultados son congruentes con los reportados por Rodríguez-Ramírez *et al.* (2018a), donde la haya y otras especies del BMM están asociadas con la humedad del suelo, la temperatura del suelo, la cantidad de hojarasca, la profundidad de la hojarasca, el pH del suelo y la cobertura del dosel.

Hammond & Pokorný (2020) encontraron que la temperatura del suelo influye en la regeneración del haya europea (*Fagus sylvatica* L.) y la humedad en la regeneración de la picea (*Picea abies* (L.) H. Karst.). Estas especies han sido reportadas como características de ambientes conservados (Williams-Linera *et al.*, 1996; Rodríguez-Ramírez *et al.* 2018a), lo que nos permite sugerir que el transecto T1 fue el sitio mejor conservado. Por otro lado, los transectos T2, T3 y T4 tuvieron una influencia negativa principalmente antrópica o natural, que puede detectarse por la presencia de marangola (*Clethra mexicana*) y el capulín (*Prunus serotina*). *Clethra mexicana* es tolerante a las variaciones microambientales según Monterroso-Rivas *et al.* (2013) (v.gr., alta incidencia de luz, baja humedad del suelo y alta temperatura del suelo). *Prunus serotina* es un árbol clave en la dinámica de los bosques de encinos por su acelerado crecimiento y capacidad de rebrote durante periodos de perturbación (Auclair & Cottam 1971; Esch & Kobe 2021). Estas especies arbóreas son características del bosque secundario, y están favorecidas por una mayor incidencia de la luz (evidente en el T3) y la más alta temperatura del suelo (T4). Monge-González *et al.* (2020) encontraron resultados similares, donde la incidencia de la luz y la temperatura del suelo promueven la existencia de especies de crecimiento rápido sobre las tolerantes a la sombra y de crecimiento lento. Fisher *et al.* (2013) definieron estas variables como esenciales para varios procesos y reacciones del suelo, que pueden incluir la absorción de agua y nutrientes, actividades microbianas, el ciclo de los nutrientes, el crecimiento de las raíces y muchos otros procesos.

Nuestros resultados de diversidad, valores de VIR y variables microambientales sugieren que no sólo la riqueza de especies proporciona información para discernir la

protección de ciertas zonas como microrefugios, sino que también permiten evaluar la calidad y la estabilidad del hábitat. La diversidad α no mostró diferencias entre los transectos, pero el T4 tuvo la mayor riqueza. Los componentes de la diversidad β mostraron altos valores de rotación entre T1-T3, T1-T4 y T2-T4, donde se produjo un verdadero reemplazo de especies. Por lo anterior, sugerimos que no sólo debe considerarse al T4 como microrefugio. Con la información recabada en nuestro estudio, podemos recomendar a las autoridades locales que estas áreas tienen alto potencial de conservación por la presencia de diferentes especies de distribución restringida y en alguna categoría de riesgo (SEMARNAT, 2019; IUCN, 2021) como es el caso particular de *Fagus mexicana* y *Magnolia schiedeana* del T1.

Conclusiones

Nuestros resultados arrojan que las especies con altos valores de VIR y que el recambio entre transectos está influenciado por variables microambientales particulares. Por lo tanto, los microhábitats con características ambientales específicas permiten el establecimiento y supervivencia de especies relictuales y endémicas, como es el caso del haya y la magnolia. Sin embargo, el estrés abiótico provocado por la influencia antropogénica y el cambio climático afectan la estabilidad del ecosistema. Necesitamos un esfuerzo adicional para entender la dinámica a escala regional de los bosques mexicanos, que por sí mismos, están en riesgo de desaparecer sobre todo por la influencia humana.

Bibliografía

Alcántara Ayala, O. & Luna-Vega, I. (1997). Florística y análisis biogeográfico del bosque mesófilo de montaña de Tenango de Doria, Hidalgo, México. *Anales del Instituto de Biología serie Botánica*, 68(002).

