



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO EN CIENCIAS FORESTALES

**DIVERSIDAD FUNCIONAL DEL BOSQUE
DE *Pinus hartwegii* Lindl. EN UN
TRANSECTO ALTITUDINAL DEL MONTE
TLÁLOC**

FRANCISCO URIEL CASTILLO CHÁVEZ

T E S I S
PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, ESTADO DE MÉXICO, MÉXICO

2023



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

La presente tesis titulada: **Diversidad funcional del bosque de *Pinus hartwegii* Lindl. en un transecto altitudinal del monte Tláloc** realizada por el estudiante: **Francisco Uriel Castillo Chávez** bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS
CIENCIAS FORESTALES

CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERA


DRA. PATRICIA HERNÁNDEZ DE LA ROSA

ASESORA


DRA. TERESA MARGARITA GONZÁLEZ MARTÍNEZ

ASESOR


DR. JUAN IGNACIO VALDEZ HERNÁNDEZ

ASESOR


DR. GUSTAVO A. ARÉVALO GALARZA

DIVERSIDAD FUNCIONAL DEL BOSQUE DE *Pinus hartwegii* Lindl. EN UN TRANSECTO ALTITUDINAL DEL MONTE TLÁLOC

Francisco Uriel Castillo Chávez, MC
Colegio de Postgraduados, 2023

RESUMEN

En México, el bosque de *Pinus hartwegii* Lindl. marca el límite altitudinal de los bosques tropicales de alta montaña, su ubicación particular le confiere alta importancia por los bienes y servicios que proporciona, además de su alta susceptibilidad ante las variaciones climáticas. Bajo este contexto, la ecología funcional proporciona un mejor entendimiento de la respuesta de la vegetación frente a factores ambientales y su relación con procesos ecosistémicos. El objetivo del presente trabajo fue identificar la influencia de un gradiente altitudinal en la estructura, composición y diversidad taxonómica y funcional de la comunidad del bosque de *Pinus hartwegii* Lindl. en el monte Tlaloc, estado de México. Se definieron cuatro rangos altitudinales en función de la presencia de comunidades de *P. hartwegii* (3500, 3700, 3900 y 4000 m) donde se establecieron cuatro sitios circulares de 400 m², con sitios anidados de 100 m² y 12.5 m² para medir árboles, arbustos y hierbas respectivamente. El estudio se dividió en dos partes; la primera evaluó el comportamiento de la estructura e influencia de la autocorrelación espacial en *P. hartwegii* sobre el gradiente altitudinal y la composición y diversidad de la vegetación asociada al bosque de *P. hartwegii*, la segunda parte se centró en la caracterización funcional de la comunidad de *P. hartwegii* a lo largo del gradiente altitudinal, considerando la conformación de grupos funcionales de plantas y el comportamiento de métricas de diversidad funcional multicriterio a través de rasgos funcionales de causa y efecto, relacionados con la morfología y fisiología de las especies. Se probaron seis funciones de distribución de probabilidad y la prueba de Mann-Whitney-Wilcoxon para detectar diferencias entre intervalos, además del índice de Moran para encontrar autocorrelación entre las variables dasométricas y la altitud. La importancia ecológica de las especies se determinó a través del Índice de Valor de Importancia (IVI) y el Índice de Valor Forestal (IVF). La diversidad alfa y beta se obtuvieron con los índices de Margalef, Shannon-Wiener, Simpson y Sorensen cuantitativo. La construcción de grupos funcionales se llevó a cabo mediante el análisis de coordenadas principales (PCoA) y el análisis de conglomerados jerárquicos mediante el método de varianza mínima de Ward, se realizaron correlaciones de Pearson entre los primeros ejes del PCoA y la matriz de rasgos funcionales para identificar que rasgos funcionales

contribuyeron en la diferenciación de los grupos. Los índices de diversidad funcional que se estimaron fueron: riqueza funcional (FRic), uniformidad funcional (FEve), divergencia funcional (FDiv), dispersión funcional (FDis) y entropía cuadrática de Rao (Q), para identificar si el impacto del gradiente ambiental fue significativo sobre los índices de Diversidad Funcional se realizaron comparaciones de medias de Tukey. Se encontraron valores que corroboran la influencia del gradiente altitudinal en las variables de altura, cobertura y diámetro. El índice de Margalef, Shannon-Wiener, Simpson, equidad de Simpson y Sorensen mostraron diferencias estadísticas, en al menos un gradiente altitudinal. También se encontró variación en el número de grupos funcionales a lo largo del gradiente altitudinal, los procesos ecosistémicos asociados a los rasgos funcionales mostraron ser complementarios a través del ensamble de los grupos funcionales a lo largo del gradiente altitudinal. Dentro de los índices de diversidad funcional, FDiv, FDis y Q de Rao fueron los únicos índices que mostraron diferencias significativas entre intervalos altitudinales. Los resultados corroboran que el gradiente altitudinal tiene una influencia diferencial en los valores de autocorrelación espacial, estructura, composición y diversidad taxonómica y funcional del bosque de *P. hartwegii* y su vegetación asociada.

Palabras clave: Autocorrelación espacial, filtrado ambiental, bosque de alta montaña, rasgos funcionales, ecología funcional.

FUNCTIONAL DIVERSITY IN THE *Pinus hartwegii* Lindl. FOREST ALONG AN ALTITUDINAL TRANSECT IN MONTE TLALOC

Francisco Uriel Castillo Chávez, MC
Colegio de Postgraduados, 2023

ABSTRACT

Altitude influence on ecological variables of *Pinus hartwegii* at the Monte Tlaloc, Mexico.

Pinus hartwegii Lindl. is the dominant tree species of high mountain tropical forests in Mexico. Its particular location gives it great importance for the goods and services it provides, in addition to its high susceptibility to climatic variations. Derived from the scarce information on the changes along its altitudinal distribution, the objective of this work was to identify the influence of an altitudinal gradient in the patterns of spatial distribution, structure of pine populations, composition and diversity of the vegetation associated with the pine on Monte Tlaloc, edo. de Mexico. Four altitude intervals were defined (3 500, 3 700, 3 900 and 4 000 m) and in these four circular sites of 400 m² were established, with nested sites of 100 m² and 12.5 m² to measure trees (species, diameter, height, crown cover), shrubs (species, frequency, coverage) and herbs (species, frequency, coverage), respectively. Six probability distribution functions and the Mann-Whitney-Wilcoxon test were used to detect differences between intervals, in addition to the Moran index to identify autocorrelation. The ecological importance of the species was determined through the Importance Value Index (IVI) and the Forest Value Index (IVF). The alpha and beta diversity was obtained with the Margalef, Shannon-Wiener, Simpson (1-D), Simpson evenness and Sorensen quantitative indices. Values corroborate the influence of the altitudinal gradient on the variables of height, crown cover and diameter. The Margalef index, the Shannon-Wiener, Simpson, evenness and Sorensen diversity indexes showed statistical differences in at least one altitudinal gradient. Therefore, it is concluded that the altitude gradient has a differential influence on the values of spatial distribution, structure, composition and diversity of the *P. hartwegii* forest and its associated vegetation.

Key words: Spatial autocorrelation, Environment filter, High mountain forest, Functional traits, functional ecology

AGRADECIMIENTOS

A Dios.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por la beca otorgada durante mis estudios de maestría.

Al Colegio de Postgraduados Campus Montecillo y al programa en Ciencias Forestales, por aceptarme como estudiante de maestría y contribuir en mi formación profesional.

A los miembros de mi Consejo Particular: Dra. Patricia Hernández de la Rosa, por aceptarme como estudiante, orientarme en mi formación académica y apoyarme en rumbo del presente estudio, Dra. Teresa Margarita González Martínez, Dr. Juan Ignacio Valdez Hernández y Dr. Gustavo Antonio Arévalo Galarza por sus asesorías, conocimientos y cuidadosa revisión del presente trabajo.

Al Dr. Valentín José Reyes Hernández, por aceptar ser mi Sinodal y disponer de su tiempo y conocimiento para la mejora del presente estudio.

A los profesores del programa en Ciencias Forestales, por compartir su conocimiento y experiencia.

A Edgar, mi hermano, por su apoyo durante el trabajo de campo.

A mi familia, por su respaldo y cariño.

A Vivi, Héctor y Gaby, por no soltarme.

Para mis padres, Francisco y Felisa
mis hermanos Edgar y Aurora
y Vivi.

Con profundo amor
Uriel.

CONTENIDO

ABSTRACT	v
CONTENIDO	viii
LISTAS DE CUADROS.....	x
LISTA DE FIGURAS.....	xi
APÉNDICES	xii
Capítulo I. Introducción general	13
Objetivos del estudio.....	15
Objetivo general:.....	15
Objetivos particulares:	15
Hipótesis:	15
Revisión de literatura	16
Filtrado ambiental y su efecto en comunidades vegetales	16
Rasgos funcionales, estructura y composición	18
Procesos ecosistémicos desde la ecología funcional	19
Grupos funcionales de plantas y diversidad funcional	21
Bibliografía	23
Capítulo II. Diversidad de la vegetación y estructura poblacional - distribución espacial de <i>Pinus hartwegii</i> Lidl. en un gradiente altitudinal del Monte Tláloc, Estado de México.....	32
Introducción.....	32
Marco de referencia	34
Efecto de los filtros ambientales en la composición y diversidad de la vegetación	34
Atributos dasométricos y estructura poblacional.....	35
Patrón de distribución y autocorrelación espacial	37
Objetivos:.....	39
Hipótesis:	39
Materiales y métodos	39
Área de estudio	39
Ubicación y definición de unidades muestrales.....	40
Recolección de datos.....	42
Análisis del patrón de distribución espacial, estructural y de diversidad.....	42
Resultados y Discusión	45
Análisis dasométrico de <i>Pinus hartwegii</i>	45

Estructura, diversidad y composición de las comunidades vegetales	55
Conclusiones.....	68
Bibliografía.....	69
Capítulo III. Grupos Funcionales de Plantas (TFP's) y Diversidad Funcional (DF) del bosque de <i>Pinus hartwegii</i> Lindl. en un gradiente altitudinal del Monte Tláloc	81
Introducción.....	81
Marco de referencia	83
Cambios ambientales y procesos ecosistémicos.....	83
Rasgos funcionales y su relación con el ecosistema.....	84
Grupos funcionales	86
Diversidad funcional.....	89
Objetivos:.....	93
Hipótesis:	93
Materiales y métodos	94
Área de estudio y ubicación de sitios muestrales	94
Componentes ambientales.....	94
Rasgos funcionales.....	94
Grupos funcionales de plantas.....	96
Diversidad funcional.....	97
Resultados y discusión.....	98
Componentes ambientales.....	98
Rasgos funcionales.....	99
Grupos funcionales	101
Diversidad funcional.....	115
Conclusiones.....	119
Bibliografía.....	119
Capítulo IV. Conclusiones generales	131
Apéndice II	133
Apéndice III.....	141

LISTAS DE CUADROS

Cuadro II.1. Coordenadas y altitud de los 12 sitios de muestreo en el Monte Tláloc, Estado de México.	41
Cuadro II.2. Ecuaciones de función de densidad de probabilidad, media y varianza empleadas en las variables diámetro normal, altura total y cobertura de <i>Pinus hartwegii</i> en el Monte Tláloc, Estado de México.	43
Cuadro II.3. Valor de estadísticos de bondad de ajuste Kolmogorov-Smirnov, Cramer-von Mises, Anderson-Darling y criterios de bondad de ajuste Akaike, Bayesiano y p-Value de Ji-Cuadrado de las distribuciones Normal, Weibull, Log-Normal, Gamma, Uniforme y Logística del Diámetro normal, Altura total y Cobertura de copa de <i>P. hartwegii</i> sobre el gradiente altitudinal del Monte Tláloc, Estado de México. (En negritas se destacan los valores más significativos).	48
Cuadro II.4. Parámetros estimados, error estándar de forma y escala, y valor del logaritmo de máxima verosimilitud de las FDP Weibull y Gamma de las variables: Diámetro normal, Altura total y Cobertura de copa de <i>P. hartwegii</i> en el Monte Tláloc, Estado de México.	50
Cuadro II.5. Estadísticas descriptivas y prueba de normalidad por Kolmogorov-Smirnov del Diámetro normal, Altura total y Cobertura de copa en cada intervalo altitudinal del Monte Tláloc, Estado de México.	51
Cuadro II.6. Resultados de la prueba de Kruskal-Wallis para la comparación de medias de Diámetro normal, Altura de total y Cobertura de copa entre regiones altitudinales del Monte Tláloc.	54
Cuadro II.7. Resultados del estadístico del Índice de Moran del Diámetro normal, Altura total y Cobertura de copa en los intervalos altitudinales definidos en el Monte Tláloc.	54
Cuadro II.8. Registro de especies identificadas por estrato vegetal (superior, intermedio e inferior) en cada intervalo altitudinal definido (3500, 3700, 3900 y 4000 m) en el Monte Tláloc; la letra que acompaña entre paréntesis a cada especie indica la forma de crecimiento que presenta (A) árbol, (a) arbusto, (h) hierba.	56
Cuadro II.9. Índices de diversidad alfa (Margalef, Shannon-Wiener, Simpson, Equidad) de los intervalos altitudinales en el Monte Tláloc, Estado de México.	66
Cuadro II.10. Índice de diversidad beta (Sorensen cuantitativo) para la comparación de pares entre intervalos altitudinales del Monte Tláloc.	68
Cuadro III.1. Rasgos funcionales medidos para la identificación de grupos funcionales de plantas y las métricas de diversidad funcional.	95
Cuadro III.2. Valor registrado de los factores abióticos en los 16 sitios muestreados.	98
Cuadro III.3. Resumen del nivel de ajuste de los modelos generados para las variables ambientales señaladas y el resultado del análisis de varianza.	99

LISTA DE FIGURAS

Figura II.1. Localización geográfica del Monte Tláloc. A) delimitación del área de distribución del bosque de <i>P. hartwegii</i> Lindl. mediante el NDVI y ubicación de los 16 sitios de muestreo; B) delimitación del monte Tláloc a través de curvas de nivel; C) ubicación geopolítica del área de estudio respecto al Estado de México.....	40
Figura II.2. Ubicación espacial de los sitios de muestreo, dentro de estos sitios de muestreo, cada unidad circular refleja la posición de los individuos medidos; en la esquina inferior derecha se describe gráficamente la forma de la unidad muestral mediante círculos concéntricos.	42
Figura II.3. Distribución espacial de las frecuencias (izquierda) y gráfica de densidad empírica (derecha) de las variables dendrométricas: Diámetro normal, Altura total y Cobertura de copa de <i>P. hartwegii</i> sobre el gradiente altitudinal del Monte Tláloc, Estado de México. Los colores en las gráficas de distribución espacial reflejan el valor de las variables, en donde los tonos rojos representan valores más altos y los tonos azules reflejan los valores más bajos, tonos verdes y amarillos reflejan valores intermedios.	46
Figura II.4. Histograma, distribución de densidad empírica de Kernel (línea roja) y distribución de densidad teórica Weibull (línea azul) y Gamma (línea negra) de las variables: Diámetro normal, Altura total y Cobertura de copa.	49
Figura II.5. Ajuste de los datos muestreados de Diámetro normal, Altura total y Cobertura de copa a la distribución teórica normal dentro de los intervalos altitudinales definidos (3500, 3700, 3900 y 4000 m) (inciso A); Estadístico de Kruskal-Wallis y comparación de pares por prueba de Wilcoxon para Diámetro normal, Altura total y Cobertura de copa en cada uno de los intervalos altitudinales definidos (inciso B) en el Monte Tláloc, Estado de México. Nivel de significancia: ns $p > 0.05$, * $p \leq 0.05$, ** $p \leq 0.01$, *** $p \leq 0.001$, **** $p \leq 0.0001$	53
Figura II.6. Estratos verticales observados a lo largo del gradiente altitudinal.	58
Figura II.7. Índice de valor de importancia (IVI) por cada intervalo altitudinal definido (3500, 3700, 3900 y 4000 m) en el Monte Tláloc. Ar-Esp1: <i>Pinus hartwegii</i> , A-Esp1: <i>Senecio cinerarioides</i> , A-Esp2: <i>Senecio mairertianus</i> , A-Esp3: <i>Baccharis conferta</i> , A-Esp4: <i>Acaena elongata</i> , A-Esp5: <i>Galium aschenbornii</i> , A-Esp6: <i>Symphoricarpos microphyllus</i> , A-Esp7: <i>Arbutus xalapensis</i> , Esp1: <i>Lupinus montanus</i> , Esp2: <i>Calamagrostis toluensis</i> , Esp3: <i>Alchemilla procumbens</i> , Esp4: <i>Oxalis alpina</i> , Esp5: <i>Penstemon gentianoides</i> , Esp6: <i>Gnaphalium liebmannii</i> , Esp7: <i>Brachypodium Mexicanum</i> , Esp8: <i>Calandrinia acaulis</i> , Esp9: <i>Potentilla ranunculoides</i> , Esp10: <i>Senecio roseus</i> , Esp11: <i>Lithospermum distichum</i> , Esp12: <i>Stevia monardifolia</i> , Esp13: <i>Archibaccharis hieracioides</i>	61
Figura II.8. Índice de valor forestal (IVF) por cada intervalo altitudinal definido (3500, 3700, 3900 y 4000 m) en el Monte Tláloc. El significado de las abreviaciones puede consultarse en la Figura II.7.	64
Figura II.9. Prueba de comparación de medias para los índices de diversidad alfa por intervalo altitudinal en el Monte Tláloc. Letras diferentes indican los grupos en que se encontraron.	67

APÉNDICES

Apéndice II. 1 Gráficas QQ-plot de las distribuciones Normal, Weibull, Log-Normal, Gamma, Uniforme y Logística, respectivamente, para el Diámetro normal (A-F), Altura total (G-L) y Cobertura de copa (M-R) de <i>P. hartwegii</i> sobre el gradiente altitudinal del Monte Tláloc, Estado de México.	133
Apéndice II. 2 Gráfico de Moran para Diámetro normal, Altura total y Cobertura de copa para cada uno de los intervalos altitudinales definidos (3500, 3700, 3900 y 4000 m) en el Monte Tláloc.	135
Apéndice II. 3 Listado de especies identificadas a lo largo del gradiente altitudinal, dentro de las especies identificadas, ninguna estuvo bajo alguna categoría de conservación de la NOM-059-SEMARNAT-2010.	136
Apéndice II. 4 Fotografías de las especies registradas a lo largo del gradiente altitudinal.	137
Apéndice III. 1 Estadísticas descriptivas de los factores abióticos.	141
Apéndice III. 2 Matriz de correlaciones de factores abióticos con la altitud.	141
Apéndice III. 3 Izq. Modelo lineal de las variables ambientales. Der. Comportamiento de los residuos estandarizados respecto a las predicciones del modelo lineal.	142
Apéndice III. 4-1 Matriz de rasgos funcionales del intervalo de 3500 msnm.	145
Apéndice III. 5-1 Matriz de disimilaridad promedio del intervalo de 3500 msnm.	147
Apéndice III.6-1 Matriz de abundancias por comunidad del intervalo de 3500 msnm.	149
Apéndice III.7-1 Valores de los primeros cuatro ejes del PCoA y proporción de la varianza explicada en el intervalo de los 3500 msnm.	150
Apéndice III.8-1 Nivel de correlación existente entre los cuatro primeros ejes del PCoA y la matriz de rasgos funcionales del intervalo de 3500 msnm.	152
Apéndice III. 9 Matriz de correlaciones de factores abióticos y métricas de diversidad funcional.	155

Capítulo I. Introducción general

La relación biodiversidad-productividad de los ecosistemas es fundamental para comprender la crisis de extinción global y sus impactos en el funcionamiento de los ecosistemas naturales (Liang *et al.*, 2016). Por lo que la influencia de cambios ambientales sobre las comunidades vegetales y sus efectos sobre la respuesta de estas puede modificar la composición de la vegetación clímax de un ecosistema, afectando así, propiedades ecosistémicas como por ejemplo la hidrología y la asimilación de Carbono de grandes regiones (Díaz *et al.*, 2007). Liu *et al.* (2021) coinciden en que las propiedades del suelo, topografía, temperatura y precipitación tienen efectos directos e indirectos en la formación de biomasa dentro del bosque; lo que repercutiría en la respuesta de las especies dentro de este y el efecto que estas podrían tener en las propiedades del ecosistema.

La riqueza ha sido la métrica más utilizada para explorar la relación entre biodiversidad y productividad; y se ha estimado que la productividad puede decrecer si la tasa de biodiversidad, expresada como la riqueza de especies dentro del bosque disminuye, dado que la diversidad taxonómica se relaciona de manera indirecta con la diversidad funcional, filogenética y genética (Liang *et al.*, 2016). Sin embargo, la diversidad taxonómica no toma en cuenta las diferencias y similitudes entre especies que podrían caracterizarse de mejor manera a través de rasgos funcionales (Duarte, 2007, Díaz *et al.*, 2013, Song *et al.*, 2014, Ali *et al.*, 2017).

A las características de las plantas que pueden propiciar un cambio en la respuesta de los factores ambientales, como la precipitación, se les conoce como rasgos o atributos funcionales (Díaz & Cabido, 2001); así pues, características de tipo, forma y volumen de los componentes foliares y de tallo en las plantas, entre otros caracteres, pueden determinar, por ejemplo, la capacidad de almacenamiento de agua en el ecosistema (Aussenac, 1981, Crockford y Richardson, 2000, Iida, 2005, Fleischbein, 2005, Aquino, 2009, Siegert, 2014, Nava, 2018, Sheng & Cai, 2019). Díaz *et al.* (1999) señalan que en un ambiente de contrastes abióticos (filtros ambientales) como los que se pueden encontrar en un gradiente altitudinal, los rasgos funcionales de los organismos dominantes serán los que mayor influencia tendrán sobre los procesos ecosistémicos.

Los cambios ambientales a lo largo de un gradiente altitudinal, debido a las fluctuaciones en temperatura y precipitación principalmente, impactan en mayor medida a los bosques de alta montaña, los cuales se encuentran sobre el límite forestal de los 3500 m y se desarrollan a lo largo del Sistema Volcánico Transversal (Arriaga y Gómez, 2004; Ricker *et al.*, 2007).

Pinus hartwegii Lindl. marca el límite altitudinal arbóreo en México, adaptado a temperaturas extremas bajas y distribuyéndose en un rango altitudinal de 2600 - 4200 m (Calderón y Rzedowski, 2005). La presencia de *P. hartwegii* por encima de sus límites altitudinales puede ser la respuesta a la búsqueda de condiciones similares a las de su nicho; sin embargo, al presentarse por encima de su límite altitudinal, las bajas temperaturas pueden dar lugar a la deformación estructural de la planta (Camarero y Gutiérrez, 2004). Estos cambios estructurales han demostrado tener efectos sobre procesos ecosistémicos como la regulación hídrica y la producción de biomasa (Díaz *et al.*, 1999; Díaz *et al.*, 2007; Aquino, 2007). Considerando que las comunidades de *P. hartwegii* generalmente se encuentran en las partes altas de la cuenca, las características que muestre la estructura poblacional de la especie implicarían posibles efectos sobre la distribución del agua dentro del ecosistema. Consecuentemente, es de esperarse que las diferencias altitudinales propiciarán cambios en las características morfológicas, fisiológicas y estructurales de las especies asociadas a los bosques de *P. hartwegii* (Bermeo, 2010).

Siegert y Levia (2014), Aquino (2009) y Crockford y Richardson (2000) mencionan que las diferencias en la morfología de los árboles, como el tamaño de la copa, la forma, tipo y textura de las hojas, el ángulo de inserción de las ramas, la obstrucción de la trayectoria del flujo y el tipo de corteza, son factores importantes que intervienen en los procesos de regulación de los flujos hídricos y de disponibilidad de luz en doseles inferiores. La estructura de la vegetación a su vez modifica la distribución de luz y agua en el trayecto del dosel al suelo, repercutiendo en la distribución de la humedad y de las escorrentías superficiales además de alterar la energía cinética de la lluvia (Aussenac 1981, Belmonte *et al.* 1999).

Este trabajo identificó los cambios en estructura, autocorrelación espacial, composición y funcionalidad de un bosque de alta montaña dominado por *Pinus hartwegii*, a lo largo de un gradiente altitudinal, considerando las variaciones climáticas y edáficas que este conlleva y su posible interacción con servicios de provisión y regulación; ya que se ha demostrado que

dichas interacciones son más sensibles en este tipo de comunidades. Se espera que lo anterior contribuya a identificar relaciones importantes para abordar objetivos de conservación de la biodiversidad en comunidades de pino de alta montaña, a través de un enfoque funcional.

Objetivos del estudio

Objetivo general:

Identificar la influencia de un gradiente altitudinal en la estructura, composición, diversidad taxonómica y funcional de la comunidad del bosque de *Pinus hartwegii* Lindl. en el monte Tláloc, Estado de México.

Objetivos particulares:

Determinar la influencia de un gradiente altitudinal en la estructura y autocorrelación espacial de *P. hartwegii* Lindl. en un ecosistema de alta montaña del Monte Tláloc, en el estado de México.

Analizar el comportamiento de la diversidad alfa y beta de las especies asociadas al bosque de *P. hartwegii* Lindl. sobre un gradiente altitudinal de alta montaña.

Identificar los grupos funcionales que conforman a la comunidad de *Pinus hartwegii* a lo largo del gradiente altitudinal y su potencial asociación con algunos procesos ecosistémicos de regulación y provisión.

Analizar el comportamiento de la diversidad funcional de las especies asociadas al bosque de *P. hartwegii* Lindl. sobre un gradiente altitudinal de alta montaña.

Hipótesis:

La distribución de los atributos dasométricos y la autocorrelación espacial de *Pinus hartwegii* será la misma a lo largo del gradiente altitudinal.

Los valores de diversidad alfa y beta de las especies asociadas al bosque de *P. hartwegii* Lindl. mostrarán la misma tendencia a lo largo del gradiente altitudinal.

La comunidad de *P. hartwegii* presentará el mismo número de grupos funcionales a lo largo del gradiente altitudinal.

Los índices de diversidad funcional de la comunidad de *P. hartwegii* presentarán los mismos valores a lo largo del gradiente altitudinal.

Revisión de literatura

Filtrado ambiental y su efecto en comunidades vegetales

Las especies presentes en una comunidad son el reflejo de la interacción de topografía, altitud, microclima, herbivoría e interferencias antropogénicas (Timilsina *et al.*, 2007; Helm *et al.*, 2015, Thakur *et al.*, 2021), entre otros factores; esta interacción de variables es reconocida comúnmente como filtrado ambiental, el cual establece que los factores abióticos y bióticos determinan la distribución de especies con rasgos similares en las comunidades vegetales (Le Bagousse-Pinguet *et al.*, 2017). El filtrado ambiental es uno de los conceptos más impregnados en ecología, siendo muchas veces, el objeto central de estudios del ensamblaje de comunidades, de biogeografía y de modelos basados en rasgos funcionales.

Los cambios ambientales pueden ser el resultado de gradientes y ecotonos. En ecosistemas forestales son especialmente importantes los gradientes altitudinales y latitudinales, aunque pueden verse alterados por el cambio climático. Debido a estos gradientes se presentan variaciones en la temperatura, la radiación, el régimen de precipitación y el comportamiento de los ciclos biogeoquímicos (Gauthier *et al.*, 2015).

Las características físicas del suelo también se pueden considerar como un filtro ambiental que promueve la diferenciación de nichos y el reclutamiento o competencia de nuevos individuos (Yuan *et al.*, 2019). Al respecto Quesada *et al.* (2012) señalan que una vez que exista un gradiente altitudinal, las variaciones en la fertilidad y la geología del suelo serán impulsores de la estructura y la dinámica en los bosques, mostrando entonces la estrecha relación con las condiciones edáficas y climáticas, las cuales han mostrado diferencias en distintos puntos de un gradiente altitudinal.

Ali *et al.*, (2019) señalan que múltiples factores abióticos como elevación, clima y factores edáficos dentro de un gradiente altitudinal, tienen efectos sobre la diversidad, riqueza y dominancia de especies, así como en la variación del tamaño del árbol, variaciones en biomasa aérea, de tallo y en la divergencia funcional. En este sentido, Jucker *et al.*, (2018) señalan que la topografía es un impulsor clave de la estructura y composición dentro de los bosques, ya que ésta limita las condiciones micro y macroclimáticas de nutrientes del suelo y las condiciones hidráulicas dentro de las que crecen los árboles. Características como el relieve, la pendiente y la curvatura influyen fuertemente en la escala local de la química del suelo, de la hidrología y del microclima, limitando directamente las condiciones dentro de

las cuales crecen los árboles, impulsando el filtrado ambiental, teniendo efecto en la demografía, estructura y composición de los bosques (Russo *et al.*, 2008).

Estos cambios ambientales a menudo modifican la composición de las comunidades vegetales y resultan en la pérdida de especies y grupos funcionales, modificando, de manera inherente, los procesos de los ecosistemas (Grau-Andrés *et al.*, 2020).

En este sentido, la variabilidad relacionada con el clima (ya sea en una escala espacial o temporal) afecta las tasas de intercambio de Carbono de manera diferente entre sitios y/o momentos; por ejemplo, en sitios templados y boreales, el clima controla más la variación entre los flujos anuales del Carbono respecto a sitios tropicales, pues con un régimen de temperatura más variable, la dinámica en la respiración de los biomas se modifica, causando una reducción en las reservas de Carbono en el ecosistema (Sierra *et al.*, 2009). Tom *et al.*, (2017) coinciden al mencionar que el aumento en las perturbaciones naturales puede reducir la absorción de Carbono y el enfriamiento por evaporación; al respecto, un cambio en la temperatura reducirá significativamente funciones como la regulación climática.

Así pues, cambios en factores abióticos influyen en los bosques cambiando rasgos estructurales, de composición y funciones dentro del bioma (Deng *et al.*, 2021). Arriaga y Gómez, (2004) y Ricker *et al.*, (2007) señalan que factores como la composición y estructura de las comunidades forestales se ven afectadas por los cambios ambientales resultantes de un perfil altitudinal, más aún, cuando este representa los límites de distribución altitudinales de bosques de alta montaña, los cuales se encuentran sobre el límite forestal de los 3500 m y que se desarrollan a lo largo del Sistema Volcánico Transversal, caracterizados por el dominio de *Pinus hartwegii* Lindl. Cuando el ecotono del límite superior del bosque de *P. hartwegii* se aleja del centro del bosque y la altitud incrementa, existe una reducción gradual de la altura y densidad de individuos (Alfaro-Ramirez *et al.*, 2017). Astudillo-Sánchez *et al.* (2016) señalan que el aumento de la temperatura junto con la disminución en la precipitación impacta negativamente en el crecimiento radial de *P. hartwegii*. Al respecto, Ricker *et al.*, (2007) estiman la reducción de un 10.6% en la tasa de crecimiento de *P. hartwegii*, lo cual está asociado al incremento de 0.6 °C en la temperatura ambiental de los próximos 100 años. Conocer la respuesta de *P. hartwegii* ante los cambios de temperatura y precipitación es importante, dado que la fluctuación de dichas variables modifica los niveles de

productividad; ya que las temperaturas bajas propician una alta densidad en la madera, dando un mayor soporte estructural al árbol, pero reduciendo su potencial hidráulico; por otro lado, bajos niveles de humedad propician un mayor cierre estomático, interfiriendo también con la capacidad fotosintética del árbol y consecuentemente disminuyendo la capacidad de almacén de Carbono.

