



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Ecología

DIVERSIDAD Y ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN
ARBÓREA A LO LARGO DEL GRADIENTE
ALTITUDINAL DEL COFRE DE PEROTE, VERACRUZ

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(**BIOLOGÍA AMBIENTAL**)

P R E S E N T A

MARÍA MANUELA TOLEDO GARIBALDI

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS:

Dra. Guadalupe Williams-Linera, [INECOL, A. C.](#)

COMITÉ TUTOR:

Dra. Mercedes Isolda Luna Vega, [Facultad de Ciencias, UNAM](#)

Dr. Guillermo Ibarra-Manríquez, [CieCo, UNAM](#)

MÉXICO, D.F.

NOVIEMBRE, 2012



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.

En segundo lugar a CONACyT por el apoyo para realizar mis estudios de posgrado y llevar a cabo esta investigación, a través de las Becas Nacionales de Estudios de Posgrado CONACyT. Le agradezco a la Red de Ecología Funcional del INECOL, A. C. por el apoyo logístico durante la etapa de campo.

Por último, y de manera especial, les agradezco a los miembros del Comité Tutor. A la Dra. Isolda Luna-Vega por su apoyo en la realización de esta investigación, particularmente por haberme ofrecido un lugar de trabajo en el Laboratorio de Biogeografía y Sistemática, UNAM. Al Dr. Guillermo Ibarra-Manríquez por su interés en el proyecto, por todos sus comentarios que reflejaban el rigor científico necesario para culminar este proyecto. A ambos por su interés, dedicación y por contribuir con su conocimiento y experiencia en comunidades vegetales de México.

Como una forma de dedicatoria, le agradezco a Guadalupe Williams-Linera por haberme introducido al estudio de los bosques, por todos estos años de trabajo, que disfruté mucho, en el gradiente altitudinal del Cofre de Perote. Por la experiencia y el conocimiento compartido, por el apoyo y por contribuir en la formación de mi carácter disciplinado hacia el trabajo, por el rigor, por el empuje y por la amistad que se desarrolló a la par de esta investigación.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Esta investigación es el resultado de cuatro años de trabajo. Muchas personas participaron de manera directa, indirecta, consciente e inconsciente durante este periodo de tiempo en este estudio. A todos los que a continuación mencionaré, les agradezco por su apoyo, por las experiencias maravillosas en campo, en reuniones, en congresos, en fiestas donde se hablaba de patrones altitudinales de diversidad de especies. Por las amistades que nacieron y las que crecieron. Por haber compartido su conocimiento de la ciencia y de la vida, por compartir el asombro, el cansancio, la lluvia, ¡la niebla!, las risas, las espinas, los piquetes, las comidas, el hambre, el frío, el calor, los autos descompuestos, los paisajes, las bromas, la música, los bosques, las selvas, la montaña, las aventuras.

Me alegra muchísimo compartir esto de hacer ciencia con personas talentosas, inteligentes y creativas, que, además, son amigos a los que quiero mucho. Le agradezco a Claudia Gallardo, botánica, experta en flora de bosques de niebla, por su experiencia en campo, por su tenacidad para conseguir las colectas de los árboles más altos o de los ubicados a la orilla del abismo, por todo su conocimiento. Sobre todo por la excelente compañía y las aventuras, las conversaciones. A Marko, ecólogo, micólogo y micófago, ambos estudiamos los mismos sitios, él estudia los hongos, yo los árboles, así que compartimos, junto con Claudia y otros compañeros, una temporada de campo inolvidable. A Claudia, Marko y, además a Etel, les agradezco por darme casa cada que voy a los bosques del centro de Veracruz. Estoy segura que en una época pasaba más tiempo en sus casas que en la mía, en la Ciudad de México.

Le agradezco a Juan Castro, querido amigo mío por haber trabajado con nosotros en campo. A mi primo Emiliano, que me acompañó a varias salidas de campo a bosques hermosos, a otros llenos de espinas que te atrapaban a cada paso, por compartir las lluvias y las enlodadas que terminaban en pláticas multidisciplinarias en algún lugar legendario de Coatepec. Esto me lleva a agradecerle a Adriana Comte, quien también estuviera en esas pláticas multidisciplinarias en algún lugar legendario de Coatepec, enlodada de pies a cabeza. A Javier Tolome por su apoyo en campo y las conversaciones divertidas.

Le agradezco a todos los dueños de los fragmentos de bosque en los que trabajamos: Luis Leñero, Mariana, del rancho Tixtla, Íñigo, del bosque de *Oreomunnea*, Guadalupe Williams, Antonio Guillén, a Claudia y Lucio, a Don Tirzo. Les agradezco por habernos permitido entrar a sus bosques y trabajar sin restricciones, pero sobre todo por ser personas comprometidas con la conservación, por su amor al bosque.

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	ii
RESUMEN	viii
ABSTRACT	ix
1. INTRODUCCIÓN	
1.1 LOS GRADIENTES ALTITUDINALES	1
1.1.1 ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN	1
1.1.2 COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD	2
1.2 RELACIÓN VEGETACIÓN-CLIMA	3
1.3 PATRONES ALTITUDINALES DE RIQUEZA DE ESPECIES	4
1.4 PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA	5
1.4.1 OBJETIVO GENERAL	6
1.4.2 OBJETIVOS PARTICULARES	6
2. ÁREA DE ESTUDIO	
2.1 EL GRADIENTE ALTITUDINAL	7
2.2 DIVERSIDAD	11
3. MÉTODOS	
3.1 EL GRADIENTE ALTITUDINAL	12
3.1.1 ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN	13
3.1.2 COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD	14
3.2 RELACIÓN VEGETACIÓN-CLIMA	15
3.2.1 COMPOSICIÓN DE ESPECIES A LO LARGO DEL GRADIENTE CLIMÁTICO	15
3.2.2 ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN Y RIQUEZA DE ESPECIES	16
3.3 PATRONES ALTITUDINALES DE RIQUEZA DE ESPECIES	16
4. RESULTADOS	
4.1 EL GRADIENTE ALTITUDINAL	18
4.1.1 ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN	18
4.1.2 COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD	20
4.2 RELACIÓN RIQUEZA-CLIMA	21
4.2.1 COMPOSICIÓN DE ESPECIES A LO LARGO DEL GRADIENTE CLIMÁTICO	21

4.2.2 ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN Y RIQUEZA DE ESPECIES	23
4.2.3 COMUNIDADES VEGETALES	24
SELVA BAJA CADUCIFOLIA	24
ECOTONO SBC-BMM	25
BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA	26
BOSQUE DE CONÍFERAS	27
4.3 PATRONES ALTITUDINALES DE RIQUEZA DE ESPECIES	28
5. DISCUSIÓN	
5.1 ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN	29
5.2 COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD	30
5.3 COMUNIDADES VEGETALES	32
5.4 PATRONES ALTITUDINALES DE RIQUEZA DE ESPECIES	34
6. CONCLUSIONES	35
7. REFERENCIAS	36

LISTA DE FIGURAS, TABLAS Y ANEXOS

Figura 1. Mapa de los 15 sitios de estudio establecidos a lo largo del gradiente altitudinal del centro de Veracruz, México.	8
Figura 2. a) Temperatura media anual (°C) y b) Precipitación media anual (mm) estimadas por WorldClim (Hijmans <i>et al.</i> 2005) para los 15 sitios de estudio localizados a lo largo del gradiente altitudinal (140-4000 m) del centro de Veracruz, México.	10
Figura 3. Relación entre a) área basal, b) densidad de individuos y c) riqueza de especies y la altitud a lo largo del gradiente altitudinal (140-4000 m) en el centro de Veracruz.	19
Figura 4. Análisis Canónico de Correspondencia (ACC) para 15 sitios (números), 70 especies de árboles y 10 variables climáticas del gradiente altitudinal del centro de Veracruz, México.	22
Figura 5. Relación entre área basal (a, b), densidad de individuos (c, d) y riqueza de especies (e, f) y variables climáticas (temperatura del cuatrimestre más húmedo y precipitación del cuatrimestre más frío) a lo largo del gradiente altitudinal (140-4000 m).	24
Figura 6. Relación entre área basal (a, b, c), densidad de individuos (d, e, f) y riqueza de especies (g, h, i) y la altitud, la temperatura del cuatrimestre más húmedo (°C) y la precipitación del cuatrimestre más frío (mm) en los sitios de selva baja caducifolia (140-780 m).	25
Figura 7. Relación entre área basal (a, b, c), densidad de individuos (d, e, f) y riqueza de especies (g, h, i) y la altitud, la temperatura del cuatrimestre más húmedo (°C) y la precipitación del cuatrimestre más frío (mm) en los sitios de bosque mesófilo de montaña (1250-2650 m).	27
Figura 8. Relación entre área basal (a, b, c), densidad de individuos (d, e, f) y riqueza de especies (g, h, i) y la altitud, la temperatura del cuatrimestre más húmedo (°C) y la precipitación del cuatrimestre más frío (mm) en los sitios de bosques de coníferas (3020-4000 m).	27
Figura 9. Efecto de la escala en los patrones de riqueza de especies de árboles a lo largo del gradiente altitudinal del centro de Veracruz, México. a) Gradiente altitudinal completo (140-4000 m). b) Parte baja del gradiente altitudinal (140-780 m). c) Parte media del gradiente altitudinal (1275-2650 m). d) Parte alta del gradiente altitudinal (3020-4000 m).	28
Tabla 1. Características de los sitios de estudio localizados a lo largo del gradiente altitudinal del centro de Veracruz, México. Se presenta: localidad, coordenadas geográficas, altitud, tipo de clima, precipitación media anual, temperatura media anual, tipo de vegetación (SBC, selva baja caducifolia. BMM, bosque mesófilo de montaña. BC, bosque de coníferas) y origen de la información.	13

Tabla 2. Valores estimados de las variables climáticas (WorldClim, Hijmans <i>et al.</i> 2005) de los 15 sitios de estudio a lo largo del gradiente altitudinal (140-4000 m) en el centro de Veracruz, México.	17
Tabla 3. Características de la vegetación arbórea (individuos ≥ 5 cm DAP) a lo largo de un gradiente altitudinal (140-4000 m) en el centro de Veracruz, México. Se presentan los valores promedio de cada sitio de estudio (0.1 ha) de área basal (m^2/ha), densidad (individuos/ha), riqueza (S_{obs}), índice de Shannon (H') y alfa de Fisher (α).	18
Tabla 4. Matriz de similitud (índice Jaccard-Chao) en la composición de especies de árboles entre pares de sitios a lo largo de un gradiente altitudinal (140-4000 m).	21
Tabla 5. Variables resultantes de la selección progresiva (<i>forward selection</i>) en el ACC para datos de las especies de árboles con más de cinco individuos, en los 15 sitios de estudio distribuidos a lo largo del gradiente altitudinal del centro de Veracruz, México.	23
Anexo 1. Especies de árboles ≥ 5 cm DAP y familias registradas en el gradiente altitudinal del centro de Veracruz, México.	47
Anexo 2. Índice de valor de importancia (IVI) de las especies leñosas en cada sitio. Los valores absolutos y relativos (R) son D, densidad; AB, área basal; F, frecuencia.	61

RESUMEN

Los gradientes altitudinales funcionan como una herramienta heurística para probar hipótesis ecológicas. Esta investigación es un análisis de la vegetación arbórea en un gradiente altitudinal completo (140-4000 m) compuesto por diferentes comunidades vegetales (selva baja caducifolia, bosque mesófilo de montaña y bosque de coníferas), en el centro de Veracruz, México. El objetivo fue determinar la relación entre la altitud y variables climáticas con la estructura de la vegetación, la composición y la diversidad, así como el efecto de la escala en los patrones de riqueza de especies en el gradiente altitudinal completo y en gradientes parciales. Se seleccionaron 15 sitios a lo largo del gradiente altitudinal. En cada sitio, en 0.1 ha, se midieron todos los árboles ≥ 5 cm DAP, se contaron y se identificaron a nivel de especie. Se calculó el área basal (m^2/ha) y la densidad (individuos/ha), se estimaron índices de diversidad (riqueza de especies, alfa de Fisher, índice de Shannon) y diversidad beta (Chao-Jaccard). Un Análisis Canónico de Correspondencia (ACC) se llevó a cabo para determinar la relación entre la composición de las comunidades y variables climáticas. En el gradiente altitudinal completo el ACC indicó que las variables significativas (precipitación del cuatrimestre más frío y temperatura del cuatrimestre más húmedo) explicaron la composición de especies, el análisis separó los sitios en tres tipos de vegetación diferentes y un ecotono. En total se registraron 2011 individuos, y 170 especies que pertenecen a 109 géneros y 58 familias. En la selva baja caducifolia domina la familia Fabaceae; en el bosque mesófilo Fagaceae y Lauraceae y; en el bosque de coníferas Pinaceae es monodominante. Regresiones lineales entre las variables explicativas significativas y características de la vegetación mostraron que el área basal aumentó con la altitud y con la precipitación, pero disminuyó con la temperatura; la densidad de individuos no se relacionó con la altitud ni con ninguna de las variables explicativas. La riqueza de especies decrece con la altitud y tuvo una relación negativa con la temperatura, pero no mostró relación con la precipitación. Para probar la relación entre la riqueza de especies y la altitud se ajustaron regresiones lineales y regresiones polinomiales: al analizar el gradiente altitudinal completo se encontró una relación negativa entre la riqueza y la altitud, pero no se encontró una relación significativa en los diferentes tamaños de escala. Se concluye que en gradientes altitudinales las variables climáticas determinan la distribución de las comunidades vegetales y que los patrones de riqueza son dependientes de la escala.

ABSTRACT

Altitudinal gradients serve as a heuristic tool and natural experiment to probe ecological hypothesis. We analyze woody vegetation in a complete altitudinal gradient (140-4000 m) composed by different plant communities (tropical dry forest, tropical cloud forest and coniferous forest), in central Veracruz, México. The objective was to determine the relation between altitude and climate variables with vegetation structure, composition and diversity, and to determine the scale effect on species richness patterns. We selected 15 sites (1.5 ha), where all ≥ 5 cm DBH trees were measured and identified at species level. Basal area (m^2/ha) and density of individuals (ind/ha) were estimated; we used Fisher and Shannon index and Chao-Jaccard indices for diversity. We performed a Canonical Correspondence Analysis (CCA) to determine the relation between community composition and climate variables. The CCA indicated precipitation and temperature as the most significant variables explaining species composition. The analysis clustered sites in three different groups that were defined as the three vegetation types and one ecotone. A total of 2011 individuals, 170 species, 109 genera and 58 families were recorded. Fabaceae was dominant in tropical dry forest, Fagaceae and Lauraceae in tropical cloud forest and Pinaceae was monodominant in coniferous forest. Lineal regressions showed a positive relation between basal area with altitude and precipitation, and a negative relation with temperature. Species richness decreases with temperature. The relation between species richness and altitude were analyzed through lineal and polynomial models: in the complete altitudinal gradient we found a negative relation, but we found no significant relation at different scale sizes. We conclude that altitudinal distribution of vegetal communities is determined by climatic drivers. Temperature and precipitation are considered to be the most important factors that determine forest composition and distribution and species richness patterns are scale dependent.

“En ninguna parte se deja ver mejor el admirable orden con que las diferentes tribus vegetales van sucediéndose por tongadas, unas arriba de las otras, que van subiendo desde Veracruz hacia la meseta de Perote. Allí se ve cambiar a cada paso la fisionomía del país, el aspecto del cielo, la vista exterior de las plantas, la figura de los animales, las costumbres de los habitantes y el género de cultura al que se dedican.”

Humboldt, 1803

1. INTRODUCCIÓN

1.1 LOS GRADIENTES ALTITUDINALES

Los gradientes altitudinales funcionan como una herramienta heurística y un experimento natural para el desarrollo de una teoría general de la diversidad de especies, para probar hipótesis ecológicas y para analizar patrones en la naturaleza (Whittaker 1972, Lomolino 2001, Rahbek 2005, Körner 2007). Las montañas son escenarios ideales para este tipo de estudios, debido a que involucran factores abióticos covariantes (Lomolino *et al.* 2006, Davidar *et al.* 2007, Homeier *et al.* 2010) y presentan una amplia variación ambiental en un área geográfica relativamente pequeña (Körner 2007).

La variación altitudinal en la riqueza de especies es un tema que ha suscitado un gran interés en la ecología contemporánea, específicamente en el análisis de las causas y el mantenimiento de la diversidad biológica (Ricklefs 2004). La elevación en sí misma no tiene significado sobre los organismos, sino que son los cambios ambientales pasados (climáticos y geológicos) los que tienen un papel importante en la generación de los patrones de abundancia, distribución y diversidad de especies; mientras que la variación en las variables ambientales actuales (*i.e.* agentes dispersores, competencia, depredación, humedad del suelo, polinizadores) es responsable de mantener dichos patrones (O'Brien *et al.* 2000, Brown *et al.* 2011).

Algunas hipótesis que explican la riqueza de especies en gradientes altitudinales se basan en procesos históricos y biogeográficos (MacArthur y Wilson 1967, Brown 2001, Brown *et al.* 2011, Ricklefs 2004, Rahbek *et al.* 2007), otras se fundamentan en la relación entre los organismos y el clima (O'Brien 1993, Rahbek 1995, O'Brien *et al.* 2000, Hawkins *et al.* 2003, Lopez-Mata *et al.* 2012), en interacciones bióticas (Brown 2001, Brown *et al.* 2011), en factores edáficos (Huston 1980, Velázquez 2010, Bobbink *et al.* 2010, Hietz *et al.* 2011), o en la relación especies-área (Rahbek 1995, Nogués-Bravo y Araújo 2006, Romdal y Grytnes 2007, Triantis *et al.* 2008).

La diversidad de especies en los gradientes altitudinales también ha sido analizada a partir de teorías que explican la variación latitudinal de la diversidad, esto es, por factores como el clima, la productividad y otros relacionados con la energía (Wright 1983, Turner *et al.* 1989, Grytnes *et al.* 1999), además ha sido vista como una extensión de la regla de Rapoport de los intervalos latitudinales de distribución de especies (Stevens 1989) y como un caso especial de la teoría de biogeografía de islas (MacArthur 1972). Recientemente se ha investigado cuál es el efecto de la escala en los patrones de diversidad en gradientes altitudinales (Nogués-Bravo *et al.* 2008).

1.1.1 ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN

La estructura de la vegetación varía a lo largo de gradientes de elevación. La tendencia que ha sido reportada con mayor frecuencia es que la densidad de individuos así como el área basal son variables que tienden a aumentar con la altitud (Kitayama 1992, Lieberman *et al.* 1996, Vázquez y

Givinish 1998, Aiba y Kitayama 1999). Aunque, otros autores han reportado una disminución del área basal con la elevación (Tang y Ohsawa 1997, Homeier *et al.* 2010). De acuerdo a Homeier *et al.* (2010), la tendencia de que el área basal disminuya con la altitud sugiere que existe una relación positiva entre la riqueza de especies y la productividad, definida en términos de acumulación de biomasa superficial. Sin embargo, los autores también afirman que esta relación sólo ha sido mostrada en amplias escalas geográficas, pero no para un área determinada a escala local.

Además de la altitud, se deben considerar otros factores que expliquen la variación en la estructura de la vegetación. Las principales causas que determinan la estructura y funcionamiento de los bosques en gradientes altitudinales son factores relacionados con el clima, como la alta precipitación y humedad atmosférica, la disminución de la temperatura, y la reducción de la radiación fotosintéticamente activa (Tanner *et al.* 1998).

Factores ambientales, como la disponibilidad de nutrientes del suelo, cambian con la altitud. En particular, el nitrógeno disminuye hacia tierras altas y el gradiente de disponibilidad de este nutriente puede explicar la variación en las características estructurales de los bosques en las montañas (Grubb 1977, Tanner *et al.* 1998, Sayer *et al.* 2004, Velázquez 2010, Aubry *et al.* 2012). Otro factor importante es la forma del relieve, ya que se ha visto que los árboles más altos y las comunidades con mayor densidad suelen ocurrir en las zonas con mayor inclinación, mientras que los bosques menos altos y más abiertos se encuentran en depresiones de colinas y en planicies (Lieberman *et al.* 1996).

1.1.2 COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD

En varias regiones tropicales los gradientes altitudinales amplios abarcan ecosistemas distintos, que en muchos casos incluyen comunidades tropicales y templadas (*e.g.*, Monte Emei, China; Monte Kinabalu, Borneo; Sierra Nevada, México). Incluso, se ha encontrado que especies pertenecientes a familias de diferente origen biogeográfico (tropical, templado o cosmopolita), dominan diferentes porciones del gradiente (Williams-Linera *et al.* 1996, Tang y Ohsawa 1997, Luna-Vega *et al.* 2001, Escobar *et al.* 2005, Oommen y Shanker 2005).

Conforme se asciende en una montaña, las condiciones ambientales cambian y se encuentran organismos que están adaptados en común a las condiciones locales (Körner 2007). La composición florística de diferentes comunidades vegetales es marcadamente constante a diferentes elevaciones, por lo menos a nivel de familia (Gentry 1988). Este autor encontró que en bosques neotropicales de tierras bajas la familia Leguminosae siempre es dominante, seguida de Lauraceae, Annonaceae, Rubiaceae, Moraceae, Myrtilaceae, Sapotaceae, Meliaceae, Euphorbiaceae y Bignoniaceae, no necesariamente en ese orden. A elevaciones intermedias encontró que Lauraceae consistentemente reemplaza a Leguminosae como la familia más rica en especies; a estas altitudes otras familias que contribuyen con la diversidad son Rubiaceae, Melastomataceae, Euphorbiaceae y Moraceae. Por arriba de los 2000 m de altitud

Melastomataceae y Rubiaceae son las más prominentes; y a mayores elevaciones Aquifoliaceae, Myrtaceae y Theaceae se vuelven las más importantes. Hacia la cima, en áreas templadas, las gimnospermas y fagáceas son más prevalentes.

La tendencia a que la diversidad de especies y familias decrece con el incremento en la altitud es clara (Whittaker 1972, Gentry 1988, Kitayama 1992, Lieberman *et al.* 1996, Givnish 1999, Vázquez y Givnish 2000, Fosaa 2004, Sánchez-González y López-Mata 2005, Behera y Kushwaha 2007, Rincón-Gutiérrez 2007, Homeier *et al.* 2010). La disminución de la temperatura con la altitud debería explicar los límites de los diferentes tipos de vegetación, ya que la importancia del clima reside en establecer los límites para la distribución de los taxa (O'Brien *et al.* 2000).