Alcántara-Ayala, O. & Luna Vega, I. (2001). Análisis florístico de dos áreas con bosque mesófilo de montaña en el estado de Hidalgo, México: Eloxochitlán y Tlahuelompa. *Acta Botanica Mexicana*, 54, 51-84. <https://doi.org/10.21829/abm54.2001.868>

Alcántara-Ayala, O. (2009). *Patrones de distribución altitudinal de géneros de plantas características de bosque mesófilo y relaciones biogeográficas de los bosques de niebla neotropicales*. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México.

Anderson, M.J., Crist, T.O., Chase, J.M., Vellend, M., Inouye, B.D., Freestone, A.L., Sanders, N.J., Cornell, H.V., Comita, L.S., Davies, K.F., Harrison, S.P., Kraft, N.J.B., Stegen, J.C. & Swenson, N.G. (2011). Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, 14(1), 19–28. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01552.x>

Auclair, A.N. & Cottam, G. (1971). Dynamics of black cherry (*Prunus serotina* Erhr.) in southern Wisconsin oak forests. *Ecological Monographs*, 41(2), 153–177. <https://doi.org/10.2307/1942389>

Baldeck, C.A., Tupayachi, R., Sinca, F., Jaramillo, N. & Asner, G.P. (2016). Environmental drivers of tree community turnover in western Amazonian forests. *Ecography*, 39(11), 1089–1099. <https://doi.org/10.1111/ecog.01575>

Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19(1), 134–143. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.xb>

Borcard, D., Gillet, F., & Legendre, P. (2011). Numerical Ecology with R. In: Numerical Ecology with R. <https://doi.org/10.1007/978-1-4419-7976-6>

Calderón de Rzedowski, G. & Rzedowski, J. (2010). *Flora fanerogámica del Valle de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 1406 p.

Carvalho, J., Cardoso, P. & Gomes, P. (2012). Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating beta-diversity patterns. *Global Ecology and Biogeography*, 21(7), 760–771. <https://doi.org/10.1111/J.1466-8238.2011.00694.X>

Carvalho, J., Cardoso, P., Borges, P.A.V., Schmera, D. & Podani, J. (2013). Measuring fractions of beta diversity and their relationships to nestedness: a theoretical and

empirical comparison of novel approaches. *Oikos*, 122(8), 25–34.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.20980.x>

Chao, A., Gotelli, N.J., Hsieh, T.C., Sander, E.L., Ma, K.H., Colwell, R.K. & Ellison, A.M. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84(1), 45–67.
<https://doi.org/10.1890/13-0133.1>

Chao, A., & Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93(12), 2533–2547.
<https://doi.org/10.1890/11-1952.1>

Condit, R., Pitman, N., Leigh, E.G., Chave, J., Terborgh, J., Foster, R.B., Núñez, P.V., Aguilar, S., Valencia, R., Villa, G., Muller-Landau, H.C., Losos, E., & Hubbell, S.P. (2002). Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*, 295(5555), 666–669.
<https://doi.org/10.1126/science.1066854>

Escutia, J. (2004) *Análisis estructural del bosque mesófilo de montaña de monte grande de Lolotla, Hidalgo, México*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México.

Esch, C. M. & Kobe, R. K. (2021). Short-lived legacies of *Prunus serotina* plant–soil feedbacks. *Oecologia*, 196(2), 529–538. <https://doi.org/10.1007/s00442-021-04948-1>

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(5), 355–367. <https://doi.org/10.1017/S0266467415000176>

FAO-UNESCO (1998). Soil Map of the world. Revised Legend. FAO, Rome.
http://www.fao.org/fileadmin/user_upload/soils/docs/isricu_i9264_001.pdf.

Fisher J.B., Malhi, Y., Torres, I.C., Metcalfe, D., Martine, J., Meir, P., Silva-Espejo, J. & Huaraca, W. (2013). Nutrient limitation in rainforests and cloud forests along a 3,000-m elevation gradient in the Peruvian Andes. *Oecologia* 172:889–902.
<https://doi.org/10.1007/s00442-012-2522-6>

García-Hernández, M.Á., Toledo-Aceves, T., López-Barrera, F., Sosa, V.J., & Paz, H. (2019). Effects of environmental filters on early establishment of cloud forest trees along elevation gradients: Implications for assisted migration. *Forest Ecology and Management*, 432, 427–435. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.09.042>

Geßler, A., Keitel, C., Kreuzwieser, J., Matyssek, R., Seiler, W. & Rennenberg, H. (2007). Potential risks for European beech (*Fagus sylvatica* L.) in a changing climate. *Trees* 21, 1–11. <https://doi.org/10.1007/s00468-006-0107-x>

González-Espinosa M., Meave, J.A., Lorea-Hernández, F.G., Ibarra-Manriquez, G. & Newton, A.C. (2011). The Red List of Mexican Cloud Forest Trees. Cambridge, UK: Fauna & Flora International (FFI), 150.