Rasgos funcionales, estructura y composición

Los rasgos funcionales son caracteres morfológicos, estructurales, bioquímicos y fisiológicos que tienen influencia en el comportamiento o salud de la planta; expresados en los fenotipos individuales de los organismos, son quienes dirigen el comportamiento del organismo bajo condiciones ambientales diferentes, la interacción con otras especies y determinan la influencia del ecosistema en el que se encuentran, incluyendo los efectos de especies dominantes, especies clave dentro del ecosistema e interacciones como competencia, facilitación, mutualismo y depredación (Lavorel & Garnier 2002, Díaz *et al.*, 2007, Violle *et al.*, 2007, Collalti *et al.*, 2019, Marconi *et al.*, 2021).

A nivel de especie, las distintas condiciones a las que puede estar expuesta la planta, los rasgos funcionales que la conforman tendrán influencia en su distribución espacial y en como esta puede responder a cambios en el paisaje y de componentes climáticos; a nivel de ecosistema, estos mismos rasgos podrán influenciar la distribución del agua en el dosel y el comportamiento de ciclos biogeoquímicos como el del Nitrógeno, Carbono y Fósforo en una relación suelo-planta-atmósfera, y generar condiciones para la presencia de otras especies (Pollock *et al.*, 2012, Díaz *et al.*, 2013, Song *et al.*, 2014, Le Bagousse-Pinguet *et al.*, 2017, Marconi *et al.*, 2021).

Los rasgos de respuesta influyen en la capacidad de las especies para colonizar o prosperar en un hábitat y para persistir frente a los cambios ambientales; algunos ejemplos de ello son el grosor de la corteza como tolerancia al fuego, el tamaño de la hoja que puede indicar respuestas a las variaciones en temperatura, la forma y tasa de crecimiento de la planta, la arquitectura de la copa y la raíz tienen efectos sobre procesos ecosistémicos relacionados al agua dentro del ecosistema (Polania *et al.*, 2011, Díaz *et al.*, 2013).

Los rasgos de efecto de una especie se refieren a los impactos que pueden tener en las propiedades de los ecosistemas y los servicios que la sociedad obtiene de ellos, ya sea que

tales rasgos representen o no una ventaja adaptativa para el propio individuo, ejemplo de ello puede ser la capacidad de retención de agua de algunas plantas, relacionado a la regulación hidrológica en el ecosistema (Lavorel & Garnier, 2002, Díaz *et al.*, 2013).

El mismo rasgo puede, en algunos casos, actuar como rasgo de efecto y de respuesta al mismo tiempo. Díaz *et al.*, (2013) fueron más allá y definieron Rasgos de Función de Efecto Específico y Rasgos de Función de Respuesta Específica; los primeros tienen la capacidad de influir en las propiedades y/o servicios de los ecosistemas, y los segundos se refieren a la capacidad de una especie para mantener o mejorar su cantidad en respuesta a un cambio específico en el entorno biótico o abiótico, o para colonizar un entorno nuevo.

Así pues, dada la importancia central de los rasgos funcionales en los distintos niveles de organización, comprender como varían estos dentro y entre las especies, sobre gradientes ambientales y a lo largo del tiempo, permite predecir como cambiarán los sistemas ecológicos en el futuro, teniendo repercusiones en las propiedades del ecosistema (Sudding *et al.*, 2008, Díaz *et al.*, 2016, Marconi & Weinstein, 2021).

Procesos ecosistémicos desde la ecología funcional

Los rasgos de las plantas son considerados impulsores fundamentales del ensamblaje de la comunidad; así pues, el efecto de estos, en las funciones propias del individuo, también han sido asociadas con el tipo de respuesta de los procesos ecosistémicos, tales como productividad, eficiencia en el uso del agua y distribución de nutrientes en el suelo (Díaz *et al.*, 1999, Díaz *et al.*, 2007, Kunstler *et al.*, 2019, Sheng & Cai, 2019). Existe una relación estrecha en el entendimiento de los procesos del ecosistema, a través de los rasgos funcionales de las especies, y los servicios ambientales que se pueden derivar del funcionamiento de estos procesos (Garnier – Navas, 2012).

Los procesos ecosistémicos pueden considerarse en una amplia variedad de escalas y su limitación espacial y temporal dependerá del contexto del estudio (Armenteras *et al.*, 2016), lo que resultaría de la selección de un conjunto de rasgos funcionales. Por ejemplo, Liu *et al.* (2021) señalan que las propiedades del ecosistema se ven afectadas por dos factores: las variables de control independientes (factores de estado) y los controles interactivos (factores que controlan y son controlados por las propiedades del ecosistema).

El enfoque funcional contempla que distintos individuos de una especie pueden formar parte de diferentes grupos o tipos funcionales de plantas; o bien, que distintas especies formen parte de un sólo grupo funcional. A su vez, distintos fenotipos, ecotipos o estadios ontogenéticos dentro de una misma especie pueden presentar respuestas diferentes al ambiente y tener efectos distintos sobre procesos ecosistémicos (Díaz *et al.*, 2002, Díaz *et al.*, 2007, Song *et al.*, 2014).

Así pues, la composición funcional de las comunidades vegetales está asociado al hecho de que los rasgos morfológicos, fisiológicos y filogenéticos funcionales de las especies dominantes son los que determinan con mayor fuerza las propiedades y el funcionamiento del ecosistema (Díaz *et al.*, 1999, Díaz *et al.*, 2007, Guo *et al.*, 2020).

El enfoque correlacional ha sido exitoso en la detección de asociaciones significativas entre rasgos de plantas particulares y factores ambientales. Del mismo modo, los rasgos funcionales de las plantas que determinan la respuesta a factores ambientales específicos se pueden sobreponer de manera directa o indirecta con los rasgos que determinan las funciones del ecosistema (Lavorel & Garnier 2002). Bajo esta premisa, sería posible inferir el comportamiento de procesos ecosistémicos a través de la consistencia en las relaciones de los rasgos funcionales con determinados factores ambientales, sean estos continuos (condiciones del sitio) o discretos (disturbios) (Díaz *et al.*, 1999).

Los rasgos funcionales generan compensaciones entre el desempeño de las plantas con competencia y el desempeño de estas sin competencia (Kustler *et al.*, 2016); de igual manera las diferencias entre los atributos funcionales de las especies afectan no sólo su propio crecimiento y supervivencia, sino también procesos ecosistémicos clave como el crecimiento o el reciclado de nutrientes, a través de efectos directos e indirectos en la distribución de la humedad (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013).

En este sentido, cambios en la estructura y composición de los biomas forestales pueden tener efectos en la mortalidad de árboles individuales, cambios en las capas orgánicas del suelo superficial y cambios en la productividad del bioma (Deng *et al.*, 2021). Lohbeck *et al.*, (2015) señalan que el área foliar específica de los biomas afecta de manera positiva la productividad de biomasa, mientras que la media ponderada del contenido de materia seca foliar afecta de manera negativa la descomposición potencial de la hojarasca.

Kustler *et al.*, (2016) mencionan que a nivel global, la capacidad de los árboles de tener un crecimiento máximo rápido (indicador de una compensación entre el acceso sostenido a la luz y la reproducción temprana) está asociado positivamente a un incremento en el área foliar específica, propiciando una mayor productividad del bioma forestal; de igual manera, valores altos de área foliar específica (indicador de una compensación en las hojas entre el costo de construcción barato y la longevidad de la hoja) muestran un bajo efecto competitivo respecto a otros árboles.

Por otro lado, los biomas forestales también juegan un rol importante en procesos relacionados con el agua, tales como la captación y almacenamiento de la precipitación pluvial a nivel local, la regulación del flujo de agua y estabilización del ciclo hidrológico (Nuñez *et al.*, 2015, Blanco, 2017, Aquino, 2009, Aussenae, 1981, Iida, *et al.*, 2005; Belmonte, 1999; Sadeghi *et al.*, 2015, Flores *et al.*, 2016, Béjar, 2018).

Polania *et al.* (2011) hacen una recopilación de ejemplos de rasgos relacionados con propiedades ecosistémicas que, a su vez, están en la base de diferentes servicios ecosistémicos. Kustler *et al.*, (2016) y Lohbeck *et al.*, (2015) por su parte, han asociado rasgos como la altura máxima del árbol, el área foliar específica y la densidad de la madera con productividad y competitividad; Sierra *et al.*, (2009) y Tom *et al.*, (1917) asocian procesos ecofisiológicos como la tasa de respiración y la productividad media del bioma con los flujos del Carbono; Deyn *et al.*, (2008) mencionan que las diferencias en la productividad primaria bruta y la eficiencia en el uso de Carbono de las especies vegetales dominantes pueden impactar en gran medida en la ganancia de Carbono en el ecosistema.

Grupos funcionales de plantas y diversidad funcional

El deseo de predecir simultáneamente las respuestas de la vegetación a los factores de cambio global y los cambios en las funciones importantes de los ecosistemas terrestres (como los ciclos biogeoquímicos, la resistencia a la invasión, la estabilidad frente a las perturbaciones) ha derivado en el concepto de clasificación funcional de las plantas (Lavorel & Garnier, 2002). Hay dos enfoques complementarios para explorar los impactos de los rasgos funcionales en el funcionamiento del ecosistema a nivel de la comunidad: la diversidad de rasgos funcionales y los valores de la media ponderada por la comunidad (MPC) de los rasgos funcionales clave (composición de rasgos) (Yuan, *et al.*, 2019). La diversidad de rasgos

funcionales cuantifica la distancia entre especies en un espacio multidimensional de rasgos (Laliberté y Legendre, 2010) y los MPC capturan el valor funcional de los rasgos predominantes en una comunidad (Ali *et al.*, 2017).

Los grupos funcionales de plantas son un enfoque necesario para reducir las características complejas y a menudo inexploradas de la diversidad de especies en función y estructura cuando se intenta proyectar la naturaleza y función de los conjuntos de especies en entornos futuros (Woodward & Cramer, 1996, Casanoves *et al.*, 2011).

El concepto de grupo funcional de plantas propone que especies con roles similares en los procesos del ecosistema responderán de manera similar a múltiples factores ambientales; o grupos de respuesta específicos, que contienen especies que responden de manera similar a factores ambientales específicos (Box, 1996, Lavorel *et al.*, 1997, Díaz & Cabido, 2001, Lavorel & Garnier, 2002). Los estudios comparativos de la variación de rasgos funcionales entre especies, o grupos funcionales de plantas, proporcionan una base para la identificación de estrategias de historia de vida y parametrización de modelos de dinámica de la vegetación (Fyllas *et al.*, 2020).

Existen dos formas de identificar grupos funcionales de plantas, los métodos *a priori*, que se basan en un sólo carácter o rasgo funcional para su definición, y los métodos *a posteriori*, que se basan en la recolección de información de un conjunto de rasgos funcionales, a partir de su asociación con procesos ecosistémicos definidos (Casanoves *et al.*, 2011).

El hecho de que las especies muestren diferencias en sus atributos funcionales y que las contribuciones de estos a los procesos ecosistémicos no sean iguales ni intercambiables, es el eje central de los mecanismos propuestos para explicar cómo la biodiversidad puede afectar a los procesos ecosistémicos (Díaz *et al.*, 2007).

Un concepto muy relacionado con los grupos funcionales de plantas es la diversidad funcional, esta se refiere a aquellos componentes de la biodiversidad que tienen influencia en el funcionamiento del ecosistema; es decir, es un subgrupo de la biodiversidad, el cual es medido a través del tipo, el rango y la abundancia relativa de los atributos funcionales presentes en la comunidad (Aquino, 2009; Díaz *et al.*, 2007). La diversidad funcional es el “rango, valor y abundancia relativa de los rasgos funcionales presentes en una comunidad dada” (Díaz *et al.*, 2007); es considerada más importante que el número de especies *per se*

para la determinación de los procesos ecosistémicos (Díaz & Cabido 2001). Las especies que comparten el del mismo rango de valores en sus rasgos funcionales pueden relacionarse como grupos funcionales, éstos se pueden definir con base en su contribución a los procesos ecosistémicos o por la respuesta de estos grupos a cambios en las variables ambientales (Castellanos-Castro & Bonilla, 2011).

Las definiciones de diversidad funcional podrían resumirse en dos categorías: la primera es tratar al organismo como una unidad, en donde se enfatiza la cantidad y propiedades del organismo, como la diversidad de grupos funcionales; y el otro es considerar al rasgo como una unidad, que enfatiza el rango y distribución de dichos rasgos, como la diversidad de rasgos funcionales (Song *et al.*, 2014).

Similar a la composición de la diversidad de especies, la diversidad funcional consiste en riqueza funcional, uniformidad y divergencia. La riqueza funcional mide los rasgos de especies presentes que ocupan la cantidad de espacio de nicho dentro de un conjunto, la uniformidad funcional mide la distribución de los rasgos de las especies que ocupan el espacio de rasgos y la divergencia funcional mide el grado máximo de divergencia de la distribución de abundancia del rasgo funcional en el espacio de rasgos dentro de un conjunto (Mason *et al.*, 2005, Villeder *et al.*, 2008)

Bibliografía

Alfaro-Ramírez, F. U.; Arredondo-Moreno, J. T.; Pérez-Suárez, M.; Endara-Agramont, A. R. 2017. *Pinus hartwegii* Lindl. treeline ecotone: structure and altitudinal limits at Nevado de Toluca, Mexico. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 23(2), 261-273

Ali A., Lin S.-L., He J.-K., Kong F.-M., Yu J.-H., Jiang H.-S. 2019. Climatic water availability is the main limiting factor of biotic attributes across large-scale elevational gradients in tropical forests. *Science of the Total Environment*, 647, pp. 1211-1221.

Ali, A., Yan E.-R., Chang S. X., Cheng J.-Y., & Liu. X.-Y. 2017. Community-weighted mean of leaf traits and divergence of wood traits predict aboveground biomass in secondary

subtropical forests. *Science of the Total Environment* 574: 654– 662.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.09.022>

Aquino, S. 2009. Variación temporal de la provisión de servicios ecosistémicos por bosques tropicales muy húmedos bajo manejo forestal en Costa Rica: una aproximación desde la ecología funcional. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 121 p.

Armenteras, D.; González, T. M.; Vergara, L. K.; Luque, F. J.; Rodríguez, N.; Bonilla, M. A. 2016. Revisión del concepto de ecosistemas como “unidad de la naturaleza” 80 años después de su formulación. *Ecosistemas* 25 (1): 83 – 89.

Arriaga, L. & Gómez, L. 2004. Posibles efectos del cambio climático en algunos componentes de la biodiversidad de México. En: Martínez, J.; Fernández-Bremauntz, A. Cambio Climático: Una Visión desde México. INE/SEMARNAT. México, D.F. ISBN 968-817-704-0

Astudillo-Sánchez, C.C.; Villanueva-Díaz, J.; Endara-Agramont, A. R.; Nava-Bernal, G. E.; Gómez-Albores, M. A. 2017. Influencia climática en el reclutamiento de *Pinus hartwegii* Lindl. del ecotono bosque – pastizal alpino en Monte Tláloc, México. *Agrociencia* 51: 105 – 118.

Aussenac, G. 1981. L’interception des précipitations par les peuplements forestiers. *La Houille Blanche* (7/8): 531 – 536.

Béjar Pulido, S. J. 2018. Aporte de nutrientes vía precipitación incidente, directa y escurrimiento fustal en *Pinus cooperi* C.E. Blanco, en “El Salto”, Durango. Tesis de maestría. Universidad Autónoma de Nuevo León. Facultad de Ciencias Forestales.

Belmonte Serrato, F., Romero Días, A., López Bermúdez, F. & Hernández Laguna, E. 1999. Óptimo de cobertura vegetal en relación a las pérdidas de suelo por erosión hídrica y las pérdidas de lluvia por interceptación. *Papeles de Geografía* 30: 5 – 15.

Bermeo, D. 2010. Determinación y caracterización de tipos funcionales de plantas (TFPs) en bosques secundarios dentro de un gradiente altitudinal y su relación con variables bioclimáticas. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 126 p.

Box, E.O. 1996. Plant Functional Types and Climate at the Global Scale. *Journal of Vegetation Science*, 7(3), 309–320. doi:10.2307/3236274

Calderón de Rzedowski, G. & Rzedowski, J. 2005. Flora fanerogámica del Valle de México. Michoacán, México: INECOL-CONABIO pp:35, 47.

Camarero, J. J., & Gutiérrez, E. 2004. Pace and pattern of recent treeline dynamics: Response of ecotones to climatic variability in the Spanish Pyrenees. *Climatic Change*, 63, 181–200

Casanoves, F., Pla, L., Di Rienzo, J., Chan-Dzul, A., Bermeo, D., Delgado, D. & Finegan, B. 2011. Identificación y caracterización de tipos funcionales. En: Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, CATIE. Turrialba, Costa Rica.

Castellanos-Castro, C.; Bonilla, M., A. 2011. Grupos funcionales de plantas con potencial uso para la restauración en bordes de avance de un bosque altoandino. *Acta Biológica Colombiana*, 16(1), 175-184.

Collalti, A., Tjoelker, M. G., Hoch, G., Mäkelä, A., Guidolotti, G., Heskell, M., Petit, G., Ryan, M. G., Battipaglia, G., Matteucci, G., Prentice, I. C. 2019. Plant respiration: Controlled by photosynthesis or biomass?. *Global Change Biology*, (), gcb.14857–. doi:10.1111/gcb.14857

Crockford, R.H. & Richardson, D.P. 2000. Partitioning of rainfall into throughfall, stemflow, and interception: effect of forest type, ground cover and climate. *Hydrological Processes*. 14: 2903 – 2920

De Deyn, G.B., Cornelissen, J.H.C. & Bardgett, R.D. 2008. Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes. *Ecology Letters* 11:516–531.

Deng, Y., Wang, M., Yousefpour, R. & Hanewinkel, M. 2021. Abiotic disturbances affect forest short-term vegetation cover and phenology in Southwest China, *Ecological Indicators* 124, 107393 ISSN 1470-160X, <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107393>.

Díaz, S. & Cabido, M. 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *TRENDS in Ecology & Evolution*, 646 - 655.

Díaz, S., Cabido, M., & Casanoves, F. 1999. Functional implications of trait–environment linkages in plant communities. In E. Weiher & P. Keddy (Eds.), *Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats* (pp. 338-362). Cambridge: Cambridge University Press. doi:10.1017/CBO9780511542237.013

Díaz, S., Gurvich, D.E., Pérez-Harguindeguy, N. & Cabido, M. 2002. ¿Quién necesita tipos funcionales de plantas? Sociedad Argentina de Botánica; *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*: 135 – 140.

Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. et al. The global spectrum of plant form and function. *Nature* 529, 167–171 (2016). <https://doi.org/10.1038/nature16489>

Díaz, S., Lavorel S., de Bello F., Quétier F., Grigulis K., & Robson T. M. 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences* (USA) 104:20684–20689 <https://doi.org/10.1073/pnas.0704716104>

Díaz, S., Lavorel, S., Chapin, S., Tecco, P., Gurvich, D., Grigulis, K. 2007b. Functional Diversity – at the crossroads between Ecosystem Functioning and Environmental Filters. Chapter 7. Part B Changing Biodiversity and Ecosystem Functioning In: Canadell JG, Pataki D, Pitelka L. Eds. 2007 *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. The IGBP Series, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg. pp: 79-91

Díaz, S., Purvis A., Cornelissen J. H. C., Mace G. M., Donoghue M. J., Ewers R. M., Jordano P., & Pearse W. D. 2013. Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability. *Ecology and Evolution* 3:2958–2975. <https://doi.org/10.1002/ece3.601>

Duarte, C.M. 2007. Methods in comparative functional ecology. In: Pugnaire, F. I. & Valladares, F. 2007. *Functional plant ecology*. 2 ed. London, United Kingdom, CRC Press. pp: 1-6

Fleishchbein, K.W., Wilcke, R., Goller, J., Boy, C., Valarezo, W., Zech & Knoblich, K. 2005. Rainfall interception in a lower montane forest in Ecuador: effects of canopy properties. *Hydrological Processes* 19 (7): 1355 – 1371.

Flores, A. E. F., Becerra, L. E., Buendía, R. F., Carrillo, A. & Acosta, M. 2011. Intercepción de lluvia por vegetación forestal. Estado actual de la investigación en México e Hidalgo. Aportes para el desarrollo del estado de Hidalgo. En: Colegio del Estado de Hidalgo. Volumen 1. Agua y Medio Ambiente. México D. F., México.

Fyllas, N.M., Michelaki, C., Galanidis, A., Evangelou, E., Zaragoza-Castells, J., Dimitrakopoulos, P.G., Tsadilas, C., Arianoutsou, M. & Lloyd, J. 2020. Functional Trait

Variation Among and Within Species and Plant Functional Types in Mountainous Mediterranean Forests. *Frontiers in Plant Science*. 11:212. doi: 10.3389/fpls.2020.00212

Garnier, E., Navas, M. 2012. A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 32, 365–399.

Gauthier, S., Bernier, P., Kuuluvainen, T., Shvidenko, A.Z. & Schepaschenko, D.G. 2015. Boreal forest health and global change. *Science*, 349(6250), 819–822. doi:10.1126/science.aaa9092

Grau-Andrés, R., Wardle, D.A., Gundale, M.J., Foster, C.N. & Kardol, P. 2020. Effects of plant functional group removal on CO₂ fluxes and belowground C stocks across contrasting ecosystems. *Ecology* 101(12): e03170. 10.1002/ecy.3170

Guo, W.-Y., Serra-Diaz, J.M., Schrod, F., Eiserhardt, W.L., Maitner, B.S., Merow, C., *et al.* 2020. Paleoclimate and current climate collectively shape the phylogenetic and functional diversity of trees worldwide. *bioRxiv*. doi: 10.1101 / 2020.06.02.128975.

Helm, A., Zobel, M., Moles, A., Szava-Kovats, R., & Pärtel, M. 2015. Characteristic and derived diversity: implementing the species pool concept to quantify conservation condition of habitats. *Diversity and Distributions*, 21(6), 711 – 721. <https://doi.org/10.1111/ddi.12285>

Iida, S., Tanaka, T. & Sugita, M. 2005. Change of interception process due to the succession from Japanese red pine to evergreen oak. *Journal of Hydrology* 315: 154 – 166.

Jucker, T., Bongalov, B., Burslem D.F.R.P., Nilus, R., Dalponte, M., Lewis, S.L., Phillips, O.L., Qie, L. & Coomes, D.A. 2018. Topography shapes the structure, composition and function of tropical forest landscapes. *Ecology Letters*, 21, pp. 989-1000,

Kunstler, G., Falster, D., Coomes, D., Hui, F., Kooyman, R.M., Laughlin, D. *et al.* 2016. Plant functional traits have globally consistent effects on competition. *Nature* 529, 204–207. <https://doi.org/10.1038/nature16476>

Laliberté, E. & Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91:299–305. <https://doi.org/10.1890/08-2244.1>

- Lavorel, S. & Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*. 16: 545–556.
- Lavorel, S.; McIntyre, S. Landsberg, J.; Forbes, T., D., A. 1997. Plant functional clasifications: from general groups to specific groups base on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution* 12: 474 – 478.
- Le Bagousse-Pinguet, Y., Gross, N., Maestre, F.T., Maire, V., de Bello, F., Fonseca, C.R., Kattge, J., Valencia, E., Leps, J. & Liancourt, P., 2017. Testing the environmental filtering concept in global drylands. *Journal of Ecology*. 105, 1058–1069.
- Liang, J., Crowther, T. W., Picard, N., Wiser, S., Zhou, M., Alberti, G., Schulze, E., McGuire, A.D., Bozzato, F. *et al.* 2016. Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Science*, 354(6309), aaf8957. <https://doi.org/10.1126/science.aaf8957>
- Liu, Z., Li, B. & Jin, G. 2021. Scale-dependent changes in the contributions of biotic and abiotic factors to leaf area index in a natural forest in northeast China. *Forest Ecology and Management*, 479 (118540) <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118540>
- Lohbeck, M., Poorter, L., Martínez-Ramos, M. & Bongers, F. 2015. Biomass is the main driver of changes in ecosystem process rates during tropical forest succession. *Ecology*, 96(5), 1242–1252. doi:10.1890/14-0472.1
- Marconi, S., Graves, S.J., Weinstein, B.G., Bohlman, S. & White E.P. 2021. Estimating individual level plant traits at scale. *Ecological Applications* 00(00): e02300. 10.1002/eap.2300
- Mason, N.W.H., Mouillot, D., Lee, W.G. & Wilson, J.B. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *OIKOS* 111(1), 112–118. doi:10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x
- Nava-Moreno, M. A. 2018. Pérdidas por intercepción en un bosque de *Pinus cooperii* C.E. Blanco en la Región de “El Salto”, Durango. Tesis de maestría. Universidad Autónoma de Nuevo León. Facultad de Ciencias Forestales.

Núñez, D.A.S., Pinilla, G.A., & Pineda, J.E.M. 2015. Efectos del uso del suelo en las propiedades edáficas y la escorrentía superficial en una cuenca de la Orinoquia colombiana. *Colombia forestal*, 18(2), 255-27.

Pérez-Harguindeguy N., Díaz S., Garnier E., Lavorel S., Poorter H., Jaureguiberry P., Bret-Harte M. S., Cornwell W. K., Craine J. M., Gurvich D. E., Urcelay C., Veneklaas E. J., Reich P. B., Poorter L., Wright I. J., Ray P., Enrico L., Pausas J. G., de Vos A. C., Buchmann N., Funes G., Quétier F., Hodgson J. G., Thompson K., Morgan H. D., ter Steege H., van der Heijden M. G. A., Sack L., Blonder B., Poschlod P., Vaieretti M. V., Conti G., Staver A. C., Aquino S., Cornelissen J. H. C. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61, 167-234

Polania, C., Pla, L., Casanoves, F. 2011. Capítulo 2: Diversidad funcional y servicios ecosistémicos. En: Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, CATIE. Turrialba, Costa Rica.

Pollock, L.J., Morris, W. K., & Vesk, P.A. 2012. The role of functional traits in species distributions revealed through a hierarchical model. *Ecography* 35:716–725.

Quesada, C. A., Phillips, O. L., Schwarz, M., Czimczik, C. I., Baker, T. R., Patiño, S., Fyllas, N. M., Hodnett, M. G., Herrera, R., Almeida, S., Alvarez Dávila, E., Arneeth, A., Arroyo, L., Chao, K. J., Dezzeeo, N., Erwin, T., di Fiore, A., Higuchi, N., Honorio Coronado, E., Jimenez, E. M., Killeen, T., Lezama, A. T., Lloyd, G., López-González, G., Luizão, F. J., Malhi, Y., Monteagudo, A., Neill, D. A., Núñez Vargas, P., Paiva, R., Peacock, J., Peñuela, M. C., Peña Cruz, A., Pitman, N., Priante Filho, N., Prieto, A., Ramírez, H., Rudas, A., Salomão, R., Santos, A. J. B., Schmerler, J., Silva, N., Silveira, M., Vásquez, R., Vieira, I., Terborgh, J., and Lloyd, J. 2012. Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate, *Biogeosciences*, 9, 2203–2246, <https://doi.org/10.5194/bg-9-2203-2012>.

Ricker, M., Gutiérrez-García, G., & Daly, D. C. 2007. Modeling long-term tree growth curves in response to warming climate: Test cases from a subtropical mountain forest and a tropical rainforest in México. *Canadian Journal of Forest Research*, 37, 977–989. <https://doi.org/10.1139/X06-304>

- Russo, S.E., Brown, P., Tan, S. & Davies, S.J. 2008. Interspecific demographic trade-offs and soil-related habitat associations of tree species along resource gradients. *Journal of Ecology*, 96, pp. 192–203.
- Sadeghi, S.M.M.P., Attarod, P. & Pypker, T.G. 2015. Differences in rainfall interception during the growing and non-growing seasons in a *Fraxinus rotundifolia* Mill. Plantation located in a semiarid climate. *Journal of Agricultural Science and Technology* 17 (1): 145 – 156.
- Sheng, H. & Cai, T. 2019. Influence of rainfall on canopy interception in Mixed Broad-Leaved – Korean Pine forest in Xiaoxing'an Mountains, Northeastern China. *Forests* 10, 248
- Siegert, C.M. & Levia D.F. 2014. Seasonal and meteorological effects on differential stemflow funneling ratios for two deciduous tree species. *Journal of Hidrology* 519: 446 – 454.
- Sierra, C.A., Loescher, H.W., Harmon, M.E., Richardson, Andrew D., Hollinger, D.Y. & Perakis, S.S. 2009. Interannual variation of carbon fluxes from three contrasting evergreen forests: the role of forest dynamics and climate. *Ecology*, 90(10), 2711–2723. doi:10.1890/08-0073.1
- Song, Y., Wang, P., Li, G., & Zhou, D. 2014. Relationships between functional diversity and ecosystem functioning: A review. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 85–91. <https://doi.org/10.1016/j.chnaes.2014.01.001>.
- Suding, K.N., Lavorel, S., Chapin, F.S., Cornelissen, J.H.C., Diaz, S., Garnier, E. et al. 2008. Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and effect framework for plants. *Global Change Biology*. 14: 1125–1140.
- Thakur, U., Bisht, N., Kumar, M. & Kumar, A. 2021. Influence of Altitude on diversity and distribution pattern of trees in himalayan temperate forests of Churdhar Wildlife Sanctuary, India. *Water Air Soil Pollut*, 232, 205. <https://doi.org/10.1007/s11270-021-05162-8>.
- Thom, D., Rammer, W. & Seidl, R. 2017. The impact of future forest dynamics on climate: interactive effects of changing vegetation and disturbance regimes. *Ecological Monographs* 87 (4) pp. 665-684. doi:10.1002/ecm.1272

Timilsina, N., Ross, M., & Heinen, J. 2007. A community analysis of sal (*Shorea robusta*) forests in the western Terai of Nepal. *Forest Ecology and Management*, 241 (1-3), 223–234. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.01.012>

Villéger, S., Mason, N.W.H. & Mouillot, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8), 2290–2301. doi:10.1890/07-1206.1

Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. *et al.* 2007. Let the concept of trait be functional!. *OIKOS* 116:882–892.

Woodward, F.I. & Cramer, W. 1996. Plant functional types and climatic change: Introduction. *Journal of Vegetation Science*, 7(3), 306–308. doi:10.1111/j.1654-1103.1996.tb00489.x

Yuan, Z., Ali, A., Jucker, T., Ruiz-Benito, P., Wang, S., Jiang, L., Wang, X., Lin, F., Ye, J., Hao, Z. & Loreau, M. 2019. Multiple abiotic and biotic pathways shape biomass demographic processes in temperate forests. *Ecology* 100(5): e02650. 10.1002/ecy.2650

Capítulo II. Diversidad de la vegetación y estructura poblacional - distribución espacial de *Pinus hartwegii* Lidl. en un gradiente altitudinal del Monte Tláloc, Estado de México

Introducción

Los gradientes altitudinales son vistos como escenarios para estudiar el efecto de los cambios ambientales, ya que ayudan a explicar los factores potenciales que subyacen a la biodiversidad, conducen a cambios de hábitat en áreas relativamente pequeñas (Ferregueti *et al.*, 2021) y presentan fluctuaciones constantes en los factores ambientales como la temperatura y la precipitación (Ali *et al.*, 2019). Bajo este escenario, la composición, diversidad y estructura de la vegetación se vuelve más sensible a cambios en variables físicas como la topografía y las propiedades del suelo (Liu *et al.*, 2021), pudiendo alterar procesos ecosistémicos y servicios ambientales asociados (Scherrer *et al.*, 2021).

Arriaga y Gómez (2004) y Ricker *et al.* (2007) han señalado que las variaciones de temperatura tienen un mayor impacto en bosques de alta montaña, con efectos importantes en atributos dasométricos de la vegetación del estrato superior, como el diámetro normal, el cual se encuentra asociado a la densidad de la madera de especies como *Pinus hartwegii* (Morgado-González *et al.*, 2019; Correa-Díaz *et al.*, 2020) o la altura total de los árboles (Astudillo-Sánchez *et al.*, 2017). Por otro lado, conocer la estructura de los bosques provee información necesaria para conocer su dinámica y estado de conservación, así como los procesos de recuperación de la cobertura forestal (Endara-Agramont *et al.*, 2011;2012).