1.2 RELACIÓN VEGETACIÓN-CLIMA

El clima es considerado uno de los factores con mayor influencia en el desarrollo y adaptación de las especies y en los cambios en la composición de las comunidades vegetales (Gleason 1926, Gentry 1988, Tang y Ohsawa 1997, Brown 2001, Lomolino 2001, Lomolino *et al.* 2006, Behera y Kushwaha 2007). A lo largo de gradientes geográficos las variables climáticas no varían al azar y son relativamente predecibles en tiempo y espacio (Gentry 1988, O'Brien 1993, O'Brien *et al.* 2000, Lomolino 2001). En este argumento yace una explicación de primer orden para predecir los patrones de diversidad, a partir de la idea de que los gradientes de riqueza de especies son esencialmente gradientes climáticos (Gentry 1988, O'Brien 1993, Aiba y Kitayama 1999, O'Brien *et al.* 2000, Hawkins *et al.* 2003).

Las variables climáticas relacionadas con la disponibilidad de agua (precipitación) y energía (temperatura/radiación), determinan los patrones de riqueza a nivel global (O'Brien 1993, O'Brien *et al.* 2000, Hawkins *et al.* 2003, Whittaker *et al.* 2007). El agua y la energía son factores esenciales para los procesos fisiológicos de las plantas y, por lo tanto, tienen efectos directos en la abundancia y la diversidad (O'Brien 1993). De esta forma, la dinámica agua-energía opera en todas las escalas de análisis, de inicio, limitando la fotosíntesis en una hoja y, por último, con el control y mantenimiento de los intervalos de distribución espacial de las especies (O'Brien 1993, O'Brien *et al.* 2000) y los cambios en la diversidad (Brown 2001).

La dinámica agua-energía es una explicación para la existencia de los gradientes de diversidad en plantas (Hawkins *et al.* 2003). En este sentido, Wright (1983) explica que entre mayor es la disponibilidad de agua y la energía en el ecosistema existe una mayor cantidad de biomasa vegetal que, a su vez, proporciona recursos para más individuos, de esta manera aumenta la riqueza de especies.

En general, la riqueza de especies vegetales varía positivamente con la precipitación (Gentry 1988, O'Brien 1993, Givnish 1999, Gillespie *et al.* 2000, O'Brien *et al.* 2000, Brown 2001, Bhattarai y Vetaas 2003, Hawkins *et al.* 2003, Leigh *et al.* 2004, Davidar *et al.* 2005) y tiene una relación parabólica con la temperatura (O'Brien 1993, Bhattarai y Vetaas 2003), aunque otros autores afirman que la riqueza decrece con la temperatura (Gaston 2000, Shimono *et al.* 2010).

1.3 PATRONES ALTITUDINALES DE RIQUEZA DE ESPECIES

La escala se ha convertido en uno de los conceptos fundamentales en la ecología, su estudio se centra principalmente en tres temas: características de la escala, escalamiento y efecto de la escala (Wu 2007). La presente investigación se enfoca en el efecto de la escala, el cual puede ocurrir cuando la extensión se cambia. Cualquier modificación en la extensión de la escala produce un cambio en los patrones resultantes y en el poder explicativo de los factores que influyen en la diversidad (Turner *et al.* 2001, Wu 2007).

En un intento por describir los patrones del paisaje es indispensable considerar la escala dentro del análisis. Forman y Gordon (1983) definieron al paisaje como una superficie heterogénea constituida por un conjunto de ecosistemas que están en interacción y cuya extensión es variable, de manera que niveles de organización geográficamente mayores están asociados a escalas más amplias mientras que niveles menores se relacionan con escalas más pequeñas (Wu 2007). En este sentido, los gradientes altitudinales son un escenario geográfico ideal para estudiar el efecto de la escala en los patrones de riqueza de especies.

El diseño espacial, que incluye la extensión y proporción del gradiente altitudinal muestreado, puede tener un impacto pronunciado en los patrones de riqueza de especies (Grytnes y Vetaas 2002, Rahbek 2005, Nogués-Bravo *et al.* 2008). Al analizar el gradiente completo se observa un pico de alta riqueza a elevaciones intermedias, y decrece progresivamente conforme la extensión disminuye (Rahbek 2005, Dunn *et al.* 2006, Nogués-Bravo *et al.* 2008).

El pico de alta riqueza en el centro del gradiente altitudinal se puede explicar por el efecto del dominio medio (Lomolino 2001, Colwell *et al.* 2005, Grytnes y Beaman 2006, Grytnes *et al.* 2008). El dominio medio es un modelo nulo basado en la distribución al azar de los intervalos de distribución de las especies en un espacio geográfico restringido y en ausencia de cualquier factor ambiental. Los modelos nulos que prueban los patrones no-biológicos predicen el efecto del dominio medio (Colwell y Hurtt 1994, Colwell *et al.* 2004).

La presencia de ecotonos puede explicar los picos de alta riqueza. Se ha observado que estos ambientes tienen la capacidad de albergar una mayor cantidad de especies (Lomolino 2001). Si se ve al ecotono como un hábitat marginal para especies tropicales y templadas el solapamiento entre grupos afectaría significativamente la riqueza a elevaciones intermedias que, a su vez, podría afectar los patrones entre escalas (Oommen y Shanker 2005).

Por otro lado, el patrón de decremento monotónico de la riqueza de especies con la altitud puede ser abordado a partir de la relación especies-área. El área disponible para los organismos es menor hacia altitudes mayores, esto se debe a la erosión que ocurre desde la cima hacia la base de las montañas, este proceso produce una inclinación gradual que edifica la forma cónica

natural de las mismas. La relación especies-área predice que habrá una mayor riqueza de especies en las tierras bajas por presentar mayor área disponible (Brown 2001).

Las zonas bajas reciben mayor cantidad de energía solar, cuentan con más recursos y, en consecuencia, tienen la capacidad de albergar una mayor cantidad de individuos y de poblaciones, además de que proveen más refugios y espacio, tienen una mayor diversidad de ambientes y un mayor potencial de ser el objetivo de especies inmigrantes (Lomolino *et al.* 2006). Por otro lado, a mayores altitudes se espera una menor cantidad de especies debido a que la cima tiende a estar más aislada que los sitios localizados a menores elevaciones (Brown 2001).

Algunos autores proponen que las explicaciones de patrones de diversidad se pueden aplicar al menos a dos escalas, la local y la regional (Ricklefs 2004). A escala local la riqueza de especies se correlaciona con la perturbación (Pereira *et al.* 2007, Nogués-Bravo *et al.* 2008, Williams-Linera y Lorea 2009) y otros factores bióticos (Currie 1991), mientras que a escala regional está relacionada con el clima (O'Brien 1993, O'Brien *et al.* 2000).

1.4 PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

Esta investigación es un análisis de la vegetación arbórea en un gradiente altitudinal completo compuesto por diferentes comunidades vegetales en el centro de Veracruz, México. En este estudio se analiza la relación entre la altitud y el clima con la estructura de la vegetación, la composición y la riqueza de especies. Se analiza el efecto de la escala en los patrones de riqueza en el gradiente altitudinal completo y en gradientes parciales, definidos por los diferentes tipos de vegetación presentes en el área de estudio.

Los resultados esperados son que la estructura de la vegetación (área basal y densidad) esté relacionada positivamente con las variables climáticas (temperatura y precipitación). La composición de especies mostrará una elevada variación en función de los cambios en las condiciones climáticas, indicada por un elevado recambio de especies a lo largo del gradiente altitudinal. Los patrones altitudinales de riqueza de especies serán diferentes dependiendo de la extensión del gradiente analizado: en el gradiente altitudinal completo se espera un patrón unimodal con un pico de alta riqueza a elevaciones intermedias.

1.4.1 OBJETIVO GENERAL

Determinar la relación de la estructura de la vegetación, la composición y la diversidad de especies de árboles con la altitud y las variables explicativas relacionadas con el clima, así como el efecto de tamaño de la escala en los patrones altitudinales de riqueza de especies.

1.4.2 OBJETIVOS PARTICULARES

- I. Determinar la variación de la vegetación arbórea en área basal, densidad, composición, riqueza de especies (diversidad alfa) y el recambio de especies (diversidad beta) a lo largo de un gradiente altitudinal.
- II. Determinar la relación entre área basal, densidad, composición, riqueza de especies y las variables climáticas a lo largo del gradiente altitudinal.
- III. Determinar los patrones de riqueza de especies de árboles en el gradiente altitudinal completo y en los gradientes parciales definidos por los tipos de vegetación.

2. ÁREA DE ESTUDIO

2.1 EL GRADIENTE ALTITUDINAL

El gradiente altitudinal muestreado comprende desde los 140 m de elevación hasta los 4000 m ($19^{\circ} 19' - 19^{\circ} 30' N$ y $96^{\circ} 29' - 97^{\circ} 10' O$), en el centro de Veracruz (Figura 1). Por razones prácticas, denominamos al área de estudio como “el gradiente altitudinal del Cofre de Perote” debido a que recorre un macizo montañoso desde las zonas bajas cercanas a la costa hasta la cima del volcán Cofre de Perote. Éste alcanza su altitud máxima a los 4280 m en menos de 100 km desde la costa (Williams-Linera 2007, Rodríguez *et al.* 2009), y se localiza en el extremo oriental del Eje Neovolcánico Transversal, es una barrera geográfica que divide la Planicie Costera del Golfo de México hacia el este y el Altiplano Mexicano hacia el oeste (Rodríguez *et al.* 2009).

La región se caracteriza por una topografía irregular formada por lomas y llanuras surcadas por profundos barrancos. La abrupta morfología y pronunciadas pendientes se dirigen en dirección NO-SE desde la cima del volcán Cofre de Perote hacia las costas del Golfo de México (Rodríguez *et al.* 2009). El volcán tuvo su origen durante el Cuaternario y se formó principalmente del flujo de lava andesítico. El flanco oriental del volcán se caracteriza por la presencia de roca clástica sedimentaria ensamblada con carbonato de calcio y se asume que este tipo de roca pertenece a la secuencia clástica que recorre la Planicie Costera del Golfo de México del Terciario temprano a medio (Rodríguez *et al.* 2009).

En la región los escurrimientos de agua dan origen a tres vertientes hidrográficas: hacia el oriente la cuenca de los ríos Antigua y Actopan, al norte el río Nautla y al oeste la cuenca del Carmen y Oriental. Estos ríos están abastecidos principalmente por una gran cantidad de afluentes y arroyos intermitentes que tienen su origen en las partes altas del Cofre de Perote. Los sitios de estudio se encuentran en la cuenca del río Antigua y sus tributarios, que recorren el área en que recorre la región en sentido NO-SE (Rodríguez *et al.* 2009).

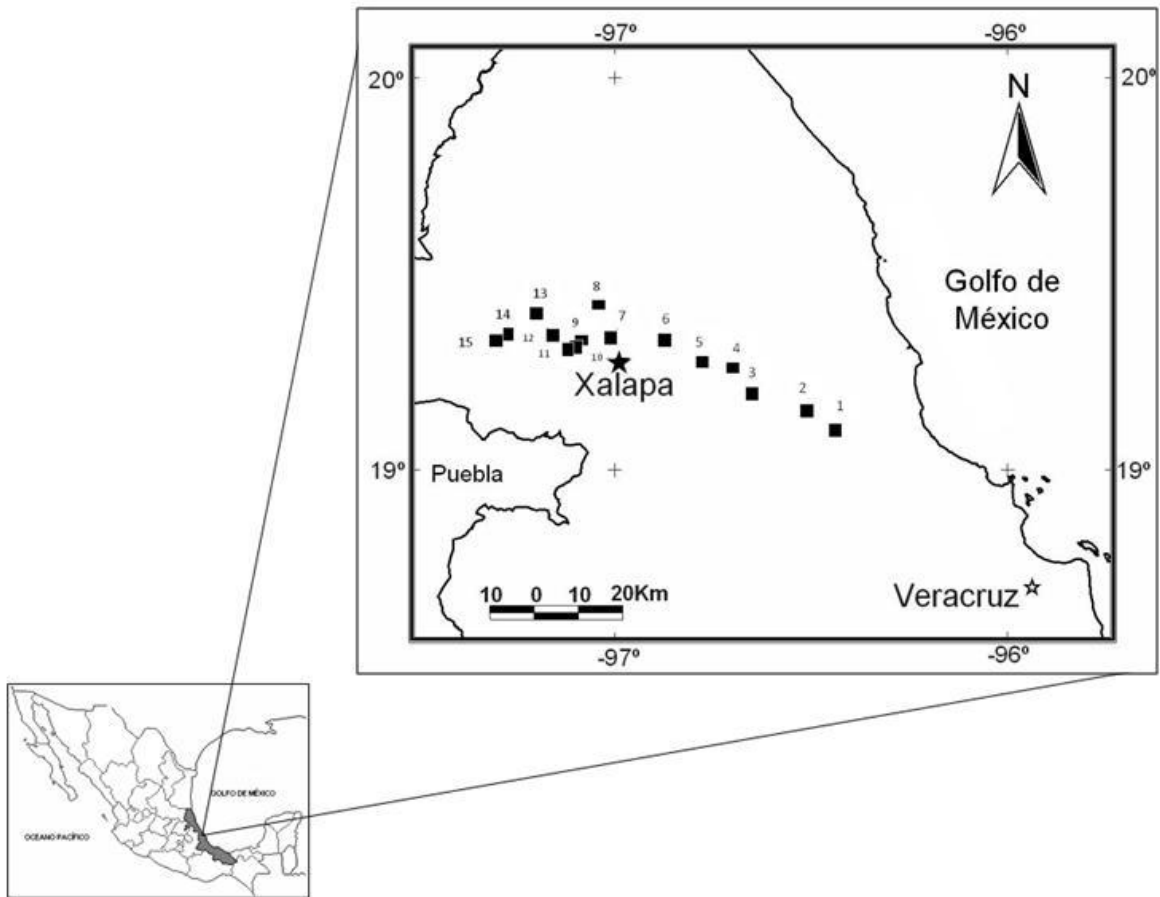


Figura 1. Mapa de los 15 sitios de estudio establecidos a lo largo del gradiente altitudinal del centro de Veracruz, México.

El escenario climático del estado de Veracruz es extraordinariamente diverso, en 100 Km desde el Cofre de Perote a la costa se encuentran prácticamente todos los tipos climáticos presentes en el país, con excepción del tipo BW (Soto y Giddings 2011). Los climas presentes en el área de estudio se describen de acuerdo con la clasificación climática de Köppen, modificada por García (1973) y son del tipo cálidos, semicálidos, templados y semifríos. Dentro de los climas cálidos se encuentran el AW_1 en el sitio localizado a 140 m de elevación, y el AW_0 que se distribuye de los 204 a los 501 m. De los climas semicálidos del subtipo (A)C, que son climas de transición entre los cálidos y templados, se encuentra el subtipo (A)C(w_1) en el sitio ubicado a 789, el (A)C(m) (f) a 1250 m, y el (A)C(m) a 1621 m. Los climas templados del subtipo C(f) influyen en un rango altitudinal de 1450 a 2650 m. Por último los climas semifríos Cb se encuentran de 3020 a 4000 m de altitud (Soto y Giddings 2011) (Tabla 1).

El área de estudio se sitúa en la zona de dominio de los Vientos Alisios del Hemisferio Norte provenientes del Golfo de México y cargados con una alta cantidad de humedad que se descarga en la planicie; la mayor parte asciende por las laderas del sistema montañoso, lo cual origina zonas con alto nivel de precipitación (Jáuregui 2004, Soto y Giddings 2011), como en las

elevaciones topográficas más altas e intermedias, que reciben una gran cantidad de lluvia orográfica (Rodríguez *et al.* 2009). Durante época cálida (abril-septiembre), los vientos alisios son más vigorosos y dominan en altitudes mayores; no así durante la época fría (octubre-marzo), en la cual pierden potencia y profundidad. Estas condiciones de viento con frecuencia se ven afectadas por la presencia de perturbaciones atmosféricas, los “ciclones tropicales” en verano y los “nortes” en el invierno, los que veremos más adelante (Jáuregui 2004, Soto y Giddings 2011).

La temperatura media anual disminuye monotónicamente con la altitud y varía desde 25°C a 140 m hasta 8°C a 4000 m de altitud (Figura 2a). La precipitación media anual es de 1040 mm a 140 m de altitud y aumenta hacia elevaciones intermedias hasta 1925 mm y, a partir de este punto, desciende a 1645 mm a 4000 m de altitud (www.worldclim.org, Hijmans *et al.* 2005) (Figura 2b).

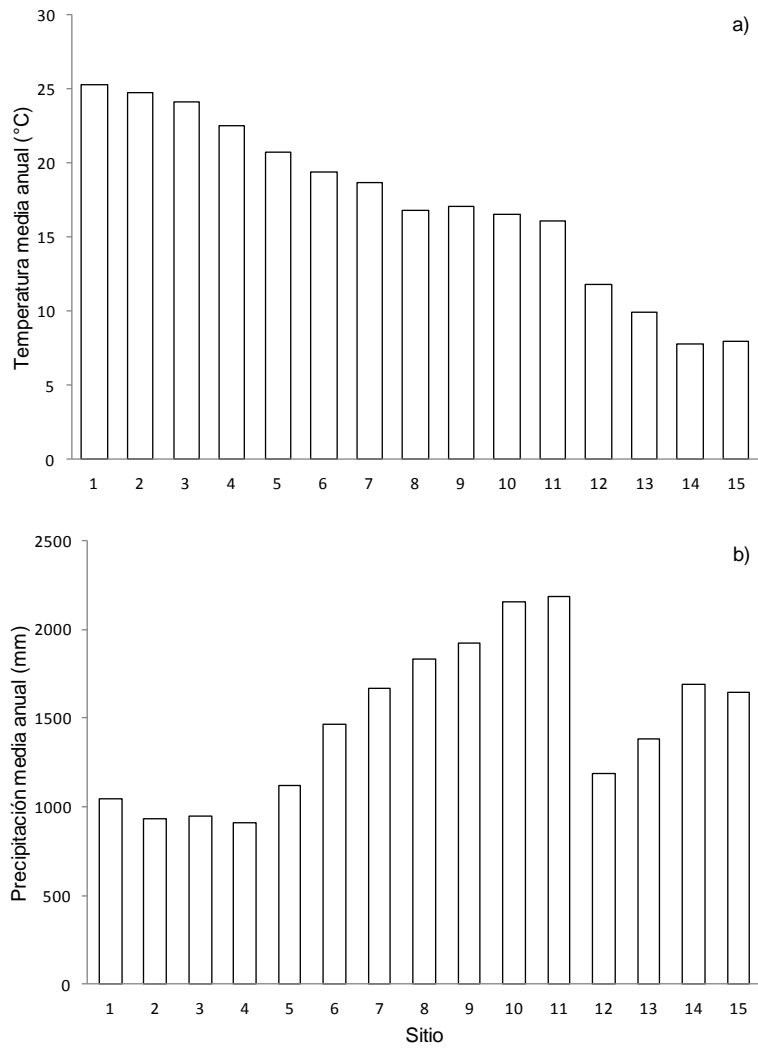


Figura 2. a) Temperatura media anual (°C) y b) Precipitación media anual (mm) estimadas por WorldClim (Hijmans *et al.* 2005) para los 15 sitios de estudio localizados a lo largo del gradiente altitudinal (140-4000 m) del centro de Veracruz, México.

2.2 DIVERSIDAD

La diversidad del gradiente altitudinal del centro de Veracruz es el punto de contacto entre distintas provincias fisiográficas y entre las zonas tropicales húmedas del este, templadas al norte y semiáridas al oeste. El Cofre de Perote fue definido por la CONABIO como región prioritaria para la conservación, bajo los criterios de presentar una alta diversidad de especies y a la presencia de especies endémicas y por ser una región de compleja topografía (Rodríguez *et al.* 2009) que propicia una elevada diversidad de especies (Williams-Linera 2007).

La vegetación se distribuye en pisos altitudinales de vegetación que, desde el nivel del mar hasta la cima del Cofre, son: dunas costeras (a nivel del mar), selva baja caducifolia (40-780 m), bosque mesófilo de montaña (1250-2500 m), bosques de coníferas (2600-4000 m) y pastizal alpino a más de 4000 m (Rzedowski 1975, Narave 1985, Siemens 1990, Cházaro 1992, CONABIO 2000, Castillo-Campos *et al.* 2007, Williams-Linera 2007, Toledo 2008, Toledo y Williams-Linera 2011). A continuación se describen algunos aspectos de los tipos de vegetación arbórea que componen el gradiente altitudinal de Cofre de Perote.

3. MÉTODOS

3.1 EL GRADIENTE ALTITUDINAL

En el área de estudio se seleccionaron 15 sitios en la cara este del Cofre de Perote, en un gradiente altitudinal de 140 a 4000 m de altitud. Los sitios se encuentran a una distancia promedio de 4.9 km, una mínima de 1 km y una máxima de 78 km de distancia entre ellos. Éstos fueron seleccionados con base en los siguientes criterios: 1) distribución a lo largo del gradiente altitudinal; 2) superficie mínima de dos hectáreas de bosque maduro, y relativamente sin perturbación dentro del fragmento del bosque. Sin embargo, el gradiente altitudinal no es un continuo de vegetación conservada, por lo que, la selección de sitios estuvo limitada a la existencia de fragmentos con vegetación madura y superficie suficiente para realizar el muestreo. Es por esto que no hay una distancia altitudinal ni longitudinal uniforme entre ellos.

De los 15 sitios, dos pertenecen a los proyectos SUCRE y BIOCORES cuyos datos fueron obtenidos de la base de datos BIOTREE-NET - Red Internacional de Inventarios Forestales (www.biotreenet.com, Cayuela *et al.* 2011). Seis sitios fueron muestreados en 2008 y siete de junio a octubre del 2010 (Tabla 1). Todos los sitios fueron censados siguiendo el mismo método.

En cada sitio se establecieron 10 parcelas de 10 x 10 m en el interior de cada fragmento de bosque. Dentro del sitio de muestreo la primera parcela se localizó al menos a 20 m de la orilla del fragmento, para reducir el efecto de borde. Las siguientes parcelas se establecieron hacia el interior del fragmento con una distancia mínima de 5 m y máxima de 15 m entre parcelas. La distancia entre parcelas dependió del tamaño del fragmento, bosques con un área menor permitían menor distancia entre parcelas.

Cada parcela fue georeferenciada utilizando un geoposicionador (GPS Garmin III Plus), además se midió la altitud (altímetro Thommen Classic), la pendiente (clinómetro Suunto) y la orientación de la pendiente (brújula).

Tabla 1. Características de los sitios de estudio localizados a lo largo del gradiente altitudinal del centro de Veracruz, México. Se presenta: localidad, coordenadas geográficas, altitud, tipo de clima, precipitación media anual, temperatura media anual y origen de la información.