González-Murillo, A. (2012). *Estructura y composición del bosque mesófilo de montaña en proceso de regeneración en Tlanchinol, Hidalgo, México*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México.

Gual-Díaz, M. & González-Medrano, F. (2014). Los bosques mesófilos de montaña en México. En: Gual-Díaz, M., & Rendón-Correa, A. (comps.) Bosques mesófilos de montaña de México: diversidad, ecología y manejo. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Pp. 27-67. <https://doi.org/10.1007/s10668-016-9830-7>

Hammond, M.E., Pokorný, R., Dobrovolný, L., Hiitola, N. & Friedl, M. (2020). Effect of gap size on tree species diversity of natural regeneration – case study from Masaryk training forest enterprise Křtiny. *Journal of Forest Science*, 66(10), 407–419. <https://doi.org/10.17221/78/2020-JFS>

Hanusz, Z., Tarasinska, J., & Zielinski, W. (2014). Shapiro–Wilk test with known mean. *REVSTAT – Statistical Journal*, 14(1), 89–100. <https://doi.org/10.57805/revstat.v14i1.180>

Hurvich, C. M., & Tsai, C. L. (1989). Regression and time series model selection in small samples. *Biometrika*, 76(2), 297–307. <https://doi.org/10.1093/biomet/76.2.297>

Hill, M. O. (1973). Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54(2), 427–432. <https://doi.org/10.2307/1934352>

INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática) (1989). San Bartolo Tutotepec estado de Hidalgo. Cuaderno estadístico municipal. Primera edición. 124 pp. México. <https://www.inegi.org.mx/app/biblioteca/ficha.html?upc=702825926182>

IUCN. 2021. *The IUCN Red List of Threatened Species. Versión 2021-3*. <https://www.iucnredlist.org>.

Jardel-Peláez, J.E., Cuevas-Guzmán, R., Santiago-Pérez, A.L. y Rodríguez-Gómez, J.M. (2014). Ecología y manejo de bosques mesófilos de montaña en México. En: Gual-Díaz, M., & Rendón-Correa, A. (comp.) Bosques mesófilos de montaña de México: diversidad, ecología y manejo. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. Pp. 141-181. <https://doi.org/10.1007/s10668-016-9830-7>

Kent, M., & Coker, P. (1996). Vegetation analysis in the field. Vegetation description and analysis, a practical approach. John Wiley & Sons, New York, USA, 106-135.

Lot, A., & Chiang, F. (1986). *Manual de herbario: administración y manejo de colecciones, técnicas de recolección y preparación de ejemplares botánicos* (p. 142). México: Consejo Nacional de la flora de México.

Luna-Vega, I., Alcántara Ayala, 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(6), 1299-1305. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.1999.00361.x>

Luna-Vega, I. & Alcántara-Ayala, O. (2004). Florística del mesófilo de montaña de Hidalgo. In: Luna-Vega, I., Morrone, J.J. & Espinoza, D. (eds.). Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental. Facultad de Ciencias, UNAM, Ciudad de México, pp. 169-192

Matteucci, S. D., & Colma, A. (1982). *Metodología para el estudio de la vegetación* (Vol. 22). Washington, DC: Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos.

Mayorga, R. (2002). *Florística del bosque mesófilo de montaña de Molocotlán, Hidalgo, México*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México.