El análisis de los patrones de distribución espacial permite determinar cuáles son las condiciones microambientales que determinan la agregación o dispersión de los individuos de una especie, Hernández *et al.* (2017) señalan que el grado de autocorrelación espacial puede ser resultado de las interacciones de la especie con el medio en el que se encuentra. Los factores abióticos también influyen en la composición y diversidad de especies de los ecosistemas (Deng *et al.*, 2021). Hay muchos índices de diversidad no paramétricos para evaluar la diversidad de la comunidad que simultáneamente han adquirido confiabilidad (Thakur *et al.*, 2021).

Arriaga y Gómez (2004) y Ricker *et al.*, (2007) señalan que factores como la composición y estructura de las comunidades forestales se ven afectadas por los cambios ambientales

resultantes de un perfil altitudinal, más aún, en los límites de distribución altitudinales de bosques de alta montaña, los cuales se encuentran sobre el límite forestal de los 3500 m. En este sentido, Sánchez y López-Mata (2003), Endara-Agramont *et al.* (2011, 2012), señalan que los cambios altitudinales impactan la composición de las comunidades vegetales debido al recambio de especies presentes en el gradiente altitudinal. Asimismo, se afectan la estructura horizontal y vertical de los bosques debido a los rangos de tolerancia de las especies de cada estrato vegetal, derivados de sus características ecofisiológicas.

En los bosques de alta montaña de México, *Pinus hartwegii* Lindl. marca el límite altitudinal arbóreo, siendo una especie adaptada a temperaturas extremas bajas con un intervalo altitudinal de distribución de 2600 - 4200 m (Calderón y Rzedowski, 2005). Por tanto, es de esperarse que las diferencias altitudinales propicien cambios en las características morfológicas, fisiológicas y de composición de las especies asociadas a los bosques de *P. hartwegii* (Bermeo, 2010).

Con base en estas observaciones, entender el comportamiento de los atributos dasométricos de *P. hartwegii*, la influencia de la autocorrelación espacial en su distribución y la respuesta de la composición y diversidad de las formas de vida asociadas a esta especie, se vuelven importantes para la conservación de ecosistemas de lento crecimiento y sensibles al cambio climático como lo son los bosques de *P. hartwegii*; así como para el entendimiento de la dinámica existente en la generación de servicios ecosistémicos.

El estudio se centró en la dinámica de atributos dasométricos, composición y diversidad presente en los bosques de *P. hartwegii*, del cual se ha documentado su presencia entre los 3500 y 4100 msnm (Sánchez & López-Mata, 2003). Los objetivos fueron determinar la influencia de un gradiente altitudinal y de la autocorrelación espacial en los atributos dasométricos y estructurales de la población de *P. hartwegii* Lindl. en un bosque de alta montaña al norte de la Sierra Nevada; asimismo, analizar si el comportamiento de la diversidad alfa y beta de las especies asociadas al bosque de *P. hartwegii* Lindl. se comportan de la misma manera sobre un gradiente altitudinal.

Las hipótesis de este capítulo plantean que el comportamiento del diámetro normal, altura total y cobertura de copa de *P. hartwegii* tendrán el mismo comportamiento entre ellos y a lo largo del gradiente altitudinal, ajustándose al mismo modelo de distribución de probabilidad;

de igual forma, la autocorrelación espacial de los atributos en la población estudiada presentará una distribución aleatoria. Complementariamente, la riqueza, dominancia y equidad ecológica se comportarán de igual manera a lo largo del gradiente ecológico, presentando similitud en la composición de los grupos de especies vegetales presentes.

Marco de referencia

Efecto de los filtros ambientales en la composición y diversidad de la vegetación

En las comunidades vegetales, el origen y desarrollo de las especies es el resultado de eventos evolutivos y procesos de dispersión a largo plazo (Thakur *et al.*, 2021), bajo esta premisa, las especies presentes en una comunidad tienen la capacidad de formar parte de esta, pues serán el reflejo de la interacción de topografía, altitud, microclima, herbivoría e interferencias antropogénicas (Timilsina *et al.*, 2007; Helm *et al.*, 2015, Thakur *et al.*, 2021); esta capacidad de adaptación a la interacción de los factores abióticos se refleja en la plasticidad de los rasgos funcionales que cada especie posee (De Bello *et al.*, 2021).

Esta interacción de variables es reconocida comúnmente como filtrado ambiental, el cual establece que los factores abióticos determinan la distribución de especies con rasgos similares en las comunidades vegetales (Le Bagousse-Pinguet *et al.*, 2017). Los cambios ambientales pueden modificar la composición de las comunidades vegetales y originan la pérdida de especies y grupos funcionales, lo cual modifica de manera inherente los procesos de los ecosistemas (Grau-Andrés *et al.*, 2020). Los cambios ambientales pueden ser el resultado de gradientes y ecotonos. En ecosistemas forestales son especialmente importantes los gradientes altitudinales y latitudinales, aunque pueden verse alterados por el cambio climático. Gracias a estos gradientes se manifiestan variaciones en la temperatura, la radiación, el régimen de precipitación y el comportamiento de los ciclos biogeoquímicos (Gauthier *et al.*, 2015).

Las características físicas del suelo también son un filtro ambiental que promueve la diferenciación de nichos y el reclutamiento o competencia de nuevos individuos (Yuan *et al.*, 2019). Quesada *et al.* (2012) señalan que una vez que exista un gradiente altitudinal, las variaciones en la fertilidad y la geología del suelo serán impulsores de la estructura y dinámica en los bosques, mostrando que están estrecha y cuantitativamente relacionadas con las condiciones edáficas y climáticas.

Jucker *et al.* (2018) señalan que la topografía es un impulsor clave de la estructura, demografía y composición dentro de los bosques, por lo que actúa como un filtro ambiental. Características como el relieve, la pendiente y la curvatura o convexidad influyen en las condiciones micro y macroclimáticas, de química y nutrientes del suelo y de las condiciones hidráulicas en las que crecen los árboles (Russo *et al.*, 2008), desempeñando un papel importante en el ensamble de las comunidades vegetales (Thakur *et al.*, 2021; Liu *et al.* 2021, Cortez-Fernandez, 2006), en el recambio de especies, grupos funcionales y sus procesos inherentes (Grau Andrés *et al.*, 2020).

Al respecto, Rustad (2006) describe que las comunidades vegetales tienen seis posibles vías de respuesta ante los cambios en las condiciones ambientales, las cuales serían: respuesta lineal, respuesta con efecto retardado, aclimatación, rebasamiento, homeostasis y punto de inflexión, en este último es en donde, después de tolerar cambios graduales, la comunidad cambiaría de manera drástica su composición. Cortez-Fernández (2006) señala que las respuestas de las comunidades vegetales, ante gradientes altitudinales, tenderá a la afectación en la diversidad y distribución de especies.

Atributos dasométricos y estructura poblacional

En un ecosistema forestal, la composición, la estructura y la función son sus atributos más importantes, y cambian en respuesta al clima, topografía, suelo y perturbaciones, sean naturales o antrópicas (Timilsina *et al.*, 2007; Dar *et al.*, 2019). Los bosques están estratificados verticalmente, desde los árboles emergentes hasta las hierbas en el suelo del bosque, y cada estrato posee distintas especies de plantas adaptadas a las condiciones de cada nivel particular, principalmente a las condiciones de luz (Valladares & Niinemets, 2008), mostrando diferencias significativas en la estructura, composición de especies, procesos ecosistémicos y fenología (Yun, *et al.*, 2022).

En este contexto, la productividad puede disminuir cuando los bosques están dañados, pero incluso puede exceder la productividad de los bosques primarios cuando los bosques no experimentan más perturbaciones. Los cambios en la productividad forestal degradada son impulsados por cambios en la estructura del bosque y la composición de especies como resultado de una mayor renovación de la comunidad vegetal, patrones de reclutamiento de plántulas interrumpidos y ciclo de nutrientes alterado (Rangel Pinagé *et al.*, 2022).

Diderski *et al.* (2018), Jandl *et al.* (2019) y Scherrer *et al.* (2021) coinciden en que las perturbaciones sobre temperatura y precipitación alterarán la distribución de las especies vegetales y propiciarán un recambio de especies dentro de las comunidades vegetales. Seidl *et al.* (2017) hacen hincapié en que los biomas forestales son especialmente sensibles a cambios en temperatura y humedad respecto a otros factores de perturbación; y Walte-Vega *et al.* (2017) y Liu *et al.* (2021) coinciden en que, adicional a la temperatura y precipitación, las propiedades del suelo y la topografía tienen efectos directos e indirectos en la formación de biomasa dentro del bosque.

Dentro de los atributos dasométricos, la altura está asociada con la forma de crecimiento de los individuos, su posición en el gradiente vertical de la población, competitividad por radiación solar y, respecto a perturbaciones naturales, permite determinar si la población puede alcanzar un tamaño reproductivo entre dos eventos de disturbio, como la ocurrencia de incendios y eventos climáticos atípicos (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). El análisis de distribución diamétrica permite entender la dinámica poblacional de las especies forestales. Una distribución en forma de “J” invertida refleja un proceso de regeneración de las especies (Lizano-López, 2017). La modelación y caracterización de la distribución de variables como el diámetro y la altura son importantes, dado que se relacionan con la calidad del sitio, la composición de especies y la edad del rodal. La construcción del modelo de distribución de los diámetros implica que la selección de la función de densidad de probabilidad (FDP) sea capaz de representar el intervalo completo de las formas unimodales y continuas de la distribución diamétrica (Quiñonez Barraza *et al.*, 2015).

En este mismo sentido, la forma y estructura de la planta depende de su naturaleza, del equilibrio entre procesos de crecimiento endógeno y las restricciones exógenas ejercidas por el medio ambiente (Barthélémy & Caraglio, 2007; Vargas-Silva, 2019).

Sánchez & López-Mata (2003) señalan que la estructura y distribución de las comunidades vegetales de montaña está definida principalmente por los gradientes altitudinales y las propiedades del suelo. La temperatura, precipitación y materia orgánica son las principales variables predictoras de la distribución de especies. En el caso de la Sierra Nevada, México, estos autores encontraron que la distribución de especies vegetales es continua a lo largo de

un gradiente altitudinal pero no reportan el grado de influencia de una u otra especie en la dominancia de las comunidades vegetales.

Una especie que se distribuye en el límite superior arbóreo de los bosques templados de México es *P. hartwegii*. Se ha encontrado que esta especie presenta una reducción gradual de la altura y densidad de individuos cuando el ecotono del límite superior se aleja del centro del bosque y la altitud incrementa (Alfaro-Ramírez *et al.*, 2017). Astudillo-Sánchez *et al.* (2017) señalan que el aumento de la temperatura junto a la disminución en la precipitación impacta negativamente en el crecimiento radial de *P. hartwegii*.

Patrón de distribución y autocorrelación espacial

La autocorrelación espacial se presenta cuando existe una variación espacial sistemática de los valores en un área determinada. El énfasis está en los patrones de los valores registrados en ubicaciones específicas y no en los patrones de las ubicaciones mismas, considerando simultáneamente tanto la ubicación como la magnitud del atributo en la medición de la autocorrelación espacial (Wulder *et al.*, 2007).

Los valores de autocorrelación espacial pueden mostrar tres posibilidades, una autocorrelación espacial positiva, en donde las unidades espaciales vecinas presentan valores próximos, indica una tendencia al agrupamiento de las unidades espaciales; una autocorrelación espacial negativa, en donde las unidades espaciales vecinas presentan valores muy disímiles, indica una tendencia a la dispersión de las unidades espaciales; y finalmente una distribución aleatoria, en donde no ocurre ninguna de las dos situaciones anteriores, por lo tanto, los valores de las unidades espaciales vecinas presentan valores producidos en forma aleatoria (Celemin, 2008).

Considerando al gradiente altitudinal como un espacio habitable continuo, los individuos en las comunidades vegetales del gradiente pueden distribuirse de forma aleatoria, uniforme o agregada (Hernández *et al.*, 2017). Montañez *et al.* (2011) mencionan que evaluar el grado de agregación o dispersión de las especies permite inferir procesos densodependientes como competencia intraespecífica o especialización de hábitat, con base en los patrones de agrupación que estas presenten.

Las perturbaciones pueden cambiar la estructura, composición y distribución de la vegetación y pueden tener efectos duraderos sobre los ecosistemas (Yue *et al.*, 2016), especialmente en

ecosistemas de mayor longevidad como los bosques, en donde las alteraciones pueden permanecer durante grandes periodos de tiempo (Seidl *et al.*, 2020). Los ecosistemas forestales son particularmente sensibles a perturbaciones naturales en el clima, como el cambio de la temperatura o la cantidad y frecuencia de las precipitaciones (Lindner *et al.*, 2010).

Los bosques de clima boreal representan aproximadamente 14.5% de la superficie total de la tierra y 30% de la superficie forestal (Zhang, *et al.*, 2021). Manzanilla-Quiñones *et al.* (2019) y Seidl *et al.* (2020) señalan que estudios realizados en diversas latitudes y altitudes indican que los bosques de clima boreal y templado son los más sensibles al cambio climático, particularmente porque el periodo de vida de los árboles no permite una rápida adaptación a los cambios ambientales.

Varios factores asociados al cambio climático afectan a los ecosistemas forestales, los cuales pueden actuar de manera independiente o combinada (Lindner *et al.*, 2010). Las temperaturas más altas prolongan la temporada de crecimiento y pueden aumentar la fotosíntesis; sin embargo, si la disponibilidad de agua restringe la productividad, es posible que se produzcan efectos negativos, especialmente si la precipitación no aumenta o se desplaza a la temporada de invierno (Loustau *et al.*, 2005). La variabilidad climática tiene particular importancia en el cambio del régimen de precipitación, porque los eventos extremos como sequías prolongadas afectan en mayor intensidad al crecimiento y sobrevivencia de los árboles (Lindner *et al.*, 2010). De acuerdo con Manzanilla-Quiñones *et al.* (2019), los escenarios de cambio climático para México predicen un aumento en la temperatura promedio anual de 0.5 °C a 2 °C para 2030, de 2.3 °C para 2060 y hasta 3.7 ° para 2090, lo que propiciaría que la superficie de los bosques templados se vea reducida en un 60 – 70%. Además, se espera un incremento en su vulnerabilidad a perturbaciones como los incendios forestales.

Ricker, Gutiérrez-García & Daly, (2007) señalan que *P. hartwegii* disminuirá el crecimiento relativo del diámetro y altura en un 10.6 %, como consecuencia de un incremento en la temperatura de 0.6 °C, señalando que el factor clave es la relación entre temperatura y precipitación, Sáenz-Romero *et al.* (2020) estiman que la vulnerabilidad de *P. hartwegii* a plagas se debe a la pérdida progresiva del vigor debido al aumento constante de las temperaturas.

Objetivos:

Determinar la influencia de un gradiente altitudinal en los atributos dasométricos y estructurales de la población de *P. hartwegii* Lindl. en un ecosistema de alta montaña del Monte Tláloc, en el estado de México.

Identificar el patrón de autocorrelación espacial de *P. hartwegii* Lindl. sobre un gradiente altitudinal.

Analizar el comportamiento de la diversidad alfa y beta de las especies asociadas al bosque de *P. hartwegii* Lindl. sobre un gradiente altitudinal de alta montaña.

Hipótesis:

Los valores de los atributos dasométricos son iguales a lo largo del gradiente altitudinal.

P. hartwegii Lindl. presenta una distribución espacial aleatoria dentro del ecosistema en el gradiente altitudinal.

Los valores de diversidad alfa y beta de las especies asociadas al bosque de *P. hartwegii* Lindl. se comportarán de la misma manera a lo largo del gradiente altitudinal.

Materiales y métodos

Área de estudio

El Monte Tláloc (Figura 1-A) se ubica en los límites del Estado de México, Puebla y Tlaxcala (Figura 1-B), en la porción Norte de la Sierra Nevada, delimitado altitudinalmente entre 2 800 y 4 125 m (Sánchez-González & López-Mata, 2003). El material geológico está integrado por rocas ígneas extrusivas del Cenozoico (CONABIO, 1999). Presenta un suelo Regosol dístico con textura gruesa en altitudes mayores a los 3 500 m y Cambisol eútrico en altitudes menores a los 3 500 m (INIFAP-CONABIO, 1995). El clima es templado subhúmedo (Cw2) (García & CONABIO, 1998) con temperatura promedio de 14 °C y precipitación de 820 mm a 3 000 m y 7 °C y 1 300 mm a 4 000 m (Fick & Hijmas, 2017). Sánchez-Gutiérrez & López-Mata (2013) definieron seis tipos de vegetación para el Monte Tláloc: encinar arbustivo, bosque de encino, bosque mixto, bosque de oyamel, bosque de pino y pastizal alpino.

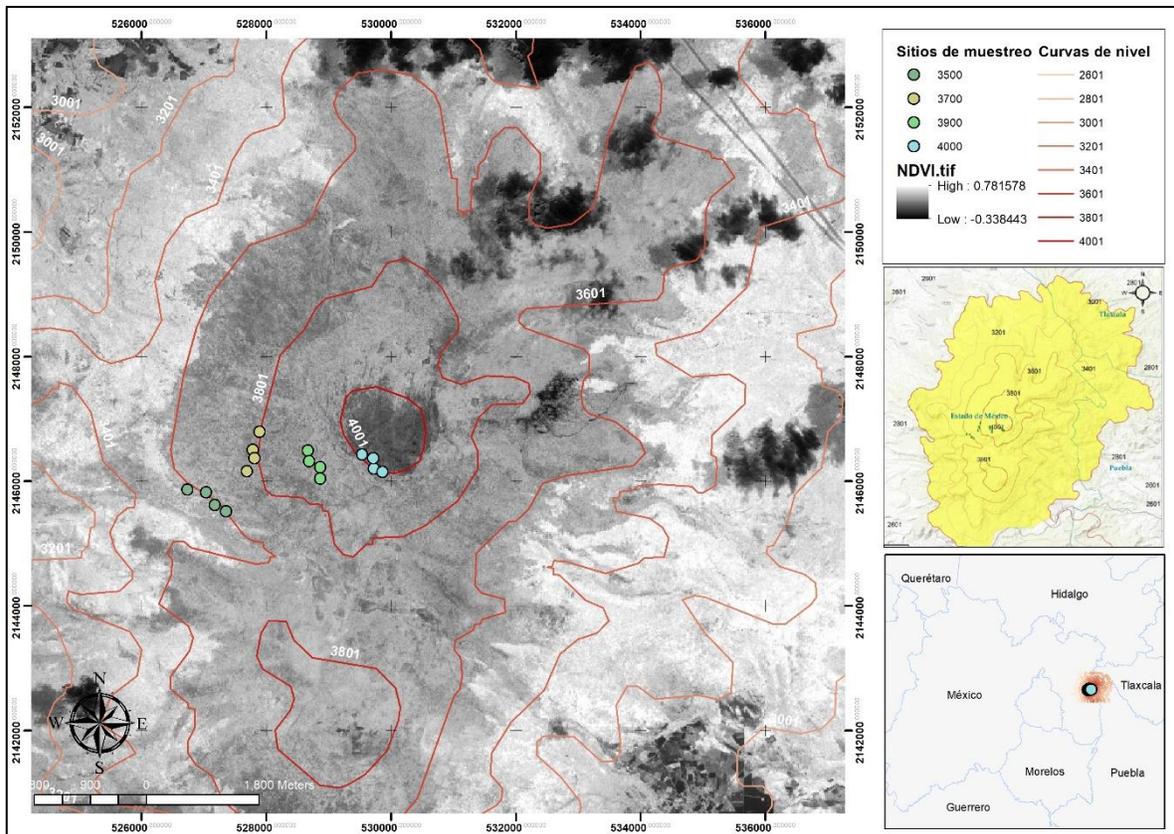


Figura II.1. Localización geográfica del Monte Tláloc. A) delimitación del área de distribución del bosque de *P. hartwegii* Lindl. mediante el NDVI y ubicación de los 16 sitios de muestreo; B) delimitación del monte Tláloc a través de curvas de nivel; C) ubicación geopolítica del área de estudio respecto al Estado de México.

Ubicación y definición de unidades muestrales.

Para definir el área de distribución de *P. hartwegii* se realizó un análisis de imágenes satelitales Sentinel 2, con el cual se obtuvo el Índice Normalizado Diferencial de Vegetación (NDVI) (inciso “C” de la Figura II.1); el NDVI representa el comportamiento radiométrico de la vegetación, a partir del cual es posible determinar el nivel de vigor de las comunidades vegetales (Díaz, 2015).

$$NDVI = \frac{NIR - RED}{NIR + RED}$$

En donde:

NIR: Banda de infrarrojo cercano (longitud de onda: 0.78 – 0.90 μm)-Banda 8 en Sentinel 2

RED: Banda roja (longitud de onda: 0.65 – 0.68 μm)-Banda 8 en Sentinel 2.

Partiendo de la fotointerpretación del NDVI, se delimitó la presencia de los tipos de vegetación: Bosque de oyamel, Bosque de pino y Pastizal alpino, estableciendo de este modo el intervalo altitudinal de distribución de *P. hartwegii*.

Una vez conocido el gradiente altitudinal de distribución de *P. hartwegii*, se definieron cuatro intervalos altitudinales para el estudio de la vegetación; 3500 m (3550-3700 msnm), 3700 m (3700-3850 msnm), 3900 m (3850-4000 msnm) y 4000 m (4000-4125 msnm). La elección de los sitios de muestreo fue preferencial (Matteucci y Colma, 1982, Sánchez & López-Mata, 2003); es decir, que los sitios de muestreo se sitúan en unidades consideradas típicas o representativas de la vegetación, con una altitud similar. Se establecieron cuatro sitios de muestreo por cada intervalo altitudinal, a una distancia aproximada de 200 m entre sitios (Cuadro II.1); las unidades muestrales fueron definidas por círculos anidados de 400 m² para árboles, 200 m² para arbustos y 12.5 m² para hierbas (Figura II.2).

Cuadro II.1. Coordenadas y altitud de los 12 sitios de muestreo en el Monte Tláloc, Estado de México.

Punto	X	Y	Altitud	Punto	X	Y	Altitud
3500-1	526735	2145867	3565	3900-1	528664	2146495	3906
3500-2	527032	2145824	3588	3900-2	528685	2146323	3905
3500-3	527174	2145624	3565	3900-3	528863	2146228	3905
3500-4	527349	2145522	3575	3900-4	528863	2146047	3895
3750-1	527892	2146797	3780	4000-1	529722	2146205	4020
3750-2	527777	2146508	3790	4000-2	529531	2146430	4004
3750-3	527808	2146372	3783	4000-3	529713	2146372	4024
3750-4	527689	2146162	3780	4000-4	529860	2146154	4030

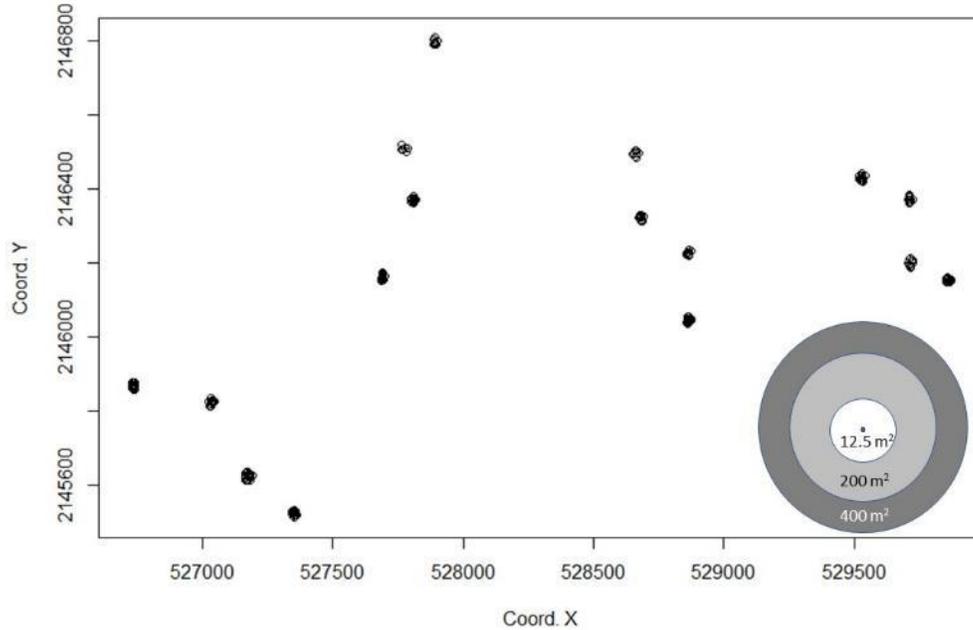


Figura II.2. Ubicación espacial de los sitios de muestreo, dentro de estos sitios de muestreo, cada unidad circular refleja la posición de los individuos medidos; en la esquina inferior derecha se describe gráficamente la forma de la unidad muestral mediante círculos concéntricos.

Recolección de datos

Para el análisis de los atributos dasométricos de *P. hartwegii*, dentro de cada sitio de muestreo se midieron todos los árboles vivos, se registraron sus coordenadas geográficas, diámetro normal a una altura de 1.3 m desde la base del árbol, altura total y cobertura (a través del diámetro de copa N-S y E-O). Para el análisis de composición y diversidad se midieron abundancias, diámetros, alturas y coberturas de árboles, hierbas y arbustos.

Análisis del patrón de distribución espacial, estructural y de diversidad

El comportamiento del diámetro normal, altura total y cobertura en *P. hartwegii* a lo largo del gradiente altitudinal se determinó a partir de la función de densidad de probabilidad (FDP) con mejor ajuste. Se empleó el método de máxima verosimilitud para cada variable y las distribuciones analizadas fueron Normal (Oyarzun *et al.*, 2019), Weibull (Cao, 2004), Log-Normal (Bliss & Reinker, 1964), Gamma (Nelson, 1964), Uniforme (Unnikrishnan Nair *et al.*, 2018) y Logística (Wang, & Rennolls, 2005).

Cuadro II.2. Ecuaciones de función de densidad de probabilidad, media y varianza empleadas en las variables diámetro normal, altura total y cobertura de *Pinus hartwegii* en el Monte Tláloc, Estado de México.

Tipo de distribución	Función de densidad	Media	Varianza
Normal	$\frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} e^{-[(x-\mu)^2/2\sigma^2]}$	μ	σ^2
Weibull	$\frac{\alpha x^{\alpha-1} e^{-(x/\beta)^\alpha}}{\beta^\alpha}$	$\Gamma\left(\frac{1}{\alpha} + 1\right)$	$\Gamma\left(\frac{2}{\alpha} + 1\right) - \left[\Gamma\left(\frac{1}{\alpha} + 1\right)\right]^2$
Log-Normal	$\frac{1}{x\sigma\sqrt{2\pi}} e^{-[(\log(x)-\mu)^2/2\sigma^2]}$	$e^{\mu+\frac{\sigma^2}{2}}$	$(e^{\sigma^2} - 1)e^{2\mu+\sigma^2}$
Gamma	$\frac{x^{\alpha-1} e^{-\left(\frac{x}{\beta}\right)}{\beta^\alpha \Gamma(\alpha)}$	$\alpha\beta$	$\alpha\beta^2$
Uniforme	$\frac{1}{b-a}$	$\frac{a+b}{2}$	$\frac{(b-a)^2}{12}$
Logística	$\frac{e^{-\frac{x-\alpha}{\beta}}}{\beta \left(1 + e^{-\frac{x-\alpha}{\beta}}\right)^2}$	α	$\frac{(\pi\beta)^2}{3}$

Una vez determinada la no normalidad de las muestras mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov (Nero & Opoku, 2022), se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis (Venanzi *et al.*, 2019) para identificar diferencias significativas en la distribución de los valores de diámetro, altura y cobertura de copa entre franjas altitudinales. Para conocer qué intervalos de altitud mostraron diferencias estadísticas, se utilizó la prueba Mann-Whitney-Wilcoxon (Bottero *et al.*, 2022), que contrasta si dos muestras proceden de poblaciones equidistribuidas.

Se determinó la influencia de la autocorrelación espacial de las variables muestreadas mediante el índice de Moran, al considerar que su uso brinda robustez para datos no normales (Griffith, 2010).

Para los procedimientos de cálculo se empleó el software RStudio versión 4.0.0. La estimación de estadísticas utilizó las librerías “stats”, el ajuste y la estimación de parámetros

de la FDP utilizó la librería “*fitdistrplus*”, la prueba de Kolmogorov-Smirnov utilizó la librería “*nortest*”, para la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis se utilizó la librería “*agricolae*”, la prueba de Mann-Whitney-Wilcoxon usó la librería “*stats*”, para el análisis de autocorrelación espacial se usó la librería “*spdep*”

Para definir la importancia ecológica a nivel taxonómico y la dominancia a nivel estructural de las especies dentro de cada intervalo altitudinal definido, se estimaron el Índice de Valor de Importancia (IVI) y el índice de valor forestal (IVF), respectivamente (Zarco *et al.*, 2010).

El IVI considera la dominancia, densidad y frecuencia relativa (Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974) de las especies presentes en los sitios de muestreo, el IVF considera el diámetro, altura y cobertura relativa de las especies. Debido a que el IVF se estima a partir del área muestreada, los valores de hierbas y arbustos se multiplicaron por 32 y 2 respectivamente, con la finalidad de que los tres estratos contaran con la misma superficie (400 m²).

Se identificó el número de especies por forma de vida e intervalo de altitud; con los valores de frecuencia de las especies se estimó la riqueza específica de especies a través del índice de Margalef (Moreno, 2001), la abundancia proporcional de las especies se estimó mediante el índice de equidad de Shannon-Wiener y el índice de dominancia de Simpson (Moreno, 2001); se estimó también el porcentaje de similitud de especies entre intervalos altitudinales a través del índice de Sorensen cuantitativo (Ruiz *et al.*, 2015). Los índices de diversidad alfa (Margalef, Shannon-Wiener y Simpson) se calcularon para cada intervalo altitudinal y el índice de diversidad beta (Sorensen) (Zarco *et al.*, 2010) se estimó sin hacer distinción entre el hábito de las especies, toda vez que se refirió a la existencia o no de un recambio de especies sobre cada intervalo altitudinal.

Para probar diferencias estadísticas en los índices de riqueza y diversidad entre intervalos de altitud, se realizó una prueba de normalidad de los índices con la prueba de Shapiro-Wilk ($p > 0.05$) (González & Aponte, 2022). Cuando estos presentaron una distribución normal se realizó una prueba ANOVA ($p < 0.05$) y una comparación de medias de Tukey ($p < 0.5$) (Moreno-Jiménez *et al.*, 2019); en caso contrario se realizó una prueba de Kruskal-Wallis ($p < 0.05$) (Palacios-Wassenaar *et al.*, 2018) y comparaciones múltiples con la prueba de Dunn

($p < 0.05$) (Palacios-Wassenaar *et al.*, 2018). Se utilizó el software R versión 4.0.0., InfoStat (2017) y la hoja de cálculo Microsoft Excel (2017) para realizar las diferentes pruebas.

Resultados y Discusión

Análisis dasométrico de *Pinus hartwegii*

Se registró un total de 266 individuos de *P. hartwegii* en los 16 sitios de muestreo, con una media (\pm desviación estándar) del diámetro normal de 0.24 m (\pm 0.16), y valores mínimo y máximo de 0.01 y 0.72 m, respectivamente. La altura total de *P. hartwegii* presentó una media de 11.97 m (\pm 8.29), y valores mínimo y máximo de 1 y 51.4 m. Los valores de cobertura de copa presentaron una media de 105.16 m² (\pm 119.28), un mínimo de 0.23 m², un máximo de 634.65 m². La Figura II.3 muestra las gráficas de densidad empírica de cada una de las variables, en donde la distribución de los datos muestra una asimetría positiva.