SITIO	LOCALIDAD	LONGITUD	LATITUD	ALTITUD (m)	CLIMA	PP (mm)	TEMP (°C)	ORIGEN
1	Puente Nacional	96°29'7.8"	19°19'32"	140	AW ₁	1049	25.3	Muestreo 2008
2	Rancho Don Tirzo	96°32'37.4"	19°21'51.9"	204	AW ₀	932	24.8	Muestreo 2008
3	Plan del Río	96°39'18.1"	19°23'58.7"	335	AW ₀	945	24.1	Muestreo 2008
4	Cerro Gordo	96°41'37.2"	19°27'15.7"	501	AW ₀	908	22.5	Muestreo 2008
5	Corral Falso	96°45'22"	19°27'53.9"	780	(A)C(w ₁)	1117	20.7	Muestreo 2008
6	Tres Pasos	96°49'55"	19°30'30"	986	(A)C(m)(f)	1464	19.4	Muestreo 2008
7	Santuario	96° 56' 34"	19° 30' 48"	1250	(A)C(m)	1621	18.5	SUCRE
8	La Martinica Reserva	96°58'	19°35'	1450	C(f)	1836	16.8	BIOCORES
9	El Chivizcoyo	97°0'5.7"	19°30'40.8"	1630	C(f)	1925	17.1	Muestreo 2010
10	Cruz de Duela	97°0'48"	19° 29'37"	1800	C(f)	2160	16.5	Muestreo 2010
11	La Cortadura	97°1'54"	19°29'23"	1950	C(f)	2189	16.1	Muestreo 2010
12	El Encinal	97°3'37"	19°31'4.3"	2650	Cb	1189	11.8	Muestreo 2010
13	Valle Alegre	97°5'34.4"	19°33'46.3"	3020	Cb	1384	9.9	Muestreo 2010
14	El Conejo	97°8'52"	19°31'14"	3460	Cb	1695	7.8	Muestreo 2010
15	Cofre de Perote	97°10'33.4"	19°30'26.4"	4000	Cb	1645	8	Muestreo 2010

3.1.1 ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN

En cada una de las parcelas descritas anteriormente se contaron todos los árboles ≥ 5 cm DAP (diámetro a 1.3 m) y se les midió el DAP con cinta diamétrica. Con estos datos se calculó el área basal (m^2/ha) y la densidad (individuos/ha).

Se obtuvo el Índice de Valor de Importancia (IVI) de las especies presentes en cada sitio (Anexo 2). El IVI es una medida de la contribución de cada especie a la estructura de la comunidad y se calcula sumando los valores relativos de la dominancia, densidad y frecuencia de cada especie para cada sitio. La dominancia se define como el área basal; la densidad es el conteo de individuos por área; y la frecuencia se refiere al número de parcelas en que se encuentra una especie (Mueller-Dombois y Ellenberg 1974).

3.1.2 COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD

Durante el muestreo en campo los individuos fueron identificados a nivel de especie. Aquellas especies que no pudieron ser reconocidas en campo se colectaron para su posterior determinación, la cual se hizo a nivel de especie, aunque en algunos casos sólo fue posible a nivel de género, familia o morfoespecie. La identidad de las plantas muestreadas se respaldó con ejemplares testigo depositados en el Herbario XAL del INECOL, donde se determinaron mediante claves botánicas (Standley 1923, Gentry 1984, Pennington y Sarukhán 2005) y se cotejaron con material de herbario. La determinación se llevó a cabo con el apoyo de especialistas: Dr. Francisco Lorea para los especímenes de la familia Lauraceae y Dra. Susana Valencia para la determinación de especies del género *Quercus*. Todas las especies determinadas fueron corroboradas por personal del herbario XAL del INECOL.

La riqueza de especies (S_{obs}) se consideró como el número de especies observadas en cada sitio. La riqueza de especies es el modo más sencillo de describir la riqueza de una comunidad o región (Magurran 1988).

Para representar la diversidad alfa se utilizó el índice alfa de Fisher. Este índice es la descripción matemática de la relación entre el número de especies y el número de individuos, es decir, es una medida de diversidad. Es un índice paramétrico que asume que la riqueza de especies sigue una distribución logarítmica en serie y se calculó a partir de la siguiente ecuación (Magurran 1988):

$$\alpha = \frac{N(1-x)}{x}$$

donde α es el índice de diversidad, N es el número de individuos en la muestra y x se obtiene a partir del resultado iterativo de la siguiente ecuación:

$$S/N = \frac{(1-x)}{x \ln(1-x)}$$

donde S es el número total de especies en la comunidad y N es el número total de individuos en la muestra.

El índice de Shannon compara la equitatividad en la distribución de individuos por especie en la comunidad y es una medida de la heterogeneidad de la composición entre sitios (Magurran 1988). Este índice se eligió debido a que pondera por igual cada una de las especies de acuerdo a su frecuencia, de manera que no favorece a las especies comunes ni perjudica a las raras (Jost 2007). La diversidad de Shannon se estimó mediante la siguiente ecuación (Magurran 1988):

$$H' = - \sum p_i \ln p_i$$

donde \sum es la sumatoria del número total de especies, p_i es la abundancia relativa (número de individuos de la especie i / número de individuos de todas las especies) y \ln es el logaritmo natural de la proporción de individuos encontrados en la especie i .

La diversidad beta se midió con el estimador Chao-Jaccard, el cual se basa en la probabilidad de que dos individuos elegidos al azar, uno de cada muestra, pertenezcan a especies compartidas por ambas muestras. El estimador Chao-Jaccard basado en abundancia se midió a partir de la siguiente ecuación (Chao *et al.* 2005):

$$\hat{J}_{abd} = \frac{U \hat{V}}{\hat{U} + \hat{V} - U \hat{V}}$$

donde U y V representan las abundancias totales de las especies compartidas en los ensambles 1 y 2, respectivamente.

Las estimaciones de α de Fisher, índice de Shannon y Chao-Jaccard fueron calculadas por el programa EstimateS versión 7.5 (<http://viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateS>, Colwell 2005).

3.2 RELACIÓN VEGETACIÓN-CLIMA

3.2.1 COMPOSICIÓN DE ESPECIES A LO LARGO DEL GRADIENTE CLIMÁTICO

A partir de la base de datos de WorldClim (www.worldclim.org, Hijmans *et al.* 2005), se obtuvieron los valores estimados de 19 variables climáticas para cada uno de los sitios de estudio (Tabla 2). Posteriormente se desecharon las que estuvieron correlacionadas entre sí (coeficiente de correlación de Pearson, $P < 0.01$). De esta forma, se conservaron nueve variables climáticas: temperatura media anual, temperatura media diurna, temperatura media del cuatrimestre más húmedo, temperatura media del cuatrimestre más seco, temperatura media del mes más frío, temperatura media del mes más cálido, precipitación media anual, precipitación del cuatrimestre más frío y precipitación del cuatrimestre más cálido.

En el programa CANOCO, versión 4.5 (ter Braak y Smilauer 1998) se llevó a cabo el Análisis Canónico de Correspondencia (ACC), que es un método multivariado utilizado para elucidar las relaciones entre la composición de las comunidades y las variables explicativas no correlacionadas. Se analizó la relación entre la altitud, las nueve variables climáticas y la

abundancia de especies de árboles; únicamente se consideraron las especies representadas por 5 ó más individuos. A partir del ACC se llevó a cabo la selección progresiva (*forward selection*) de las variables climáticas. Esta prueba determina el orden de importancia de las variables en los gradientes sintéticos de especies. A partir de la prueba de permutación de Montecarlo se redujo el conjunto de variables y se determinó la significancia estadística de cada variable seleccionada.

3.2.2 ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN Y RIQUEZA DE ESPECIES

Se utilizaron regresiones lineales para determinar la relación de la estructura de la vegetación (área basal y densidad) y la riqueza de especies con la altitud y las variables explicativas significativas a lo largo de un gradiente altitudinal. Las regresiones se llevaron a cabo en el programa JMP 4.0 (SAS Institute 1997).

3.3 PATRONES ALTITUDINALES DE RIQUEZA DE ESPECIES

El efecto del tamaño de escala en los patrones de riqueza de especies se analizó considerando los datos del gradiente altitudinal completo y de diferentes porciones del mismo. Las escalas de análisis se seleccionaron a partir del agrupamiento de sitios generado por el ACC. El agrupamiento por sitios fue interpretado como la segregación de gradientes biológicos, de esta forma se obtuvieron grupos formados por comunidades ecológicas similares. El grupo 1 concentró a los sitios del 1 al 5 (140-780 m). El grupo 2 se formó por los sitios del 7 al 12 (1275-2650 m). El grupo 3 fue conformado por los sitios del 13 al 15 (3020-4000 m). El sitio 6 fue separado por el ACC del resto de los grupos formados, este sitio fue interpretado como un ecotono. A partir de éste método se obtuvieron las cuatro escalas de análisis.

Para probar la relación entre la riqueza de especies y la altitud se ajustaron regresiones lineales y regresiones polinomiales, de esta forma se determinó si la relación era del tipo lineal, curvilínea o nula. La selección del mejor modelo se hizo a partir de los valores de R^2 y P . Las regresiones se ejecutaron en el programa JMP 4.0 (SAS Institute 1997).

Tabla 2. Valores estimados de las variables climáticas (WorldClim, Hijmans *et al.* 2005) de los 15 sitios de estudio a lo largo del gradiente altitudinal (140 – 4000 m) en el centro de Veracruz, México. **TMA**, temperatura media anual; **TMD**, temperatura media diaria; **ISO**, isoterma; **TE**, temperatura estacional; **TMMC**, temperatura máxima del mes más cálido; **TMMF**, temperatura mínima del mes más frío; **RTA**, rango de temperatura anual; **TCH**, temperatura media del cuarto más húmedo; **TCS**, temperatura media del cuarto más seco; **TCC**, temperatura media del cuarto más cálido; **TCF**, temperatura media del cuarto más frío; **PMA**, precipitación media anual; **PMH**, precipitación del mes más húmedo; **PMS**, precipitación del mes más seco; **PE**, precipitación estacional; **PCH**, precipitación del cuarto más húmedo; **PCS**, precipitación del cuarto más seco; **PCC**, precipitación del cuarto más cálido; **PCF**, precipitación del cuarto más frío.

Sitio	TMA (°C)	TMD (°C)	ISO (°C)	TE (°C)	TMMC (°C)	TMMF (°C)	RTA (°C)	TCH (°C)	TCS (°C)	TCC (°C)	TCF (°C)	PMA (mm)	PMH (mm)	PMS (mm)	PE (mm)	PCH (mm)	PCS (mm)	PCC (mm)	PCF (mm)
1	25.3	11.1	61.0	224.4	33.8	15.8	18.0	26.9	22.6	27.5	22.0	1049	245	12	102	651	45	258	47
2	24.8	11.4	62.0	223.8	33.6	15.3	18.3	26.6	22.2	27.1	21.5	932	213	13	97	556	50	241	51
3	24.1	11.6	62.0	227.9	33.2	14.5	18.7	26.1	20.8	26.5	20.8	945	206	15	93	542	55	253	55
4	22.5	11.1	60.0	225.5	31.4	13.2	18.2	24.1	19.3	24.8	19.3	908	175	21	83	493	66	237	66
5	20.7	10.5	60.0	224.4	29.3	11.8	17.5	22.4	18.1	23.0	17.5	1117	230	26	80	591	81	306	87
6	19.4	9.9	59.0	215.2	27.7	11.0	16.7	21.0	17.1	21.7	16.4	1464	268	45	67	653	140	431	146
7	18.7	9.8	59.0	205.6	26.8	10.4	16.4	20.3	16.4	20.8	15.7	1671	299	55	65	728	166	481	172
8	16.8	10.2	60.0	201.6	25.1	8.3	16.8	18.1	14.9	19.1	14.0	1836	353	52	72	909	165	465	168
9	17.1	10.4	61.0	198.6	25.4	8.5	16.9	18.4	15.2	19.3	14.3	1925	364	51	73	950	161	506	165
10	16.5	10.9	62.0	195.0	25.1	7.6	17.5	17.6	14.7	18.7	13.8	2160	400	52	76	1100	168	559	174
11	16.1	11.2	62.0	197.0	24.9	7.1	17.8	17.3	14.3	18.3	13.3	2189	404	52	76	1119	167	562	175
12	11.8	13.0	69.0	169.5	21.1	2.4	18.7	12.7	10.5	13.7	9.4	1189	247	28	77	636	87	284	116
13	9.9	12.9	69.0	147.0	19.2	0.7	18.5	10.5	8.8	11.6	7.8	1384	275	32	81	757	104	344	123
14	7.8	12.7	71.0	125.6	16.9	-0.8	17.7	8.2	7.0	9.3	6.1	1695	334	37	81	935	116	412	147
15	8.0	12.9	72.0	127.3	17.1	-0.8	17.9	8.4	7.2	9.5	6.2	1645	324	36	82	910	111	405	138

RESULTADOS

4.1 EL GRADIENTE ALTITUDINAL

4.1.1 ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN

En total se registraron 2011 árboles ≥ 5 cm DAP en los 15 sitios de estudio. El área basal promedio fue de 51.73 m²/ha, con un intervalo de 18.39 a 103.08 m²/ha (Tabla 3), la cual mostró una variación positiva con la altitud (Figura 3a). La densidad promedio fue de 1340 individuos/ha, cuya presencia de individuos extrapolada a una hectárea varió entre 830 a 2270 (Tabla 3). Esta variable presentó una ligera tendencia a aumentar con la altitud, pero no de manera significativa (Figura 3b).

Tabla 3. Características de la vegetación arbórea (individuos ≥ 5 cm DAP) a lo largo de un gradiente altitudinal (140-4000 m) en el centro de Veracruz, México. Se presentan los valores promedio de cada sitio de estudio (0.1 ha) de área basal (m²/ha), densidad (individuos/ha), riqueza (S_{obs}), índice de Shannon (H') y alfa de Fisher (α). Para las primeras variables se indica el error estándar entre paréntesis.

Sitio	Área basal m ² /ha	Densidad ind/ha	Riqueza (S_{obs})	Shannon (H')	Fisher (α)
1	35.7 (6.8)	830 (84.4)	17	2.2	6.4
2	20.9 (3.3)	1100 (135.8)	34	3.1	19.5
3	18.4 (1.9)	1640 (160.7)	26	2.6	8.2
4	44.2 (7.4)	1400 (104.3)	31	2.7	12.2
5	22.3 (2.2)	1390 (182.8)	21	2.3	6.8
6	24.1 (2.3)	1280 (103.0)	18	1.5	5.7
7	34.5 (6.2)	1000 (93.0)	14	2.1	4.4
8	50.5 (8.4)	990 (154.5)	22	2.6	9.4
9	47.9 (7.4)	1320 (127.2)	23	2.4	8.0
10	91.4 (15.0)	1800 (127.3)	24	1.6	7.4
11	103.0 (22.2)	1030 (113.6)	27	2.9	14.2
12	66.8 (12.8)	1340 (128.4)	16	1.5	4.74
13	61.5 (5.9)	710 (52.6)	3	0.5	0.6
14	101.4 (26.1)	2270 (343.5)	2	0.1	0.3
15	53.2 (8.5)	2010 (189.4)	1	0	0.1

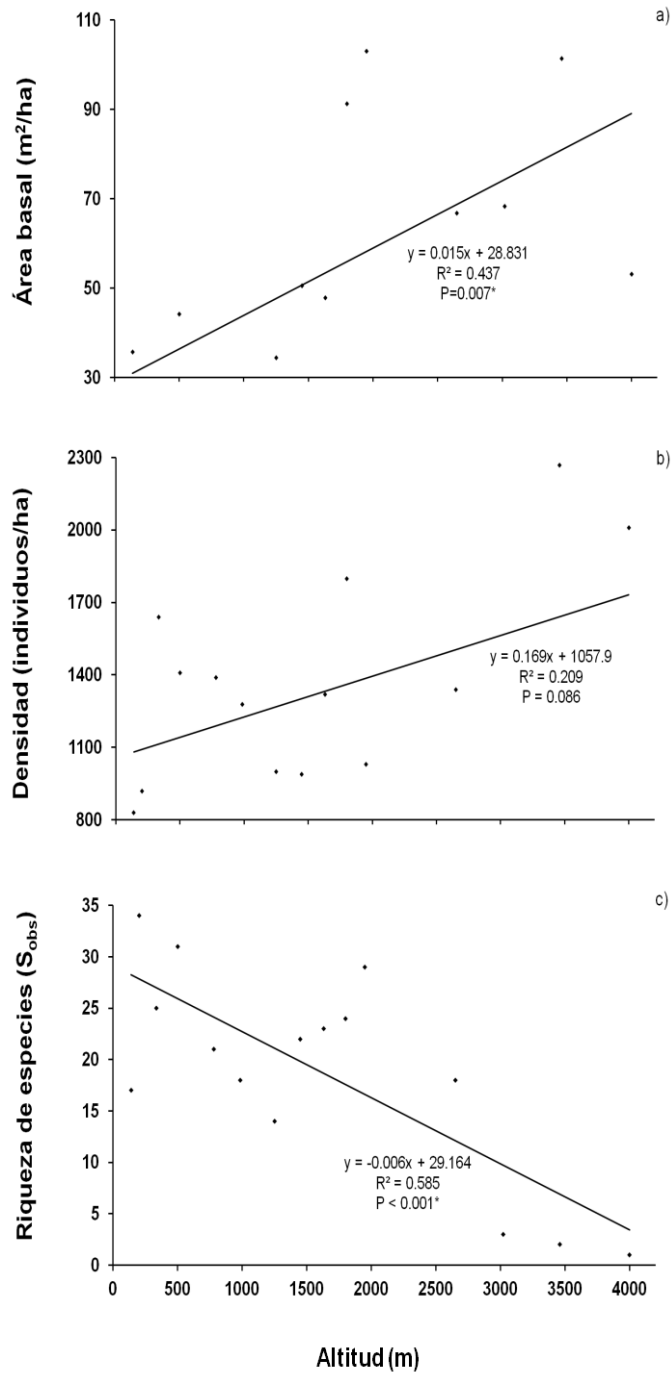


Figura 3. Relación entre a) área basal, b) densidad de individuos y c) riqueza de especies y la altitud a lo largo del gradiente altitudinal (140-4000 m) en el centro de Veracruz. La línea sólida representa el ajuste de los datos a una regresión lineal.

4.1.2 COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD

En total se registraron 170 especies de árboles que pertenecen a 109 géneros, 58 familias y 10 morfoespecies (Anexo 1). Las familias con mayor número de especies en el gradiente altitudinal fueron: Fabaceae (17%), Euphorbiaceae (9%), Fagaceae (7%) y Lauraceae (5%) con el 62% restante distribuido en 54 familias. De acuerdo al índice de valor de importancia, dado por la dominancia, densidad y frecuencia, las especies dominantes fueron: *Lysiloma acapulcense*, *Piscidia piscipula*, *Bursera simaruba*, *Quercus sapotifolia*, *Q. lancifolia*, *Carpinus tropicalis*, *Hedyosmum mexicanum*, *Oreomunnea mexicana*, *Alchornea latifolia*, *Pinus patula*, *P. hartwegii* y *Abies religiosa* (Anexo 2).

La riqueza de especies decreció con la altitud de manera significativa (Figura 3c). En el sitio 2 se registró el mayor número de especies (34), mientras que en los bosques que se encuentran a más de 3000 m sólo se registraron de una a tres especies. La diversidad alfa y los valores del índice de Shannon mostraron una tendencia similar a la de la riqueza de especies (Tabla 3).

La diversidad beta promedio fue de $\hat{J}_{abd} = 0.60$, con valores de $\hat{J}_{abd} = 0.01$ a $\hat{J}_{abd} = 0.83$, que muestran que existe un elevado recambio de especies entre sitios. Los sitios más similares son el 15 y 14 (87%), 14 y 13 (85%), 15 y 13 (83%), 8 y 7 (39%), 9 y 8 (37%) y el 3 y 2 (34%), que son sitios geográficamente cercanos entre sí (Tabla 4).

Tabla 4. Matriz de similitud (índice Jaccard-Chao) en la composición de especies de árboles entre pares de sitios a lo largo de un gradiente altitudinal (140-4000 m). En negritas se indican los pares de sitios con mayor similitud.

	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1	0.20	0.25	0.29	0.20	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01
2		0.34	0.25	0.13	0.03	0.01	0.02	0.01	0.01	0.02	0.02	0.02	0.01	0.01
3			0.26	0.11	0.03	0.01	0.02	0.01	0.01	0.02	0.02	0.02	0.01	0.01
4				0.18	0.03	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02
5					0.04	0.02	0.02	0.02	0.02	0.03	0.03	0.03	0.02	0.02
6						0.08	0.06	0.05	0.03	0.03	0.03	0.04	0.03	0.03
7							0.40	0.16	0.05	0.07	0.04	0.05	0.03	0.04
8								0.37	0.07	0.15	0.06	0.05	0.03	0.04
9									0.16	0.31	0.05	0.05	0.03	0.03
10										0.19	0.05	0.04	0.03	0.03
11											0.21	0.06	0.04	0.04
12												0.26	0.04	0.04
13													0.86	0.83
14														0.09

4.2 RELACIÓN VEGETACIÓN-CLIMA

4.2.1 COMPOSICIÓN DE ESPECIES A LO LARGO DEL GRADIENTE CLIMÁTICO

El ACC se llevó a cabo con datos de 15 sitios, con las abundancias de 70 especies de árboles (≥ 5 individuos) y con diez variables explicativas (nueve variables climáticas y la altitud) (Figura 4). El eje 1 del ACC (eigenvalue = 0.99) explicó el 14.4% de la varianza acumulada, mientras que el eje 2 (eigenvalue = 0.98) explicó el 14.1% de la varianza acumulada para la relación especies - ambiente. La prueba de Monte Carlo con 499 permutaciones, indicó que el eje 1 ($F = 0.50$, $P = 0.002$) y los ejes canónicos juntos ($F = 1.35$, $P = 0.004$) fueron significativos.

La selección progresiva (*forward selection*) del ACC identificó dos variables significativas (Tabla 5), la precipitación del cuatrimestre más frío (noviembre, diciembre, enero, febrero) y la temperatura del cuatrimestre más húmedo (junio, julio, agosto, septiembre).