McAbendroth, L., Foggo, A., Rundle, S. D., & Bilton, D. T. (2005). Unravelling nestedness and spatial pattern in pond assemblages. *Journal of Animal Ecology*, 74(1), 41–49. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2004.00895.x>

Mendoza-Vega, J., Karlton, E., & Olsson, M. (2003). Estimations of amounts of soil organic carbon and fine root carbon in land use and land cover classes, and soil types of Chiapas highlands, Mexico. *Forest Ecology and Management*, 177(1-3), 191-206. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(02\)00439-5](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00439-5)

Miranda, F., & Sharp, A. J. (1950). Characteristics of the vegetation in certain temperate regions of eastern Mexico. *Ecology*, 31(3), 313-333. <https://doi.org/10.2307/1931489>

Monge-González, M.L., Craven, D., Krömer, T., Castillo-Campos, G., Hernández-Sánchez, A., Guzmán-Jacob, V., Guerrero-Ramírez, N. & Kreft, H. (2020). Response of tree diversity and community composition to forest use intensity along a tropical elevational gradient. *Applied Vegetation Science*, 23(1), 69–79. <https://doi.org/10.1111/avsc.12465>

Monarrez-González, J.C., González-Elizondo, M.S., Márquez-Linares, M.A., Gutiérrez-Yurrita, P.J., & Pérez-Verdin, G. (2020). Effect of forest management on tree diversity in temperate ecosystem forests in Northern Mexico. *Plos One*, 15(5), e0233292. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0233292>

Monterroso-Rivas, A.I., Gómez-Díaz, J.D., & Tinoco-Rueda, J.A. (2013). Bosque mesófilo de montaña y escenarios de cambio climático: una evaluación en Hidalgo, México. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y Del Ambiente*, 29–43. <https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2012.03.029>

Morandi, P., Marimon, B., Marimon-Junior, B., Ratter, J., Feldpausch, T., Colli, G., Rodrigues, C., da Silva Júnior, M., de Souza Lima, E., Flores, R., Arroyo, L., Araujo, A., de Góis, F., Teles B., Ribeiro, F., Françoso, R., Elias, F., Almeida, E., Reis, S., de Oliveira, B., Carvalho, E., Silva, D., Souza H., Pires, T., Alves S., Villarroel, D., Felfili, J. & Phillips, O. (2020). Tree diversity and above-ground biomass in the South America Cerrado biome and

their conservation implications. *Biodivers. Conserv.* 29, 1519–1536.
<https://doi.org/10.1007/s10531-018-1589-8>

Motzer, T. (2005). Micrometeorological aspects of a tropical mountain forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 135(1–4), 230–240.
<https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2005.11.019>

Naidu, M.T., & Kumar, O.A. (2016). Tree diversity, stand structure, and community composition of tropical forests in Eastern Ghats of Andhra Pradesh, India. *Journal of Asia-Pacific Biodiversity*, 9(3), 328–334. <https://doi.org/10.1016/j.japb.2016.03.019>

Oksanen, J., Guillaume, F., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P., O’Hara, R., Simpson, G., Solymons, P., Stevens, M., Szoecs, E., Wagner, H. (2019). Package “Vegan”. <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/vegan.pdf>
<https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/vegan.pdf>

Peel, M. C., Finlayson, B. L., & McMahon, T. A. (2007). Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and earth system sciences*, 11(5), 1633–1644. <https://doi.org/10.5194/hess-11-1633-2007>

Peters, R., (1995). Architecture and development of Mexican beech forest. In: Box E.O., Peet R.K., Masuzawa T., Yamada /., Fujiwara K. & Maycock P.F. (eds) *Vegetation science in forestry*. Kluwer Academic Publishers. Netherlands. Pp. 325-343.

Podani, J., & Schmera, D. (2011). A new conceptual and methodological framework for exploring and explaining pattern in presence-absence data. *Oikos*, 120(11), 1625–1638.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19451.x>

Ponce-Vargas, A., Luna-Vega, I., Alcántara, O. & Ruiz-Jiménez, C.A. (2006). Florística del bosque mesófilo de montaña de Monte Grande, Lolotla, Hidalgo, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 77(1994), 177–190.

R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing (version 3.4.3). R Foundation for Statistical Computing. <https://www.r-project.org>

Roberts-Pichette, P. & Gillespie, L. (1999). Terrestrial vegetation biodiversity monitoring protocols. EMAN Occasional Paper Series, Report No. 9. Ecological Monitoring Coordinating Office, Burlington, Ontario.