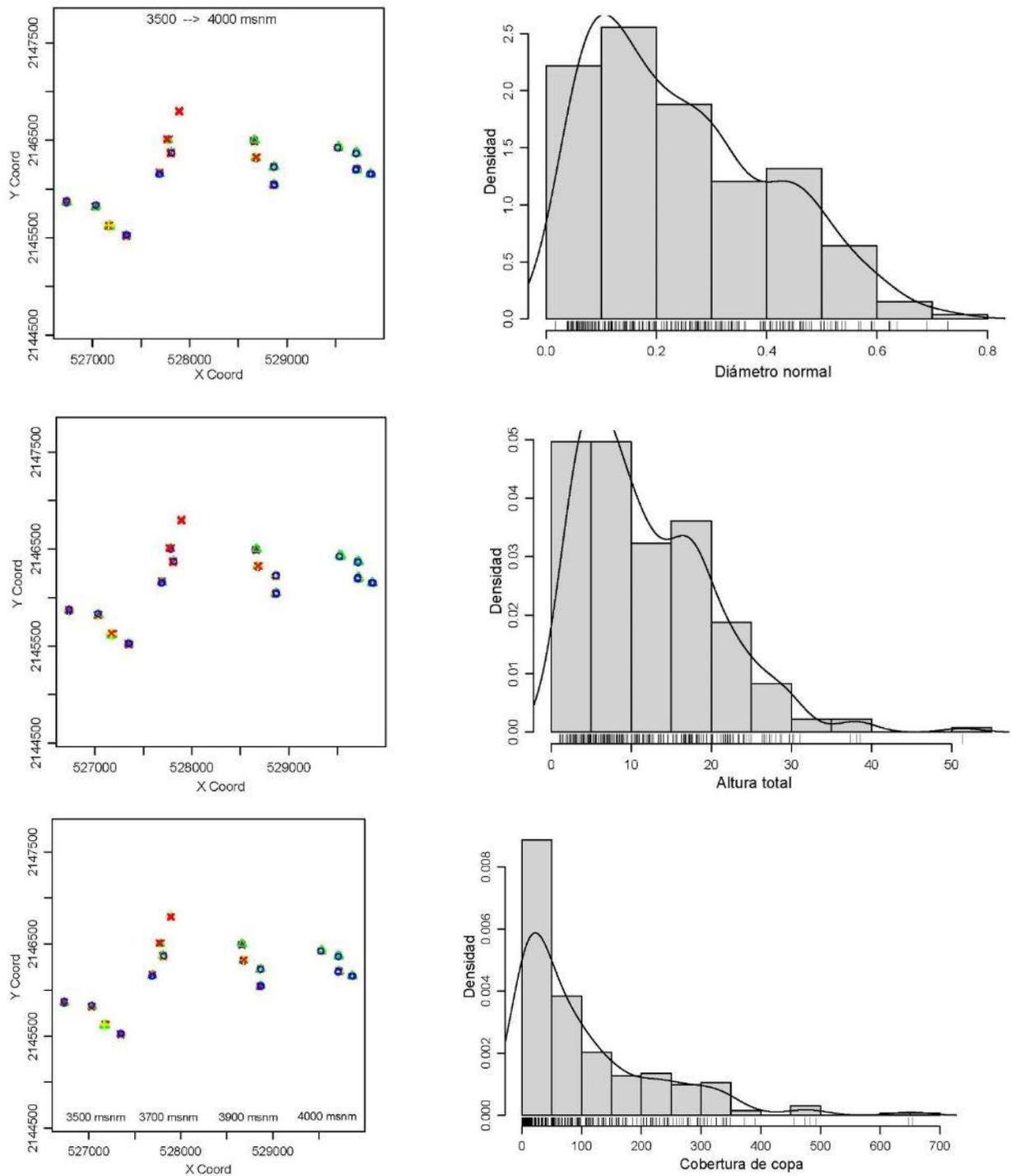


Figura II.3. Distribución espacial de las frecuencias (izquierda) y gráfica de densidad empírica (derecha) de las variables dasométricas: Diámetro normal, Altura total y Cobertura de copa de *P. hartwegii* sobre el gradiente altitudinal del Monte Tláloc, Estado de México. Los colores en las gráficas de distribución espacial reflejan el valor de las variables, en donde los tonos rojos representan valores más altos y los tonos azules reflejan los valores más bajos, tonos verdes y amarillos reflejan valores intermedios.

Los resultados mostraron que dentro de las poblaciones de *P. hartwegii* se han presentado eventos aislados de perturbación, toda vez que la distribución de sus frecuencias está representada por un patrón bimodal; no obstante, dicho patrón no ha sido tan marcado como el que señala Spies (1998), quien describe que las distribuciones de tamaño multimodal son indicativas de perturbación como la corta y la consecuente apertura de dosel promueven la regeneración de individuos y por tanto, un comportamiento multimodal de los datos: en este sentido, el comportamiento de la población se asemeja más al que presentan Oyarzun *et al.* (2019), en donde bosques antiguos mostraron patrones de distribución multimodal con un comportamiento no tan marcado en la presencia de distintas cohortes, efecto de perturbaciones provocadas por la formación de claros dentro del rodal. Si bien, el patrón de distribución no es unimodal (Quiñonez *et al.*, 2015), sí es posible señalar que la población de *P. hartwegii* se encuentra en un estado de equilibrio dinámico (Figura II.3), toda vez que su comportamiento es similar al que presentan Oyarzun *et al.* (2019), en donde se describe el comportamiento de bosques viejos.

El resultado de los estadísticos de bondad de ajuste de Kolmogorov-Smirnov, Cramer-von Mises y Anderson-Darling, determinaron que la FDP de Weibull presenta un mejor ajuste para el diámetro normal y altura total, en el caso de la cobertura de copa, únicamente el estadístico de Kolmogorov-Smirnov determinó a la FDP de Weibull como la mejor (Cuadro II.3). Los estadísticos de Cramer-von Mises y de Anderson-Darling determinaron a la FDP de Gamma como la mejor función de distribución para los datos de cobertura; los criterios de bondad de ajuste de Akaike, Bayesiano y el p-value de la prueba de Ji-cuadrada, mostraron que tanto las FDP de Weibull y de Gamma fueron las que mejor se ajustaron a la distribución de los datos de las tres variables (Cuadro II.3, Apéndice II.1).

Cuadro II.3. Valor de estadísticos de bondad de ajuste Kolmogorov-Smirnov, Cramer-von Mises, Anderson-Darling y criterios de bondad de ajuste Akaike, Bayesiano y p-Value de Ji-Cuadrado de las distribuciones Normal, Weibull, Log-Normal, Gamma, Uniforme y Logística del Diámetro normal, Altura total y Cobertura de copa de *P. hartwegii* sobre el gradiente altitudinal del Monte Tláloc, Estado de México. (En negritas se destacan los valores más significativos).

Estadísticos y criterios de bondad de ajuste	Diámetro normal					
	Normal	Weibull	Log-Normal	Gamma	Uniforme	Logística
Kolmogorov-Smirnov statistic	0.106	0.055	0.087	0.057	0.284	0.108
Cramer-von Mises statistic	0.773	0.215	0.461	0.236	10.142	0.579
Anderson-Darling statistic	5.016	1.550	3.049	1.684	Inf	4.648
Akaike's Information Criterion	2238.130	2172.049	2190.965	2173.531	NA	2250.844
Bayesian Information Criterion	2245.297	2179.216	2198.132	2180.698	NA	2258.011
Chi-squared	2.53E-10	1.771E-02	1.092E-05	7.727E-03	1.637E-20	1.477E-11
Estadísticos y criterios de bondad de ajuste	Altura total					
	Normal	Weibull	Log-Normal	Gamma	Uniforme	Logística
Kolmogorov-Smirnov statistic	0.110	0.055	0.083	0.069	0.469	0.101
Cramer-von Mises statistic	0.856	0.160	0.343	0.179	26.767	0.624
Anderson-Darling statistic	5.353	0.976	2.105	1.034	Inf	4.692
Akaike's Information Criterion	1883.192	1796.048	1806.684	1793.325	NA	1878.634
Bayesian Information Criterion	1890.359	1803.215	1813.851	1800.492	NA	1885.801
Chi-squared	9.09E-12	2.72E-02	1.76E-03	3.39E-02	1.98E-62	6.34E-12
Estadísticos y criterios de bondad de ajuste	Cobertura de copa					
	Normal	Weibull	Log-Normal	Gamma	Uniforme	Logística
Kolmogorov-Smirnov statistic	0.189	0.061	0.094	0.065	0.523	0.201
Cramer-von Mises statistic	2.794	0.216	0.563	0.199	37.170	1.734
Anderson-Darling statistic	15.743	1.462	3.444	1.375	Inf	12.728
Akaike's Information Criterion	3301.658	2988.858	3015.343	2988.520	NA	3274.072
Bayesian Information Criterion	3308.825	2996.025	3022.510	2995.687	NA	3281.239
Chi-squared	3.035E-62	7.202E-02	8.427E-06	9.618E-02	6.065E-214	1.555E-53

La Figura II.4 muestra la distribución de densidad empírica de kernel y el ajuste de la distribución de densidad teórica para las FDP de Weibull y Gamma respectivamente, se observa que ambas distribuciones muestran un buen ajuste respecto a la distribución de densidad de los atributos dasométricos evaluados, confirmando de manera gráfica los resultados estadísticos de las FDP Weibull y Gamma. Los valores del parámetro de forma (Cuadro II.3) de la FDP de Weibull y Gamma confirman la asimetría positiva de la muestra de las variables observada en la Figura II.3.

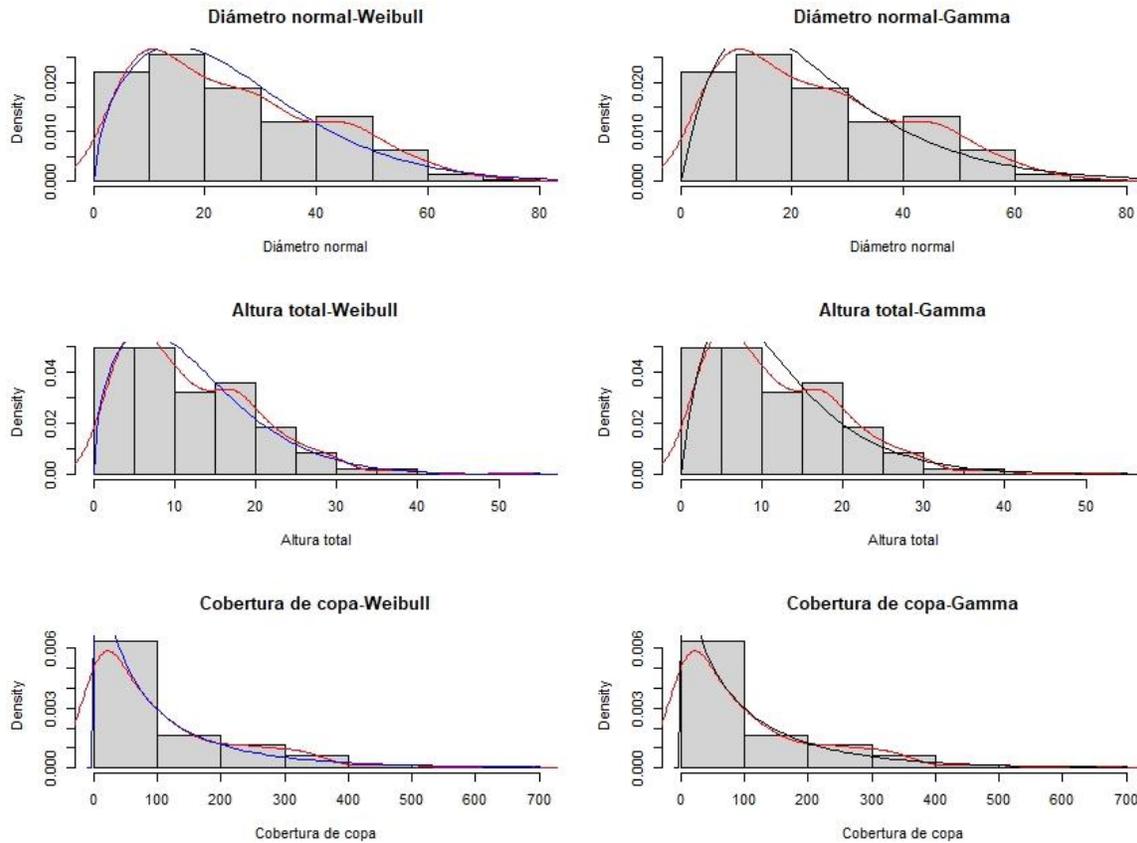


Figura II.4. Histograma, distribución de densidad empírica de Kernel (línea roja) y distribución de densidad teórica Weibull (línea azul) y Gamma (línea negra) de las variables: Diámetro normal, Altura total y Cobertura de copa.

Con base en el parámetro de forma (Cuadro II.3), es posible observar que la cobertura de copa es la variable que más alejada se encuentra de una distribución normal, seguidas por la altura total y el diámetro normal respectivamente. Por otra parte, el parámetro de escala indica que la distribución de los datos en la variable de cobertura de copa se contrae más, seguida por el diámetro normal y la altura total; es decir, hay una mayor probabilidad o un mayor intervalo de distribución en los valores de altura respecto a los valores del diámetro y de la cobertura. Esto podría sugerir que el gradiente altitudinal tiene un efecto en los atributos dasométricos de *P. hartwegii*, con variaciones más demarcadas en la altura del árbol, seguidas por el efecto en el diámetro y finalmente, en la cobertura.

Cuadro II.4. Parámetros estimados, error estándar de forma y escala, y valor del logaritmo de máxima verosimilitud de las FDP Weibull y Gamma de las variables: Diámetro normal, Altura total y Cobertura de copa de *P. hartwegii* en el Monte Tláloc, Estado de México.

	Diámetro normal		Altura total		Cobertura de copa	
Weibull	Estimate	Std. Error	Estimate	Std. Error	Estimate	Std. Error
Shape/Alpha	1.574835	0.07668	1.503125	0.07133	0.7971424	0.03896
Scale/Beta	27.623781	1.13457	13.305775	0.5732	92.9871818	7.5412
Loglikelihood:	-1084.025		-896.0242		-1492.429	
Gamma	Estimate	Std. Error	Estimate	Std. Error	Estimate	Std. Error
Shape/Alpha	2.10126907	0.16967	2.0181671	0.16259	0.7074058	0.05151
Rate/Beta	0.08491091	0.00773	0.1686312	0.01541	0.0067271	0.00067
Loglikelihood:	-1084.765		-894.6627		-1492.26	

Dentro de las FDP más utilizadas para la distribución diamétrica se encuentran las funciones Gamma, Normal, Log Normal, Normal y Weibull; sin embargo, la FDP de Weibull ha sido la que mejores resultados ha brindado cuando se habla de bosques naturales; pues es una función que permite expresar de manera analítica el valor integral mediante las funciones de distribución acumulada (Soto *et al.*, 2010; Hirigoyen & Rachid, 2014; Quiñonez *et al.*, 2015; Antúnez *et al.*, 2018). A pesar de que la FDP de Gamma mostró también un buen ajuste para la distribución de los atributos dasométricos evaluados, el ajuste de la FDP de Weibull resultó ser mejor, coincidiendo con estudios otros estudios realizados para el comportamiento de *P. hartwegii*

Existe una fuerte correlación entre el diámetro y la altura (Niklas, 1994; Vargas-Silva, 2019), por ello la FDP con mayor desempeño para altura fue consistente con los resultados de diámetro normal (Cuadro II.3); sin embargo, se observaron diferencias en los valores de escala, indicando que, si bien ambas variables tienden hacia una misma distribución a lo largo del gradiente altitudinal, el valor umbral no es el mismo. En este sentido, se infiere que hay un factor ambiental que ejerce mayor efecto sobre la altura en comparación con el diámetro (Seidl *et al.*, 2017; Vargas-Silva, 2019, Oyarzun *et al.*, 2019). Los valores de forma y escala para la cobertura de copa indican que las proporciones de la copa se ven más afectadas que el diámetro y la altura; este resultado es consistente con las características intrínsecas de la especie, pues se ha documentado que en árboles de mayor altura, el efecto del viento, la competencia por luz y la redistribución de energía del árbol influye en la pérdida del tamaño de copa, debido a los requerimientos mecánicos y principios estructurales conocidos (Barthélémy & Caraglio, 2007; Vargas-Silva, 2019).

Al agrupar los datos registrados por cada intervalo de altitud se observó que el gradiente tiene efecto sobre los atributos dasométricos de *P. hartwegii* (Cuadro II.5). En el intervalo altitudinal de los 3 700 m se presentaron los valores medios más altos de los atributos, pero también la mayor desviación estándar. La Figura II.4 muestra la frecuencia y el valor de los datos en el espacio geográfico, con los valores máximos en el intervalo altitudinal intermedio de los 3 700 m. La prueba de normalidad de Kolmogorov-Smirnov ($P = 0.1$) para los atributos dasométricos de *P. hartwegii* por intervalo altitudinal mostró que el diámetro normal en los intervalos altitudinales de 3 500 y 4 000 m y los datos de altura total en los intervalos altitudinales de 3 700 y 4 000 m presentaron una distribución normal (Cuadro II.4), el resto de las variables e intervalos altitudinales no se ajustaron a este tipo de distribución. En la Figura II.5-A se muestra el ajuste de los datos muestreados respecto al ajuste de distribución normal para cada uno de los intervalos altitudinales definidos.

Cuadro II.5. Estadísticas descriptivas y prueba de normalidad por Kolmogorov-Smirnov del Diámetro normal, Altura total y Cobertura de copa en cada intervalo altitudinal del Monte Tláloc, Estado de México.

Intervalo altitudinal	Diámetro normal									
	Min.	1st Qu.	Median	Mean	3rd Qu.	Max.	Desv. Est.	Var.	Kolmogorov-Smirnov	P-value
3500	1.7	11.97	24.75	23.95	32.15	62.2	14.125	199.53	0.079967	0.2051
3700	4.8	13.5	44.7	36.59	52.55	72.8	20.430	417.41	0.16499	0.002582
3900	3.8	7.55	15.35	21.1	35.08	52.9	15.70	246.51	0.17911	2.46E-05
4000	4.5	11.4	19.8	21.13	27.3	59.5	11.636	135.41	0.086584	0.2085
Intervalo altitudinal	Altura total									
	Min.	1st Qu.	Median	Mean	3rd Qu.	Max.	Desv. Est.	Var.	Kolmogorov-Smirnov	P-value
3500	1	8.787	14.6	13.565	18.17	30.21	7.083	50.16	0.091306	0.08038
3700	1.7	6.95	20.7	18.64	26.6	51.4	11.795	139.12	0.11657	0.1132
3900	1.1	3.675	7.35	9.797	16.8	26.6	6.766	45.78	0.17293	5.86E-05
4000	1.9	4.85	7.2	7.613	9.7	16.9	3.420	11.69	0.078197	0.3492
Intervalo altitudinal	Cobertura de copa									
	Min.	1st Qu.	Median	Mean	3rd Qu.	Max.	Desv. Est.	Var.	Kolmogorov-Smirnov	P-value
3500	0.23	20.15	76.87	105.57	162.41	493	103.26	10662.33	0.15382	4.10E-05
3700	2.2	22.61	129.75	165.97	277.19	647	144.18	20787.65	0.13458	0.03265
3900	0.95	9.205	30.88	93.762	138.14	482	120.86	14607.07	0.22363	1.65E-08
4000	1.63	14.64	49.48	74.68	83.7	655	104.29	10876.67	0.24182	3.72E-11

Dentro de la distinción de intervalos altitudinales, al comparar los resultados del Cuadro II.4, la disminución del crecimiento de *P. hartwegii* es mucho más evidente en las poblaciones que se encuentran en los límites inferior y superior de su intervalo de distribución, siendo

consistente con los resultados que obtuvieron Astudillo-Sánchez *et al.* (2017) en el Monte Tláloc. Los resultados también son consistentes con lo que describen Alfaro-Ramírez *et al.* (2017) en el Nevado de Toluca, en donde indican que conforme incrementa la altitud y la especie se acerca al límite superior del bosque, tanto la altura como la densidad de individuos se reduce gradualmente.

En este sentido, los valores del Cuadro II.4 muestran que en el intervalo altitudinal en el que mejor se desarrolla *P. hartwegii* es el de 3700 m, en donde se encontraron los diámetros y alturas más grandes; este comportamiento coincide con lo expresado por Dyakov (2010), quien señala que un gradiente ambiental tiene efectos sobre el comportamiento de las plantas.

El comportamiento en la altura de *Pinus hartwegii* es consistente con los resultados de Alfaro-Ramírez (2017), pues a partir de los 3700 m, la reducción gradual de las alturas es perceptible. Scherrer *et al.* (2021) identificaron que variaciones en temperatura, precipitación y eventos de perturbación como la ocurrencia de incendios y plagas, sí genera diferencias en la estructura del dosel en bosques de coníferas, los resultados observados en los valores del diámetro y altura de *P. hartwegii* son consistentes con esta aseveración; pues aun cuando las medias no parecen mostrar diferencias significativas en todos los intervalos altitudinales, sí las hay dentro de los valores máximos que mostraron estos atributos.

Una vez definidos los intervalos altitudinales, se comprobó la normalidad de los datos por intervalo altitudinal a través de la prueba de Kolmogorov-Smirnov. Dado que se presentó no normalidad en los datos, se corrió la prueba de Kruskal-Wallis para la comparación de medias de los atributos por intervalos altitudinales. Los P -value de los tres atributos mostraron que las muestras no provienen de una misma población (distribución). La comparación de pares por Wilcoxon (Figura II.5-B) mostró que, para el caso de diámetro normal, se presentaron diferencias al 0.001 en el intervalo altitudinal de 3 700 m con respecto al intercepto marcado por los 3 500 m; A 3 900 y 4 000 m las diferencias no fueron significativas ($P < 0.05$). La altura total mostró diferencias en los 3 700 m, ($P < 0.01$) en los 3 900 m y ($P < 0.0001$) en los 4 000 m respecto a los 3 500 m (intercepto); la cobertura de copa únicamente mostró diferencias ($P < 0.05$) en los 3 700 m respecto a los 3 500 m (intercepto), a 3 900 y 4 000 m no se encontraron diferencias significativas.

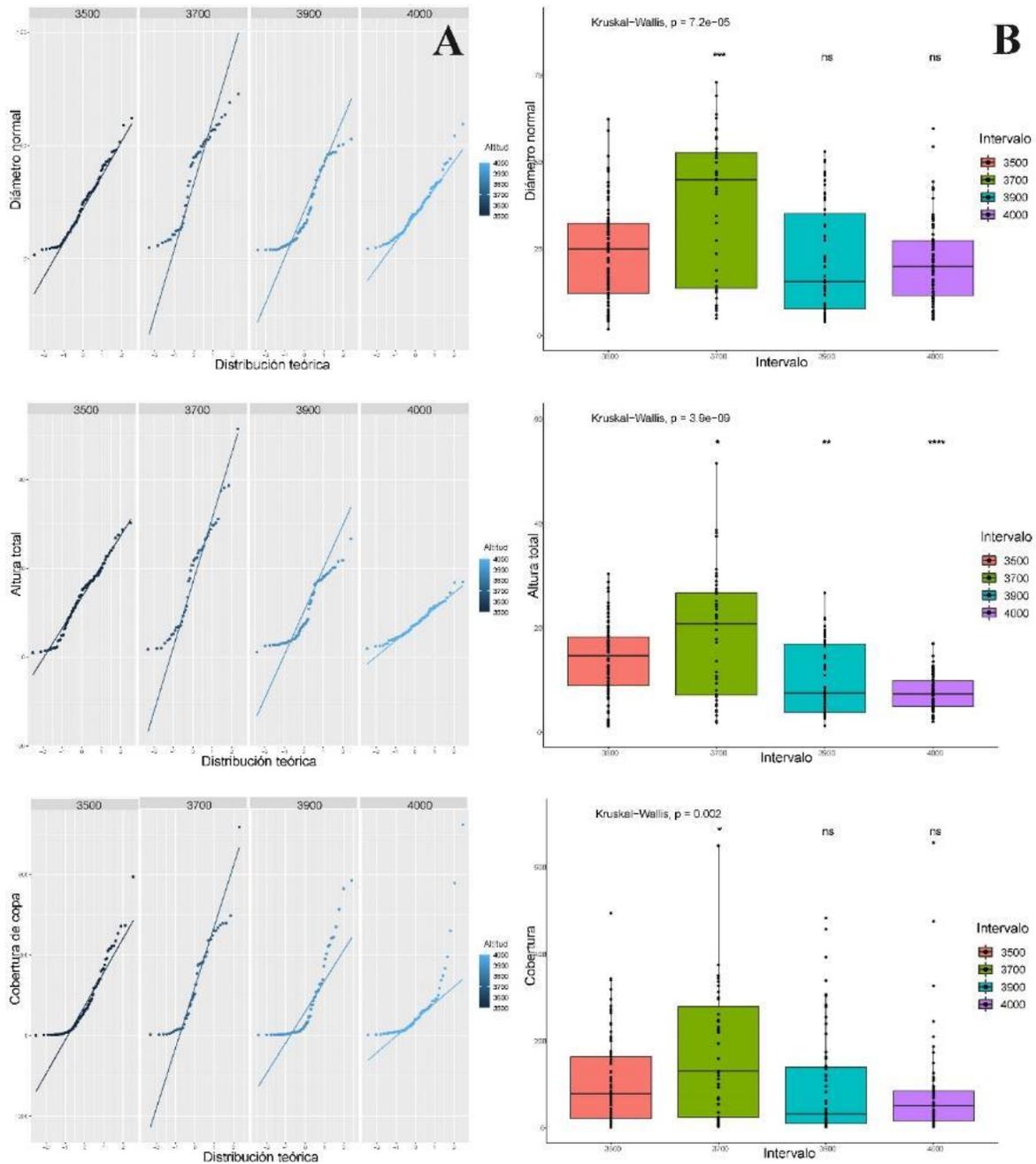


Figura II.5. Ajuste de los datos muestreados de Diámetro normal, Altura total y Cobertura de copa a la distribución teórica normal dentro de los intervalos altitudinales definidos (3500, 3700, 3900 y 4000 m) (inciso A); Estadístico de Kruskal-Wallis y comparación de pares por prueba de Wilcoxon para Diámetro normal, Altura total y Cobertura de copa en cada uno de los intervalos altitudinales definidos (inciso B) en el Monte Tláloc, Estado de México. Nivel de significancia: ns $p > 0.05$, * $p \leq 0.05$, ** $p \leq 0.01$, *** $p \leq 0.001$, **** $p \leq 0.0001$.

Cuadro II.6. Resultados de la prueba de Kruskal-Wallis para la comparación de medias de Diámetro normal, Altura de total y Cobertura de copa entre regiones altitudinales del Monte Tláloc.

Variable	Chisq	P-value
Diámetro normal	21.799	7.18E-05
Altura total	42.04589	3.92E-09
Cobertura de copa	14.74913	0.002044088

El Índice de Moran rechazó la hipótesis nula de aleatoriedad, demostrando que, en los valores de las muestras, la autocorrelación espacial sí tiene efecto. Al respecto, el p-value del índice (Cuadro II.6) evidenció que la mayor influencia de la autocorrelación espacial se presentó en los intervalos altitudinales intermedios (3700 y 3900 m), siendo estas las regiones en las que el p-value fue menor. En el Apéndice II.2 se presenta de manera gráfica el comportamiento del I. de Moran en cada uno de los intervalos altitudinales; se observa que la pendiente del estadístico de Moran es mayor en los intervalos altitudinales en los que el p-value fue menor.

Cuadro II.7. Resultados del estadístico del Índice de Moran del Diámetro normal, Altura total y Cobertura de copa en los intervalos altitudinales definidos en el Monte Tláloc.

Intervalo altitudinal	Diámetro normal			
	I. Moran observado	Expectativa	Varianza	P-value
3500	0.0753	-0.0120	0.0041	0.0854
3700	0.4415	-0.0217	0.0073	3.06E-08
3900	0.4489	-0.0159	0.0053	9.90E-11
4000	0.0869	-0.0143	0.0047	0.0699
Intervalo altitudinal	Altura total			
	I. Moran observado	Expectativa	Varianza	P-value
3500	0.1375	-0.0120	0.0041	0.0096
3700	0.4937	-0.0217	0.0072	5.48E-10
3900	0.4204	-0.0159	0.0053	1.16E-09
4000	0.2347	-0.0143	0.0048	0.0002
Intervalo altitudinal	Cobertura de copa			
	I. Moran observado	Expectativa	Varianza	P-value
3500	0.0339	-0.0120	0.0040	0.2335
3700	0.2048	-0.0217	0.0070	0.0034
3900	0.2114	-0.0159	0.0051	0.0007
4000	0.0993	-0.0143	0.0037	0.0311

Los resultados de la autocorrelación espacial fueron consistentes con Aldrich, Parker, Ward, & Michler (2003) y Soto, Salas, Donoso & Uteau (2010), en donde señalan que la agregación espacial es la desviación más común en los ecosistemas forestales; es decir, que la regla general es que haya un nivel de autocorrelación espacial, aunque este sea bajo. Sin embargo, Soto *et al.* (2010) señalan que, en ecología forestal un supuesto común es que los árboles de tamaño pequeño presentan un patrón espacial agrupado, y los árboles de tamaño grande se distribuyen de forma aleatoria. En el Monte Tláloc, este supuesto no parece cumplirse por completo, ya que para los árboles de gran tamaño de *P. hartwegii* también presentaron un comportamiento gregario, siendo mayor en el intervalo altitudinal de 3700, en donde se registraron los valores mayores de diámetro y altura (Niklas, 1994; Vargas-Silva, 2019); sin embargo, en condiciones ambientales limitantes, este comportamiento gregario no se presenta, lo que sugiere que, en un escenario de mayor competencia por recursos, los árboles dominantes tenderán a suprimir a los árboles más jóvenes. Liu & Jin (2021) llegaron a una conclusión similar en cuanto a la disponibilidad de nutrientes y establecimiento de árboles suprimidos en el noreste de China, lo que podría responder al tipo de distribución espacial que mostró el diámetro en los intervalos altitudinales extremos.

Adicional a estas observaciones, Biswas, Xiang & Li (2021) describen que condiciones de cambio en el entorno afectan la autocorrelación espacial de las especies; en este sentido, si se considera al gradiente altitudinal y los cambios inherentes en factores ambientales como el cambio en los valores de temperatura y la precipitación, podría establecerse que cada intervalo altitudinal presenta condiciones abióticas distintas; entonces los resultados del índice de autocorrelación espacial son consistentes con las observaciones que hacen Biswas *et al.* (2021), considerando que en el intervalo de los 3500 msnm, *P. hartwegii* está llegando a su límite xérico en el Monte Tláloc, y que en los intervalos altitudinales más altos, *P. hartwegii* se acerca a su límite superior de distribución.

Estructura, diversidad y composición de las comunidades vegetales

El conteo de frecuencias arrojó un total de 7 711 individuos pertenecientes a 21 especies. Se registraron 13 especies del estrato herbáceo, siete del estrato arbustivo y una del estrato arbóreo, la frecuencia de cada especie se muestra en la (Cuadro II.8), en la Figura II.6 se presentan fotografías de los estratos verticales identificados en los intervalos altitudinales.

Cuadro II.8. Registro de especies identificadas por estrato vegetal (superior, intermedio e inferior) en cada intervalo altitudinal definido (3500, 3700, 3900 y 4000 m) en el Monte Tláloc; la letra que acompaña entre paréntesis a cada especie indica la forma de crecimiento que presenta (A) árbol, (a) arbusto, (h) hierba.