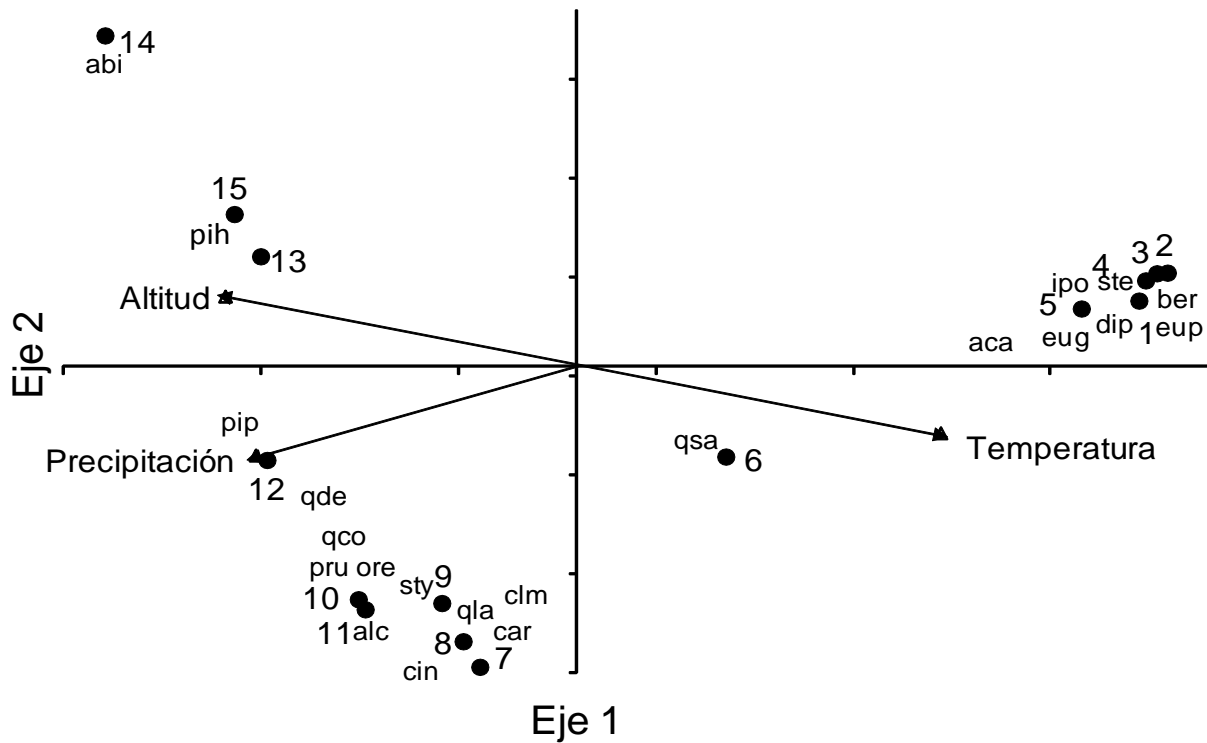


Figura 4. Análisis Canónico de Correspondencia (ACC) para 15 sitios (números), 70 especies de árboles y 10 variables climáticas del gradiente altitudinal del centro de Veracruz, México. Los vectores representan las variables explicativas significativas ($P < 0.01$): temperatura del cuatrimestre más húmedo, precipitación del cuatrimestre más frío y la altitud. Los acrónimos son las especies dominantes en los sitios de estudio: **eup**, *Euphorbia schlechtendalii*; **ber**, *Bernardia mexicana*; **dip**, *Diphysa carthagenensis*; **eug**, *Eugenia liebmannii*; **aca**, *Acacia pennatula*; **ipo**, *Ipomoea wolcottiana*; **ste**, *Stemmadenia obovata*; **qsa**, *Quercus sapotifolia*; **car**, *Carpinus tropicalis*; **clm**, *Clethra macrophylla*; **cin**, *Cinnamomum effusum*; **qla**, *Q. lancifolia*; **sty**, *Styrax glabrescens*; **alc**, *Alchornea latifolia*; **pru**, *Prunus* sp1; **ore**, *Oreomunnea mexicana*; **qco**, *Q. corrugata*; **qde**, *Q. delgadoana*; **pip**, *Pinus patula*; **pih**, *P. hartwegii*; **abi**, *Abies religiosa*.

Tabla 5. Variables resultantes de la selección progresiva (*forward selection*) en el ACC para datos de las especies de árboles con más de cinco individuos, en los 15 sitios de estudio distribuidos a lo largo del gradiente altitudinal del centro de Veracruz, México. Se presentan los valores de λA , F y P y con negritas se indican las variables significativas.

Variable	λA	F	P
Temperatura media del cuatrimestre más húmedo	0.98	1.61	0.002
Precipitación media del cuatrimestre más frío	0.95	1.62	0.002
Temperatura media diurna	0.78	1.37	0.086
Precipitación media anual	0.70	1.27	0.162
Temperatura mínima del mes más frío	0.68	1.26	0.263
Altitud	0.62	1.17	0.372
Temperatura media anual	0.62	1.20	0.328
Temperatura máxima del mes más cálido	0.60	1.19	0.346
Temperatura media del cuatrimestre más seco	0.59	1.22	0.328
Precipitación media del cuatrimestre más cálido	0.38	0.75	0.662

El ACC reveló que los sitios se agruparon a lo largo del eje 1 de acuerdo a la abundancia de especies y al gradiente climático. La ordenación agrupó a los sitios del 1 al 5 en el lado derecho, a los sitios del 7 al 12 en el cuadrante izquierdo inferior, y a los sitios del 13 al 15 los concentró en el cuadrante izquierdo superior del diagrama. El análisis separó al sitio 6 de los grupos formados y lo localizó en el cuadrante derecho inferior. En el gradiente altitudinal algunas especies se asociaron a un grupo particular de sitios (Figura 4).

4.2.2 ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN Y RIQUEZA DE ESPECIES

El área basal disminuye con la temperatura del cuatrimestre más húmedo y aumenta con la precipitación del cuatrimestre más frío (Figura 5 a, b). La densidad no tiene una relación significativa con ninguna de las dos variables climáticas, aunque se observa una tendencia a que disminuya con la temperatura (Figura 5 c, d).

La riqueza de especies se relaciona de manera positiva con la temperatura del cuatrimestre más húmedo, sin embargo, se observa una tendencia a que disminuya con la precipitación del cuatrimestre más frío (Figura 5 e, f).

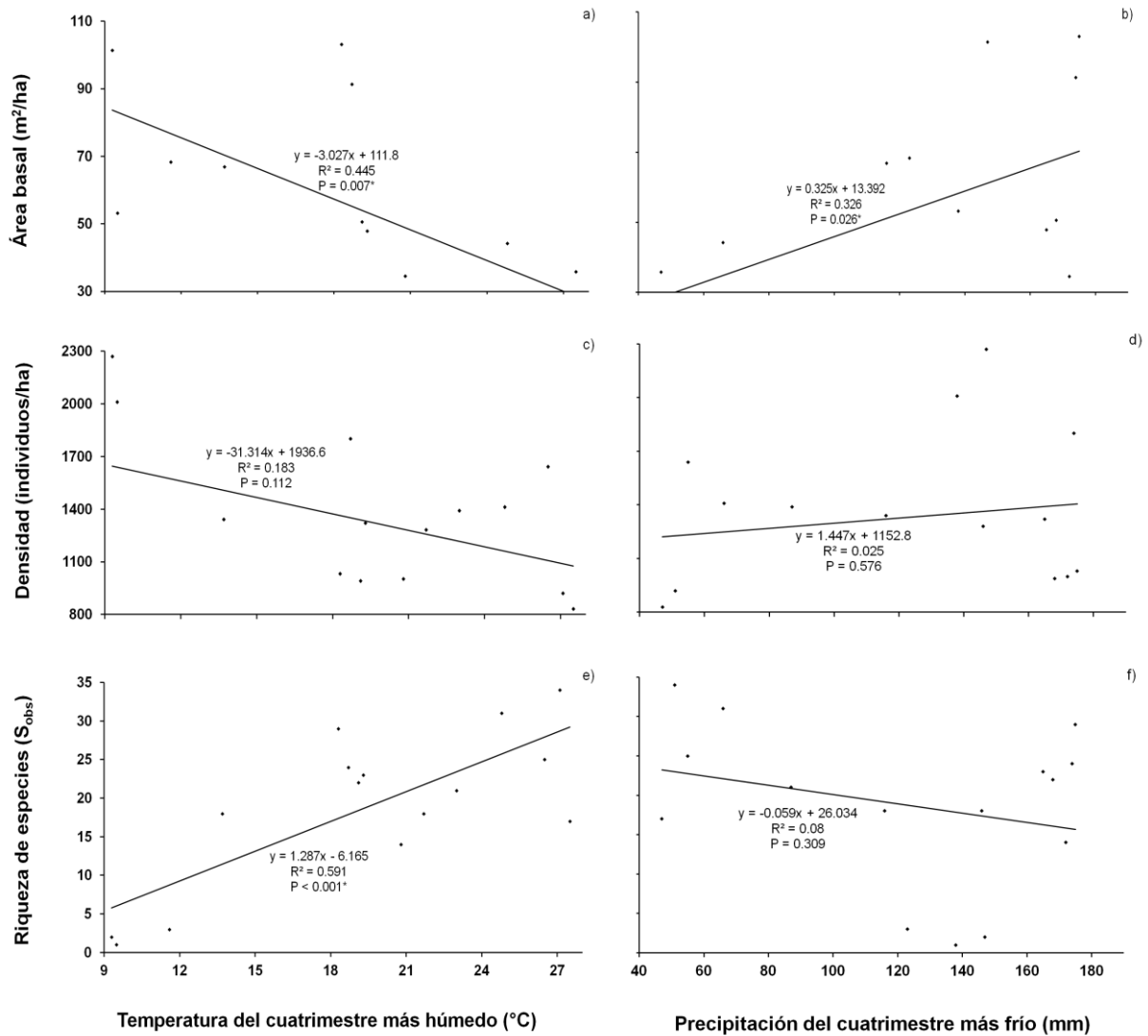


Figura 5. Relación entre área basal (a, b), densidad de individuos (c, d) y riqueza de especies (e, f) y variables climáticas (temperatura del cuatrimestre más húmedo y precipitación del cuatrimestre más frío) a lo largo del gradiente altitudinal (140-4000 m). La línea sólida representa el ajuste de los datos a una regresión lineal.

4.2.3 COMUNIDADES VEGETALES

A partir de los resultados del ACC se extrajeron tres grupos de sitios dentro del gradiente altitudinal que fueron interpretados como tipos de vegetación diferentes. Estos son selva baja caducifolia, bosque mesófilo de montaña, bosques de coníferas y un ecotono.

SELVA BAJA CADUCIFOLIA

La selva baja caducifolia ubicada en la base del volcán Cofre de Perote se distribuye de 140 a 780 m de elevación. En este grupo de cinco sitios se registraron 636 individuos (0.5 ha), el área basal

promedio fue de 30.27 m²/ha (intervalo de 20.87 a 44.21 m²/ha) y la densidad de 1272 individuos/ha (830 a 1640 individuos/ha). En selva baja, las variables estructurales no presentaron ninguna relación significativa ni con las variables climáticas ni con la altitud (Figura 6 a, b, c, d, e, f), tampoco lo hizo la riqueza de especies (Figura 6 g, h, i). En estas comunidades se registraron 81 especies, 55 géneros y 28 familias de árboles. Fabaceae fue la familia con mayor número de especies (32%), seguida de Euphorbiaceae (15%) y Myrtaceae (4.9%). Las 25 familias restantes están representadas por 39 especies. *Lysiloma acapulcense*, *Bursera simaruba*, *Piscidia piscipula*, *Comocladia engleriana*, *Wimmeria pubescens* y *Croton reflexifolius* fueron las especies dominantes en los sitios de selva baja caducifolia (Anexo 2).

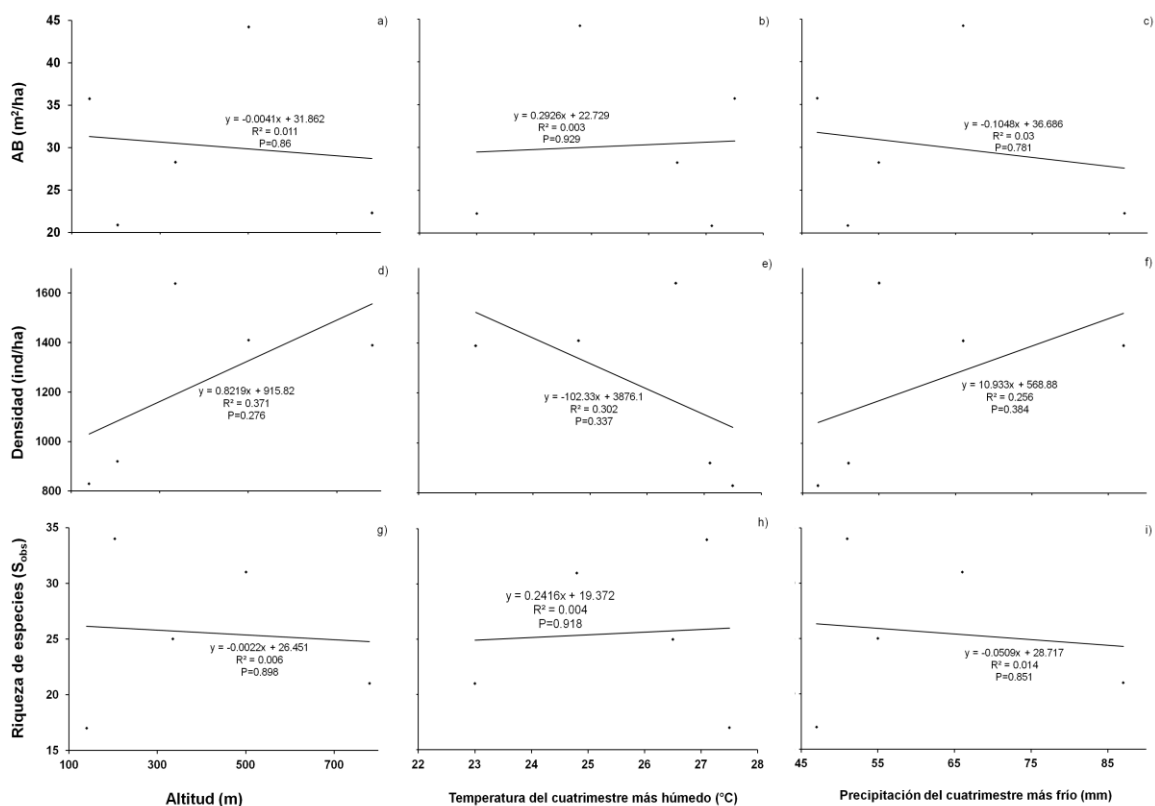


Figura 6. Relación entre área basal (a, b, c), densidad de individuos (d, e, f) y riqueza de especies (g, h, i) y la altitud, la temperatura del cuatrimestre más húmedo (°C) y la precipitación del cuatrimestre más frío (mm) en los sitios de selva baja caducifolia (140-780 m). La línea sólida representa el ajuste de los datos a una regresión lineal.

ECOTONO SBC-BMM

En el bosque localizado en el sitio 6, a una altitud de 986 m, se registró un área basal promedio de 28.05 m²/ha y densidad de 1470 individuos/ha. En éste se encontraron 18 especies, 13 géneros y 14 familias. El IVI indicó a *Quercus sapotifolia* como dominante, aunque también se registraron especies de afinidad templada, como así como *Clethra macrophylla*, *Casearia sylvestris* y

Citharexylum caudatum, así como de afinidad tropical (*Acacia pennatula*, *Stemmadenia obovata* y *Matayba oppositifolia*) (Anexo 2). Debido a estos resultados y a que el ACC ordenó este sitio en un cuadrante por separado del resto de los grupos formados, se consideró a este bosque como el ecotono entre la selva baja caducifolia y el bosque mesófilo de montaña en el centro de Veracruz.

BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA

En los cinco sitios de bosque mesófilo de montaña localizados en un intervalo altitudinal de 1250 a 2650 m, se registraron en total 614 individuos (0.5 ha). El área basal promedio fue de 65.48 m²/ha (de 34.5 a 103 m²/ha) y la densidad de 1228 individuos/ha (intervalo de 990 a 1800). En estos bosques ninguna de las variables estructurales (Figura 7 a, b, c, d, e, f) ni la riqueza de especies (Figura 7 g, h, i) mostraron una relación significativa con y las variables climáticas. En estas comunidades, se registraron 75 especies, 48 géneros y 35 familias de árboles. Fagaceae fue la familia con mayor número de especies (13.3%), seguida de Rutaceae (10.7%), Lauraceae (6.7%) y Solanaceae (5.3%); el resto de las especies se distribuyeron en 39 familias (64%). Las especies dominantes fueron: *Carpinus tropicalis*, *Quercus lancifolia*, *Hedyosmum mexicanum*, *Oreomunnea mexicana* y *Alchornea latifolia* (Anexo 2).

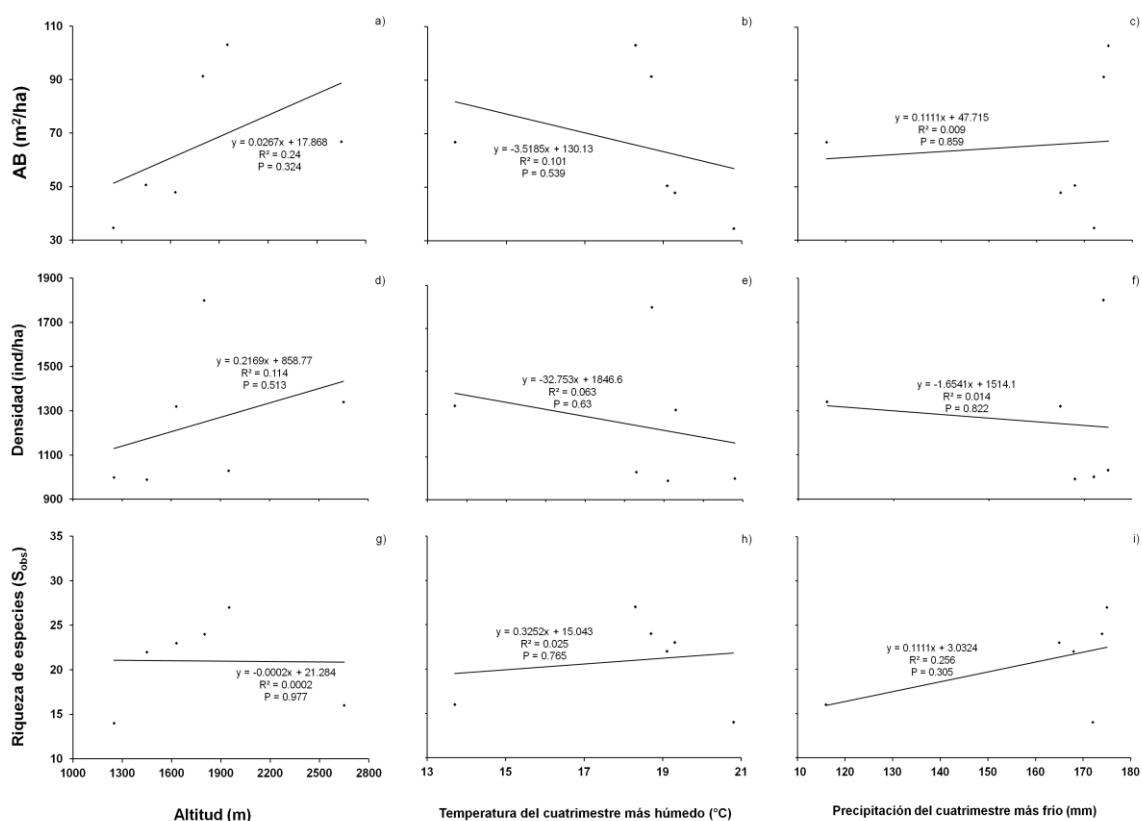


Figura 7. Relación entre área basal (a, b, c), densidad de individuos (d, e, f) y riqueza de especies (g, h, i) y la altitud, la temperatura del cuatrimestre más húmedo (°C) y la precipitación del cuatrimestre más frío (mm) en los sitios de bosque mesófilo de montaña (1250-2650 m). La línea sólida representa el ajuste de los datos a una regresión lineal.

BOSQUE DE CONÍFERAS

Los bosques de coníferas del Cofre de Perote se encuentran establecidos en una franja altitudinal de 3020 a 4000 m de elevación. Estas comunidades se componen de diferentes asociaciones, se encuentra el bosque de *Pinus patula* (3020 m), el bosque de *Abies* (3460 m) y el bosque de *Pinus hartwegii* (4000 m). En conjunto los tres sitios albergan 499 individuos, donde el área basal promedio fue de 74.3 m²/ha (53.2 a 101.4 m²/ha) y la densidad de 1690 individuos/ha (intervalo de 789 a 2270). En los bosques de coníferas se encontró relación entre la densidad y la temperatura y precipitación (Figura 8 e, f). La riqueza de especies mostró una relación negativa significativa con la altitud (Figura 8 g), pero no con las variables climáticas (Figura 8 h, i). En estas comunidades se registraron tres especies, dos géneros y Pinaceae como familia monodominante (Anexo 2).

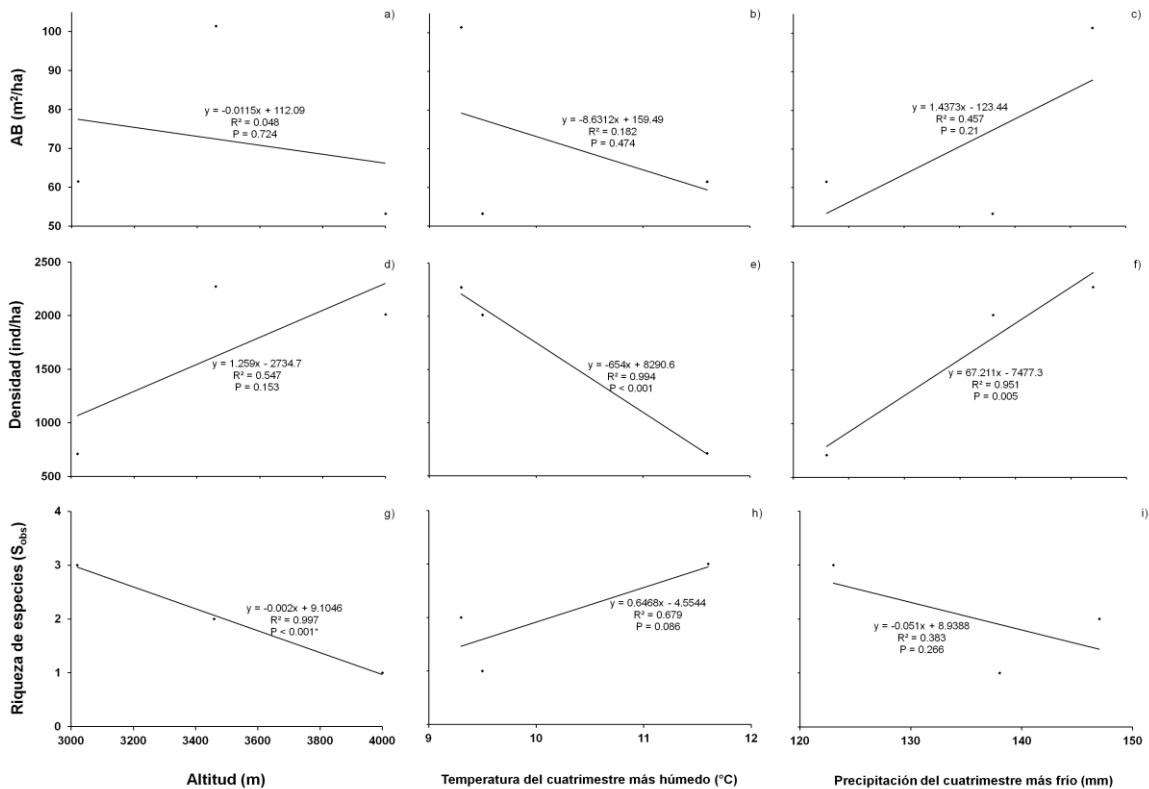


Figura 8. Relación entre área basal (a, b, c), densidad de individuos (d, e, f) y riqueza de especies (g, h, i) y la altitud, la temperatura del cuatrimestre más húmedo (°C) y la precipitación del cuatrimestre más frío (mm) en los sitios de bosques de coníferas (3020-4000 m). La línea sólida representa el ajuste de los datos a una regresión lineal.