Rodríguez-Ramírez, E.C., Sánchez-González, A. & Ángeles-Pérez, G. (2013). Current distribution and coverage of Mexican beech forests *Fagus mexicana* in Mexico. *Endangered Species Research*, 20(3), 205-216. <https://doi.org/10.3354/esr00498>

Rodríguez-Ramírez, E.C., Sánchez-González, A., & Ángeles-Pérez, G. (2018a). Relationship between vegetation structure and microenvironment in *Fagus mexicana* forest relicts in Mexico. *Journal of Plant Ecology*, 11(2), 237–247. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtw138>

Rodríguez-Ramírez, E.C., Martínez-Falcón, A.P. & Luna-Vega, I. (2018b). Spatial patterns of Mexican beech seedlings (*Fagus mexicana* (Martínez) A.E. Murray): influence of canopy openness and conspecific trees on recruitment mechanisms. *Annals of Forest Science* 75, 27. <https://doi.org/10.1007/s13595-018-0698-6>

Rodríguez-Ramírez, E. C., Williams-Linera, G., Díaz-Ávalos, C., & Luna-Vega, I. (2021). Masting effect on canopy greenness and climate response on seed production of *Fagus mexicana* across the Sierra Madre Oriental, Mexico. *Climate Change Ecology*, 2, 100035. <https://doi.org/10.1016/j.ecochg.2021.100035>

Rzedowski, J. (1996). Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botanica Mexicana*, 35, 25-44.

Rzedowski, J. (2006). Glosario. En: Rzedowski, J. (Ed.) Vegetación de México 1ra. Edición digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. Pp. 401-416

Sarukhán, J. (2014). Prefacio. En Gual-Díaz, M., & Rendón-Correa, A. (comp.) Bosques mesófilos de montaña de México: diversidad, ecología y manejo. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. Pp. 17 <https://doi.org/10.1007/s10668-016-9830-7>

Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT) (2019). Modificación del Anexo Normativo III, Lista de especies en riesgo de la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación

Šmilauer, P., & Lepš, J. (2014). *Multivariate Analysis of Ecological Data using CANOCO 5* (2nd ed.). Cambridge: Cambridge University Press. 360 pp.

Tymen, B., Vincent, G., Courtois, E.A., Heurtebize, J., Dauzat, J., Marechaux, I., & Chave, J. (2017). Quantifying micro-environmental variation in tropical rainforest understory at landscape scale by combining airborne LiDAR scanning and a sensor network. *Annals of Forest Science*, 74, 32 <https://doi.org/10.1007/s13595-017-0628-z>

Toledo-Aceves, T., Meave, J.A., González-Espinosa, M., & Ramírez-Marcial, N. (2011). Tropical montane cloud forests: Current threats and opportunities for their conservation and sustainable management in Mexico. *Journal of Environmental Management*, 92(3), 974–981. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2010.11.007>

Valencia-Avalos, S., Flores-Franco, G., Jiménez-Ramírez, J. & Mora-Jarvio, M. (2017). Distribution and diversity of Fagaceae in Hidalgo, Mexico. *Botanical Sciences*, 95(4), 660–721. <https://doi.org/10.17129/botsci.1020>

Ver Hoef, J.M., & Boveng, P.L. (2007). Quasi-poisson vs. negative binomial regression: how should we model overdispersed count data? *Ecology*, 88(11), 2766–2772. <https://doi.org/10.1890/07-0043.1>

Williams-Linera, G., Rowden, A., & Newton, A. C. (2003). Distribution and stand characteristics of relict populations of Mexican beech (*Fagus grandifolia* var. *mexicana*). *Biological Conservation*, 109(1), 27-36. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(02\)00129-5](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(02)00129-5)

Williams-Linera, G. (2000). Leaf demography and leaf traits of temperate-deciduous and tropical evergreen-broadleaved trees in a Mexican montane cloud forest. *Plant Ecology* 149, 233–244. <https://doi.org/10.1023/A:1026508610236>

Williams-Linera, G., Tolome, J., Forest, C., Litterfall, & Forest, L.M. (1996). Litterfall, temperate and tropical dominant trees, and climate in a Mexican lower montane forest. *Biotropica*, 28(4), 649. <https://doi.org/10.2307/2389051>