Especie	Estrato Superior				Estrato Intermedio				Estrato Inferior				Total general
	3500	3700	3900	4000	3500	3700	3900	4000	3500	3700	3900	4000	
<i>Acaena elongata</i> (a)					1								1
<i>Alchemilla procumbens</i> (h)									897	2383	1101	225	4606
<i>Arbutus xalapensis</i> (a)					1								1
<i>Archibaccharis hieracioides</i> (h)									1	10			11
<i>Baccharis conferta</i> (a)					8								8
<i>Brachypodium Mexicanum</i> (h)									4		1	10	15
<i>Calamagrostis tolucensis</i> (h)									87	58	243	208	596
<i>Calandrinia acaulis</i> (h)											1	13	14
<i>Galium aschenbornii</i> (a)					23								23
<i>Gnaphalium liebmanii</i> (h)											10	8	18
<i>Lithospermum distichum</i> (h)												18	18
<i>Lupinus montanus</i> (h)									24	18	382	2	426
<i>Oxalis alpina</i> (h)									25	74	1208	133	1440

<i>Penstemon gentianoides (h)</i>									52	79	60	5	196
<i>Pinus hartwegii (A)</i>	78	44	57	66	6	3	7	5					266
<i>Potentilla ranunculoides (h)</i>									8			4	12
<i>Senecio cinerarioides (a)</i>					7	9	1	2					19
<i>Senecio mairetianus (a)</i>					7	1							8
<i>Senecio roseus (h)</i>												20	20
<i>Stevia monardifolia (h)</i>									7	2			9
<i>Symphoricarpos microphyllus (a)</i>					4								4
Total general	78	44	57	66	57	13	8	7	1105	2624	3006	646	7711

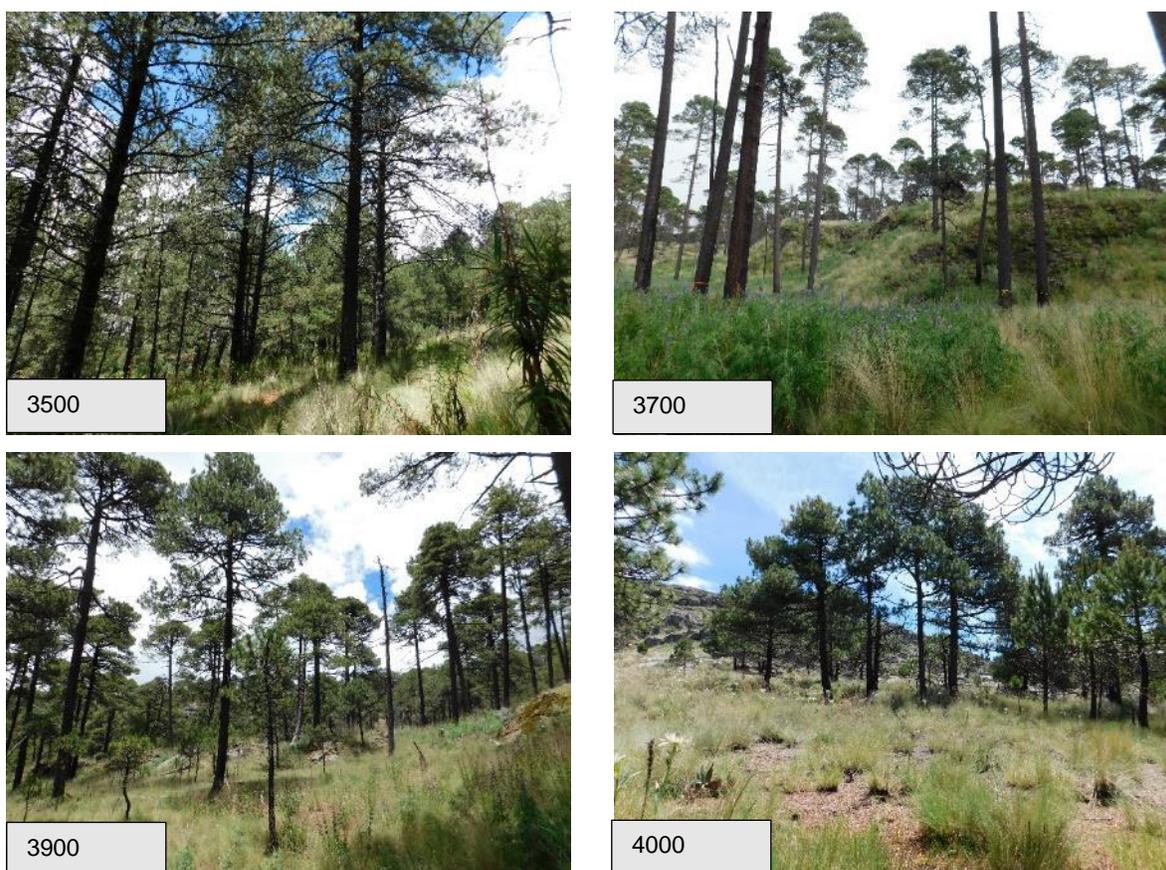


Figura II.6. Estratos verticales observados a lo largo del gradiente altitudinal de *Pinus hartwegii* en el Monte Tláloc, México

Los resultados brindan una aproximación general de la composición del ecosistema en el gradiente completo de *P. hartwegii*, si bien, el número de especies varió respecto a las identificadas por Sánchez-González & López-Mata (2003) en el Monte Tláloc, Santillana (2013) en la Cuenca del Río Magdalena, Vázquez (2014) en Cofre de Perote y Mejía *et al.* (2018) en el Nevado de Toluca, la composición florística es consistente con sus observaciones respecto a las comunidades vegetales asociadas a *P. hartwegii*. Por tanto, la variación en la riqueza específica se puede atribuir a las distintas condiciones ambientales en cada sitio de estudio, intensidad o temporada de muestreo si se consideran los resultados de Sánchez-González & López-Mata (2003).

De acuerdo con el IVI, los cuatro intervalos altitudinales establecieron a *P. hartwegii* como la especie de mayor valor dentro de las comunidades vegetales. Las especies que mayor valor

de importancia mostraron después de *P. hartwegii* fueron: *Alchemilla procumbens*, *Calamagrostis tolucensis*, *Penstemon gentianoides* en los intervalos altitudinales de 3500 y 3700 m; *Lupinus montanus*, *Calamagrostis tolucensis* y *Alchemilla procubens* en el intervalo altitudinal de 3900 m; y *Calamagrostis tolucensis*, *Alchemilla procubens* y *Oxalis alpina* a 4000 m (Figura II.7).

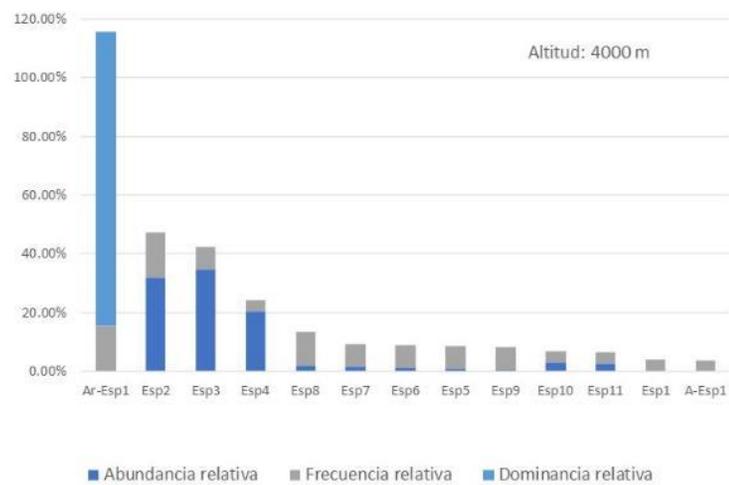
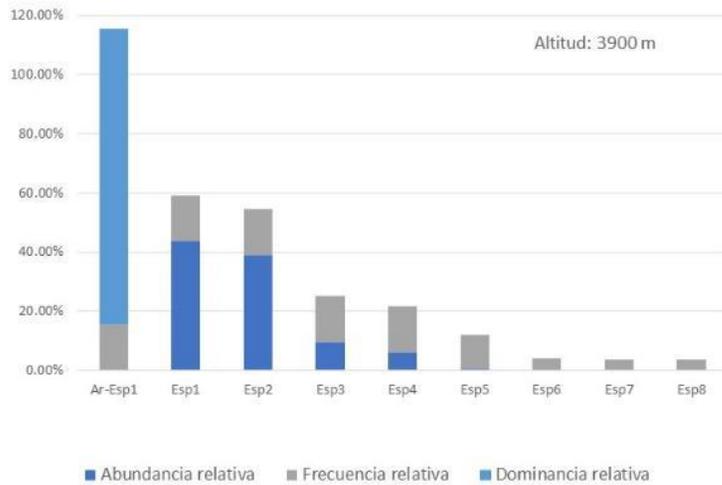
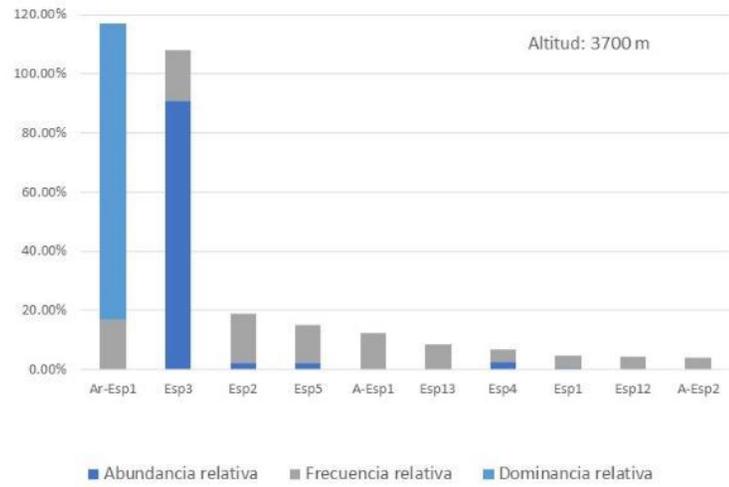
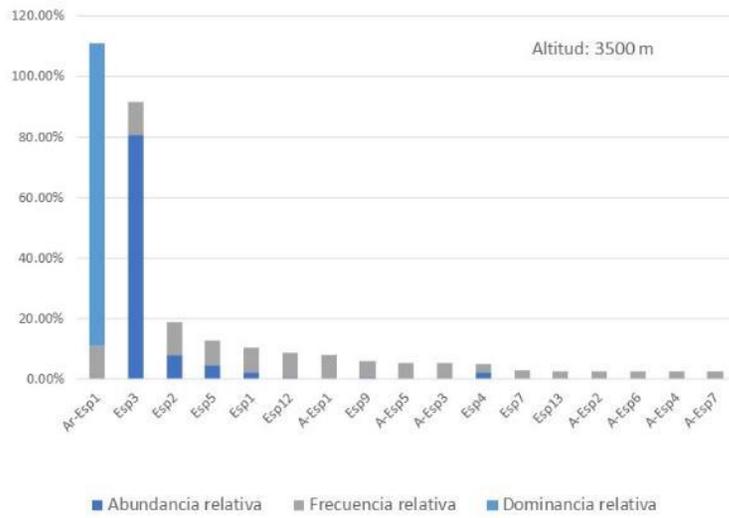


Figura II.7. Índice de valor de importancia (IVI) por cada intervalo altitudinal definido (3500, 3700, 3900 y 4000 m) en el Monte Tláloc. Ar-Esp1: *Pinus hartwegii*, A-Esp1: *Senecio cinerarioides*, A-Esp2: *Senecio mairitianus*, A-Esp3: *Baccharis conferta*, A-Esp4: *Acaena elongata*, A-Esp5: *Galium aschenbornii*, A-Esp6: *Symphoricarpos microphyllus*, A-Esp7: *Arbutus xalapensis*, Esp1: *Lupinus montanus*, Esp2: *Calamagrostis tolucensis*, Esp3: *Alchemilla procumbens*, Esp4: *Oxalis alpina*, Esp5: *Penstemon gentianoides*, Esp6: *Gnaphalium liebmannii*, Esp7: *Brachypodium Mexicanum*, Esp8: *Calandrinia acaulis*, Esp9: *Potentilla ranunculoides*, Esp10: *Senecio roseus*, Esp11: *Lithospermum distichum*, Esp12: *Stevia monardifolia*, Esp13: *Archibaccharis hieracioides*.

El IVF mostró que las especies que mayor valor presentaron fueron: *P. hartwegii*, *Calamagrostis toluensis*, *Alchemilla procumbens* y *Penstemon gentianoides* en el intervalo altitudinal de los 3500 m; *P. hartwegii*, *Alchemilla procumbens*, *Calamagrostis toluensis* y *Penstemon gentianoides* en el intervalo altitudinal de 3700 m; *P. hartwegii*, *Lupinus montanus*, *Calamagrostis toluensis* y *Alchemilla procumbens* en el intervalo altitudinal de los 3900 m; y *Calamagrostis toluensis*, *P. hartwegii*, *Alchemilla procumbens* y *Lithospermum distichum* en el intervalo de los 4000 m (Figura II.8).

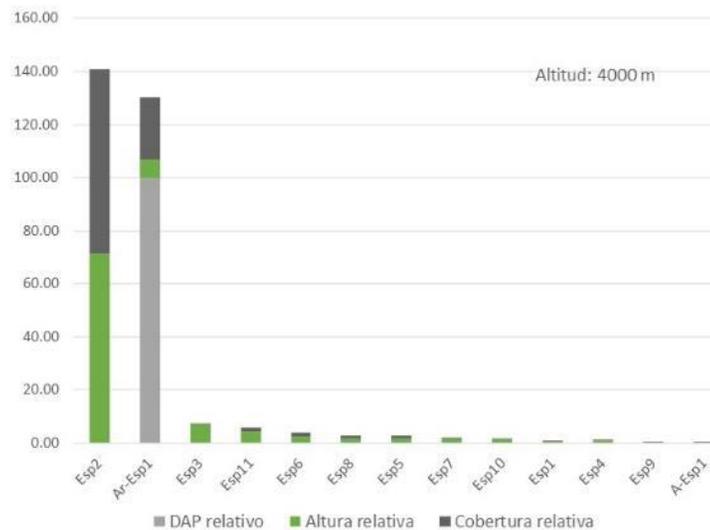
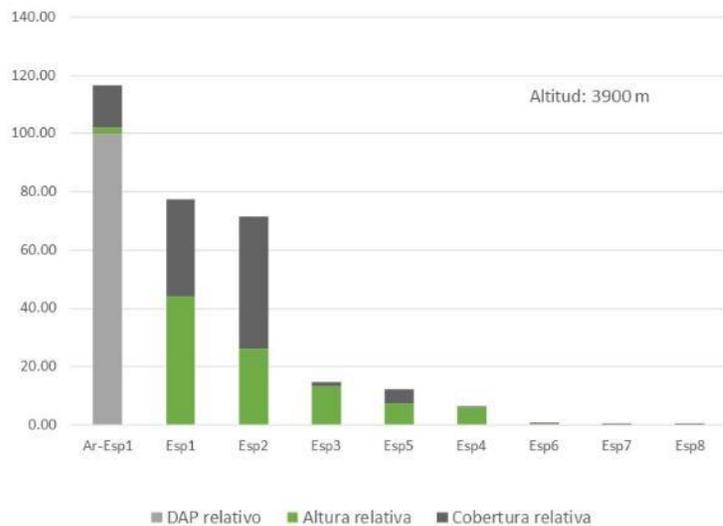
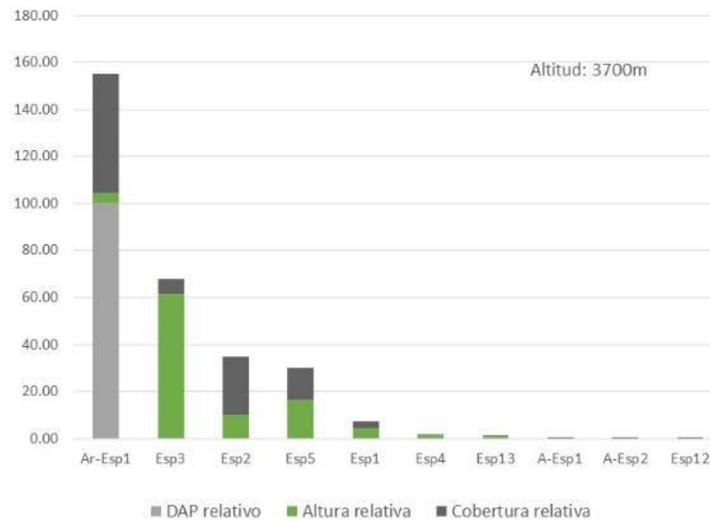
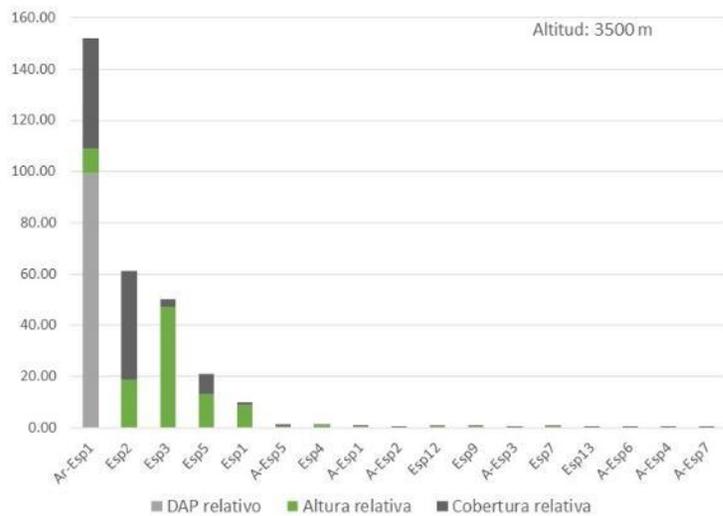


Figura II.8. Índice de valor forestal (IVF) por cada intervalo altitudinal definido (3500, 3700, 3900 y 4000 m) en el Monte Tláloc. El significado de las abreviaciones puede consultarse en la Figura II.7.

El IVI y el IVF se utilizaron de manera complementaria para jerarquizar la dominancia de cada especie dentro de los intervalos altitudinales; los resultados respecto a estos índices son consistentes con los resultados del IVI que encontraron Sánchez-González & López-Mata (2003) y Mejía *et al.* (2018); sin embargo, el IVI que reporta Vázquez (2014) para el estrato inferior sí difiere del IVI observado en el Monte Tláloc. Vázquez (2014) señala que las especies con mayor IVI son *Calamagrostis schiedeana*, *Calamagrostis riges*, *Ottoa oenanthoides* y *Senecio roseus*. Respecto a Santillana (2013), los valores del IVI tampoco fueron consistentes, su estudio reporta a *Bromus cathaeticus*, *Cinna poaformis*, *Agrostis stolonifera* y *Cirsium nivale* como las especies con mayor IVI. Lo anterior, al igual que el número de especies se puede atribuir a las diferencias en las condiciones ambientales presentes en los sitios de estudio.

En cuanto a la diversidad alfa, el Cuadro II.9 y Figura II.9 muestran los resultados obtenidos después de comprobar los supuestos de normalidad para los valores de los índices, y realizar la comparación de medias. El índice de Margalef mostró una mayor riqueza específica para el intervalo altitudinal de 3500 m (1.54), seguido por los intervalos altitudinales de 4000, 3900 y 3700 m, aunque estadísticamente la prueba de medias no mostró ninguna diferencia. El índice de Shannon-Wiener mostró una mayor diversidad (especies/abundancia relativa) en el intervalo altitudinal de los 4000 m (1.33), seguido por los intervalos altitudinales de 3900, 3500 y 3700 respectivamente. En este caso la prueba de comparación de medias indica que la diversidad a los 3700 m es menor y significativamente diferente de las demás altitudes, esto es consistente con el índice de Simpson que también tiene el menor valor en el intervalo altitudinal de los 3700 m y en general presenta valores y una mayor dominancia de algunas especies en 4000, 3900 y 3500 m. Los valores medios para el índice de equidad indican una diferencia entre las mayores y menores altitudes, lo cual se comprueba con la comparación de medias.

Cuadro II.9. Índices de diversidad alfa (Margalef, Shannon-Wiener, Simpson, Equidad) de los intervalos altitudinales en el Monte Tláloc, Estado de México.

Intervalo altitudinal	Número de especies	Índice de Margalef	Índice de Shannon-Wiener	Índice de Simpson	Equidad
3500	17	1.54	1.22	0.53	0.21
3700	10	0.81	0.52	0.22	0.21
3900	10	0.91	1.23	0.64	0.46
4000	13	1.13	1.33	0.66	0.50

Berger & Puettman (2000) y Franklin & Van Pelt (2004) establecieron que la composición del estrato arbóreo y las características de forma y estructura del rodal influyen de manera dinámica con los patrones de diversidad del sotobosque; en este sentido, los valores de riqueza y equidad obtenidos son consistentes con los resultados de los atributos dasométricos de *P. hartwegii*; es decir, los mayores valores en el intervalo altitudinal de 3 700 m y los valores más bajos de los índices de Shannon-Wiener, Margalef y Simpson; esto podría ser explicado por las relaciones de coexistencia y competencia que se establecen, ya que los recursos existentes se destinan al crecimiento de la especie de pino.

La diversidad y presencia de especies con forma de vida arbustiva es muy baja en el área de estudio, principalmente en los intervalos intermedios, lo que podría ser un efecto a la cantidad de radiación que reciben los doseles inferiores (Rangel Pinagé *et al.* 2022), tomando en cuenta que en estos intervalos se mostraron los valores más altos de *P. hartwegii*, implicando una disminución en la cantidad de radiación en doseles inferiores.

La baja presencia de arbustivas también podría ser un efecto indirecto de la ocurrencia de incendios en el bosque de *P. hartwegii* (Rodríguez-Trejo, 2003), al respecto, Islas Madrid *et al.* (2012) señalan que *Lupinus montanus* y *Penstemon gentianoides* (hierbas con mayor presencia y tamaño en intervalos intermedios) han sido señaladas como indicadoras de áreas incendiadas, por lo que la amplia dominancia de estas podría estar afectando la capacidad de establecimiento de especies arbustivas. Espinoza-Martínez, Rodríguez-Trejo & Zamudio-Sánchez, (2008), Ortiz-Rodríguez & Rodríguez-Trejo (2008) han brindado información acerca de la respuesta de *P. hartwegii* a la presencia-ausencia de incendios y su respuesta en la diversidad en el sotobosque, por otro lado, Rangel Pinagé *et al.* (2022) resaltaron que los bosques quemados muestran una gran variación vertical de acuerdo con el tiempo

transcurrido desde la perturbación. En este sentido, la época de incendios (marzo – mayo) tendría un efecto negativo sobre las especies arbustivas, que difícilmente podrían sobrevivir a ellos cuando coinciden con el periodo del año en que más estrés hídrico sufre la planta. Espinoza-Martínez *et al.* (2008) mencionan que, tras la ocurrencia de los incendios, los brinzales de *P. hartwegii* muestran una mayor supervivencia como respuesta a la disminución de especies competidoras. Por lo tanto, la presencia de incendios forestales podría propiciar un incremento en la diversidad y cobertura de herbáceas, pues durante la ocurrencia de los incendios, el área cubierta por los pastizales disminuye, dando pie a la aparición de nuevos individuos en el estrato inferior.

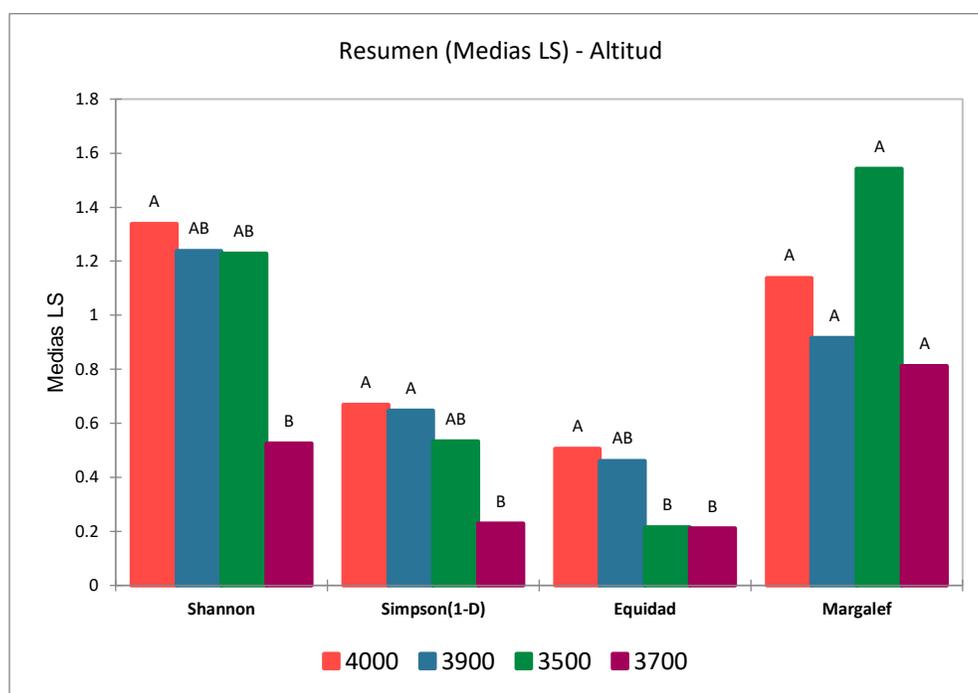


Figura II.9. Prueba de comparación de medias para los índices de diversidad alfa por intervalo altitudinal en el Monte Tláloc. Letras diferentes indican los grupos en que se encontraron.

Respecto a la diversidad beta, el índice de similitud/disimilitud de Sorensen cuantitativo mostró que las comunidades vegetales de los intervalos altitudinales 3500 – 3900 m mostraron mayor similitud (58.6 %) respecto a los demás pares altitudinales. Por el contrario, los intervalos altitudinales 3700 – 3900 m mostraron el mayor recambio de especies (22.7 %).

Cuadro II.10. Índice de diversidad beta (Sorensen cuantitativo) para la comparación de pares entre intervalos altitudinales del Monte Tláloc.

Intervalos altitudinales	Sorensen %
3500-3700	56.85
3500-3900	58.06
3500-4000	40.39
3700-3900	49.62
3700-4000	22.70
3900-4000	36.97

Los valores del índice de Sorensen son consistentes respecto a la respuesta de los índices de diversidad alfa; es decir, los intervalos altitudinales que mostraron mayor variación en la composición de especies fueron los de 3700 y 4000 m. De la misma manera, mostraron el menor (3700 m) y mayor (4000 m) índice de equidad (Shannon-Wiener) e índice de dominancia (Simpson).

Los emparejamientos de los intervalos altitudinales de 3900 m y 3500 m también mostraron los valores más bajos del índice de Sorensen en su interacción con el intervalo altitudinal de los 4000 m. Sin embargo, aunque el intervalo altitudinal de los 3500 m es el contrario extremo del intervalo de los 4000 m, fue con quien mayor similitud tuvo en la composición de especies, lo que podría indicar que los valores de los atributos dasométricos de *P. hartwegii* tienen un mayor efecto sobre la presencia/ausencia de especies que las variaciones altitudinales, pudiendo reflejar un mayor efecto de microclimas bajo el dosel de *P. hartwegii* (Rangel Pinagé *et al.*, 2022). Con base en los resultados obtenidos para los diferentes índices, se rechaza la hipótesis de igualdad de diversidad y composición de especies a lo largo del gradiente altitudinal; con excepción del índice de Margalef en donde si hay evidencia significativa para aceptar la hipótesis de igualdad en los valores de riqueza.

Conclusiones.

La función de distribución de probabilidad que mejor se ajustó al comportamiento de los atributos dasométricos evaluados de *P. hartwegii* fue Weibull; con base en el parámetro de escala fue posible inferir la influencia del gradiente altitudinal en la altura total de *P.*

hartwegii. Por lo cual se descarta la hipótesis nula de que las muestras de los atributos dasométricos evaluados de *P. hartwegii* de cada intervalo altitudinal provienen de un mismo modelo de distribución de probabilidad. Se rechaza la hipótesis nula de aleatoriedad espacial entre dichos atributos de *P. hartwegii*; ya que hay evidencias de la presencia de autocorrelación espacial.

La diversidad alfa y beta mostraron diferencias en al menos un intervalo altitudinal, por lo que se rechaza la hipótesis nula de igualdad en los valores medios, por tanto, el gradiente altitudinal sí tienen influencia en los valores encontrados.

Los hallazgos sobre el comportamiento de la comunidad vegetal sugieren que la altitud afecta la permanencia de especies que no resultan ser dominantes dentro de la comunidad; sin embargo, el comportamiento del dosel superior a lo largo del gradiente altitudinal también parece afectar el comportamiento de las especies que se desarrollan en por debajo de este. Por otro lado, el comportamiento de *Pinus hartwegii* a lo largo del gradiente altitudinal sugiere que las condiciones ambientales identificadas en el intervalo altitudinal de los 3700 m serán las idóneas para su desarrollo.

Estos resultados sugieren que, si se busca promover la conservación la conservación de la biodiversidad, las propuestas de manejo forestal deberán considerar el efecto del gradiente altitudinal y del dosel superior para incrementar la capacidad competitiva de hierbas y arbustos que se se vieron suprimidos por las especies dominantes.

Bibliografía

Alfaro-Ramírez, F. U.; Arredondo-Moreno, J. T.; Pérez-Suárez, M.; Endara-Agramont, A. R. 2017. *Pinus hartwegii* Lindl. treeline ecotone: structure and altitudinal limits at Nevado de Toluca, Mexico. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 23(2), 261-273.

Ali, A., Yan E. R., Chang S. X., Cheng J.-Y., & Liu. X.-Y. 2017. Community-weighted mean of leaf traits and divergence of wood traits predict aboveground biomass in secondary subtropical forests. *Science of the Total Environment*, 574, 654 – 662. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.09.022>

Antúnez, P., Quiñones-Pérez, C., Santiago-García, E. & Suárez-Mota, M. 2018. Funciones de densidad: una aplicación para delimitar intervalos óptimos de clima y fisiografía para especies forestales. *Agrociencia*, 52, 1031 – 1042.

Arriaga, L. & Gómez, L. 2004. Posibles efectos del cambio climático en algunos componentes de la biodiversidad de México. En: Martínez, J.; Fernández-Bremauntz, A. Cambio Climático: Una Visión desde México. INE/SEMARNAT. México, D.F. ISBN 968-817-704-0.

Astudillo-Sánchez, C. C.; Villanueva-Díaz, J.; Endara-Agramont, A. R.; Nava-Bernal, G. E.; Gómez-Albores, M. A. 2017. Influencia climática en el reclutamiento de *Pinus hartwegii* Lindl. del ecotono bosque – pastizal alpino en Monte Tláloc, México. *Agrociencia*, 51(1), 105 – 118.

Barthélémy, D., & Caraglio, Y. 2007. Plant Architecture: A Dynamic, Multilevel and Comprehensive Approach to Plant Form, Structure and Ontogeny. *Annals of Botany*, 99(3), 375–407. doi:10.1093/aob/mcl260

Berger, A. & Puettman, K. 2000. Overstory composition and stand structure influence herbaceous plant diversity in the mixed aspen forest of Northern Minnesota, *The American Midland Naturalist*, 143(1), 111-125. [https://doi.org/10.1674/0003-0031\(2000\)143\[0111:OCASSI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1674/0003-0031(2000)143[0111:OCASSI]2.0.CO;2)

Bermeo, D. 2010. Determinación y caracterización de tipos funcionales de plantas (TFPs) en bosques secundarios dentro de un gradiente altitudinal y su relación con variables bioclimáticas. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 126 p.