4.3 PATRONES ALTITUDINALES DE RIQUEZA DE ESPECIES

En el gradiente altitudinal completo se encontró un patrón significativo de decremento de la riqueza de especies y tanto el modelo lineal como el polinomial fueron significativos. Sin embargo, el modelo polinomial reveló un pico a elevaciones intermedias (Figura 9a). Al analizar la parte baja del gradiente (140-780 m), no se detectó una relación significativa entre la riqueza de especies y la altitud con ninguno de los dos modelos (Figura 9b). De manera similar, la parte media del gradiente (1250-2650 m) no mostró un patrón significativo (Figura 9c). Sin embargo, la parte alta del gradiente (3020-4000 m) exhibió un patrón de decremento monótonico significativo con la altitud (Figura 9d).

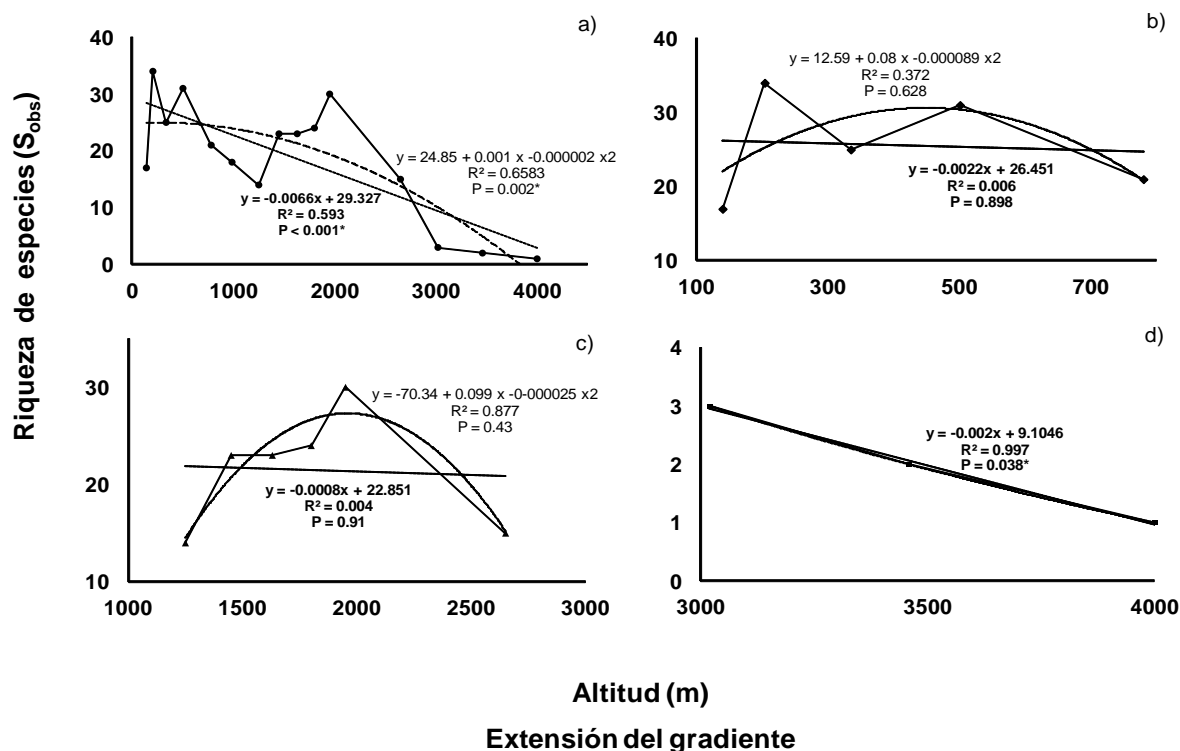


Figura 9. Efecto de la escala en los patrones de riqueza de especies de árboles a lo largo del gradiente altitudinal del centro de Veracruz, México. **a)** Gradiente altitudinal completo (140-4000 m). **b)** Parte baja del gradiente altitudinal (140-780 m). **c)** Parte media del gradiente altitudinal (1275-2650 m). **d)** Parte alta del gradiente altitudinal (3020-4000 m). Las líneas punteadas representan ajustes a las las regresiones polinomiales, las líneas interrumpidas ajustes a regresiones lineales. En cada gráfica se resalta el modelo lineal con negritas.

5. DISCUSIÓN

Se observaron respuestas diferenciales en la relación entre la estructura de la vegetación, la composición y la riqueza de especies con la elevación. Sin embargo, de acuerdo con Brown (2001), en sí misma la elevación no influye en esos cambios en gradientes geográficos, sino que son las variables correlacionadas las que mantienen los patrones de riqueza y diversidad de especies a lo largo de gradientes altitudinales. Con base en esta premisa se analizaron los resultados de estructura de la vegetación, composición y riqueza de especies y su relación con variables climáticas, en particular la temperatura del cuatrimestre más húmedo y la precipitación del cuatrimestre más frío.

5.1 ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN

El área basal varía a lo largo del gradiente altitudinal, la tendencia que mostró fue un aumento con la elevación. Estos resultados coinciden con los reportados para otros gradientes altitudinales, por ejemplo, en bosques de Borneo, entre 600 y 3400 m (Kitayama 1992), en Costa Rica, de 30 a 2600 m (Lieberman *et al.* 1996), en la Sierra de Manantlán, México en un intervalo de 1500 a 2500 m (Vázquez y Givinish 1998). Por otro lado, otros autores han reportado tendencias opuestas. Tang y Ohsawa (1997) en China, y Homeier *et al.* (2010) en Ecuador, registraron una mayor área basal a menores altitudes, y un aumento en la densidad con la altitud, mientras que en la investigación que aquí se presenta no hubo una relación significativa entre la altitud y la densidad de individuos.

Las investigaciones en gradientes altitudinales se han llevado a cabo en diferentes intervalos de elevación, incluso aquellas en las que se reportan resultados similares al presente estudio. Por lo tanto, la estructura de la vegetación no se puede explicar por la variación altitudinal. La precipitación, la humedad atmosférica, la temperatura y la radiación fotosintética han sido señaladas como los factores determinantes en la variación altitudinal de las características estructurales de los bosques (Tanner *et al.* 1998).

El área basal fue la única variable estructural que tuvo una relación con las variables climáticas, ésta se incrementa con la precipitación del cuatrimestre más frío y disminuye con la temperatura del cuatrimestre más húmedo. Homeier *et al.* (2010) sugieren que existe una relación positiva entre el área basal y la productividad, en términos de acumulación de biomasa superficial. No obstante, los resultados de esta investigación muestran la tendencia contraria. A pesar de que la temperatura es una variable que influye en la acumulación de biomasa, el área basal tuvo una relación positiva con la precipitación del cuatrimestre más frío, lo cual sugiere que las lluvias de invierno son un factor limitante en el crecimiento vegetal. Particularmente, en el centro de Veracruz, la precipitación de invierno juega un papel importante en la diversidad debido a la incidencia de dos perturbaciones atmosféricas: los nortes y los ciclones tropicales. Por una parte, los nortes son

perturbaciones atmosféricas propias de la época fría y consisten en la invasión de grandes masas de aire provenientes del norte de Estados Unidos o sur de Canadá que, al pasar por las aguas relativamente cálidas del Golfo de México, modifican sus condiciones de humedad de temperatura (Soto y Giddings 2011).

Sin embargo, esta relación sólo fue significativa en el gradiente altitudinal completo y no en los gradientes parciales. Debido a esto se deben considerar otros factores ambientales que expliquen la variación de las características estructurales, como la forma del relieve (Lieberman *et al.* 1996) o los cambios en las propiedades del suelo en diferentes altitudes, principalmente la disponibilidad de nitrógeno (Huston 1980, Tanner *et al.* 1998, Bobbink *et al.* 2010, Velázquez 2010, Hietz *et al.* 2011). Aiba y Kitayama (1999) en Monte Kinabalu, Borneo, encontraron que el área basal y la densidad aumentan con la altitud en sustratos no-ultrabásicos, pero muestran un pico a elevaciones intermedias en sustratos ultrabásicos. Al analizar la influencia del relieve con la estructura de la vegetación, Lieberman *et al.* (1996) reporta que las comunidades con mayor densidad ocurren en las zonas con mayor inclinación, mientras que bosques más abiertos se encuentran en depresiones de colinas y en planicies.

5.2 COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD

La composición de especies presenta una alta variación a lo largo del gradiente altitudinal del centro de Veracruz. La familia Fabaceae fue la más importante en elevaciones bajas, donde se distribuye la selva baja caducifolia, como ha sido ampliamente reportado para selvas secas de México y América del Sur (Rzedowski 1978, Gillespie *et al.* 2000, Durán *et al.* 2002, Trejo y Dirzo 2002, Gallardo-Cruz *et al.* 2005, Durán *et al.* 2006, Castillo-Campos *et al.* 2007, Pineda-García *et al.* 2007, Zacarías 2007, Williams-Linera y Lorea 2009). A elevaciones intermedias, que corresponden al bosque mesófilo, dominan Fagaceae, Lauraceae y Solanaceae, que junto con Moraceae y Rubiaceae, se han reportado como las más frecuentes para bosques húmedos de montaña de México (Alcántara-Ayala y Luna-Vega 2001, Cartujano *et al.* 2002, Sánchez-Rodríguez *et al.* 2003, Williams-Linera 2007). En zonas altas, en bosques de coníferas, Pinaceae es monodominante, como apuntan otros estudios (Rzedowski 1978, Cházaro 1992, Delgadillo-Rodríguez 2004).

En esta investigación se encontró una evidente diferencia en las dominancias de las familias a diferentes altitudes, esto, de acuerdo a Gentry (1988), obedece a que a este nivel taxonómico la composición florística de las diferentes comunidades vegetales es marcadamente constante. De hecho, Currie (1991) al revisar patrones globales de riqueza, encuentra que constantemente las familias dominan en determinados intervalos altitudinales debido a que comparten tolerancias fisiológicas para las condiciones ambientales dadas.

La riqueza de especies estuvo relacionada de manera positiva con la temperatura del cuatrimestre más húmedo, pero no con la precipitación del cuatrimestre más frío. La hipótesis de la dinámica agua-energía plantea que la temperatura y la precipitación son factores que determinan

los patrones de riqueza de especies (Hawkins *et al.* 2003), ya que son esenciales para los procesos fisiológicos vegetales y tienen efectos directos en la abundancia y la diversidad de especies (O'Brien 1993). Debido a las bajas temperaturas de la época invernal, los organismos, especialmente las plantas, están sometidos a un gran estrés. Por ello es especialmente importante la lluvia invernal ya que la existencia de humedad contribuye a mitigarlo (Soto y Giddings 2011).

Los resultados de esta investigación coinciden con la idea de que la variación en la riqueza de especies está relacionada con la variación en la temperatura. Wright (1983) propuso que la relación especies-área es un caso especial de la relación especies-energía. La reducción de la temperatura y de la extensión de la superficie disponible hacia altas elevaciones es un fenómeno global (O'Brien 1993, Körner 2007) y las tierras altas tienden a estar más aisladas. Debido a la forma cónica natural de las montañas, las tierras bajas (con mayor área disponible) reciben mayor cantidad de energía solar, tienen más recursos y, en consecuencia, pueden albergar una mayor cantidad de individuos, poblaciones y especies. Esto podría explicar que, a gran escala, la radiación solar y la temperatura han mostrado una correlación con la riqueza de especies (Wright 1983, Gentry 1988, Currie 1991, O'Brien *et al.* 2000, Hawkins *et al.* 2003).

Un patrón reportado con mucha frecuencia es que la riqueza aumenta en sitios donde la precipitación y la humedad alcanzan su máximo cada año (O'Brien 1993, Gentry 1988, Givnish 1999, Gillespie *et al.* 2000, O'Brien *et al.* 2000, Brown 2001, Bhattarai y Vetaas 2003), sin embargo, en este estudio se encontró que la riqueza de especies no estuvo relacionada con la precipitación. Aun así, autores como Hawkins *et al.* (2003) sugieren que la entrada de agua al sistema como lluvia, humedad atmosférica o neblina son los principales factores predictivos para riqueza de especies de plantas.

Las variables climáticas analizadas por separado algunas veces son insuficientes para describir los gradientes de riqueza de especies, incluso en extensiones espaciales largas (Hawkins *et al.* 2003). Por lo tanto, los resultados que aquí se presentan pueden ser interpretados a partir de la idea de que la riqueza está controlada por otros diferentes factores como la diversidad de hábitats, la perturbación y otros factores bióticos (Currie 1991).

La idea de que la riqueza está directamente relacionada con la diversidad ha sido discutida anteriormente (Stirling y Wilsey 2001, Halffter y Moreno 2005). Sin embargo, la diversidad de una comunidad puede cambiar debido a procesos ecológicos claves, como la competencia, depredación y sucesión, las cuales alteran proporcionalmente la diversidad a través de cambios en la equitatividad, sin que necesariamente se produzcan cambios en la riqueza de especies (Stirling y Wilsey 2001). Una comunidad con una distribución de las abundancias más equitativa es más diversa que una con el mismo número de especies que es dominada por unas pocas especies (Magurran 1988).

En esta investigación se encontró que la diversidad de especies muestra una tendencia a que sitios con alta riqueza también mostraran mayor alfa de Fisher y mayores valores del índice de Shannon. Estos resultados sugieren que las comunidades tienen una alta equitatividad, son

diversas y están poco perturbadas, debido a que existe una relación equilibrada entre el número de especies y la abundancia de individuos por especie.

El recambio de especies con la elevación indica una alta diversidad beta en la zona de estudio. Whittaker (1972) enfatiza a la heterogeneidad espacial como un factor importante en el recambio de especies. La diversidad beta puede reflejar procesos deterministas adaptaciones a diferentes climas, ya que las especies tienen diferentes intervalos de tolerancia y por lo tanto tienden a mostrar diferentes patrones de distribución espacial (Condit *et al.* 2002). Los sitios más cercanos son más parecidos entre ellos, lo cual puntualiza la contribución de los factores geográficos en el establecimiento de patrones de riqueza de especies (Qian *et al.* 2004).

Este alto recambio de especies se observó tanto a lo largo del gradiente altitudinal completo, como dentro de cada grupo de comunidades vegetales presentes. Los resultados coinciden con los de otros estudios realizados en el mismo gradiente altitudinal. Williams-Linera y Lorea (2009) afirman que el recambio de especies está indicado por una amplia diferencia en la diversidad beta entre comunidades establecidas a bajas y altas elevaciones, entre 97 y 420 m. En otro estudio que se llevó a cabo en la región, en específico en los bosques mesófilos, se reportó una baja similitud entre fragmentos, en un intervalo de 1250 a 1875 m (Williams-Linera 2002). En los sitios localizados a elevaciones bajas e intermedias (1630 m) hay un alto recambio de especies y altos valores de diversidad local (alfa y Shannon); mientras que, en sitios localizados a mayor altitud existe poco recambio de especies y una baja diversidad local. Es decir, entre mayor recambio de especies hay una mayor diversidad local. Givinish (1999) encontró que la diversidad beta o recambio de especies, es mayor en comunidades con mayor riqueza y localizados a elevaciones menores.

5.3 COMUNIDADES VEGETALES

La distribución de las comunidades vegetales en el gradiente altitudinal está determinada por la variación en las condiciones climáticas presentes. Las especies de árboles se distribuyen en intervalos altitudinales con ambientes similares, y se distinguieron especies asociadas a grupos de sitios. Con base en los resultados de estudios anteriores realizados en la región, sabemos que los tipos de vegetación presentes son selva baja caducifolia, bosque mesófilo de montaña y bosques de coníferas. En esta investigación se analizó la relación entre las especies de árboles con variables climáticas para detectar los límites altitudinales de los tipos de vegetación, los resultados de dichos análisis sugieren que las especies en las comunidades vegetales se establecen de forma individualista formando ensambles cuya distribución está en compromiso con determinadas condiciones climáticas.

En este sentido, Miranda y Hernández X. (1963) y Rzedowski (1978) utilizaron criterios similares, como el clima y la altitud para distinguir los tipos de vegetación en México, además de caracterizar atributos estructurales de la vegetación y variables ambientales como el tipo de suelo. Adicionalmente, Holdridge (1987) propuso una clasificación de tipos de vegetación a partir de

zonas de vida, variables climáticas y, añadió una variable extra denominada biotemperatura. En el caso particular de los ecosistemas de montaña, las condiciones climáticas, son una variable importante que controla la distribución de las comunidades en gradientes altitudinales (Tang y Ohsawa 1997). Sin embargo, hay otros factores que influyen en la composición de especies, como factores edáficos (Grubb 1977), aunque esta relación tiene un efecto más pronunciado a escala local.

A escala de paisaje el clima fue un factor determinante en la distribución de las especies a lo largo del gradiente altitudinal, como afirma (O'Brien *et al.* 2000). El clima es considerado uno de los factores con mayor influencia en el desarrollo y adaptación de las especies y en los cambios en la composición de las comunidades vegetales (Gleason 1926, Gentry 1988, Tang y Ohsawa 1997, Brown 2001, Lomolino 2001, Lomolino *et al.* 2006, Behera y Kushwaha 2007). En específico, la temperatura y la precipitación fueron las variables climáticas que explicaron los límites de los tipos de vegetación, de acuerdo a la hipótesis agua-energía (O'Brien 1993, Hawkins *et al.* 2003).

A partir de estos resultados se puede afirmar que en el centro de Veracruz la selva baja caducifolia se distribuye de 140 a 780 m de altitud (Toledo y Williams-Linera 2011). Las selvas caducifolias de México se establecen desde el nivel del mar hasta los 2000 m de elevación (Trejo y Dirzo 2002). El intervalo de distribución de la SBC del centro de Veracruz está relacionado con el de los climas cálidos sub-húmedos de la región, éstos encuentran sus límites de 50 a 1000 m que son los climas donde se desarrollan estos tipos de selvas en México (Miranda y Hernández X. 1963, Rzedowski 1975, Jáuregui 2004).

El bosque mesófilo de montaña se distribuye a elevaciones intermedias del gradiente altitudinal del centro de Veracruz, en un intervalo de 1275 a 2650 m. Estos bosques se encuentran dentro de los límites de los BMM de México, que abarcan una franja de elevación de 400 a 3100 m (Challenger 1998). El BMM del centro de Veracruz se desarrolla bajo la influencia del clima templado húmedo, mismo que encuentra sus límites altitudinales de 800 a 2100 m. La topografía del gradiente altitudinal del centro de Veracruz es interesante debido a que las elevaciones altas e intermedias reciben grandes cantidades de lluvia orográfica; como consecuencia el volcán tiene una densa cubierta de suelo y de vegetación, especialmente en sitios ubicados entre 1200 y 2100 m (Rodríguez *et al.* 2009), donde las condiciones climáticas propician una alta diversidad vegetal (Williams-Linera 2007).

Cerca del límite altitudinal de los árboles en el Cofre de Perote se encuentran los bosques de coníferas distribuidos en un intervalo de 3020 a 4000 m de elevación. Estos resultados coinciden con las exploraciones de Cházaro (1992), quien describió estos bosques y reporta la presencia del bosque de pino de 2300-3000 m, el bosque de *Abies* de 3000 a 3500 m (cuya distribución está limitada por condiciones de alta humedad), y el pinar de *Pinus hartwegii* de 3500 a 4000 m (Narave 1985).

5.4 PATRONES ALTITUDINALES DE RIQUEZA DE ESPECIES

Varios estudios han mostrado un patrón de decremento monotónico de la riqueza de especies con la altitud (Whittaker 1972, Gentry 1988, Kitayama 1992, Lieberman *et al.* 1996, Givinish 1999, Vázquez y Givinish 2000, Fosaa 2004, Sánchez-González y López-Mata 2005, Behera y Kushwaha 2007, Rincón-Gutiérrez 2007, Homeier *et al.* 2010). La presente investigación es consistente con los estudios anteriores, y los resultados también apoyan la hipótesis de que los patrones de riqueza de especies en gradientes altitudinales son dependientes de la escala (Rahbek 2005, Nogués-Bravo *et al.* 2008). En la porción baja y media de 140 a 780 m (SBC) y de 1275 a 2650 m (BMM) se encontró un patrón unimodal; mientras que en la parte alta del volcán de 3020 a 4000 m se registró un patrón de decremento de la riqueza. Al modificar la extensión del dominio geográfico se detecta un claro cambio en la relación entre la riqueza de especies con la altitud. Por lo tanto, los gradientes ambientales que son muestreados de manera incompleta pueden sesgar directamente el patrón resultante, de acuerdo a Grytnes y Vetaas (2002).

En estudios realizados a elevaciones bajas se encuentran tendencias disímiles. En Nepal, Bhattarai y Vetaas (2003) reportaron una respuesta unimodal de la riqueza de especies con la altitud en un intervalo de 100 a 1500 m. Al contrario, Santos *et al.* (2007) encontraron que la proporción de especies de árboles decrece con la altitud en un gradiente de 500 a 1100 m en bosques secos de Brasil. Como lo muestran los resultados de este estudio, a bajas elevaciones, de 140 a 780 m se encontraron dos picos de alta riqueza, sin embargo, los modelos nos fueron significativos.

En gradientes muestreados a elevaciones intermedias se ha reportado un patrón de decremento de la riqueza con la altitud: Vázquez y Givnish (1998) en la Sierra de Manantlán, dentro de un gradiente de 1500 a 2500 m; y Homeier *et al.* (2010) en Ecuador de 1800 a 2600 m, reportan esta tendencia. Contrario a los patrones reportados para elevaciones intermedias, los resultados que se muestran en esta investigación son de un patrón unimodal, no obstante, no fue una relación significativa.

Hacia la cima de las montañas, a altas elevaciones se han elaborado modelos que muestran que la riqueza de especies decrece cerca de los límites de los dominios muestreados (Grytnes y Vetaas 2002). Por el contrario, Sánchez-González y López-Mata (2005) encontraron que la riqueza de especies tiene un patrón unimodal en un gradiente altitudinal de 2800 a 4100 m, desde bosques de encinos enanos a pastizal alpino en la Sierra Nevada, México. Los autores aseveran que la riqueza de especies tiende a tener valores mayores conforme se incrementa la elevación. Sin embargo, esta tendencia no es monotónica, sino unimodal con valores máximos en la mitad más baja y valores mínimos en la mitad alta del gradiente altitudinal. En esta investigación, al analizar por separado el intervalo altitudinal de 3020 a 4000 m se encontró un patrón de decremento monotónico de la riqueza con la altitud.

6. CONCLUSIONES

La estructura de la vegetación, la composición y la diversidad de las comunidades vegetales cambian a lo largo del gradiente altitudinal. Respecto a la estructura de la vegetación, sólo el área basal se relaciona positivamente con la altitud, ya que a menores elevaciones, las comunidades muestran una menor área basal, la cual aumenta hacia mayores elevaciones. La densidad de árboles, por su parte, no está relacionada de manera significativa con la altitud. La composición de especies de las comunidades presenta una variación altitudinal y diferentes familias dominan determinados intervalos altitudinales. La riqueza de especies disminuye con la altitud, y esta misma tendencia se encontró en la diversidad alfa y en los valores del índice de Shannon. La diversidad beta es elevada ya que se encontró un alto recambio de especies en el gradiente; al considerar gradientes parciales correspondientes a un mismo tipo de vegetación se encontró una menor diversidad beta que en el gradiente completo.

Al relacionar la vegetación con el clima, el área basal aumenta con la precipitación del cuatrimestre más frío, pero disminuye con la temperatura del cuatrimestre más húmedo, mientras que la densidad de árboles no se relaciona con ninguna de dichas variables. La riqueza de especies es una variable que está relacionada con la temperatura del cuatrimestre más húmedo, de manera que a bajas elevaciones, donde se registran mayores temperaturas, la riqueza fue mayor y disminuyó hacia la cima de la montaña, aunque ésta no se relaciona con la precipitación del cuatrimestre más frío. En los gradientes parciales no se encontró una relación significativa entre la estructura de la vegetación la riqueza y las variables climáticas. Sin embargo, se encontró una variación en los patrones altitudinales de riqueza de especies con la altitud al analizar los gradientes parciales, es decir, los patrones son dependientes de la escala.

Se concluye que la elevación en sí misma no es un factor que determine la variación en la vegetación en gradientes altitudinales, pero el clima determina la composición de las especies que forman los ensambles. La composición de especies estuvo estrechamente relacionada con las variables climáticas, ciertas especies se asocian en tres grupos de sitios diferentes que fueron interpretados como tipos de vegetación: selva baja caducifolia, bosque mesófilo de montaña, bosque de coníferas y un ecotono.

7. REFERENCIAS

Aiba, S. y K. Kitayama. 1999. Structure, composition and species diversity in an altitude-substrate matrix of rain forest tree communities on Mount Kinabalu, Borneo. *Plant Ecology* 140:139-157.

Alcántara-Ayala, O. e I. Luna-Vega. 2001. Análisis florístico de dos áreas con bosque mesófilo de montaña en el estado de Hidalgo, México: Eloxochitlán y Tlahuelompa. *Acta Botánica Mexicana* 54:51-87.

Behera, M. y S. P. S. Kushwaha. 2007. An analysis of altitudinal behavior of tree species in Subansiri district, Eastern Himalaya. *Biodiversity and Conservation* 16:1851-1865.

Bhattarai, K. R. y O. R. Vetaas. 2003. Variation in plant species richness of different life forms along a subtropical elevation gradient in the Himalayas, East Nepal. *Global Ecology and Biogeography* 12:327-340.

Bobbink, R., K. Hicks, J. Galloway, T. Spranger, R. Alkemade, M. Ashmore, M. Bustamante, B. Cinderby, E. Davidson, F. Dentener, B. Emmet, J. W. Erisman, M. Fenn, F. Gilliam, A. Nordin, L. Pardo y W. de Vries. 2010. Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis. *Ecological Applications* 20:30-59.

Brown, J. H. 2001. Mammals on mountainsides: elevational patterns of diversity. *Global Ecology and Biogeography* 10:101-109.

Brown, J. H., S. K. Morgan, J. M. Parody y J. P. Haskell. 2011. Regulation of diversity: maintenance of species richness in changing environments. *Oecologia* 126:321-332.

Cartujano, S., S. Zamudio, O. Alcántara e I. Luna. 2002. El bosque mesófilo de montaña en el municipio de Landa de Matamoros, Querétaro, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 70:13-43.

Castillo-Campos, G., P. Dávila y J. Zavala. 2007. La selva baja caducifolia en una corriente de lava volcánica en el centro de Veracruz: lista florística de la flora vascular. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 80:77-104.

Cayuela, L., L. Gálvez-Bravo, R. Pérez-Pérez *et al.* 2011. The tree biodiversity network (BIOTREE-NET): Prospects for biodiversity research and conservation in the Neotropics. *Biodiversity and Ecology*. En prensa.

Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro. CONABIO, Instituto de Biología, Agrupación Sierra Madre. México, D.F. 847 pp.

Chao, A., L. Robin, R. L. Chazdon, R. K. Colwell y T. J. Shen 2005. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology letters* 8:148-159.

Cházaro, M. de J. 1992. Exploraciones botánicas en Veracruz y estados circunvecinos I. Pisos altitudinales de vegetación en el centro de Veracruz y zonas limítrofes con Puebla. *La Ciencia y el Hombre* 10:67-115.

Colwell, R. K. y G. C. Hurtt. 1994. Nonbiological gradients in species richness and a spurious Rapoport effect. *The American Naturalist* 144:570-595.

Colwell, R. K., C. Rahbek y N. J. Gotelli. 2004. The mid-domain effect and species richness patterns: What have we learned so far? *The American Naturalist* 163:E1-E23.

Colwell, R. K., C. Rahbek y N. J. Gotelli. 2005. The mid-domain effect: There's a baby in the bathwater. *The American Naturalist* 166:149-154.

Colwell, R.K. 2005. EstimateS version 7.5 User's Guide. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>

CONABIO 2000. Regiones terrestres prioritarias de México: Pico de Orizaba-Cofre de Perote.

Condit, R., N. Pitman, R. G. Leigh Jr., J. Chave, J. Terborgh, R. B. Foster, P. Núñez, V. Salomon Aguilar, R. Valencia, G. Villa, H. C. Muller-Landau, E. Losos y S. Hubbell. 2002. Beta-Diversity in tropical forest trees. *Science* 295:666-669.

Currie, D. J. 1991. Energy and large-scale patterns of animal and plant species richness. *The American Naturalist* 137:27-49.

Davidar, P., J. P. Puyravaud, y E. G. Leigh Jr. 2005. Changes in rain forest tree diversity, dominance and rarity across a seasonality gradient in the Western Ghats, India. *Journal of Biogeography* 32:493-501.

Davidar, P., B. Rajagopal, D. Mohandass, J. P. Puyravaud, R. Condit, S. J. Wright y E. G. Leigh Jr. 2007. The effect of climatic gradients, topographic variation and species traits on the beta diversity of rain forest trees. *Global Ecology and Biogeography* 16:510-518.

- Delgadillo-Rodríguez, J. 2004. El bosque de coníferas de la Sierra de San Pedro Mártir, Baja California. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología. México, D. F. 159 pp.
- Dunn, R., C. M. McCain y N. J. Sanders. 2006. When does diversity fit null model predictions? Scale and range size mediate the mid-domain effect. *Global Ecology and Biogeography* 16:305-312.
- Durán, E., P. Balvanera, E. Lott, G. Segura, A. Pérez-Jimenez, A. Islas y M. Franco. 2002. Estructura, composición y dinámica de la vegetación. pp 443-472. En: Noguera, F. A., J. H. Vega Rivera, A. N. García Aldrete y M. Quesada (Editores). Historia Natural de Chamela. Instituto de Biología, UNAM. México.
- Durán, E., J. A. Meave, E. J. Lott y G. Segura. 2006. Structure and tree diversity patterns at the landscape level in a Mexican tropical deciduous forest. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 79:43-60.
- Escobar, F., J. M. Lobo y G. Halffter. 2005. Altitudinal variation of dung beetle (Scarabaeidae: Scarabaeinae) assemblages in the Colombian Andes. *Global Ecology and Biogeography* 14:327-337.
- Fosaa, A.M. 2004. Biodiversity patterns of vascular plant species in mountain vegetation in the Faroe Islands. *Diversity and Distributions* 10:217-223.
- Forman, R. T. T. y M. Gordon. 1986. Landscape Ecology. John Wiley, Nueva York. 619 pp.
- Gallardo-Cruz, J. A., J. A. Meave y E. A. Pérez-García. 2005. Estructura, composición y diversidad de la selva baja caducifolia del Cerro Verde, Nizanda (Oaxaca), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 76:19-35.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). UNAM. 245 pp.
- Gaston, K. J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405:220-227.
- Gentry, A. H. 1984. A field guide to the families and genera of woody plants of Northwest South America (Colombia, Ecuador, Peru) with supplementary notes on herbaceous taxa. The University of Chicago Press, Chicago and London. 895 pp.

Gentry, A. H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75:1-34.

Gillespie, T. W., A. Grijalva y Ch. N. Farris. 2000. Diversity, composition, and structure of tropical dry forest in Central America. *Plant Ecology* 147:37-47.

Givnish, T. J. 1999. On the causes of gradients in tropical tree diversity. *Journal of Ecology* 87:193-210.

Gleason, H. A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Club* 53:7-26.

Grubb, P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological reviews* 52:107-145.

Grytnes, J. A., H. J. B. Birks y S. M. Peglar. 1999. Plant species richness in Fennoscandia: evaluating the relative importance of climate and history. *Nordic Journal of Botany* 19:489-503.

Grytnes, J. A. y O. R. Vetaas. 2002. Species richness and altitude: a comparison between null models and interpolated plant species richness along the Himalayan altitudinal gradient, Nepal. *The American Naturalist* 159:294-304.

Grytnes, J. A. y J. Beaman. 2006. Elevational species richness patterns for vascular plants on Mount Kinabalu, Borneo. *Journal of Biogeography* 33:1838-1849.

Grytnes, J. A., J. H. Beaman, T. S. Romdal y C. Rahbek. 2008. The mid-domain effect matters: simulation analyses of range-size distribution data from Mount Kinabalu, Borneo. *Journal of Biogeography* 35:2138-2147.

Halffter, G. y C. E. Moreno. 2005. Significado biológico de las diversidades alfa, beta y gamma. En: Halffter, G., J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (Editores). *Sobre Diversidad Biológica: El Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma*. M3m-Monografías 3er Milenio, Vol. 4. SEA, CONABIO, Grupo Diversitas y CONACyT. Zaragoza. IV + 242 pp.

Hawkins, B. A., R. Field, H. V. Cornell, D. J. Currie, J. F. Ois Gue Gan, D. M. Kaufman, J. T. Kerr, G. G. Mittelbach, T. Oberdorff, E. M. O'Brien, E. E. Porter y J. R. G. Turner. 2003. Energy, water and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* 84:3015-3117.

- Hietz, P., B. L. Turner, W. Wanek, A. Richter, C. A. Nock y J. S. Wright. 2011. Long-term change in the nitrogen cycle of tropical forests. *Science* 334:664-666.
- Hijmans, R.J., S.E. Cameron, J.L. Parra, P.G. Jones y A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. <http://www.worldclim.org>
- Holdridge, L. R. 1987. Ecología basada en zonas de vida. Colección Libros y Materiales Educativos/IICA, San José, Costa Rica. 216 pp.
- Homeier, J., B. Siegmund, S. Günter, R. T. Rollenbeck y C. Leuschner. 2010. Tree diversity, forest structure and productivity along altitudinal and topographical gradients in a species-rich Ecuadorian montane rain forest. *Biotropica* 42:140-148.
- Huston, M. 1980. Soil nutrients and tree species richness in Costa Rican forest. *Journal of Biogeography* 7:147-157.
- INEGI, 2010. Mapa de climas de Veracruz.
<http://mapserver.inegi.org.mx/geografia/espanol/estados/ver/clim.cfm?c=444ye=13>
- Jáuregui, E. 2004. Contrastes bioclimáticos entre el mar y la montaña en la zona central del estado de Veracruz (México). En: García Codron, J.C., D. C. Liaño, C. Garmendia Pedraja y D. Rasilla Álvarez. (Editores). El Clima entre el Mar y la Montaña. Asociación Española de Climatología y Universidad de Cantabria, Serie A, nº 4, Santander.
- Jost, L. 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88: 2427-2439.
- Jost, L., A. Chao y R. L. Chazdon. 2011. Compositional similarity and β (beta) diversity. pp 66-84. En: Magurran, A. y B. J. McGill (Editores). Biological diversity. Frontiers in measurement and assessment. Oxford University Press, Nueva York.
- Kitayama, K. 1992. An altitudinal transect study of the vegetation on Mount Kinabalu, Borneo. *Plant Ecology* 102:149-171.
- Körner, C. 2007. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* 22:560-574.
- Leigh, E. G. Jr., P. Davidar, C. W. Dick, J. P. Puyravaud, J. Terborgh, H. Steege y S. J. Wright. 2004. Why do some tropical forests have so many species of trees? *Biotropica* 36:447-473.

Lieberman, D., M. Lieberman, R. Peralta y G. S. Hartshorn. 1996. Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology* 84:137-152.

Lomolino, M.V. 2001. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography* 10:3-13.

Lomolino, M.V., B. R. Riddle y J.H. Brown. 2006. Biogeography. Third Edition. Sinauer Associates, Inc. Publishers Sunderland, Massachusetts. 845 pp.

López-Mata, L., J. L. Villaseñor, G. Cruz-Cárdenas y E. Ortiz-Solorio. 2012. Predictores ambientales de la riqueza de especies de plantas del bosque húmedo de montaña de México. *Botanical Sciences* 90:27-36.

Luna-Vega, I., J. J. Morrone, O. Alcántara Ayala y D. Espinosa Organista. 2001. Biogeographical affinities among Neotropical cloud forest. *Plant Systematics and Evolution* 228:229-239.

MacArthur, R. H. y E. O. Wilson 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press. Princeton, Nueva Jersey. 224 pp.

MacArthur, R. H. 1972. Geographical ecology: patterns in the distribution of species. Princeton University Press. Princeton, Nueva Jersey. 269 pp.

Magurran, A. E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press, Nueva Jersey. 179 pp.

Miranda, F., E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica Mexicana*. 29-179 pp.

Mueller-Dombois, D. y H. Ellenberg 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley & Sons, Nueva York. 547 pp.

Narave Flores, H. 1985. La vegetación del Cofre de Perote, Veracruz, México. *Biotica* 10:35:64.

Nogués-Bravo, D. y M. B. Araújo. 2006. Species richness, area and climate correlates. *Global Ecology and Biogeography* 15:452-460.

Nogués-Bravo, D., M. B. Araújo, T. Romdal y C. Rahbek. 2008. Scale effects and human impact on the elevational species richness gradients. *Nature* 453:216-220.

O'Brien, E. M. 1993. Climatic gradients in woody plant species richness: towards an explanation based on an analysis of Southern Africa's woody flora. *Journal of Biogeography* 20:181-198.

O'Brien, E. M., R. Field y R. J. Whittaker. 2000. Climatic gradients in woody plant (tree and shrub) diversity: water-energy dynamics, residual variation, and topography. *Oikos* 89:588-600.

Oommen, M. A. y K. Shanker. 2005. Elevational species richness patterns emerge from multiple local mechanisms in Himalayan woody plants. *Ecology* 86:3039-3047.

Pennington, T. D. y J. Sarukhán. 2005. Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies. Universidad Nacional Autónoma de México y Fondo de Cultura Económica. Tercera Edición, México D.F. 523 pp.

Pereira, J. A., T. Oliveira-Filho y J. P. Lemos-Filho. 2007. Environmental heterogeneity and disturbance by humans control much of the tree species diversity of Atlantic montane forest fragments in SE Brazil. *Biodiversity and Conservation* 16:1761-1784.

Pianka, E. R. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *The American Naturalist* 100:33-46.

Pineda-García, F., L. Arredondo-Amezcuca y G. Ibarra-Manríquez. 2007. Riqueza y diversidad de especies leñosas del bosque tropical caducifolio El Tarimo, cuenca del Balsas, Guerrero. *Anales del Instituto de Biología, Serie Botánica* 78:129-139.

Qian, H., R. E. Ricklefs y P. S. White. 2004. Beta diversity of angiosperms in temperate floras of eastern Asia and eastern North America. *Ecology Letters* 8:15-22.

Rahbek, C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography* 18:200-205.

Rahbek, C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters* 8:224-239.

Rahbek, C., N. J. Gotelli, R. K. Colwell, G. L. Entsminger, T. F. Rangel y G. R. Graves. 2007. Predicting continental-scale patterns of bird species richness with spatially explicit models. *Proceedings of the Royal Society* 274:165-174.

Ricklefs, R. E. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters* 7:1-15.

Rincón-Gutiérrez, A. 2007. Estructura y composición florística de los bosques tropicales húmedos de montaña de Santa Cruz Tepetotutla, Oaxaca, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.

Rodríguez, S. R., W. Morales-Barrera, P. Layer y E. González-Mercado. 2009. A Quaternary monogenetic volcanic field in the Xalapa region, Eastern Trans-Mexican Volcanic Belt: Geology, distribution and morphology of the volcanic vents. *Journal of Volcanology and Geothermal Research* 197:149-166.

Romdal, T. S. y J. A. Grytnes. 2007. An indirect area effect on elevational species richness patterns. *Ecography* 30:440-448.

Rzedowski, J. 1975. Guías botánicas de excursiones en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 2:11-17.

Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Editorial Limusa. México. 314 pp.

Sánchez-González, A. y L. López-Mata. 2005. Plant species richness and diversity along an altitudinal gradient in the Sierra Nevada, México. *Diversity and Distributions* 11:567-575.

Sánchez-Rodríguez, E. V., L. López-Mata, E. García Moya y R. Cuevas Guzmán. 2003. Estructura, composición florística y diversidad de especies leñosas de un bosque mesófilo de montaña en la Sierra de Manantlán, Jalisco. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 73:17-34.

Santos, B. A., D. C. A. Barbosa y M. Tabarelli. 2007. Directional changes in plant assemblages along an altitudinal gradient in northeast Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 67:777-779.

SAS. 1997. JMP, version 4.0. SAS Institute Inc., Cary, NC.

Sayer, M. A. S., J. C. G. Goelz, J. L. Chambers, Z. Tang, T. J. Dean, J. D. Haywood y D. J. Leduc. 2004. Long-term trends in loblolly pine productivity and stand characteristics in response to thinning and fertilization in the West Gulf region. *Forest Ecology and Management* 192:71-96.

Shimono, A., H. Zhou, H. Shen, M. Hirota, T. Ohtsukas y Y. Tang. 2010. Patterns of plant diversity at high altitudes on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Journal of Plant Ecology* 3:1-7.

Siemens, A.H. 1990. Between the summit and the sea: central Veracruz in the nineteenth century. University of British Columbia Press, Vancouver. 234 pp.

Soto, M. y L. E. Giddings. 2001. Clima. Pp: 35-52 En: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio). 2011. La biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A.C. México. 541 pp.

Standley, P. 1923. Trees and shrubs of México. Smithsonian Institution, United States National Museum. Contributions for the United States National Herbarium. Vol 23.

Stevens, G. C. 1989. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *The American Naturalist* 133:240-256.

Stirling, G. y B. Wilsey. 2001. Empirical relationships between species richness, evenness, and proportional diversity. *American Naturalist* 158:286-299.

Tang, C. Q. y M. Ohsawa. 1997. Zonal transition of evergreen, deciduous, and coniferous forests along the altitudinal gradient on a humid subtropical mountain, Mt. Emei, Sichuan, China. *Plant Ecology* 133:63-78.

Tanner, E. V. J., P. M. Vitousek y E. Cuevas. 1998. Experimental investigation of nutrient limitation of forest growth on wet tropical mountains. *Ecology* 79:10-22.

ter Braak, C. J. F. y P. Šmilauer. 1998. CANOCO reference manual and user's guide to Canoco for Windows: software for canonical community ordination (version 4). Microcomputer Power. Ithaca, Nueva York, USA. 352 pp.

Toledo, M. 2008. Estructura de la vegetación, composición y diversidad de especies leñosas a lo largo del gradiente altitudinal de la selva baja caducifolia del centro de Veracruz. Historia y proyección futura. Tesis de Licenciatura. Universidad Veracruzana.

Toledo, M. y G. Williams-Linera. 2011. Altitudinal variation in vegetation structure and diversity of tree species in the tropical dry forest region of central Veracruz. pp 109-110. En: Newton, A.C. y N.

Tejedor (Editores). Principles and Practice of Forest Landscape Restoration: Case studies from the drylands of Latin America. Gland, Switzerland: IUCN. xxvi + 383 pp.

Trejo, I. y R. Dirzo 2002. Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity and Conservation* 11:2063-2084.

Triantis, K. A., D. Nogués-Bravo, J. Hortal, P. A. V. Borges, H. Adersen, J. M. Fernández-Palacios, M. B. Araújo y R. Whittaker. 2008. Measurements of area and the (island) species-area relationship: new directions for an old pattern. *Oikos* 117:1555-1559.

Turner, M. G., R. V. O'Neill, R. H. Gardner y B. T. Milne. 1989. Effects of changing spatial scale on the analysis of landscape pattern. *Landscape Ecology* 3:153-162.

Turner, M. G., R. H. Gardner y O'Neill R. V. 2001. Landscape ecology in theory and practice. Pattern and process. Springer-Verlag, Nueva York. 401 pp.

Vázquez, J. A. y T. J. Givnish. 1998. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlán. *Journal of Ecology* 86:999-1020.