Biswas, S., Xiang, J. & Li, H. 2021. Disturbance effects on spatial autocorrelation in biodiversity: An overview and call for study. *Diversity*, 13(44), 167 <https://doi.org/10.3390/d13040167>.

Bliss, C., Reinker, K. 1964. A Lognormal approach to diameter distributions in even-aged stands. *Forest Science*, 10 (3), 350-360 <https://doi.org/10.1093/forestscience/10.3.350>

Bottero, A., Meloni, F., Garbarino, M., Motta, R. 2022. Temperate coppice forests in north-western Italy are resilient to wild ungulate browsing in the short medium term. *Forest Ecology and Management*, 523. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120484>

- Calderón de Rzedowski, G. & Rzedowski, J. 2005. Flora fanerogámica del Valle de México. Michoacán, México: INECOL-CONABIO pp: 35, 47.
- Cao, Q. 2004. Predicting parameters of a Weibull function for modeling diameter distribution. *Forest Science*, 50 (5), 682-685 <https://doi.org/10.1093/forestscience/50.5.682>
- Celemin, J. 2009. Autocorrelación espacial e indicadores locales de asociación espacial: Importancia, estructura y aplicación. *Revista Universitaria de Geografía*, 18 (01), 11-31.
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) 1999. 'Geología'. Escala 1:250000. Extraído del Inventario de Información Geográfica. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI-1992), México.
- Correa-Díaz, A., Gómez-Guerrero, A., Vargas-Hernández, J. J., Rozenberg, P. & Howarth, W. R. 2020. Long-term wood micro-density variation in alpine forests at Central México and their spatial links with remotely sensed information. *Forests*, 11(4), 452. <https://doi.org/10.3390/f11040452>.
- Cortez-Fernandez, C. 2006. Variación altitudinal de la riqueza y abundancia relativa de los anuros del Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrado Cotapata. *Ecología en Bolivia*, 41(1) 46 – 64.
- Dar, J., Subashree, K., Raha, D., Kumar, A., Kumar, P., & Khan, M. 2019. Tree diversity, biomass and carbon storage in sacred groves of Central India. *Environmental Science and Pollution Research*, 26, 37212 – 37227
- De Bello, F., Carmona, C., Dias, A., Götzenberger, L., Moretti, M., & Berg, M. 2021. Handbook of Trait-Based Ecology: From Theory to R Tools. Cambridge: Cambridge University Press. <http://doi:10.1017/9781108628426>.
- Deng, Y., Wang, M., Yousefpour, R. & Hanewinkel, M. 2021. Abiotic disturbances affect forest short-term vegetation cover and phenology in Southwest China, *Ecological Indicators*, 124, 107393 ISSN 1470-160X, <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107393>.
- Díaz García-Cervigón, J. 2015. Estudio de Índices de vegetación a partir de imágenes aéreas tomadas desde UAS/RPAS y aplicaciones de estos a la agricultura de precisión. Tesis de maestría. Universidad Complutense de Madrid, Facultad de Geografía e Historia.

Dyakov, N. 2010. Gradient analysis: theory, approaches and application. *Nauka za Gorata*, 47(4) 3 – 14.

Endara-Agramont, A. R.; Franco-Maass, S.; Nava-Bernal, G.; Valdez-Hernández & J. I. 2011. Estructura y regeneración en bosques tropicales de alta montaña: el caso del Parque Nacional Nevado de Toluca en: Bosques y árboles del Trópico Mexicano: estructura, crecimiento y usos. Universidad de Guadalajara.

Endara-Agramont, A. R.; Franco-Maass, S.; Nava-Bernal, G.; Valdez-Hernández, J. I. & Fredericksen, T. S. 2012. Effect of human disturbance on the structure and regeneration of forests in the Nevado de Toluca National Park, Mexico. *Journal of Forestry Research* 23(1) 39 – 44. <https://doi.org/10.1007/s11676-012-0226-8>

Espinoza-Martínez, L. A.; Rodríguez-Trejo, D. A.; Zamudio-Sánchez, F.J. 2008. Sinecología del sotobosque de *Pinus hartwegii* dos y tres años después de quemas prescritas. *Agrociencia*, 42, 717 – 730.

Ferregueti, A., Bezerra de Menezes, M., Pereira-Ribeiro, J., Duarte, C. & Godoy, H. 2021. Influence of altitude and climate on species richness and endemism: A study case with non-volant small mammals in the Atlantic Forest, Brazil. *Austral Ecology*, 46(4), 603 – 612. <https://doi.org/10.1111/aec.13010>.

Fick, S. & Hijmans, R. 2017. WorldClim 2: nuevas superficies climáticas de resolución espacial de 1 km para áreas terrestres globales. *Revista Internacional de Climatología* 37 (12): 4302-4315

Franklin, J., Van Pelt, R. 2004. Spatial aspects of structural complexity in Old-growth Forest. *Journal of Forestry*, 102 (3). <https://doi.org/10.1093/jof/102.3.22>

García, E. - Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). 1998. 'Climas' (clasificación de Koppen, modificado por García). Escala 1:1000000. México. http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/?vns=gis_root/clima/climas/clima1mgw

Gauthier, S., Bernier, P., Kuuluvainen, T., Shvidenko, A.Z. & Schepaschenko, D.G. 2015. Boreal forest health and global change. *Science*, 349(6250), 819 – 822. doi:10.1126/science.aaa9092

González S., Aponte H. 2022. Diversidad taxonómica y patrones de diversidad de la flora en humedales de la costa peruana. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. 46(180):730-741 <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1696>

Grau-Andrés, R., Wardle, D. A., Gundale, M.J., Foster, C. N. & Kardol, P. 2020. Effects of plant functional group removal on CO₂ fluxes and belowground C stocks across contrasting ecosystems. *Ecology*, 101(12), e03170. 10.1002/ecy.3170

Griffith, D. 2010. The Moran coefficient for non-normal data. *Journal of Statistical Planning and Inference*, 140(11), 2980 – 2990. <https://doi.org/10.1016/j.jspi.2010.03.045>

Helm, A., Zobel, M., Moles, A., Szava-Kovats, R., & Pärtel, M. 2015. Characteristic and derived diversity: implementing the species pool concept to quantify conservation condition of habitats. *Diversity and Distributions*, 21(6), 711 – 721. <https://doi.org/10.1111/ddi.12285>

Hernández, F., Navarro Mata, C., Peña Montañez, R. & Nájera Luna, A. 2017. Patrón de distribución espacial de las especies arbóreas de la región de El Salto, Durango. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 9(47), 169 – 186. <https://doi.org/10.29298/rmcf.v9i47.161>

Hirigoyen, A. & Rachid, C. 2014. Selección de funciones de distribución de frecuencias diamétricas, para *Pinus taeda*, *Eucalyptus globulus* y *Eucalyptus dunii* en Uruguay. *Bosque*, 35(3), 369 – 376.

Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias (INIFAP) - Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). 1995. 'Edafología'. Escalas 1:250000 y 1:1000000. México. http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/?vns=gis_root/

Islas Madrid, G., Rodríguez Trejo, D., Martínez Hernández, P. 2012. Diversidad del sotobosque y radiación solar en un bosque de *Pinus hartwegii* Lindl. con quema prescrita. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 4 (15) DOI: [10.29298/rmcf.v4i15.446](https://doi.org/10.29298/rmcf.v4i15.446)

Jandl, R., Spathelf, P., Bolte, A. & Prescott, C. 2019. Forest adaptation to climate change: is non-management an option? *Annals of Forest Science*, 76(48). <https://doi.org/10.1007/s13595-019-0827-x>

Jiménez-Pérez, J., Aguirre-Calderón, O. & Kramer, H. 2006. Tree Crown structure indicators in a Natural Uneven-aged mixed coniferous forest in Northeastern Mexico. In: *Monitoring*

Science and Technology Symposium: Unifying Knowledge for Sustainability in the Western Hemisphere. USDA Forest Service.

Jucker, T., Bongalov, B., Burslem D. F. R. P., Nilus, R., Dalponte, M., Lewis, S. L., Phillips, O. L., Qie, L. & Coomes, D. A. 2018. Topography shapes the structure, composition and function of tropical forest landscapes. *Ecology Letters*, 21, 989 – 1000.

Le Bagousse-Pinguet, Y., Gross, N., Maestre, F.T., Maire, V., de Bello, F., Fonseca, C. R., Kattge, J., Valencia, E., Leps, J. & Liancourt, P., 2017. Testing the environmental filtering concept in global drylands. *Journal of Ecology*, 105, 1058 – 1069.

Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., García-Gonzalo, J., Seidl, R., Delzon, S., Corona, P., Kolström, M., Lexer, M. & Marchetti, M. 2010. Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest ecology and Management*, 259(5), 698 – 709. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.023>.

Liu, Z., Li, B. & Jin, G. 2021. Scale-dependent changes in the contributions of biotic and abiotic factors to leaf area index in a natural forest in northeast China. *Forest Ecology and Management*, 479, 118540 <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118540>.

Loustau, D., Bosc, A., Colin, A., Ogée, J., Davi, H., François, C., Dufrêne, E., Déqué, M., Cloppet, E., Arrouays, D., Le Bas, C., Saby, N., Pignard, G., Hamza, N., Granier, A., Bréda, N., Ciais, P., Viovy, N. & Delage, F. 2005. Modeling climate change effects on the potential production of French plains forests at the sub-regional level. *Tree Physiology*, 25, 813 – 823. <https://doi.org/10.1093/treephys/25.7.813>.

Manzanilla-Quiñones, U., Aguirre-Calderón, O., Jiménez-Pérez, J, Treviño-Garza, E, & Yerena-Yamallel, J. 2019. Distribución actual y futura del bosque subalpino de *Pinus hartwegii* Lindl en el Eje Neovolcánico Transversal. *Madera y Bosques*, 25(2), e2521804.

Matteucci, S., & Colma, A. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación, Serie Biología, Monografía 22. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico. Washington, D.C. 168 p.

Mejia, A., Franco-Maass, S., Endara, A. & Ávila, V. 2018. Caracterización del sotobosque en bosques densos de pino y oyamel en el Nevado de Toluca, México. *Madera y Bosques*, 24(3): e2431656. DOI: [10.21829/myb.2018.2431656](https://doi.org/10.21829/myb.2018.2431656)

- Montañez V., R., Escudero V., C. & Duque M., A. 2010. Patrones de distribución espacial de especies arbóreas en bosques de alta montaña del departamento de Antioquia, Colombia. *Revista Facultad Nacional de Agronomía*, 63(2) 5629 – 5638.
- Moreno, C. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M&T–Manuales y Tesis SEA, vol. 1. Zaragoza, 84 pp.
- Moreno-Jiménez, V., L. M. Gama-Campillo, A. Romero- García, S. Ochoa-Gaona, W. M. Contreras-Sánchez, N. del C. Jiménez-Pérez y E. E. Mata-Zayas. 2019. Características del paisaje y su relación con la diversidad y estructura de la vegetación ribereña del sureste de México. *Acta Botanica Mexicana* 126: e1487. DOI: 10.21829/abm126.2019.1487
- Morgado-González, G., Gómez-Guerrero, A., Villanueva-Díaz, J., Terrazas, T., Ramírez-Herrera, C. & Hernández de la Rosa, P. 2019. Densidad de la madera de *Pinus hartwegii* Lind. en dos niveles altitudinales y de exposición. *Agrociencia*, 53, 645 – 660.
- Nelson, T. 1964. Diameter distribution and growth of loblolly pine. *Forest Science*, 10(1), 105-114.
- Niklas, K. 1994. The scaling of plant and animal body mass, length, and diameter. *Evolution*. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1994.tb01293.x
- Ortíz-Rodríguez, J. N.; Rodríguez-Trejo, D. A. 2008. Incremento en biomasa y supervivencia de una plantación de *Pinus hartwegii* Lindl. en áreas quemadas. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 14(2), 89 – 95.
- Oyarzún, A., Donoso, P., Gutiérrez, A. 2019. Patrones de distribución de alturas de bosques antiguos siempreverde del centro-sur de Chile. *Bosque* 40(3), 355-364. DOI: 10.4067/S0717-92002019000300355
- Palacios-Wassenaar, O. M., G. Castillo-Campos, S. M. Vázquez-Torres y M. E. Medina-Abreo. 2018. Estructura y diversidad de plantas leñosas de la selva mediana subcaducifolia en el centro de Veracruz, México. *Acta Botanica Mexicana* 124. DOI: 10.21829/abm124.2018.1279
- Pérez-Harguindeguy N., Díaz S., Garnier E., Lavorel S., Poorter H., Jaureguiberry P., Bret-Harte M. S., Cornwell W. K., Craine J. M., Gurvich D. E., Urcelay C., Veneklaas E. J., Reich P. B., Poorter L., Wright I. J., Ray P., Enrico L., Pausas J. G., de Vos A. C., Buchmann N.,

Funes G., Quétier F., Hodgson J. G., Thompson K., Morgan H. D., ter Steege H., van der Heijden M. G. A., Sack L., Blonder B., Poschlod P., Vaieretti M. V., Conti G., Staver A. C., Aquino S., Cornelissen J. H. C. 2013. New handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61

Nero, B. F.; Opoku, J. (2022). Topography alters stand structure, carbon stocks and understorey species composition of *Cedrela odorata* plantation, in a semi-deciduous forest zone, Ghana. *Trees, Forest and People*, 10 <https://doi.org/10.1016/j.tfp.2022.100352>

Quesada, C. A., Phillips, O. L., Schwarz, M., Czimczik, C. I., Baker, T. R., Patiño, S., Fyllas, N. M., Hodnett, M. G., Herrera, R. *et al.* 2012. Basin-wide variations in Amazon Forest structure and function are mediated by both soils and climate, *Biogeosciences*, 9, 2203–2246, <https://doi.org/10.5194/bg-9-2203-2012>.

Quiñonez, G., De los Santos Posadas, H. M., Cruz Cobos, F., Velázquez Martínez, A., Ángeles Pérez, G., & Ramírez Valverde, G. 2015. Modelación dinámica de distribuciones diamétricas en masas mezcladas de *Pinus* en Durango, México. *Madera y Bosques*, 21(2), 59 – 71.

Rangel Pinagé, E., Bell, D., Longo, M., Gao, S., Keller, M., Silva, C., Ometto, J., Köhler, P., Frankenberg, C., Huete, A. 2022. Forest structure and solar-induced fluorescence across intact and degraded forests in the Amazon. *Remote Sensing of Environment*, 274 <https://doi.org/10.1016/j.rse.2022.112998>

Ricker, M., Gutiérrez-García, G., & Daly, D. 2007. Modeling long-term tree growth curves in response to warming climate: Test cases from a subtropical mountain forest and a tropical rainforest in México. *Canadian Journal of Forest Research*, 37, 977 – 989. <https://doi.org/10.1139/X06-304>.

Rodríguez-Trejo, D. A. 2003. Fire ecology of the mountain pine, *Pinus hartwegii*. 2do. Congreso Internacional de Ecología y Manejo de Incendios Forestales. 2B.14.

Ruíz-Aquino, F., Valdez-Hernández, J. I., Romero-Manzanares, A., Manzano-Méndez, F. & Fuentes-López, M. 2015. Spatial distribution of two oak species and ecological attributes of pine-oak woodlands from Ixtlán de Juárez, Oaxaca. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 21(1), 67 – 80.

Russo, S. E., Brown, P., Tan, S. & Davies, S. J. 2008. Interspecific demographic trade-offs and soil-related habitat associations of tree species along resource gradients. *Journal of Ecology*, 96, 192 – 203.

Rustad, L. 2006. From transient to steady-state response of ecosystems to atmospheric CO₂-enrichment and global climate change: conceptual challenges and need for an integrated approach. *Plant Ecology*, 182, 43 – 62. <https://doi.org/10.1007/s11258-005-9030-2>.

Sáenz-Romero, C., Mendoza-Maya, E., Gómez-Pineda, E., Blanco-García, A., Endara-Agramont, A., Lindig-Cisneros, R., López-Upton, J., Trejo-Ramírez, O., Wehenkel, C., Cibrián-Tovar, D., Flores-López, C., Plascencia-González, A. & Vargas-Hernández, J. J. 2020. Recent evidence of Mexican temperate forest decline and the need for ex situ conservation, assisted migration, and translocation of species ensembles as adaptive management to face projected climatic change impacts in a megadiverse country. *Canadian Journal of Forest Research*, 50, 843 – 854. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2019-0329>.

Sánchez-González, A. & López Mata, L. 2003. Clasificación y ordenación de la vegetación del norte de la Sierra Nevada, a lo largo de un gradiente altitudinal. *Anales del Instituto de Biología. Serie Botánica*, 74(1), 47 – 71.

Santillana, M. 2013. Análisis del estado de conservación del bosque de *Pinus hartwegii* en una unidad de paisaje de la Cuenca del Río Magdalena, México, D.F. Tesis de maestría en Restauración de Ecosistemas, Universidad de Alcalá, Alcalá de Henares.

Scherrer, D., Ascoli, D., Conedera, M., Fischer, C., Maringer, J., Moser, B., Nikolova, P., Rigling, A. & Wohlgemuth, T. 2021. Canopy disturbances catalyse tree species shifts in swiss forests. *Ecosystems*. <https://doi.org/10.1007/s10021-021-00649-1>.

Seidl, R., Honkaniemi, J., Aakala, T., Aleinikov, A., Angelstam, P., Bouchard, M., Boulanger, Y., Burton, P., De Grandpré, L. *et al.* 2020. Globally consistent climate sensitivity of natural disturbances across boreal and temperate forest ecosystems. *Ecography*, 43(7), 967 – 978. <https://doi.org/10.1111/ecog.04995>.

Seidl, R., Thom, D., Kautz, M., Martin-Benito, D., Peltoniemi, M., Vacchiano, G., Wild, J., Ascoli, D., Petr, M., Honkaniemi, J., Lexer, M., Trotsiuk, V., Mairota, P., Svoboda, M., Fabrika, M., Nagel, T., Reyer, C. 2017. Forest disturbances under climate change. *Nature*

Climate Change, 7, 395 – 402.
<https://doi.org/10.1038/NCLIMATE3303>

Soto, D., Salas, C., Donoso, P. & Uteau, D. 2010. Heterogeneidad estructural y espacial de un bosque mixto dominado por *Nothofagus dombeyi* después de un disturbio parcial. *Revista Chilena de Historia Natural*, 83, 335 – 347.

Spies, T. 1998. Forest Structure: A key to the Ecosystem. *Northwest Science* 72, no. 2: 34 – 39.

Thakur, U., Bisht, N., Kumar, M. & Kumar, A. 2021. Influence of Altitude on diversity and distribution pattern of trees in himalayan temperate forests of Churdhar Wildlife Sanctuary, India. *Water Air Soil Pollut*, 232, 205. <https://doi.org/10.1007/s11270-021-05162-8>.

Timilsina, N., Ross, M., & Heinen, J. 2007. A community analysis of sal (*Shorea robusta*) forests in the western Terai of Nepal. *Forest Ecology and Management*, 241 (1-3), 223–234.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.01.012>

Torres-Rojo, J. & Brodie, D. 1990. Demonstration of benefits from an optimization approach to the economic analysis of natural pine stands in Central Mexico. *Forest Ecology and Management*, 36, 267 – 278.

Unnikrishnan Nair, N., Sankaran, P., Balakrishnan, N. 2018. Chapter 3-Discrete Lifetime Models in Reliability Modelling and Analysis in Discrete Time, Academic Press, 107-173.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-801913-9.00003-8>.

Valladares, F., Niinemets, Ü. 2008. Shade tolerance a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 39 (1), 237-257
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173506>

Vargas-Silva, G. 2019. Biomecánica de los árboles: crecimiento, anatomía y morfología. *Madera y Bosques*, 25 (3) DOI: 10.21829/myb.2019.2531712

Vázquez, J. 2014. Fenología reproductiva de las comunidades vegetales del Parque Nacional Cofre de Perote, Veracruz, México. Tesis de maestría, Instituto de Investigaciones Forestales, Universidad Veracruzana, Veracruz, México.

- Venanzi, R., Picchio, R., Grigolato, S., Latterini, F. 2019. Soil and forest regeneration after different extraction methods in coppice forests. *Forest Ecology and Management*, 454(15) <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117666>
- Walte-Vega, J., García-Romero, A., Manzo-Delgado, L. & López-García, J. 2017. Factores de distribución de las comunidades del bosque húmedo de montaña. Volcán Cofre de Perote, México. *Bosque*, 38(1), 29 – 39. DOI: 10.4067/S0717-92002017000100004
- Wang, M., Rennolls, K. 2005. Tree diameter distribution modelling: introducing the logit-logistic distribution. *Canadian Journal of Forest Research*, 35 (6), 1305-1313 DOI: 10.1139/X05-057
- Wulder, M., White, J., Coops, N., Nelson, T., Boots, B. 2007. Using local spatial autocorrelation to compare outputs from a forest growth model. *Ecological Modelling*, 209, 264-276 <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.06.033>
- Yuan, Z., Ali, A., Jucker, T., Ruiz-Benito, P., Wang, S., Jiang, L., Wang, X., Lin, F., Ye, J., Hao, Z. & Loreau, M. 2019. Multiple abiotic and biotic pathways shape biomass demographic processes in temperate forests. *Ecology*, 100(5), e02650. 10.1002/ecy.2650
- Yue, C., Ciais, P., Zhu, P., Wang, T., Peng, S. & Piao, S. 2016. How past fire disturbances have contributed to the current carbon balance of boreal ecosystems? *Biogeosciences*, 13, 675–690. <https://doi.org/10.5194/bg-13-675-2016>.
- Yun, Z., Zheng, G., Geng, Q., Moskal, M., Wu, B., Gong, P. 2022. Dynamic stratification for vertical forest structure using aerial laser scanning over multiple spatial scales. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 114. <https://doi.org/10.1016/j.jag.2022.103040>
- Zarco, V., Valdez-Hernández, J. I., Ángeles, G. & Castillo, C. 2010. Estructura y diversidad de la vegetación arbórea del parque estatal Agua Blanca, Macuspana, Tabasco. *Universidad y Ciencia*, 26(1), 1 – 17.
- Zhang, J., Xu, B., & Li, M. 2013. Vegetation patterns and species diversity along elevational and disturbance gradients in the Baihua Mountain Reserve, Beijing, China. *Mountain Research and Development*, 33(2), 170 – 178.

Zhang, Y., Ji, L. & Yang, L. 2021. Abundance and diversity of soil nematode community at different altitudes in cold-temperate montane forests in northeast China. *Global Ecology and Conservation*, 29, e01717.

Capítulo III. Grupos Funcionales de Plantas (TFP's) y Diversidad Funcional (DF) del bosque de *Pinus hartwegii* Lindl. en un gradiente altitudinal del Monte Tláloc

Introducción

El funcionamiento de los ecosistemas incluye una gama de procesos biológicos además de las diferentes propiedades involucradas que derivan en los bienes y servicios conocidos como servicios ecosistémicos (Ballesteros & Pérez-Torres, 2016).

La diversidad de especies se distribuye de manera desigual en la Tierra, al igual que su respuesta a los impulsores del declive y la pérdida de especies, también distribuidos de manera desigual, (Correia *et al.*, 2020). Bajo este contexto, las evidencias apuntan a una pérdida generalizada de los atributos funcionales, la distribución y la dinámica de la biodiversidad tal como se conoce actualmente (Valiente-Banuet *et al.*, 2015, Correia *et al.*, 2020).

Los principales impulsores de la modificación de la biodiversidad son los cambios ambientales originados por actividades humanas (Sanaphre-Villanueva *et al.* 2017) o por el efecto de eventos naturales (Cacciatori *et al.*, 2022). En este sentido, un gradiente altitudinal puede ser visto como un escenario de cambios ambientales, debido a las transiciones en temperatura, precipitación, suelo y topografía, que se pueden presentar (Schellenberger *et al.*, 2017, Wang *et al.*, 2022).

La riqueza ha sido la métrica más utilizada para explorar la relación entre biodiversidad y productividad. Se ha estimado que la productividad puede decrecer si la tasa de biodiversidad dentro del bosque disminuye, dado que la diversidad taxonómica se relaciona de manera indirecta con la diversidad funcional, filogenética y genómica (Liang *et al.*, 2016). Sin embargo, esta no toma en cuenta las diferencias y similitudes entre especies que podrían caracterizarse de mejor manera a través de rasgos funcionales (Duarte, 2007, Díaz *et al.*, 2013, Song *et al.*, 2014, Ali *et al.*, 2017).

Los cambios en la riqueza y composición de especies y la biodiversidad tienen un efecto en las propiedades de los ecosistemas, entender lo anterior implica comprender los rasgos funcionales de las especies involucradas (Ballesteros & Pérez-Torres, 2016). A las características de las plantas que pueden propiciar un cambio en la respuesta o ser efecto de

los factores ambientales, como la precipitación, la temperatura o las propiedades del suelo se les conoce como rasgos o atributos funcionales (Díaz & Cabido, 2001); así pues, características de tipo, forma y volumen de los componentes foliares y de tallo en las plantas pueden determinar la capacidad de almacenamiento de agua en el ecosistema (Aussenac, 1981, Crockford y Richardson, 2000, Iida, 2005, Fleischbein, 2005, Aquino, 2009, Siegert, 2014, Nava, 2018, Sheng & Cai, 2019). Díaz *et al.* (1999) señalan que en un ambiente de contrastes abióticos (filtros ambientales) como los que se pueden encontrar en un gradiente altitudinal, los rasgos funcionales de los organismos dominantes serán los que mayor influencia tendrán sobre los procesos ecosistémicos.

Hay dos enfoques complementarios para explorar los impactos de los rasgos funcionales en el funcionamiento del ecosistema a nivel de la comunidad: las métricas de diversidad funcional y los valores de la media ponderada por la comunidad (MPC) de los rasgos funcionales clave, o composición de rasgos (Yuan, *et al.*, 2019) y el análisis de grupos funcionales de plantas (Fyllas *et al.*, 2020). La diversidad de rasgos funcionales cuantifica la distancia entre especies en un espacio multidimensional de rasgos (Laliberté & Legendre, 2010), los valores de la MPC capturan el valor funcional de los rasgos predominantes (Ali *et al.*, 2017) y los grupos funcionales agrupan a las especies mediante la distancia existente entre sus rasgos funcionales (Bello *et al.*, 2021).

La clasificación en grupos funcionales de plantas permite un mejor entendimiento de la respuesta de la vegetación frente a factores ambientales; al estar la frecuencia relativa de algunos grupos funcionales afectada por la altitud, indirectamente se podrían encontrar relaciones con cambios ambientales, y así inferir posibles cambios en la vegetación por efectos del cambio climático global (Casanoves *et al.*, 2011).

Si bien, existe literatura referente al impacto de gradientes y de perturbaciones en las propiedades de los ecosistemas (Yuan, *et al.*, 2019, Ali *et al.*, 2017, Schellenberger *et al.*, 2017, Wang *et al.*, 2022, Biswas y Mallik, 2010, 2011), son pocos los estudios que tienen un enfoque de ecología funcional relacionados con ecosistemas de alta montaña de México. Arriaga y Gómez (2004) & Ricker, *et al.* (2007) señalan que los cambios en la temperatura impactan en mayor medida a los bosques de alta montaña, los cuales se encuentran sobre el límite forestal de los 3500 m y se desarrollan a lo largo del Sistema Volcánico Transversal,

caracterizados por el dominio de *Pinus hartwegii* Lindl. Schellenberger *et al.*, (2017) han señalado que la variación en aspectos abióticos tiene efectos sobre el ensamble funcional de las comunidades de plantas. Bajo este esquema, se vuelve importante el entender la forma en que las comunidades de plantas responden a los cambios ambientales y cómo esto determina cambios en diferentes procesos dentro del ecosistema.

En este capítulo se explora la relación de algunos rasgos funcionales con procesos ecosistémicos de provisión y regulación a través de dos enfoques de la ecología funcional, la conformación de grupos funcionales y el comportamiento de cinco métricas de diversidad funcional, en respuesta a las variaciones altitudinales del bosque de *Pinus harwegii*.

Marco de referencia

Cambios ambientales y procesos ecosistémicos

En las comunidades vegetales, el desarrollo y origen de las especies es el resultado de eventos evolutivos y procesos de dispersión a largo plazo (Thakur *et al.*, 2021), determinados por la convergencia de la topografía, altitud, microclima, herbivoría e interferencias antropogénicas (Timilsina *et al.*, 2007; Helm *et al.*, 2015).

El filtrado ambiental es uno de los conceptos más utilizados en ecología, siendo muchas veces, el objeto central de estudios del ensamblaje de comunidades, de biogeografía y de modelos basados en rasgos funcionales (Le Bagousse-Pinguet *et al.*, 2017). El cambio ambiental puede ser considerado como un estado de transición en los factores abióticos, ya sea por un gradiente altitudinal, un ecotono o del cambio climático, existiendo variaciones en la temperatura, el régimen de precipitación y el comportamiento de los ciclos biogeoquímicos (Gauthier *et al.*, 2015), entre otros factores. La acción de los filtros ambientales tiene efectos, muchas veces significativos, sobre los procesos ecosistémicos, viéndose reflejado en las características funcionales de las comunidades (Díaz *et al.*, 2007; Lavorel *et al.*, 2008).

Liu *et al.*, (2021) señalan que las propiedades del ecosistema se ven afectadas por dos factores: las variables de control independientes (factores de estado) y los controles interactivos (factores que controlan y son controlados por las propiedades del ecosistema).

Rasgos funcionales y su relación con el ecosistema

Existe una relación estrecha en el entendimiento de los procesos del ecosistema, a través de los rasgos funcionales de las especies, y los servicios ambientales que se pueden derivar del funcionamiento de estos procesos (Garnier – Navas, 2012).

Los rasgos funcionales son caracteres morfológicos, estructurales, bioquímicos y fisiológicos que tienen influencia en el comportamiento o salud de la planta. Expresados en los fenotipos individuales de los organismos, son quienes dirigen el comportamiento del organismo bajo diferentes condiciones ambientales, la interacción con otras especies y determinan la influencia del ecosistema en el que se encuentran. Operan en una variedad de contextos, incluyendo los efectos de especies dominantes, especies clave e interacciones entre especies, como la competencia, facilitación, mutualismo y depredación (Lavorel & Garnier 2002, Díaz *et al.*, 2007, Violle *et al.*, 2007, Collalti *et al.*, 2019, Marconi *et al.*, 2021).

Suding *et al.*, (2008) y Song *et al.*, (2014) sugieren que la dinámica a nivel de la comunidad se puede incorporar en las predicciones de escala utilizando un marco de respuesta-efecto basado en rasgos que diferencia la respuesta de la comunidad al cambio ambiental (predicha por los rasgos de respuesta) y el efecto de ese cambio en los procesos del ecosistema (predicho por los rasgos del efecto). Es así como los rasgos funcionales generan compensaciones entre el desempeño de las plantas con competencia y el desempeño de estas sin competencia (Kustler *et al.*, 2016). De igual manera, las diferencias entre los atributos funcionales de las especies afectan no sólo su propio crecimiento y supervivencia, sino también procesos ecosistémicos clave (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013).

Los rasgos de respuesta influyen en la capacidad de las especies para colonizar o prosperar en un hábitat y para persistir frente a los cambios ambientales (Figura III.1); algunos ejemplos de ello son el grosor de la corteza como tolerancia al fuego, el tamaño de la hoja que puede indicar respuestas a la temperatura, la disponibilidad de luz o agua (Polania *et al.*, 2011, Díaz *et al.*, 2013).