Velázquez, N. 2010. Respuestas ecofisiológicas de cuatro especies arbóreas de bosques húmedos de montaña a lo largo de un gradiente altitudinal. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional Autónoma de México.

Waring, R.H. y W. H. Schlesinger. 1985. Forest ecosystems. Concepts and management. Academic Press, Inc. Orlando, Florida. 340 pp.

Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21:213-251.

Whittaker, R. J. D. Nogués-Bravo y M. B. Araújo. 2007. Geographical gradients of species richness: a test of the water-energy conjecture of Hawkins *et al.* (2003) using European data for five taxa. *Global Ecology and Biogeography* 16:76-89.

Williams-Linera, G. 2002. Tree species richness complementarity, disturbance and fragmentation in a Mexican tropical montane cloud forest. *Biodiversity and Conservation* 11:1825-1843.

Williams-Linera, G. 2007. El bosque de niebla del centro de Veracruz: Ecología, historia y destino en tiempos de fragmentación y cambio climático. CONABIO, Instituto de Ecología, A. C., Xalapa, Veracruz, México. 208 pp.

Williams-Linera, G., I. Pérez-García y J. Tolome. 1996. El bosque mesófilo de montaña y un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México. *La Ciencia y el Hombre* 23:149-161.

Williams-Linera, G. y F. Lorea. 2009. Tree species diversity driven by environmental and anthropogenic factors in tropical dry forest fragments of central Veracruz, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 18:3269-3293.

Wright, D. H. 1983. Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos* 41:496-506.

Wu, J. 2007. Scale and scaling: a cross-disciplinary perspective. Pp 115-136. En: Wu, J. y R. J. Hobbs. 2007 (Editores). Key topics in landscape ecology. Cambridge University Press, Nueva York. 297 pp.

Zacarías, L. E. 2007. Estructura de la vegetación y determinación de la composición de árboles de la selva baja caducifolia del centro de Veracruz. Tesis de Licenciatura. Escuela de Biología, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla.

Anexo 1. Especies de árboles ≥ 5 cm DAP y familias registradas en el gradiente altitudinal del centro de Veracruz, México. Sitios (altitud): **1**, 140 m; **2**, 204 m; **3**, 335 m; **4**, 501 m; **5**, 780 m; **6**, 986 m; **7**, 1275 m; **8**, 1455 m; **9**, 1630 m; **10**, 1800 m; **11**, 1950 m; **12**, 2650 m; **13**, 3020 m; **14**, 3460 m; **15**, 4000 m.

FAMILIA Y ESPECIE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
ACTINIDACEAE															
<i>Saurauia leucocarpa</i> Schldt.	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-
ADOXACEAE															
<i>Sambucus mexicana</i> C. Presl ex DC.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-
ALTINGIACEAE															
<i>Liquidambar styraciflua</i> L.	-	-	-	-	-	-	x	-	x	x	-	-	-	-	-
ANACARDIACEAE															
<i>Comocladia engleriana</i> Loes.	x	x	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tapirira mexicana</i> Marchand.	-	-	-	-	-	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-
ANNONACEAE															
<i>Annona depressa</i> Baill.	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
APOCYNACEAE															
<i>Plumeria rubra</i> L.	x	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Stemmadenia obovata</i> K. Schum.	-	x	x	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Thevetia</i> sp	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
AQUIFOLIACEAE															
<i>Ilex tolucana</i> Hemsl.	-	-	-	-	-	-	x	x	-	-	-	-	-	-	-

FAMILIA Y ESPECIE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>Ilex</i> sp1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-
<i>Ilex</i> sp2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-
ARALIACEAE															
<i>Dendropanax</i> sp	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Oreopanax xalapensis</i> (Kunth) Decne. & Planch.	-	-	-	-	-	-	-	x	x	x	x	x	-	-	-
ASTERACEAE															
<i>Eupatorium pittieri</i> Klatt.	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-
Asteraceae sp1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-
BETULACEAE															
<i>Carpinus tropicalis</i> (Donn. Sm.) Lundell	-	-	-	-	-	-	x	x	x	-	-	-	-	-	-
<i>Ostrya virginiana</i> (Mill.) K. Koch	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-
BIGNONIACEAE															
<i>Tabebuia chrysantha</i> G. Nicholson	x	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
BOMBACACEAE															
<i>Ceiba aesculifolia</i> (Kunth) Britten & Baker f.	-	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pseudobombax ellipticum</i> (Kunth) Dugand	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
BORAGINACEAE															
<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz & Pav.) Cham.	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

FAMILIA Y ESPECIE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
BURSERACEAE															
<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	x	x	x	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bursera graveolens</i> (Kunth) Triana & Planch.	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Protium copal</i> (Schltdl. & Cham.) Engl.	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-
CANNABACEAE															
<i>Celtis trinervia</i> Roxb.	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. caudata</i> Planch.	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. iguanaea</i> (Jacq.) Sarg.	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
CAPPARACEAE															
<i>Capparis incana</i> Kunth	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
CARICACEAE															
<i>Jacaratia mexicana</i> A. DC.	x	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
CELASTRACEAE															
<i>Wimmeria pubescens</i> Radlk.	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Zinowewia</i> sp1	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Zinowewia</i> sp2	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Celastraceae 1	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Celastraceae 2	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

FAMILIA Y ESPECIE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
CHLORANTHACEAE															
<i>Hedyosmum mexicanum</i> C. Cordem.	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	X	-	-	-	-
CLETHRACEAE															
<i>Clethra alcoceri</i> Greenm.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-
<i>Clethra macrophylla</i> M. Martens & Galeotti	-	-	-	-	-	X	X	X	X	-	-	-	-	-	-
<i>Clethra schlechtendalii</i> Briq.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-
CONVOLVULACEAE															
<i>Ipomoea wolcottiana</i> J. N. Rose	X	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
CUNONIACEAE															
<i>Weinmannia pinnata</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-
CUPRESSACEAE															
<i>Cupressus</i> sp1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-
DIPENTODONTACEAE															
<i>Perrottetia ovata</i> Hemsl.	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	X	-	-	-	-
ERICACEAE															
<i>Vaccinium leucanthum</i> Schldl.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-
EUPHORBIACEAE															
<i>Acalypha</i> sp	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Alchornea latifolia</i> Sw.	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X	-	-	-	-

FAMILIA Y ESPECIE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>Bernardia</i> sp	-	x	-	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. macrocarpa</i> A. Cerv. & Flores Olv.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-
<i>B. mexicana</i> (Hook. & Arn.) Müll. Arg.	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cnidosculus</i> sp	-	x	x	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Croton draco</i> Schltld. & Cam.	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. reflexifolius</i> Kunth	-	x	x	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Croton</i> sp	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Euphorbia schlechtendalii</i> Boiss.	-	-	-	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Euphorbia</i> sp	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Euphorbiaceae	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Gymnanthes longipes</i> Müll. Arg.	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-
<i>Gymnanthes</i> sp	-	-	-	x	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pedilanthus calcaratus</i> Schltld.	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
FABACEAE															
<i>Acacia cornigera</i> (L.) Willd.	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>A. farnesiana</i> (L.) Willd.	-	x	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>A. pennatula</i> (Schltld. & Cham.) Benth.	-	-	-	-	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Borgniartia</i> sp	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Caesalpinia cacalaco</i> Bonpl.	-	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

FAMILIA Y ESPECIE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>Caesalpinia</i> sp	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Calliandra rubescens</i> (M. Martens & Galeotti) Standl.	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cassia atomaria</i> L.	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cojoba arborea</i> (L.) Britton & J. N. Rose	-	-	-	-	-	-	-	x	-	x	-	-	-	-	-
<i>Coursetia polyphylla</i> Brandegee.	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Diphysa carthagenensis</i> Jacq.	-	-	-	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Erythrina</i> sp	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Fabaceae 2	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Fabaceae 4	-	x	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Fabaceae 5	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Fabaceae 6	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Gliricidia sepium</i> (Jacq.) Kunth	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Inga</i> sp	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-
<i>Leucaena lanceolata</i> S. Watson	x	x	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lonchocarpus guatemalensis</i> Benth.	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lysiloma acapulcense</i> (Kunth) Benth.	x	x	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>L. auritum</i> (Schltdl.) Benth.	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>L. divaricatum</i> (Jacq.) J.F. Macbr.	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

FAMILIA Y ESPECIE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>Piscidia piscipula</i> (L.) Sarg.	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pithecellobium calostachys</i> Standl.	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. platylobum</i> (Bertero ex DC.) Urb.	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pithecellobium</i> sp	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Senna atomaria</i> (L.) H.S. Irwin & Barneby	-	x	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. pallida</i> (Vahl.) H.S. Irwin & Barneby	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
FAGACEAE															
<i>Quercus acherdophylla</i> Trel.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-
<i>Q. corrugata</i> Hook.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	x	-	-	-
<i>Q. cortesii</i> Liebm.	-	-	-	-	-	-	-	-	x	x	-	-	-	-	-
<i>Q. delgadoana</i> *	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	x	-	-	-
<i>Q. germana</i> Schltdl. & Cham.	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Q. glabrescens</i> Benth.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-
<i>Q. lancifolia</i> Schltdl. & Cham.	-	-	-	-	-	-	-	x	x	-	-	-	-	-	-
<i>Q. sapotifolia</i> Liebm.	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Q. sartorii</i> liebm.	-	-	-	-	-	-	-	x	x	-	x	-	-	-	-
<i>Q. xalapensis</i> Bonpl.	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Quercus</i> sp	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-

FAMILIA Y ESPECIE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
HERNANDIACEAE															
<i>Gyrocarpus americanus</i> Jacq.	-	-	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
JUGLANDACEAE															
<i>Oreomunnea mexicana</i> (Standl.) J.-F. Leroy	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-
LAURACEAE															
<i>Cinnamomun effusum</i> (Meisn.) Kosterm.	-	-	-	-	-	-	x	x	-	-	x	-	-	-	-
<i>Licaria misantlae</i> (Brandege) Kosterm.	-	x	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Nectandra salicifolia</i> (Kunth) Nees	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ocotea disjuncta</i> Lorea-Hern.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-
<i>O. effusa</i> (Meisn.) Hemsl.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-
<i>O. psychotrioides</i> Kunth	-	-	-	-	-	-	x	x	x	-	-	-	-	-	-
<i>Psychotria</i> sp	-	-	-	-	-	-	-	-	x	x	-	-	-	-	-
Lauraceae 1	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Lauraceae 2	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-
MAGNOLIACEAE															
<i>Magnolia schiedeana</i> Schtdl.	-	-	-	-	-	-	-	x	-	x	x	-	-	-	-

FAMILIA Y ESPECIE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
MALVACEAE															
<i>Heliocarpus americanus</i> L.	x	x	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>H. donnellsmithii</i> J. N. Rose	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Luehea candida</i> (Moc. & Sessé ex DC.) Mart.	x	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
MELASTOMATACEAE															
<i>Conostegia arborea</i> (Schltdl.) Steud.	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-
<i>Miconia glaberrima</i> (Schltdl.) Naudin	-	-	-	-	-	-	-	x	x	-	x	-	-	-	-
<i>Miconia</i> sp	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-
MELIACEAE															
<i>Trichillia trifolia</i> L.	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
MENISPERMEACEAE															
<i>Hyperbaena jalcomulcensis</i> Pérez & Cast.-Campos	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
MORACEAE															
<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	-	x	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ficus</i> sp	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Trophis</i> sp	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-
Moraceae	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-

FAMILIA Y ESPECIE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
MYRSINACEAE															
<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R. Br.	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	x	-	-	-	-
MYRTACEAE															
<i>Calyptanthes</i> sp	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eugenia hypargyrea</i> Standl.	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>E. liebmannii</i> Standl.	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Syzygium jambos</i> (L.) Alston	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-
Myrtaceae sp	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
OLEACEAE															
<i>Fraxinus dubia</i> Willd. ex Schult. & Schult. f.	-	-	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
PENTAPHYLACACEAE															
<i>Cleyera itegrifolia</i> (Benth.) Choisy	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	x	-	-	-	-
<i>Ternstroemia theoides</i> *	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-
PHYLLONOMACEAE															
<i>Phyllonoma laticuspis</i> (Turcz.) Engl.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	x	-	-	-	-

FAMILIA Y ESPECIE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
PINACEAE															
<i>Abies religiosa</i> (Kunth) Schltl. & Cham.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	x	-
<i>Pinus ayacahuite</i> C. Ehrenb. Ex Schltl.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-
<i>Pinus hartwegii</i> Lindl.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	x	x
<i>Pinus patula</i> Schltl. & Cham.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	x	-	-
PLATANACEAE															
<i>Platanus mexicana</i> Moric.	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-
POLYGONACEAE															
<i>Coccoloba</i> sp	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Podopterus mexicanus</i> Bonpl.	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ruprechtia pallida</i> Standl.	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
RHAMNACEAE															
<i>Colubrina troflora</i> Brongn. Ex Sweet	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rhamnus mcvaughii</i> L.A. Johnst. & M.C. Johnst.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-
ROSACEAE															
<i>Prunus rhamnoides</i> Koehne	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	x	x	-	-	-
<i>Prunus tetradenia</i> Koehne	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-
<i>Prunus</i> sp3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-
<i>Prunus</i> sp4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-

FAMILIA Y ESPECIE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
RUBIACEAE															
<i>Arachnothryx capitellata</i> (Hemsl.) Borhidi	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-
<i>Palicourea padifolia</i> (Willd. Ex Roem. & Schult.) C.M. Taylor & Lorence	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-
<i>Randia aculeata</i> L.	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Randia monantha</i> Benth.	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
RUTACEAE															
<i>Citrus sinensis</i> (L.) Osbeck	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ptelea</i> sp	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Zanthoxylum melanostictum</i> Schltld. & Cham.	-	-	-	-	-	-	-	x	x	x	x	-	-	-	-
<i>Zanthoxylum</i> sp1	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-
<i>Zanthoxylum</i> sp2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-
SALICACEAE															
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-
SAPINDACEAE															
<i>Matayba oppositifolia</i> (A. Rich.) Britton	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-
SAPOTACEAE															
<i>Bumelia</i> sp	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

FAMILIA Y ESPECIE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
SIMARUBACEAE															
<i>Picramnia mexicana</i> Brandegee	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
SOLANACEAE															
<i>Solanum nigricans</i> M. Martens & Galeotti	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-
<i>Witherigia</i> sp	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-
Solanaceae 1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-
Solanaceae 2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-
STAPHYLEACEAE															
<i>Turpinia insignis</i> (Kunth) Tul.	-	-	-	-	-	-	x	x	x	-	-	-	-	-	-
<i>T. occidentalis</i> (Sw.) G. Don	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	x	-	-	-	-
STYRACACEAE															
<i>Styrax glabrescens</i> Benth.	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	x	-	-	-	-
SYMPLOCACEAE															
<i>Symplocos limoncillo</i> Bonpl.	-	-	-	-	-	-	-	x	x	-	x	x	-	-	-
<i>Symplocos longipes</i> Lundell	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	x	-	-	-	-
VERBENACEAE															
<i>Citharexylum caudatum</i> L.	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-

NO IDENTIFICADAS

NO ID 1	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-
NO ID 2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-
NO ID 3	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-
NO ID 4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-
NO ID 5	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
NO ID 6	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
NO ID 7	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
NO ID 8	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
NO ID 9	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
NO ID 10	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
NO ID 11	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Anexo 2. Índice de valor de importancia (IVI) de las especies leñosas en cada sitio. Los valores absolutos y relativos (R) son D, densidad; AB, área basal; F, frecuencia.

Sitio 1							
ESPECIE	D	AB	F	D R	AB R	F R	IVI
1 <i>Lysiloma acapulcense</i>	190	11.51	9	22.89	32.21	18.00	24.37
2 <i>Bursera simaruba</i>	160	6.81	8	19.28	19.05	16.00	18.11
3 <i>Gliricidia sepium</i>	120	4.84	8	14.46	13.53	16.00	14.66
4 NO ID 5	110	2.75	6	13.25	7.69	12.00	10.98
5 <i>Leucaena lanceolata</i>	70	0.99	4	8.43	2.78	8.00	6.40
6 <i>Cordia alliodora</i>	30	0.12	1	3.61	0.34	2.00	1.99
7 <i>Heliocarpus americanus</i>	20	0.74	2	2.41	2.07	4.00	2.83
8 <i>Jacaratia mexicana</i>	20	6.37	1	2.41	17.82	2.00	7.41
9 <i>Luehea candida</i>	20	0.37	2	2.41	1.03	4.00	2.48
10 <i>Trichillia trifolia</i>	20	0.12	2	2.41	0.34	4.00	2.25
11 <i>Comocladia engleriana</i>	10	0.17	1	1.20	0.47	2.00	1.22
12 <i>Ipomoea wolcottiana</i>	10	0.10	1	1.20	0.28	2.00	1.16
13 <i>Plumeria rubra</i>	10	0.07	1	1.20	0.19	2.00	1.13
14 <i>Podopterus mexicanus</i>	10	0.21	1	1.20	0.60	2.00	1.27
15 <i>Ptelea</i> sp	10	0.14	1	1.20	0.38	2.00	1.20
16 <i>Ruprechtia pallida</i>	10	0.23	1	1.20	0.65	2.00	1.29
17 <i>Tabebuia chrysantha</i>	10	0.21	1	1.20	0.58	2.00	1.26
	830	35.74	50	100	100	100	100

Sitio 2							
ESPECIE	D	AB	F	D R	AB R	F R	IVI
1 <i>Piscidia piscipula</i>	160	3.83	6	14.55	18.37	9.38	14.10
2 <i>Croton reflexifolius</i>	130	0.59	6	11.82	2.84	9.38	8.01
3 <i>Bursera simaruba</i>	80	2.15	4	7.27	10.32	6.25	7.95
4 <i>Cnidoscylus</i> sp	100	0.61	5	9.09	2.93	7.81	6.61
5 <i>Licaria misantlae</i>	50	1.65	4	4.55	7.91	6.25	6.24

6	<i>Celtis caudata</i>	40	1.44	4	3.64	6.90	6.25	5.60
7	<i>Coccoloba</i> sp	70	0.55	2	6.36	2.62	3.13	4.04
8	<i>Leucaena lanceolata</i>	40	0.41	4	3.64	1.97	6.25	3.95
9	<i>Caesalpinia cacalaco</i>	30	1.17	2	2.73	5.62	3.13	3.82
10	<i>Brosimum alicastrum</i>	10	1.50	1	0.91	7.19	1.56	3.22
11	<i>Stemmadenia obovata</i>	40	0.48	2	3.64	2.28	3.13	3.01
12	<i>Colubrina triflora</i>	60	0.37	1	5.45	1.76	1.56	2.93
13	<i>Ceiba aesculifolia</i>	20	0.91	1	1.82	4.37	1.56	2.58
14	<i>Bernardia</i> sp	20	0.40	2	1.82	1.92	3.13	2.29
15	<i>Lysiloma divaricatum</i>	10	0.68	1	0.91	3.27	1.56	1.92
16	<i>Annona depressa</i>	10	0.57	1	0.91	2.74	1.56	1.74
17	Fabaceae 4	30	0.19	1	2.73	0.90	1.56	1.73
18	<i>Senna atomaria</i>	10	0.55	1	0.91	2.62	1.56	1.70
19	<i>Lysiloma acapulcense</i>	10	0.53	1	0.91	2.54	1.56	1.67
20	Fabaceae 6	20	0.27	1	1.82	1.30	1.56	1.56
21	NO ID 6	10	0.46	1	0.91	2.20	1.56	1.56
22	<i>Comocladia engleriana</i>	20	0.20	1	1.82	0.97	1.56	1.45
23	NO ID 8	20	0.14	1	1.82	0.69	1.56	1.36
24	<i>Ficus</i> sp	10	0.30	1	0.91	1.45	1.56	1.31
25	<i>Thevetiasp</i>	10	0.25	1	0.91	1.19	1.56	1.22
26	<i>Capparis incana</i>	10	0.22	1	0.91	1.05	1.56	1.17
27	<i>Hyperbaena jalcomulcensis</i>	10	0.16	1	0.91	0.77	1.56	1.08
28	<i>Heliocarpus americanus</i>	10	0.06	1	0.91	0.30	1.56	0.92
29	NO ID 10	10	0.04	1	0.91	0.21	1.56	0.89
30	<i>Acacia farnesiana</i>	10	0.04	1	0.91	0.20	1.56	0.89
31	NO ID 11	10	0.04	1	0.91	0.17	1.56	0.88
32	<i>Picramnia mexicana</i>	10	0.03	1	0.91	0.16	1.56	0.88
33	<i>Caesalpinia</i> sp	10	0.03	1	0.91	0.14	1.56	0.87
34	Fabaceae 5	10	0.02	1	0.91	0.12	1.56	0.86
		1100	20.87	64	100	100	100	100

Sitio 3

	ESPECIE	D	AB	F	D R	AB R	F R	IVI
1	<i>Bursera simaruba</i>	360	5.19	10	21.95	28.23	12.66	20.95
2	<i>Comocladia engleriana</i>	230	1.46	8	14.02	7.94	10.13	10.70
3	<i>Borgniartia</i> sp	230	1.48	7	14.02	8.06	8.86	10.32
4	Fabaceae 2	100	1.23	5	6.10	6.70	6.33	6.37
5	<i>Croton reflexifolius</i>	110	0.44	6	6.71	2.41	7.59	5.57
6	<i>Cnidoscylus</i> sp	70	0.28	6	4.27	1.50	7.59	4.45
7	<i>Stemmadenia obovata</i>	60	1.17	2	3.66	6.34	2.53	4.18
8	<i>Caesalpinia cacalaco</i>	40	1.12	3	2.44	6.07	3.80	4.10
9	<i>Leucaena lanceolata</i>	90	0.55	3	5.49	2.99	3.80	4.09
10	<i>Pithecellobium</i> sp	60	0.38	4	3.66	2.05	5.06	3.59
11	<i>Pithecellobium platylobum</i>	20	1.27	2	1.22	6.90	2.53	3.55
12	<i>Fraxinus dubia</i>	20	1.25	2	1.22	6.81	2.53	3.52
13	NO ID 7	30	0.34	3	1.83	1.87	3.80	2.50
14	<i>Ceiba aesculifolia</i>	30	0.17	3	1.83	0.94	3.80	2.19
15	<i>Bumelia</i> sp	30	0.25	2	1.83	1.35	2.53	1.91
16	<i>Croton</i> sp	10	0.64	1	0.61	3.47	1.27	1.78
17	<i>Euphorbia</i> sp	20	0.08	2	1.22	0.45	2.53	1.40
18	<i>Bernardia mexicana</i>	20	0.05	2	1.22	0.30	2.53	1.35
19	<i>Senna atomaria</i>	20	0.57	2	1.22	3.12	2.53	2.29
20	<i>Coursetia polyphylla</i>	30	0.10	1	1.83	0.55	1.27	1.21
22	<i>Pedilanthus calcaratus</i>	20	0.06	1	1.22	0.35	1.27	0.94
23	<i>Gyrocarpus americanus</i>	10	0.13	1	0.61	0.72	1.27	0.87
24	NO ID 9	10	0.11	1	0.61	0.58	1.27	0.82
25	<i>Celtis trinervia</i>	10	0.03	1	0.61	0.15	1.27	0.68
26	<i>Pithecellobium calostrachys</i>	10	0.03	1	0.61	0.15	1.27	0.67
		1640	18.39	79	100	100	100	100

Sitio 4

	ESPECIE	D	AB	F	D R	AB R	F R	IVI
1	<i>Bursera simaruba</i>	230	12.24	9	16.43	27.69	11.84	18.65
2	<i>Wimmeria pubescens</i>	330	6.79	7	23.57	15.36	9.21	16.05
3	<i>Bursera graveolens</i>	100	6.03	6	7.14	13.65	7.89	9.56
4	<i>Heliocarpus americanus</i>	70	1.57	5	5.00	3.56	6.58	5.05
5	<i>Jacaratia mexicana</i>	30	4.07	2	2.14	9.20	2.63	4.66
6	<i>Gyrocarpus americanus</i>	60	1.50	4	4.29	3.39	5.26	4.31
7	<i>Pseudobombax ellipticum</i>	10	4.66	1	0.71	10.53	1.32	4.19
8	<i>Bernardia</i> sp	80	0.40	4	5.71	0.92	5.26	3.96
9	<i>Gymnanthes</i> sp	50	0.78	3	3.57	1.77	3.95	3.10
10	<i>Croton draco</i>	40	0.79	3	2.86	1.78	3.95	2.86
11	<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	40	0.76	3	2.86	1.73	3.95	2.84
12	<i>Croton reflexifolius</i>	50	0.26	3	3.57	0.58	3.95	2.70
13	<i>Ipomoea wolcottiana</i>	40	0.22	3	2.86	0.50	3.95	2.43
14	<i>Luehea candida</i>	30	0.92	2	2.14	2.09	2.63	2.29
15	<i>Tabebuia chrysantha</i>	30	0.33	3	2.14	0.75	3.95	2.28
16	<i>Fraxinus dubia</i>	40	0.27	2	2.86	0.62	2.63	2.04
17	<i>Comocladia engleriana</i>	20	0.09	2	1.43	0.20	2.63	1.42
18	<i>Licaria misantlae</i>	20	0.32	1	1.43	0.73	1.32	1.16
19	<i>Brosimum alicastrum</i>	10	0.61	1	0.71	1.37	1.32	1.13
20	<i>Celtis iguanaea</i>	10	0.32	1	0.71	0.73	1.32	0.92
21	<i>Erythrina</i> sp	10	0.27	1	0.71	0.61	1.32	0.88
22	Fabaceae 4	10	0.25	1	0.71	0.56	1.32	0.86
23	<i>Plumeria rubra</i>	10	0.19	1	0.71	0.42	1.32	0.82
24	<i>Eugenia hypargyrea</i>	10	0.12	1	0.71	0.26	1.32	0.76
25	<i>Calyptranthes</i> sp	10	0.10	1	0.71	0.21	1.32	0.75
26	<i>Senna atomaria</i>	10	0.09	1	0.71	0.20	1.32	0.74
27	<i>Diphysa carthagenensis</i>	10	0.07	1	0.71	0.17	1.32	0.73
28	<i>Leucaena lanceolata</i>	10	0.07	1	0.71	0.16	1.32	0.73
29	<i>Randia aculeata</i>	10	0.07	1	0.71	0.15	1.32	0.73
30	<i>Acalypha</i> sp	10	0.03	1	0.71	0.06	1.32	0.70
31	Euphorbiaceae	10	0.02	1	0.71	0.04	1.32	0.69

		1400	44.21	76	100	100	100	100
Sitio 5								
	ESPECIE	D	AB	F	D R	AB R	F R	IVI
1	Myrtaceae	460	3.90	8	33.09	17.44	12.90	21.15
2	<i>Ipomoea wolcottiana</i>	100	3.20	7	7.19	14.30	11.29	10.93
3	<i>Eugenia liebmannii</i>	180	1.23	7	12.95	5.49	11.29	9.91
4	<i>Diphysa carthagenensis</i>	90	2.13	5	6.47	9.51	8.06	8.02
5	<i>Randia monantha</i>	140	0.85	6	10.07	3.82	9.68	7.86
6	<i>Lysiloma auritum</i>	40	2.27	4	2.88	10.16	6.45	6.50
7	<i>Bursera simaruba</i>	70	2.08	3	5.04	9.32	4.84	6.40
8	Celastraceae 2	50	2.25	2	3.60	10.07	3.23	5.63
9	<i>Acacia pennatula</i>	50	1.34	3	3.60	6.00	4.84	4.81
10	<i>Lysiloma acapulcense</i>	20	1.19	2	1.44	5.34	3.23	3.34
11	<i>Cnidosculus</i> sp	60	0.16	3	4.32	0.70	4.84	3.29
12	<i>Cassia atomaria</i>	20	0.46	2	1.44	2.07	3.23	2.24
13	<i>Bernardia</i> sp	20	0.13	2	1.44	0.57	3.23	1.74
14	<i>Nectandra salicifolia</i>	10	0.36	1	0.72	1.63	1.61	1.32
15	<i>Senna pallida</i>	10	0.36	1	0.72	1.62	1.61	1.32
16	<i>Croton reflexifolius</i>	20	0.17	1	1.44	0.77	1.61	1.28
17	<i>Heliocarpus donnellsmithii</i>	10	0.12	1	0.72	0.52	1.61	0.95
18	<i>Acacia farnesiana</i>	10	0.05	1	0.72	0.22	1.61	0.85
19	<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	10	0.05	1	0.72	0.20	1.61	0.85
20	<i>Calliandra rubescens</i>	10	0.03	1	0.72	0.15	1.61	0.83
21	<i>Acacia cornigera</i>	10	0.02	1	0.72	0.09	1.61	0.81
		1390	22.35	62	100	100	100	100

Sitio 6								
ESPECIE		D	AB	F	D R	AB R	F R	IVI
1	<i>Quercus sapotifolia</i>	840	18.03	9	65.63	74.81	25.00	55.14
2	<i>Clethra macrophylla</i>	90	1.26	3	7.03	5.23	8.33	6.87
3	<i>Casearia sylvestris</i>	50	0.94	4	3.91	3.92	11.11	6.31
4	<i>Zinowewia</i> sp2	70	1.46	1	5.47	6.06	2.78	4.77
5	<i>Citharexylum caudatum</i>	40	0.19	3	3.13	0.80	8.33	4.09
6	<i>Quercus</i> sp	20	1.24	1	1.56	5.14	2.78	3.16
7	Celastraceae 1	40	0.12	2	3.13	0.50	5.56	3.06
8	<i>Zinowewia</i> sp 1	20	0.27	2	1.56	1.13	5.56	2.75
9	<i>Dendropanax</i> sp	20	0.08	2	1.56	0.35	5.56	2.49
10	Moraceae	10	0.11	1	0.78	0.47	2.78	1.34
11	<i>Protium copal</i>	10	0.10	1	0.78	0.43	2.78	1.33
12	<i>Tapirira mexicana</i>	10	0.08	1	0.78	0.31	2.78	1.29
13	<i>Acacia pennatula</i>	10	0.06	1	0.78	0.26	2.78	1.27
14	<i>Matayba oppositifolia</i>	10	0.05	1	0.78	0.22	2.78	1.26
15	NO ID 3	10	0.02	1	0.78	0.10	2.78	1.22
16	<i>Gymnanthes</i> sp	10	0.02	1	0.78	0.10	2.78	1.22
17	Lauraceae 1	10	0.02	1	0.78	0.09	2.78	1.22
18	<i>Stemmadenia obovata</i>	10	0.02	1	0.78	0.09	2.78	1.22
		1280	24.10	36	100	100	100	100

Sitio 7								
ESPECIE		D	AB	F	D R	AB R	F R	IVI
1	<i>Carpinus tropicalis</i>	310	10.82	8	31.00	31.36	16.67	26.34
2	<i>Quercus xalapensis</i>	200	7.01	6	20.00	20.33	12.50	17.61
3	<i>Liquidambar styraciflua</i>	50	6.09	4	5.00	17.66	8.33	10.33
4	<i>Citrus sinensis</i>	100	1.34	6	10.00	3.90	12.50	8.80
5	<i>Clethra macrophylla</i>	90	0.53	5	9.00	1.53	10.42	6.98

6	<i>Turpinia insignis</i>	70	0.38	5	7.00	1.11	10.42	6.18
7	<i>Platanus mexicana</i>	20	3.61	1	2.00	10.45	2.08	4.85
8	<i>Quercus germana</i>	40	1.80	2	4.00	5.21	4.17	4.46
9	<i>Perrottetia ovata</i>	30	0.10	4	3.00	0.28	8.33	3.87
10	<i>Cinnamomum effusum</i>	40	0.22	3	4.00	0.64	6.25	3.63
11	<i>Ilex toluhana</i>	10	1.83	1	1.00	5.29	2.08	2.79
12	<i>Tapirira mexicana</i>	20	0.69	1	2.00	2.01	2.08	2.03
13	<i>Ocotea psychotrioides</i>	10	0.06	1	1.00	0.16	2.08	1.08
14	<i>Syzygium jambos</i>	10	0.02	1	1.00	0.07	2.08	1.05
		1000	34.50	48	100	100	100	100

Sitio 8

	ESPECIE	D	AB	F	D R	AB R	F R	IVI
1	<i>Quercus lancifolia</i>	180	21.06	6	18.18	41.66	10.53	23.46
2	<i>Turpinia insignis</i>	160	5.56	9	16.16	11.00	15.79	14.32
3	<i>Carpinus tropicalis</i>	180	5.43	7	18.18	10.74	12.28	13.73
4	<i>Quercus sartorii</i>	40	8.44	3	4.04	16.69	5.26	8.67
5	<i>Clethra macrophylla</i>	50	5.36	2	5.05	10.60	3.51	6.39
6	<i>Ostrya virginiana</i>	50	1.52	3	5.05	3.01	5.26	4.44
7	<i>Cojoba arborea</i>	50	0.39	3	5.05	0.77	5.26	3.70
8	<i>Magnolia schiedeana</i>	40	0.19	3	4.04	0.37	5.26	3.22
9	<i>Ocotea psychotrioides</i>	40	0.14	3	4.04	0.28	5.26	3.19
10	<i>Cinnamomum effusum</i>	30	0.44	3	3.03	0.86	5.26	3.05
11	<i>Miconia glaberrima</i>	40	0.16	2	4.04	0.32	3.51	2.62
12	<i>Ilex toluhana</i>	20	0.16	2	2.02	0.31	3.51	1.95
13	<i>Ternstroemia theoides</i>	20	0.10	2	2.02	0.20	3.51	1.91
14	<i>Myrsine coriacea</i>	10	0.68	1	1.01	1.35	1.75	1.37
15	<i>Symplococos limoncillo</i>	10	0.38	1	1.01	0.75	1.75	1.17
16	<i>Lonchocarpus guatemalensis</i>	10	0.30	1	1.01	0.60	1.75	1.12
17	<i>Oreopanax xalapensis</i>	10	0.06	1	1.01	0.13	1.75	0.96
18	<i>Eupatorium pittieri</i>	10	0.06	1	1.01	0.11	1.75	0.96
19	<i>Zanthoxylum melanostictum</i>	10	0.04	1	1.01	0.07	1.75	0.95
20	<i>Gymnathes longipes</i>	10	0.04	1	1.01	0.07	1.75	0.94

21	<i>Palicourea padifolia</i>	10	0.03	1	1.01	0.05	1.75	0.94
22	<i>Arachnothryx capitellata</i>	10	0.02	1	1.01	0.04	1.75	0.93
		990	50.55	57	100	100	100	100

Sitio 9

	ESPECIE	D	AB	F	D R	AB R	F R	IVI
1	<i>Hedyosmum mexicanum</i>	400	2.25	8	30.30	4.71	11.76	15.59
2	<i>Quercus lancifolia</i>	160	10.03	6	12.12	20.94	8.82	13.96
3	<i>Quercus cortesii</i>	170	7.86	8	12.88	16.42	11.76	13.69
4	<i>Liquidambar styraciflua</i>	60	13.82	4	4.55	28.87	5.88	13.10
5	<i>Quercus sartorii</i>	70	7.24	3	5.30	15.13	4.41	8.28
6	<i>Styrax glabrescens</i>	60	0.96	5	4.55	2.01	7.35	4.64
7	<i>Alchornea latifolia</i>	60	0.66	5	4.55	1.38	7.35	4.43
8	<i>Saurauia leucocarpa</i>	60	0.67	4	4.55	1.39	5.88	3.94
9	<i>Clethra macrophylla</i>	30	2.45	2	2.27	5.12	2.94	3.44
10	<i>Carpinus tropicalis</i>	30	0.34	2	2.27	0.71	2.94	1.97
11	<i>Turpinia insignis</i>	30	0.27	2	2.27	0.56	2.94	1.92
12	<i>Zanthoxylum melanostictum</i>	30	0.24	2	2.27	0.51	2.94	1.91
13	<i>Zanthoxylum</i> sp1	20	0.17	2	1.52	0.35	2.94	1.60
14	<i>Oreopanax xalapensis</i>	20	0.12	2	1.52	0.26	2.94	1.57
15	<i>Conostegia arborea</i>	20	0.08	2	1.52	0.17	2.94	1.54
16	<i>Miconia glaberrima</i>	20	0.05	2	1.52	0.10	2.94	1.52
17	<i>Prunus rhamnoides</i>	20	0.34	3	1.52	0.71	4.41	2.21
18	<i>Psychotria</i> sp	10	0.08	1	0.76	0.17	1.47	0.80
19	NO ID 1	10	0.07	1	0.76	0.14	1.47	0.79
20	<i>Solanum nigricans</i>	10	0.05	1	0.76	0.11	1.47	0.78
21	<i>Ocotea psychotrioides</i>	10	0.05	1	0.76	0.11	1.47	0.78
22	<i>Symplocos limoncillo</i>	10	0.04	1	0.76	0.09	1.47	0.77
23	Lauraceae 2	10	0.02	1	0.76	0.05	1.47	0.76
		1320	47.88	68	100	100	100	100

Sitio 10

	ESPECIE	D	AB	F	D R	AB R	F R	IVI
1	<i>Oreomunnea mexicana</i>	1150	69.72	10	63.89	76.28	18.52	52.90
2	<i>Alchornea latifolia</i>	130	12.29	6	7.22	13.45	11.11	10.59
3	<i>Liquidambar styraciflua</i>	70	1.90	5	3.89	2.07	9.26	5.07
4	<i>Zanthoxylum melanostictum</i>	90	1.08	4	5.00	1.18	7.41	4.53
5	<i>Clethra schlechtendalii</i>	30	1.29	3	1.67	1.41	5.56	2.88
6	<i>Prunus tetradenia</i>	40	0.29	3	2.22	0.31	5.56	2.70
7	<i>Phyllonoma laticuspis</i>	30	0.08	3	1.67	0.09	5.56	2.44
8	<i>Cojoba arborea</i>	40	2.22	1	2.22	2.43	1.85	2.17
9	<i>Quercus cortesii</i>	30	0.41	2	1.67	0.45	3.70	1.94
10	<i>Zanthoxylum sp2</i>	20	0.08	2	1.11	0.08	3.70	1.63
11	<i>Psychotria sp</i>	20	0.05	2	1.11	0.06	3.70	1.62
12	<i>Cleyera integrifolia</i>	30	0.27	1	1.67	0.29	1.85	1.27
13	<i>Vaccinium leucanthum</i>	10	0.65	1	0.56	0.72	1.85	1.04
14	NO ID 2	10	0.60	1	0.56	0.65	1.85	1.02
15	<i>Turpinia occidentalis</i>	10	0.08	1	0.56	0.09	1.85	0.83
16	<i>Ocotea disjuncta</i>	10	0.07	1	0.56	0.08	1.85	0.83
17	<i>Magnolia schiedeana</i>	10	0.06	1	0.56	0.07	1.85	0.83
18	<i>Miconia sp</i>	10	0.06	1	0.56	0.06	1.85	0.82
19	<i>Oreopanax xalapensis</i>	10	0.06	1	0.56	0.06	1.85	0.82
20	Asteraceae	10	0.03	1	0.56	0.04	1.85	0.81
21	<i>Bernardia macrocarpa</i>	10	0.03	1	0.56	0.03	1.85	0.81
22	<i>Trophis sp</i>	10	0.03	1	0.56	0.03	1.85	0.81
23	<i>Symplocos longipes</i>	10	0.03	1	0.56	0.03	1.85	0.81
24	<i>Witherigia sp</i>	10	0.02	1	0.56	0.03	1.85	0.81
		1800	91.40	54	100	100	100	100

Sitio 11

	ESPECIE	D	AB	F	D R	AB R	F R	IVI
1	<i>Alchornea latifolia</i>	140	25.63	7	13.59	24.86	12.07	16.84
2	<i>Quercus corrugata</i>	120	23.27	6	11.65	22.57	10.34	14.86
3	<i>Quercus delgadoana</i>	90	19.13	3	8.74	18.56	5.17	10.82
4	<i>Prunus rhamnoides</i>	130	3.86	5	12.62	3.75	8.62	8.33
5	<i>Clethra schlechtendalii</i>	70	10.26	3	6.80	9.96	5.17	7.31
6	<i>Zanthoxylum sp2</i>	50	2.23	4	4.85	2.16	6.90	4.64
7	<i>Miconia glaberrima</i>	60	0.20	3	5.83	0.19	5.17	3.73
8	<i>Styrax glabrescens</i>	30	2.25	3	2.91	2.18	5.17	3.42
9	<i>Quercus sartorii</i>	10	6.79	1	0.97	6.59	1.72	3.10
10	<i>Turpinia occidentalis</i>	30	0.31	3	2.91	0.30	5.17	2.79
11	<i>Phyllonoma laticuspis</i>	30	0.38	2	2.91	0.37	3.45	2.24
12	<i>Symplocos limoncillo</i>	20	0.67	2	1.94	0.65	3.45	2.01
13	<i>Inga sp1</i>	20	0.43	2	1.94	0.41	3.45	1.93
14	<i>Myrsine coriaceae</i>	40	0.19	1	3.88	0.18	1.72	1.93
15	<i>Magnolia schiedeana</i>	20	2.09	1	1.94	2.03	1.72	1.90
16	<i>Cinamomun effusum</i>	20	1.45	1	1.94	1.41	1.72	1.69
17	<i>Weinmannia pinnata</i>	10	1.49	1	0.97	1.44	1.72	1.38
18	<i>NO ID</i>	20	0.38	1	1.94	0.37	1.72	1.35
19	<i>Oreopanax xallapensis</i>	20	0.22	1	1.94	0.21	1.72	1.29
20	<i>Symplocos longipes</i>	20	0.20	1	1.94	0.19	1.72	1.29
21	<i>Cleyera integrifolia</i>	20	0.07	1	1.94	0.07	1.72	1.24
22	<i>Quercus glabrescens</i>	10	0.97	1	0.97	0.94	1.72	1.21
23	<i>Ilex sp3</i>	10	0.29	1	0.97	0.28	1.72	0.99
24	<i>Ocotea effusa</i>	10	0.18	1	0.97	0.17	1.72	0.96
25	<i>Perrotetia ovata</i>	10	0.08	1	0.97	0.08	1.72	0.93
26	<i>Hedyosmus mexicanum</i>	10	0.03	1	0.97	0.03	1.72	0.91
27	<i>Solanaceae 2</i>	10	0.03	1	0.97	0.03	1.72	0.91
		1030	103.077	58	100	100	100	100

Sitio 12

	ESPECIE	D	AB	F	D R	AB R	F R	IVI
1	<i>Pinus patula</i>	830	35.39	9	61.94	52.98	23.08	46.00
2	<i>Quercus delgadoana</i>	130	21.24	6	9.70	31.79	15.38	18.96
3	<i>Quercus corrugata</i>	130	7.30	6	9.70	10.92	15.38	12.00
4	<i>Prunus rhamnoides</i>	50	0.21	4	3.73	0.31	10.26	4.77
5	<i>Pinus ayacahuite</i>	40	1.33	1	2.99	1.99	2.56	2.51
6	<i>Clethra alcoceri</i>	20	0.23	2	1.49	0.34	5.13	2.32
7	<i>Sambucus mexicana</i>	20	0.19	2	1.49	0.28	5.13	2.30
8	<i>Cupressus sp</i>	40	0.65	1	2.99	0.98	2.56	2.18
9	<i>Prunus</i> sp3	10	0.05	1	0.75	0.08	2.56	1.13
10	<i>Oreopanax xalapensis</i>	10	0.05	1	0.75	0.07	2.56	1.13
11	Solanaceae 1	10	0.04	1	0.75	0.06	2.56	1.12
12	<i>Rhamnus mcvaughii</i>	10	0.03	1	0.75	0.05	2.56	1.12
13	<i>Ilex sp1</i>	10	0.03	1	0.75	0.05	2.56	1.12
14	<i>Quercus acherdophylla</i>	10	0.02	1	0.75	0.04	2.56	1.12
15	<i>Prunus sp4</i>	10	0.02	1	0.75	0.03	2.56	1.11
16	<i>Symplocos limoncillo</i>	10	0.02	1	0.75	0.03	2.56	1.11
		1340	66.80	39	100	100	100	100

Sitio 13

	ESPECIE	D	AB	F	D R	AB R	F R	IVI
1	<i>Pinus hartwegii</i>	570	46.51	10	80.28	75.64	66.67	74.20
2	<i>Pinus patula</i>	120	14.28	3	16.90	23.22	20.00	20.04
3	<i>Abies religiosa</i>	20	0.70	2	2.82	1.14	13.33	5.76
		710	61.48	15	100	100	100	100

Sitio 14

ESPECIE	D	AB	F	D R	AB R	F R	IVI
1 <i>Abies religiosa</i>	2200	91.89	10	96.92	90.55	71.43	86.30
2 <i>Pinus hartwegii</i>	70	9.59	4	3.08	9.45	28.57	13.70
	2270	101.48	14	100	100	100	100

Sitio 15

ESPECIE	D	AB	F	D R	AB R	F R	IVI
1 <i>Pinus hartwegii</i>	2010	53.26	10	100	100	100	100