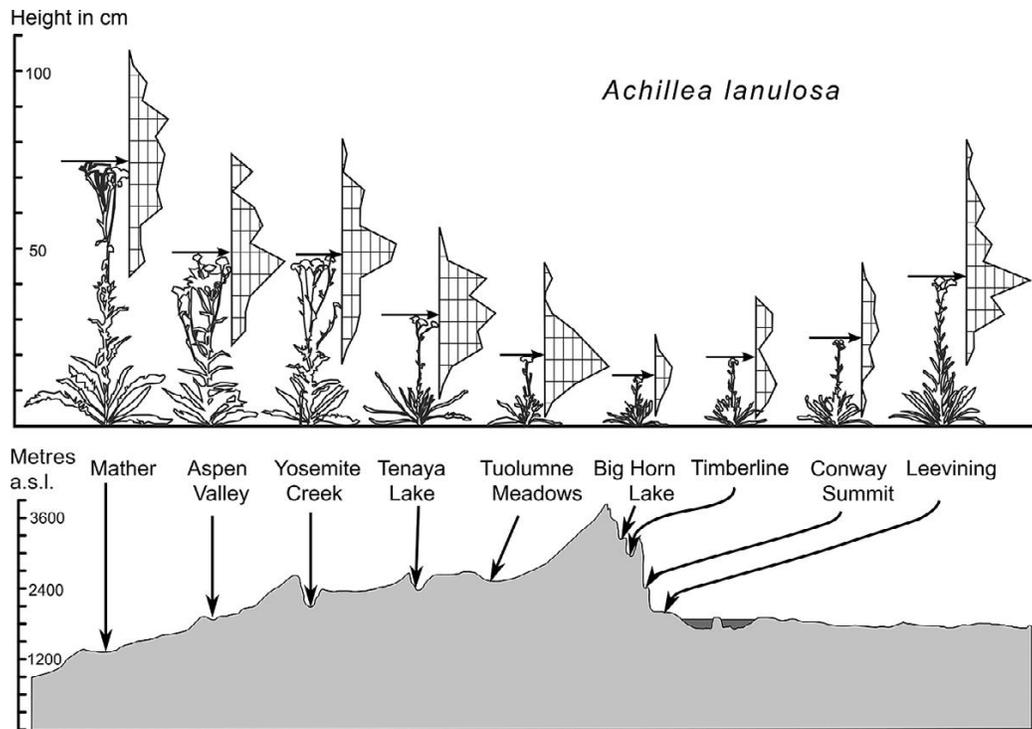


Figura III. 1 Ejemplo de la variación en la distribución general de la altura dentro de las poblaciones de *Achillea millefolium* a través de un gradiente geográfico y altitudinal en los EE. UU. Tomado de De Bello *et al.* (2021).

Los rasgos de efecto de una especie generan impactos en las propiedades de los ecosistemas y los servicios que la sociedad puede derivar de ellos, ya sea que tales rasgos representen o no una ventaja adaptativa para el propio individuo. Ejemplo de ello puede ser la capacidad de retención de agua de algunas plantas, relacionado a la regulación hidrológica en el ecosistema (Lavorel & Garnier, 2002, Díaz *et al.*, 2013).

Así pues, el mismo rasgo puede actuar como rasgo de efecto y de respuesta al mismo tiempo. Díaz *et al.*, (2013) fueron más allá y definieron Rasgos de Función de Efecto Específico y Rasgos de Función de Respuesta Específica; los primeros tienen la capacidad de influir en las propiedades y/o servicios de los ecosistemas, y los segundos refieren a la capacidad de una especie para mantener o mejorar su cantidad en respuesta a un cambio específico en el entorno biótico o abiótico, o para colonizar un entorno nuevo.

De esta manera, los rasgos morfológicos, fisiológicos y filogenéticos funcionales de las especies dominantes son los que determinan con mayor fuerza las propiedades y el funcionamiento del ecosistema (Díaz *et al.*, 1999, Díaz *et al.*, 2007, Guo *et al.*, 2020).

Dada la importancia central de los rasgos funcionales en los distintos niveles de organización, comprender como varían estos dentro y entre las especies, sobre gradientes ambientales, permitirá comprender diversas áreas de la ecología y predecir como cambiarán los sistemas ecológicos en el futuro, teniendo repercusiones en las propiedades del ecosistema (Díaz *et al.*, 2016, Marconi & Weinstein, 2021).

El enfoque correlacional ha tenido éxito en la detección de asociaciones significativas entre rasgos de plantas particulares y factores ambientales. Bajo esta premisa, sería posible predecir el comportamiento de procesos ecosistémicos a través de la consistencia en las relaciones de los rasgos funcionales con determinados factores ambientales, sean estos continuos (condiciones del sitio) o discretos (disturbios) (Díaz *et al.*, 1999).

Grupos funcionales

El deseo de predecir simultáneamente las respuestas de la vegetación a los factores de cambio global y los cambios en las funciones importantes de los ecosistemas terrestres (como los ciclos biogeoquímicos, la resistencia a la invasión, la estabilidad frente a las perturbaciones) ha derivado en el concepto de clasificación funcional de las plantas (Lavorel & Garnier, 2002). El enfoque funcional contempla que distintos individuos de una especie pueden formar parte de diferentes grupos o tipos funcionales de plantas; o bien, que distintas especies formen parte de un sólo tipo funcional. Distintos fenotipos, ecotipos o estadios ontogenéticos dentro de una misma especie pueden presentar respuestas diferentes al ambiente y tener efectos distintos sobre procesos ecosistémicos (Díaz *et al.*, 2002, Díaz *et al.*, 2007, Song *et al.*, 2014). Es así como los grupos funcionales de plantas son un enfoque necesario para reducir las características complejas y a menudo inexploradas de la diversidad de especies, cuando se intenta proyectar la naturaleza y función de los conjuntos de especies en entornos futuros (Woodward & Cramer, 1996).

El concepto de grupo funcional de plantas propone que las especies se puedan agrupar de acuerdo con respuestas comunes al medio ambiente y / o efectos comunes en los procesos del ecosistema (Box, 1996, Lavorel & Garnier, 2002). Las especies que comparten el estado o nivel de varios atributos pueden conformar un grupo funcional y al igual que los atributos, pueden ser definidos respecto a su contribución a los procesos ecosistémicos o por la respuesta de las especies a cambios en las variables ambientales (Castellanos-Castro &

Bonilla, 2011, Lin *et al.*, 2021). La idea de poder expresar la disimilitud usando diferentes rasgos es muy atractiva biológicamente porque la expectativa general es que las especies difieren en más de un rasgo; sin embargo, la combinación de diferentes rasgos puede plantear algunos problemas, que a menudo no se abordan en la literatura (De Bello *et al.*, 2021). Cuando se tienen rasgos categóricos y cuantitativos, el método más adecuado para trabajar los datos es el Análisis de Coordenadas Principales (PCoAs),

En este caso, se debe calcular la disimilitud de los rasgos, utilizando la matriz 'especie × rasgo' y calcular la distancia de Gower antes de aplicar un PCoA. De este modo, es posible volver a utilizar las puntuaciones de las especies en los ejes del PCoA, para resumir las principales diferencias entre especies (Figura III.2).

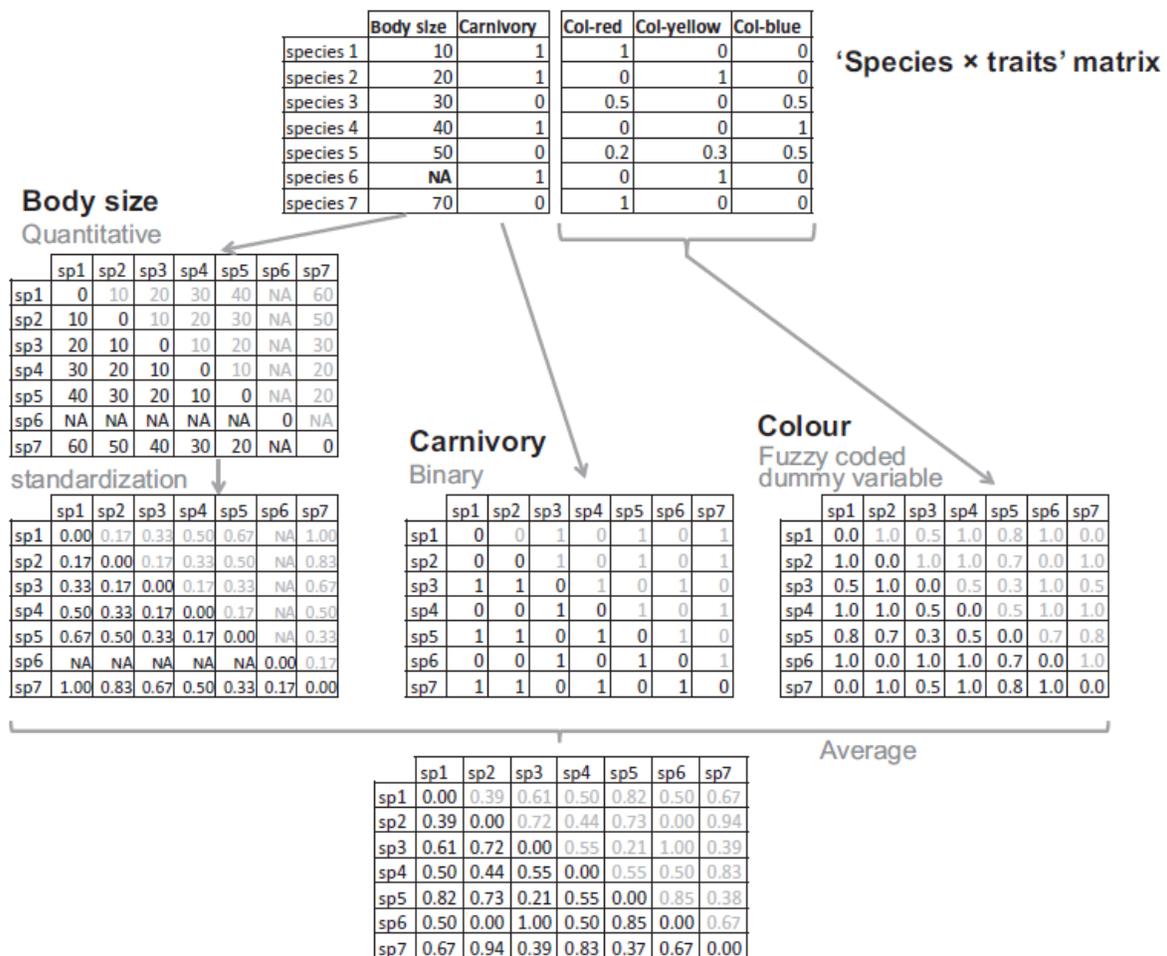


Figura III. 2 Datos de entrada y salida al calcular la disimilitud entre especies usando, en este caso, la distancia de Gower basada en tres rasgos diferentes. Tomado de De Bello *et al.* (2021).

Las puntuaciones que se obtienen en los ejes del PCoA resumen las principales diferencias entre las especies, a diferencia del método de Análisis de Componentes Principales (PCA), en donde las puntuaciones señalan el grado de contribución que tiene cada rasgo funcional en la conformación de los grupos (De Bello *et al.* 2021).

Los estudios comparativos de la variación de rasgos funcionales entre especies, o grupos funcionales de plantas, proporcionan una base para la identificación de estrategias de historia de vida y parametrización de modelos de vegetación dinámica (Fyllas *et al.*, 2020). Lavorel *et al.*, (1997) y Díaz & Cabido (2001) mencionan que los atributos biológicos pueden clasificarse en grupos funcionales; es decir, especies con roles similares en los procesos del ecosistema o que responden de manera similar a múltiples factores ambientales.

Existen dos formas de identificar grupos funcionales de plantas, los métodos *a priori*, que se basan en un sólo carácter o rasgo funcional para su definición, y los métodos *a posteriori*, que se basan en la recolección de información de un conjunto de rasgos funcionales, a partir de su asociación con procesos ecosistémicos definidos (Casanoves, *et al.*, 2011).

El hecho de que las especies muestren diferencias en sus atributos funcionales y que las contribuciones de estos a los procesos ecosistémicos no sean iguales ni intercambiables, es el eje central de los mecanismos propuestos para explicar cómo la biodiversidad puede afectar a los procesos ecosistémicos (Díaz *et al.*, 2007).

Retomando lo que menciona Lavorel *et al.*, (1997) y Díaz & Cabido (2001) respecto a la formación de grupos funcionales, Díaz *et al.* (1999) señalan que estos grupos asociados a los organismos dominantes en el ecosistema pueden tener efectos importantes en los procesos ecosistémicos.

Cambios en la estructura y composición de los biomas forestales pueden tener efectos en la mortalidad de árboles individuales, cambios en las capas orgánicas del suelo superficial y cambios en la productividad del bioma (Deng *et al.*, 2021). Lohbeck *et al.*, (2015) señalan que el área foliar específica de los biomas afecta de manera positiva la productividad de biomasa, mientras que la media ponderada del contenido de materia seca foliar afecta de manera negativa la descomposición potencial de la hojarasca. Lin *et al.* (2021) y Walker *et al.* (2017) identificaron que, aun cuando existen las mismas condiciones climáticas en bosques templados y boreales, el estrés fisiológico puede ser diferente entre grupos

funcionales de plantas y repercutir directamente en la producción primaria. Duru *et al.* (2019) señalan que cuando un bioma presenta una amplia gama de rasgos funcionales promueve los servicios ecosistémicos y limita los impactos ambientales.

Diversidad funcional

La diversidad funcional se refiere a aquellos componentes de la biodiversidad que tienen influencia en el funcionamiento del ecosistema; es decir, es un subgrupo de la biodiversidad, el cual es medido a través del tipo, el rango y la abundancia relativa de los atributos funcionales presentes en la comunidad (Aquino, 2009; Díaz *et al.*, 2007). La diversidad funcional es el “rango, valor y abundancia relativa de los rasgos funcionales presentes en una comunidad dada” (Díaz *et al.*, 2007). Es considerada más importante que el número de especies *per se* para la determinación de los procesos ecosistémicos (Díaz & Cabido 2001).

Las definiciones de diversidad funcional podrían resumirse en dos categorías: la primera es tratar al organismo como una unidad, y enfatiza la cantidad y propiedades del organismo, como la diversidad de grupos funcionales; y el otro es considerar el rasgo como una unidad, y enfatiza el rango y distribución de rasgos, como la diversidad de rasgos funcionales (Song *et al.*, 2014).

Similar a la composición de la diversidad de especies, la diversidad funcional consiste en riqueza funcional, uniformidad y divergencia. La riqueza funcional mide las especies presentes que ocupan la cantidad de espacio de nicho dentro de un conjunto, la uniformidad funcional mide la distribución de los rasgos de las especies que ocupan el espacio de rasgos y la divergencia funcional mide el grado máximo de divergencia de la distribución de abundancia del rasgo funcional en el espacio de rasgos dentro de un conjunto (Mason *et al.*, 2005, Vileger *et al.*, 2008).

La riqueza funcional representa el volumen ocupado por la comunidad en el espacio de los rasgos funcionales, identifica las especies con valores extremos de los rasgos y luego estima el volumen del cuerpo en el hiperespacio. El algoritmo usado identifica el tipo de variables produciendo una estandarización que evita los efectos de escala y cuando el número de rasgos considerados es igual o superior al número de especies se realiza una transformación previa por coordenadas principales para reducir la dimensionalidad. El valor máximo posible de la

riqueza funcional se obtiene con la combinación de los valores extremos de todos los rasgos (Casanoves, Pla & Di Rienzo, 2011).

La equidad funcional mide la regularidad con que las especies se distribuyen en el espacio de los rasgos, considerando su abundancia. Para trabajar el índice en múltiples rasgos funcionales, Villéger *et al.* (2008) propusieron usar un árbol de recorrido mínimo, en donde las especies se ubican en un espacio funcional multidimensional con tantas dimensiones como rasgos. El índice cuantifica con qué regularidad el espacio está ocupado por las especies, ponderadas por su abundancia y disminuye cuando la abundancia está distribuida menos equitativamente entre las especies y también cuando las distancias funcionales entre las especies son menos regulares (Villéger *et al.*, 2008). La estimación de FEve requiere de los siguientes pasos:

Calcular el árbol de recorrido mínimo en el espacio de los rasgos para obtener la magnitud de todos los segmentos que componen el árbol (S-1).

La longitud de cada segmento se divide por la suma de las abundancias de las especies involucradas:

$$EW_B = \frac{d_{ij}}{W_i + W_j}$$

donde EW_b es la equidad ponderada del b-ésimo segmento, d_{ij} es la distancia entre la i-ésima y la j-ésima especie, con abundancias relativas W_i y W_j .

Calcular la equidad ponderada parcial PEW_b dividiendo por la suma de los EW_b en los S - 1 segmentos

$$PEW_b = \frac{EW_b}{\sum_{b=1}^{S-1} EW_b}$$

Cuando los valores de PEW_b varían entre los segmentos, el índice final podría disminuir; así, para cuantificar la discrepancia en el cálculo del índice final se los compara con el caso equiabundante ($1/(S-1)$). La expresión final de índice es:

$$FEve = \frac{\sum_{b=1}^{S-1} \min\left(PEW_b, \frac{1}{S-1}\right) - \frac{1}{S-1}}{1 - \frac{1}{S-1}}$$

La divergencia funcional cuantifica la dispersión de los valores de los rasgos en el espacio multivariado, refleja cómo se distribuyen las abundancias de las especies en el espacio de los rasgos. FDiv se fundamenta en la distancia euclidiana de los rasgos funcionales y se expresa en un intervalo [0,1] (Villéger *et al.*, 2008). El índice tiende a 0 cuando las especies más abundantes están muy cercanas del centro de gravedad en relación con las especies raras; y tiende a 1 cuando las especies más abundantes están muy distantes del centro de gravedad en relación con las especies raras (Morandeira, 2014). Para su cálculo se siguen los siguientes pasos:

Definir el centro de gravedad de las V especies que forman los vértices del Convex hull como $G_v = \{g_1, g_2, \dots, g_T\}$. Cada valor g_t se calcula como

$$g_t = \frac{1}{V} \sum_{i \in S_v} X_{ti}$$

donde S_v es el subconjunto de especies que forman los vértices del Convex hull, x_{ti} es la coordenada del t-ésimo rasgo en la i-ésima especie, T es el total de rasgos y g_t es la coordenada del centro de gravedad del t-ésimo rasgo.

Calcular la distancia euclidiana de cada especie al centro de gravedad como:

$$dG_i = \sqrt{\sum_{t=1}^T (X_{ti} - g_t)^2}$$

y la distancia media \bar{dG} , de las S especies al centro de gravedad es:

$$\bar{dG} = \frac{1}{S} \sum_{i=1}^S dG_i$$

Calcular los desvíos ponderados (Δd) y $\Delta |d|$ como:

$$\Delta d = \sum_{i=1}^S W_i x (dG_i - \bar{dG}) \text{ y } \Delta |d| = \sum_{i=1}^S W_i x |dG_i - \bar{dG}|$$

siendo w_i la abundancia relativa de la i-ésima especie.

Calcular el índice de divergencia funcional como:

$$FDiv = \frac{\Delta d + \overline{dG}}{\Delta|d| + \overline{dG}}$$

La dispersión funcional (Laliberté & Legendre 2010) es la distancia promedio de cada especie al centroide de la comunidad en el espacio de los rasgos, teniendo en cuenta la abundancia para el cálculo del centroide (centroide ponderado). En el índice de dispersión funcional, las dispersiones multivariadas se calculan en base a un ordenamiento PCoA. Luego, se estima la posición, ponderada por la abundancia, del centroide del PCoA. El índice es la sumatoria de las distancias de cada especie (ponderadas por la abundancia) respecto al centroide ponderado (Morandeira, 2014). Se ha sugerido que las comunidades con una sola especie deben tener un FDis igual a cero, pero no existe un límite superior para este índice (Laliberté & Legendre 2010). Para calcular el centroide ponderado se parte de la matriz de especies por rasgo, y se estima cada coordenada del centroide como:

$$C_t = \sum_{i=1}^S W_i X_{ti}$$

siendo w_i la abundancia relativa de la i -ésima especie, y x_{ti} el valor del t -ésimo atributo de la i -ésima especie y S el número total de especies. El centroide es el punto en el espacio de los rasgos con coordenadas $c = \{c_1, c_2, \dots, c_T\}$. Esta forma es adecuada para el cálculo cuando los rasgos tienen una escala cuantitativa; pero si están involucrados rasgos en escalas cualitativas puede utilizarse una transformación previa por coordenadas principales cuyos ejes reemplazan a los rasgos. La distancia media ponderada FDis se calcula como:

$$FDis = \sum_{i=1}^S W_i Z_i$$

donde w_i es la abundancia relativa de la i -ésima especie y z_i es la distancia de la i -ésima especie al centroide ponderado c .

El índice de diversidad funcional Q de Rao (entropía cuadrática de Rao) se deriva de la teoría de la entropía y se expresa como una forma cuadrática usando la abundancia relativa de las especies como ponderador. Este índice se correlaciona con FDis pero, en lugar de medir la distancia media entre las especies y el centroide, estima la distancia Euclídea dividida por el número de rasgos (Botta-Dukát 2005). La expresión de la entropía cuadrática sobre la base

de valores absolutos (Rao) no es útil para realizar comparaciones entre comunidades con riquezas muy diferentes, o cuando el conjunto de rasgos usados para su cálculo difiere (Casanoves, Pla & Di Rienzo, 2011); sin embargo, este índice puede reflejar la posibilidad de que dos especies seleccionadas al azar tengan el mismo valor de rasgo (es decir, el grado de superposición de los rasgos) (Leps *et al.*, 2006). Para su cálculo se requiere tener una medida de distancia entre especies en el espacio de los rasgos, por ejemplo, la Euclídea:

$$d_{ij} = \sum_{t=1}^T (X_{tj} - X_{ti})^2$$

y estimar Rao como:

$$Q = \sum_{i=1}^{s-1} \sum_{j>1}^s d_{ij} W_i W_j = \frac{1}{2} W' D W$$

donde S es el número de especies, d_{ij} es la distancia entre la i-ésima y la j-ésima especie y w_i es la frecuencia relativa de la i-ésima especie. En notación matricial, D es la matriz de distancias con elementos d_{ij} , y w es un vector con las frecuencias relativas w_i .

Objetivos:

Caracterizar los rasgos funcionales relacionados con servicios ecosistémicos de provisión y regulación en un gradiente altitudinal en que se distribuyen las comunidades de *Pinus hartwegii* Lindl.

Determinar el número óptimo de grupos funcionales, los servicios ecosistémicos asociados y la influencia del gradiente altitudinal sobre ellos.

Cuantificar y analizar las métricas de diversidad funcional bajo un enfoque multicriterio y la influencia del gradiente altitudinal sobre ellos.

Hipótesis:

Existirá el mismo número de grupos funcionales de plantas, a lo largo del gradiente altitudinal de la comunidad de *Pinus hartwegii* Lindl.

Los servicios ecosistémicos relacionados a los grupos funcionales serán complementarios y tendrán una tendencia lineal a lo largo del gradiente altitudinal.

Los valores de las métricas de diversidad funcional de la comunidad de *Pinus hartwegii* Lindl. tendrán el mismo comportamiento a lo largo del gradiente altitudinal.

Materiales y métodos

Área de estudio y ubicación de sitios muestrales

El área de estudio se ubicó a lo largo del gradiente altitudinal en que *Pinus hartwegii* Lindl se distribuye en el monte Tlálloc, estado de México, el cual comprende un intervalo altitudinal de 600 m (3500 – 4100 msnm) cuya descripción ha sido abordada en las secciones correspondientes del Capítulo II. La medición de los rasgos funcionales y el análisis de su comportamiento se realizó sobre los 16 sitios de muestreo referidos en la sección correspondiente del Capítulo II.

Componentes ambientales

Para conocer el comportamiento del microambiente sobre cada intervalo altitudinal, se usaron los registros de temperatura media y precipitación anual del periodo 1970-2000 (Fick y Hijmas, 2017); la profundidad del horizonte superficial del suelo, permeabilidad, presencia de materia orgánica, pH y pendiente (Cuanalo, 1981). De acuerdo con el comportamiento de los datos se realizó una regresión lineal para cada variable en función de la altitud, se determinó la R^2 para tener conocimiento del ajuste de cada modelo generado; para cada modelo se realizó el análisis de varianza del ajuste del modelo a fin de evaluar el poder explicativo de las variables; se realizaron predicciones para cada observación y se comprobó la normalidad de los residuales mediante la prueba de Shapiro-Wilk para comprobar la fiabilidad de los modelos.

Rasgos funcionales

Se midieron nueve rasgos funcionales relacionados con la productividad primaria y la resiliencia ante perturbaciones o cambios ambientales. Los rasgos fueron: abundancia, altura total, grosor de corteza, cobertura de copa, longitud de hoja, textura de hoja, forma de crecimiento, textura de corteza, apertura de copa, el Cuadro III.1 señala la caracterización de cada rasgo funcional.

Cuadro III.11. Rasgos funcionales medidos para la identificación de grupos funcionales de plantas y las métricas de diversidad funcional en el bosque de *P. hartwegii* en el Monte Tláloc.

Rasgo funcional	Forma de medición	Respuesta	Autor
Abundancia	Número de individuos por especie	Estrategias de colonización y establecimiento Provisión de polinizadores	Castellano-Castro & Argenis (2011), De Bello <i>et al.</i> (2018)
Altura total	Metros	Secuestro de Carbono Vigor o capacidad competitiva Persistencia Competencia por luz	De Bello <i>et al.</i> (2010), Garnier-Navas (2012), Morandeira (2014), Cogollo, Velasco & Manosalva (2019)
Grosor de la corteza	Milímetros	Resistencia al fuego Resistencia a cambios de temperatura	De Bello <i>et al.</i> (2010)
Cobertura de copa	Metros cuadrados	Regulación climática y secuestro de Carbono Regulación de agua en el dosel (evapotranspiración) Estabilidad del suelo Producción de biomasa	De Bello <i>et al.</i> (2010), Cogollo, Velasco & Manoslava (2020)
Longitud total de hoja	Centímetros	Capacidad fotosintética Producción de biomasa	De Bello <i>et al.</i> (2010), Blundo, Malizia & González-Espinoza (2015)
Textura de la hoja	Glabra/glabra	Velocidad de descomposición- Adquisición de recursos Redistribución de agua en dosel Tolerancia a sequía	Garnier-Navas (2012), Cogollo, Velasco & Manoslava (2020), Box (1996), Pérez-Harguindeguy <i>et al.</i> (2013), Brewer & Smith (1997)
	Glabra/rugosa		
	Glabra/tricoma		
	Rugosa/rugosa		
	Tricoma/tricoma		
Apertura de copa (porcentaje de entrada de luz)	Copa poco densa (luz > 60%)	Redistribución del agua en el dosel (infiltración, evapotranspiración) Distribución de radiación Estabilidad del suelo	De Bello <i>et al.</i> (2010), Pérez-Harguindeguy <i>et al.</i> (2013), Cogollo, Velasco & Manoslava (2020)
	Copa densa (luz 30 - 60%)		
	Copa muy densa (luz < 30%)		
Forma biológica	Árbol	Competencia por luz, Longevidad	Cogollo, Velasco & Manoslava (2020), De Bello <i>et al.</i> (2010),
	Arbusto		

Rasgo funcional	Forma de medición	Respuesta	Autor
	Hierba	Fertilidad del suelo y ciclo de nutrientes Redistribución del agua en el dosel	
Textura de corteza	Lisa	Redistribución del agua en el dosel	Pérez-Harguindeguy <i>et al.</i> (2013), Aquino (2009)
	Ligeramente lenticelada		
	Escamas en papel		
	Lenticelada verrugosa		
	Escamas en placas o ligeramente fisurada		
	Fisurada o surcada		

Se muestrearon cinco individuos por especie en cada sitio de muestreo (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013, Aquino, 2009), la descripción y toma de información se hizo con base en el manual de Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013) y los estudios de Casanoves, Pla & Di Rienzo (2011) y Flores *et al.* (2016).

Grupos funcionales de plantas

Se construyeron grupos funcionales a partir del comportamiento que tuvieron los rasgos funcionales por intervalo altitudinal (3500, 3700, 3900 y 4000 msnm). Con base en la metodología descrita por De Bello *et al.* (2021), se elaboraron matrices de disimilaridad de los atributos funcionales, utilizando la distancia de Gower, (Apéndices III.4-1 – III.4-4). Posteriormente, se obtuvo una matriz con los promedios de las distancias de Gower, en donde se identificó la similitud/disimilaridad. Los rasgos cuantitativos se estandarizaron mediante el uso de logaritmos y los rasgos cualitativos se definieron como rasgos categóricos, utilizando cada categoría (descripción del rasgo funcional) como variable independiente bivariada, en donde la presencia del rasgo fue igual a “1” y la ausencia de este fue igual a “0”; para evitar sobreestimar la información ecológica de cada rasgo, estos se agruparon en función del tipo de información que presentaron (Apéndice III.5-1 – III.5-4).

Para la conformación de los grupos funcionales se realizó un análisis de conglomerados jerárquico a partir de la matriz de disimilitud, mediante el método de varianza mínima de Ward, este método considera la covarianza de la distancia Euclidiana de los datos. Para definir el nivel de corte sobre los dendrogramas (número óptimo de grupos funcionales) se utilizó el criterio de mayor ancho de siluetas (De Bello et al. 2021; Morandeira, 2014).

Se realizó un Análisis de Coordenadas Principales (PCoA por sus siglas en inglés) con la matriz de promedios de la distancia de Gower (De Bello et al., 2021). Se realizaron correlaciones de Pearson entre los primeros cuatro ejes del PCoA y la matriz de rasgos funcionales estandarizada para determinar qué variables contribuyeron más en la diferenciación de grupos funcionales y fueron características de cada grupo funcional (Morandeira, 2014). El tratamiento de los datos, conformación de matrices de disimilaridad, distancias de Gower y Análisis de Coordenadas Principales se realizaron en el software estadístico R y su interfaz RStudio 2022.02.0.

Diversidad funcional

Para el cálculo de la diversidad funcional se partió de la construcción de dos matrices, la primera se refiere a la matriz de rasgos funcionales, misma que se utilizó para la construcción de grupos funcionales, la segunda corresponde a una matriz de sitio muestreado por especies, en la que cada especie se caracteriza por la abundancia (Apéndice III.6-1 – III.6-4) (De Bello et al., 2021, Marker et al., 2022). Los índices de diversidad funcional que se estimaron fueron: riqueza funcional (FRic), uniformidad funcional (FEve) y divergencia funcional (FDiv) definidos por Villéger et al. (2008), dispersión funcional (FDis) definida por Laliberté & Legendre (2010) y la entropía cuadrática de Rao (Q) de Botta-Dukát (2005).

Para identificar si el impacto del gradiente ambiental fue significativo sobre los índices de Diversidad Funcional se realizó un análisis de varianza, cuando se identificaron diferencias entre intervalos altitudinales, se realizaron comparaciones de medias de Tukey. Se llevó una prueba de normalidad de Shapiro-Wilk para validar el supuesto de normalidad en los residuales. El tratamiento de los datos y cálculo de métricas de diversidad funcional se realizaron en el software estadístico R y su interfaz RStudio 2022.02.0. El análisis de varianza y las pruebas de normalidad se llevaron a cabo en el software estadístico XLSTAT (Addinsoft, 2022).

Resultados y discusión

Componentes ambientales

La temperatura tuvo una media de 8.03°C (± 0.494), la precipitación tuvo una media de 838.43 mm (± 138.058), la profundidad media del horizonte superficial del suelo fue de 0.642 m (± 0.116), los valores de permeabilidad, presencia de materia orgánica y pH tuvieron valores medios de 1.75 (± 0.447), 1.25 (± 0.447) y 5.67 (± 0.211), la pendiente registró una media de 15.78° (± 4.77), en los Apéndices III.1 y III.2 se presentan las estadísticas básicas de las variables y la matriz de correlaciones existentes entre estas (Cuadro III.2).

Cuadro III.12. Valor registrado de los factores abióticos en los 16 sitios muestreados en el bosque de *P. hartwegii* en el Monte Tlálloc.

Altitud	T media	Pp media	Profundidad Horizonte Superficial	Permeabilidad	Presencia M.O.	pH	Pendiente
3500	8.9	634	0.54	1	1	5.5	12.5
3500	8.9	678	0.59	1	1	5.5	20
3500	8.5	627	0.75	1	1	5.5	23.5
3500	8.5	669	0.77	1	1	5.5	17.5
3700	8.2	735	0.85	2	1	5.5	14
3700	8.2	860	0.72	2	1	5.5	12
3700	8.2	844	0.68	2	1	5.5	7.1
3700	8.2	815	0.75	2	1	5.5	14
3900	7.8	942	0.6	2	1	5.7	16
3900	7.8	936	0.74	2	1	5.7	15
3900	7.8	921	0.58	2	1	5.7	16
3900	7.8	849	0.67	2	1	5.7	11
4000	7.5	828	0.5	2	2	6	26
4000	7.3	1012	0.5	2	2	6	15
4000	7.5	1048	0.45	2	2	6	20
4000	7.3	1017	0.58	2	2	6	13

De acuerdo con los modelos lineales generados, las variables de temperatura y precipitación fueron las que mayor dependencia al cambio en la altitud presentaron con un R^2 de 0.93 y 0.82 respectivamente, el pH y la permeabilidad del suelo presentaron una R^2 de 0.76 y 0.68, la presencia de materia orgánica, la profundidad del horizonte superior del suelo y la pendiente fueron las variables que presentaron una R^2 inferior a 0.5, siendo las variables que demostraron estar menos influenciadas por la altitud; sin embargo, la pendiente del sitio fue la única variable que no mostró relación con la altitud. El estadístico de Fisher en el análisis

de varianza demostró que la variación en la altitud explicó significativamente el comportamiento de la temperatura, precipitación, profundidad del horizonte superficial del suelo, permeabilidad, presencia de materia orgánica y pH a lo largo del gradiente altitudinal (Cuadro III.3). En el Apéndice III.3 se presenta de manera gráfica el modelo lineal de las variables abióticas evaluadas, los parámetros de los modelos establecidos y el comportamiento de los residuales estandarizados sobre las predicciones de cada modelo lineal.

Cuadro III.13. Resumen del nivel de ajuste de los modelos generados para las variables ambientales señaladas y el resultado del análisis de varianza.

	T media	Pp media	Prof. Hor. Sup.	Permeabilidad	Presencia M.O.	pH	Pendiente
R ²	0.936712	0.826465	0.25355	0.683616	0.457627	0.765242	0.00011
F	207.2096	66.6753	4.7555	30.2500	11.8125	45.6358	0.0017
Pr > F	<0.0001	<0.0001	0.047	<0.0001	0.004	<0.0001	0.968

Aun cuando la prueba de normalidad de los residuales señala únicamente a los modelos lineales de temperatura media, precipitación media, profundidad del horizonte superficial del suelo y pendiente como válidos (Apéndice III.3), la respuesta del análisis de varianza y la tendencia de las observaciones sobre los factores abióticos a lo largo del gradiente, permite validar que el gradiente altitudinal tiene una influencia indirecta sobre el comportamiento de la vegetación a través de la variación de factores como la temperatura y la precipitación, y de influencia directa sobre la fisiología de las plantas mediante la variación de las características en el suelo como el pH (Dyakov, 2010).

Rasgos funcionales

El comportamiento de los rasgos funcionales tuvo variaciones en función del intervalo altitudinal; a 3700 msnm el promedio registrado de altura, grosor de corteza, cobertura de copa y longitud de hoja fue mayor respecto al resto de los intervalos altitudinales.

Los rasgos funcionales con características cualitativas fueron analizados en función de la frecuencia con que se observó cada clase. Las cinco clases texturales de hoja se presentaron en los intervalos de 3500 y 3700 msnm; en los intervalos de 3900 y 4000 msnm, la clase textural glabra-rugosa estuvo ausente y en los cuatro intervalos altitudinales, la clase textural

glabra-glabra fue la que mayor presencia tuvo dentro de las especies registradas; sin embargo, el intervalo de los 4000 msnm tuvo una mayor proporción de las clases rugosa-rugosa y tricoma-tricoma.

El intervalo de los 3500 msnm mostró una mayor presencia de especies arbustivas respecto al resto de intervalos altitudinales, las especies herbáceas mostraron mayor abundancia y riqueza en los intervalos extremos del gradiente. Dentro de la textura de tallo, el intervalo de los 3500 msnm presentó cuatro tipos de texturas: lisa, ligeramente lenticelada, escamas de papel y fisurada; las texturas que se presentaron en los intervalos de 3700, 3900 y 4000 msnm correspondieron únicamente a las texturas lisa y fisurada. Respecto al porcentaje de apertura de copa, en los intervalos de 3500 y 3700 msnm el porcentaje de apertura intermedio (30 – 60%) tuvo mayor presencia en las especies registradas; para el intervalo de 3900 msnm fue el porcentaje de apertura máximo (>60%) el que tuvo mayor presencia en las especies; para el intervalo de los 4000 msnm fue el porcentaje de apertura mínimo (<30%). El Cuadro III.4 presenta un resumen del comportamiento de los rasgos funcionales, los valores medios de los rasgos funcionales por intervalo se presentan en los Apéndices III.4-1 – III.4-4.

Cuadro III.4. Resumen de los rasgos funcionales registrados en cada intervalo altitudinal; los rasgos de carácter cualitativo muestran el número de especies que presentaron la condición del rasgo funcional señalado; los rasgos cuantitativos presentan el valor medio del rasgo dentro del intervalo altitudinal.

Intervalo altitudinal		3500	3700	3900	4000
Especies registradas		17	10	10	13
Textura de la hoja	Glabra-glabra	13	6	6	7
	Glabra-rugosa	1	1	0	0
	Glabra-tricoma	1	1	1	1
	Rugosa-rugosa	1	1	1	2
	Tricoma-tricoma	1	1	2	3
Forma de crecimiento	Árbol	1	1	1	1
	Arbusto	6	1	1	1
	Hierba	10	8	8	11
Textura de tallo	Lisa	12	9	8	11
	Ligeramente lenticelada	3	0	0	0
	Escamas de papel	1	0	0	0
	Lenticelada-verrugosa	0	0	0	0
	Escama en placas	0	0	0	0
	Fisurada-surcada	1	1	1	1

Intervalo altitudinal		3500	3700	3900	4000
Apertura de copa	>60%	7	3	4	4
	30-60%	7	6	3	4
	<30%	3	1	3	5
Altura de planta	Valor promedio en metros	1.959	3.533	2.3513	1.382
Grosor de corteza	Valor promedio en centímetros	0.105	0.2345	0.151	0.1448
Cobertura de copa	Valor promedio en metros cuadrados	12.23	29.691	21.538	12.844
Longitud de hoja	Valor promedio en metros	0.114	0.2009	0.1499	0.1337

Grupos funcionales

Durante la clasificación jerárquica de la matriz de disimilaridad, el número óptimo de grupos funcionales varió en cada intervalo altitudinal. En el intervalo de los 3500 msnm se integraron cuatro grupos funcionales, tres grupos funcionales en el intervalo de 4000 msnm y dos grupos funcionales para los intervalos de 3700 y 3900 msnm (Figura III.3). Esta variación en el número óptimo de grupos funcionales por intervalo altitudinal se relaciona a la complejidad/simplicidad que algunos rasgos funcionales presentaron dentro de cada intervalo; es decir, la conformación de más grupos funcionales en algunos intervalos indica la robustez que alcanzaron rasgos funcionales categóricos como la textura del tallo y de la hoja, situación que derivó en la recombinación de rasgos funcionales dentro de cada intervalo altitudinal (Morandeira, 2014). La presencia/ausencia de algunas categorías dentro de rasgos funcionales como la textura de hoja y de tallo, aun cuando esta sea mínima, podrían tener una influencia en la optimización de corte dentro de los dendrogramas.

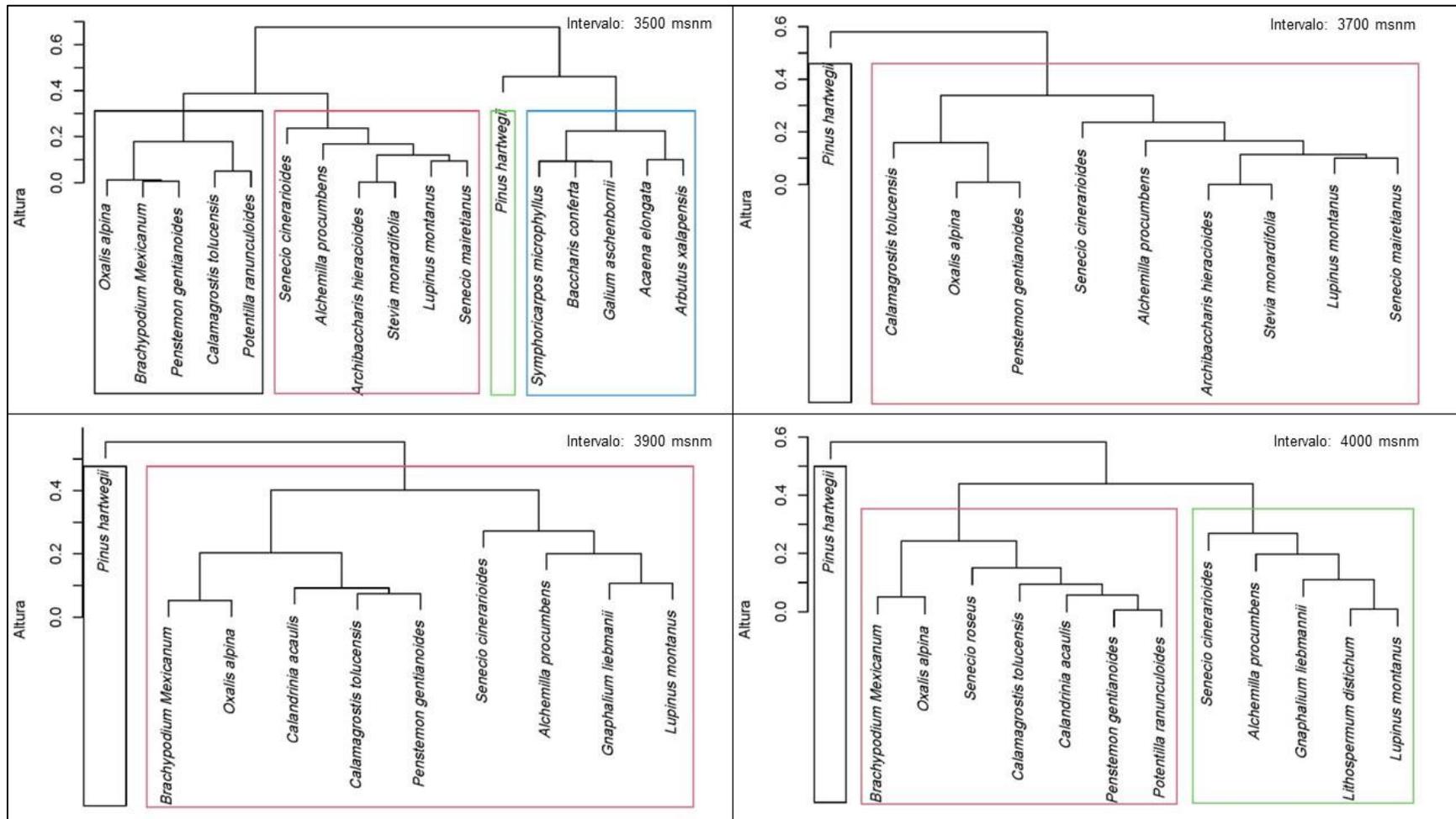


Figura III. 3 Dendrograma de la clasificación jerárquica mediante el método de varianza mínima de Ward y el criterio de mayor ancho de siluetas de las 21 especies distribuidas en los cuatro intervalos altitudinales.

Los resultados del Análisis de Coordenadas Principales (PCoA) permitieron describir de que rasgos tienen mayor peso en la clasificación de los grupos funcionales. Para el intervalo de los 3500 msnm, los primeros dos ejes explican el 53.68% de la varianza; sin embargo, al considerar el número óptimo descrito por el criterio de mayor ancho de siluetas, se alcanza una explicación del 77.45% de la varianza. Para el caso de los intervalos altitudinales de 3700 y 3900 m, en donde el número óptimo de grupos funcionales resultó ser de dos, la varianza explicada por los primeros dos grupos funcionales fue de 61.03% y 56.49% respectivamente. Finalmente, en el intervalo de los 4000 msnm, los primeros dos grupos funcionales explican el 55.17% de la varianza, utilizando el número óptimo de grupos funcionales, se obtiene una varianza acumulada del 70.11% con los primeros tres grupos funcionales (Apéndices III.7-1 – III.7-4).

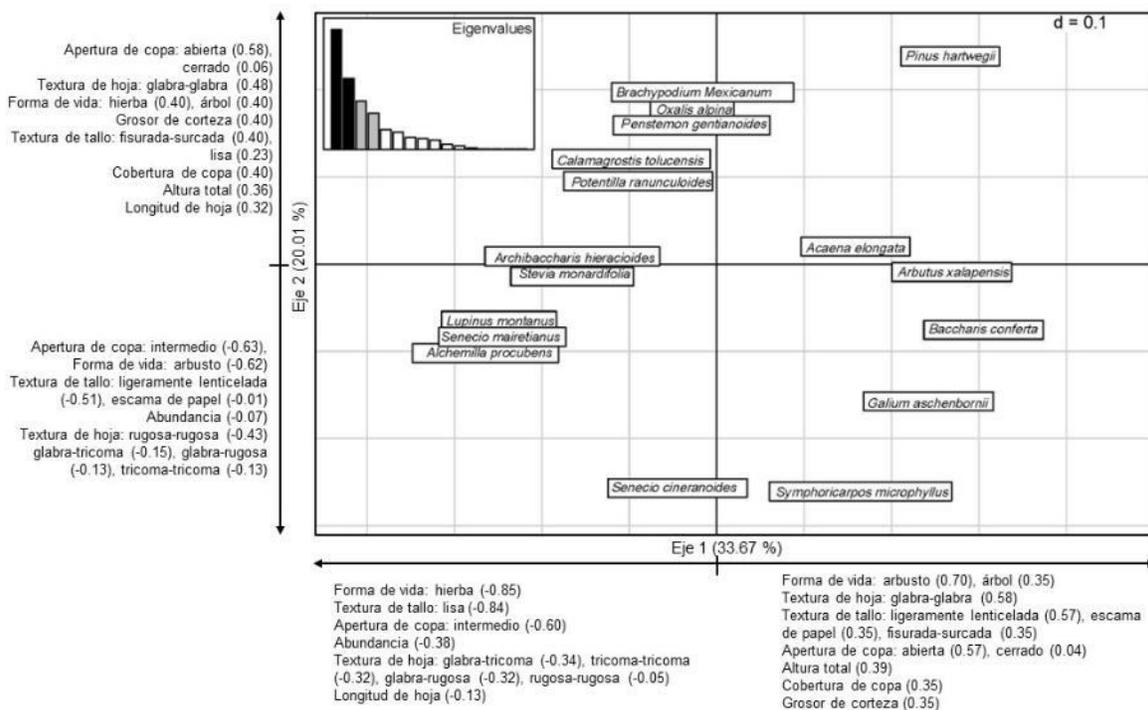


Figura III.4. Análisis de Coordenadas Principales (PCoA) para la matriz de rasgos funcionales del intervalo de 3500 msnm. La distribución de las especies se encuentra descrita por los primeros dos ejes del PCoA cuya varianza acumulada representa el 53.68% de la varianza total (Apéndice III.7-1), en los ejes se encuentra el grado de correlación de los ejes uno y dos del PCoA con los rasgos funcionales presentes en el intervalo (Apéndice III.8-1).

Dentro del intervalo de 3500 msnm, el primer grupo funcional (GF1-3500) se conformó por especies herbáceas y rasgos como textura de hoja glabra-glabra y textura de tallo lisa, se identificó por tener dos tipos de apertura de copa (>60% y <30%), fue el grupo funcional que presentó mayor abundancia por especie y mayor longitud de hojas, también fue el grupo funcional que presentó la menor altura de planta y menor cobertura de copa (Figura III.4).

Las especies del segundo grupo funcional (GF2-3500) mostraron gran cercanía con el grupo GF1-3500 (Figura III. 4). Este grupo fue el que mayor dispersión mostró respecto a la textura de hoja, pues presentó las cinco categorías de textura evaluadas. En su mayoría pertenecen a una forma de vida herbácea; sin embargo, *Senecio cinerarioides*, cuya forma de vida es arbustiva, mostró tener una mayor afinidad funcional con este segundo grupo. El GF2-3500, se caracterizó por contar con una textura de tallo lisa, una apertura de copa intermedia (30-60%) y fue el grupo que mayor dispersión presentó sobre los rasgos cuantitativos evaluados.

El tercer grupo funcional (GF3-3500) estuvo conformado exclusivamente por *Pinus hartwegii*, cuyos rasgos dominantes fueron la altura, grosor de corteza, cobertura de copa y textura de corteza fisurada-surcada; algunos rasgos como la apertura de copa y la textura de hoja toman mayor relevancia en este tercer grupo si se considera su asociación con rasgos como la altura y la cobertura de copa.

El cuarto grupo funcional (GF4-3500) se conformó por formas de vida arbustivas con textura de hoja glabra-glabra y los tres tipos de apertura de copa. Presentó tres tipos de textura de tallo (lisa, ligeramente lenticelada y escamosa), sin embargo, la que mayor presencia tuvo fue la textura ligeramente lenticelada. Respecto a rasgos cuantitativos, la altura y la cobertura de copa se encontraron funcionalmente más cercanos al GF3-3500; fue el grupo con mayor variación en la longitud de hoja.

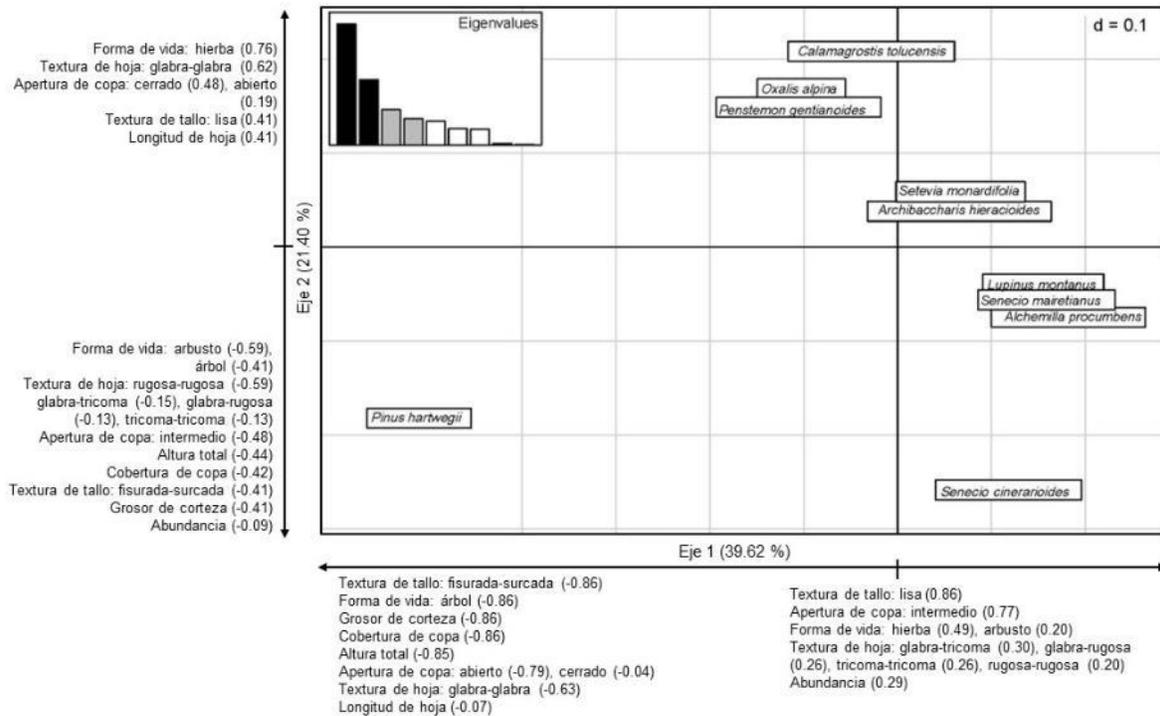


Figura III.5. Análisis de Coordenadas Principales (PCoA) para la matriz de rasos funcionales del intervalo de 3700 msnm. La distribución de las especies se encuentra descrita por los primeros dos ejes del PCoA cuya varianza acumulada representa el 61.03% de la varianza total (Apéndice III.7-2), en los ejes se encuentra el grado de correlación de los ejes uno y dos del PCoA con los rasgos funcionales presentes en el intervalo (Apéndice III.8-2).

El primer grupo funcional (GF1-3700) identificado en el intervalo de los 3700 msnm (Figura III.5) comparte los rasgos funcionales que el GF3-3500 presenta; sin embargo, dentro del espacio funcional el GF1-3700 se encontró más distante del segundo grupo funcional identificado (GF2-3700) en relación con la distancia identificada en el intervalo altitudinal de los 3500 msnm, la razón de este distanciamiento puede deberse a los valores medios de la altura total, grosor de corteza y cobertura de copa que *P. hartwegii* presentó en este intervalo.

El GF2-3700 mostró mayor afinidad al GF2-3500, este segundo grupo presentó los cinco tipos de textura de hoja, dominan formas de vida herbáceas, excepto por el arbusto *Senecio cinerarioides*, la textura del tallo fue lisa en su totalidad y la apertura de copa dominante fue intermedia. Aun cuando el GF2-3700 mostró tener un comportamiento similar al del GF2-3500 en los valores de altura, cobertura de copa y longitud de hoja, el GF2-3700 presentó valores más altos en cada uno de estos rasgos funcionales.

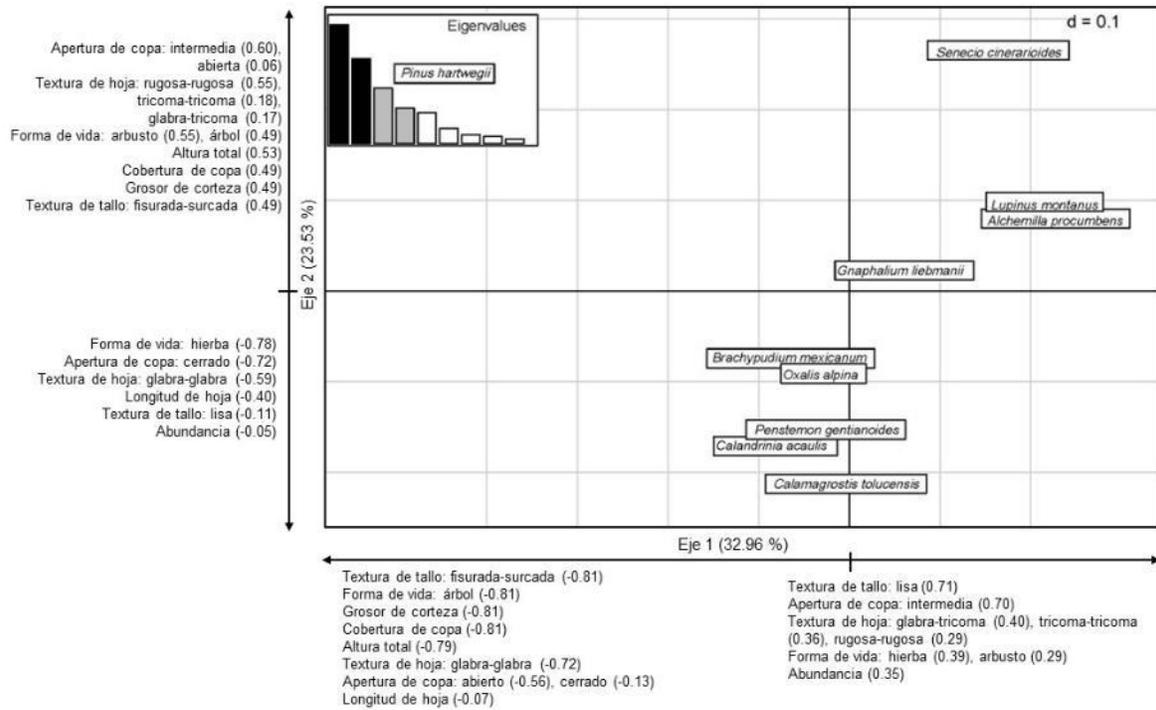


Figura III.6. Análisis de Coordenadas Principales (PCoA) para la matriz de rasos funcionales del intervalo de 3900 msnm. La distribución de las especies se encuentra descrita por los primeros dos ejes del PCoA cuya varianza acumulada representa el 56.49% de la varianza total (Apéndice III.7-3), en los ejes se encuentra el grado de correlación de los ejes uno y dos del PCoA con los rasgos funcionales presentes en el intervalo (Apéndice III.8-3).

En el intervalo de los 3900 msnm (Figura III.6), el primer grupo funcional (GF1-3900) mostró el mismo ensamblaje que GF3-3500 y GF1-3700, conformado únicamente por *Pinus hartwegii*. Presentó valores en altura, grosor de corteza y cobertura de copa más cercanos a los identificados en el intervalo de 3500 msnm; la longitud de hoja presentó mayor afinidad con la identificada en el GF1-3700.

El segundo grupo funcional identificado (GF2-3900) mostró mayor similitud al GF2-3700 que al GF2-3500; si bien pudiera existir una división del GF2-3900 en dos grupos funcionales, la variación existente en la interacción de los rasgos funcionales no es suficiente para llevar a cabo dicha distinción. Este grupo cuenta con cuatro texturas de hoja (glabra-glabra, glabra-tricoma, rugosa-rugosa y tricoma-tricoma); sin embargo, la textura glabra-glabra es la que mayor presencia tuvo, su composición en formas de vida y textura del tallo fue el mismo que el GF2-3700 presentó; dentro de la apertura de copa, en el GF2-3900 presentó mayor heterogeneidad respecto a los GF2-3700 y GF2-3500. Valores relacionados

con altura, cobertura y longitud de hoja fueron menores a los presentados en el intervalo de los 3700 msnm, pero mayores a los identificados en el intervalo de los 3500 msnm.

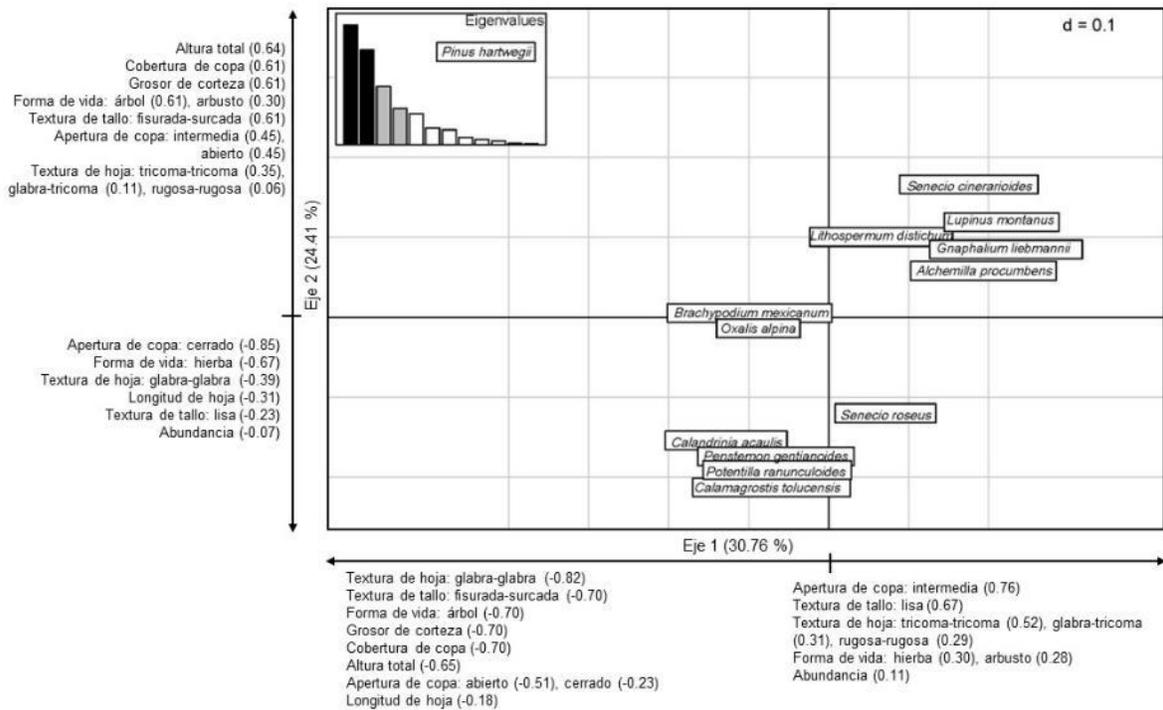


Figura III.7. Análisis de Coordenadas Principales (PCoA) para la matriz de rasos funcionales del intervalo de 4000 msnm. La distribución de las especies se encuentra descrita por los primeros dos ejes del PCoA cuya varianza acumulada representa el 55.17% de la varianza total (Apéndice III.7-4), en los ejes se encuentra el grado de correlación de los ejes uno y dos del PCoA con los rasgos funcionales presentes en el intervalo (Apéndice III.8-4).

En el intervalo altitudinal de los 4000 msnm (Figura III.7), el primer grupo funcional se conformó (GF1-4000), de igual manera, por los rasgos funcionales que ubican a *Pinus hartwegii* en un solo grupo funcional (GF3-3500, GF1-3700 y GF1-3900). La altura total de la planta y la cobertura de copa que presentó el GF1-4000 fue la menor en relación con los demás intervalos altitudinales.

El segundo grupo funcional (GF2-4000) mostró tener afinidad con los GF2-3500, GF2-3700 y GF2-3900, la principal clase textural de la hoja correspondió a glabra-glabra, con textura de tallo lisa y apertura de copa menor al 30%. Respecto a sus similares en el gradiente altitudinal, el GF2-4000 mostró los valores más bajos de altura total de planta, está conformado exclusivamente por formas de vida herbáceas, contrariamente a lo observado en

los primeros tres intervalos, *Senecio cinerarioides* tuvo mayor afinidad con un tercer grupo funcional.

El tercer grupo funcional del intervalo de 4000 msnm (GF3-4000) estuvo constituido por especies con texturas de hoja glabra-tricoma, rugosa-rugosa y tricoma-tricoma, formas de vida herbáceas, con la inclusión de *Senecio cinerarioides*, textura de tallo lisa y apertura de copa intermedia. Dentro de los rasgos de carácter cuantitativo, los valores de abundancia y longitud de hoja fueron menores respecto al GF2-4000, pero mostró valores mayores en la altura total de planta y cobertura de copa, superando los valores descritos en el GF2-4000 en un 85-90%.

A través del análisis de PCoA y la clasificación jerárquica se identificó que los grupos funcionales estuvieron constituidos por las mismas especies a lo largo del gradiente altitudinal; sin embargo, aquellas especies cuyas correlaciones entre rasgos evaluados y ejes del PCoA mostraron valores cercanos a cero pueden incorporarse en distintos grupos funcionales a lo largo del gradiente altitudinal, en la Figura III.8 se puede observar el comportamiento de las correlaciones de los rasgos funcionales que integran a los grupos funcionales del gradiente altitudinal.

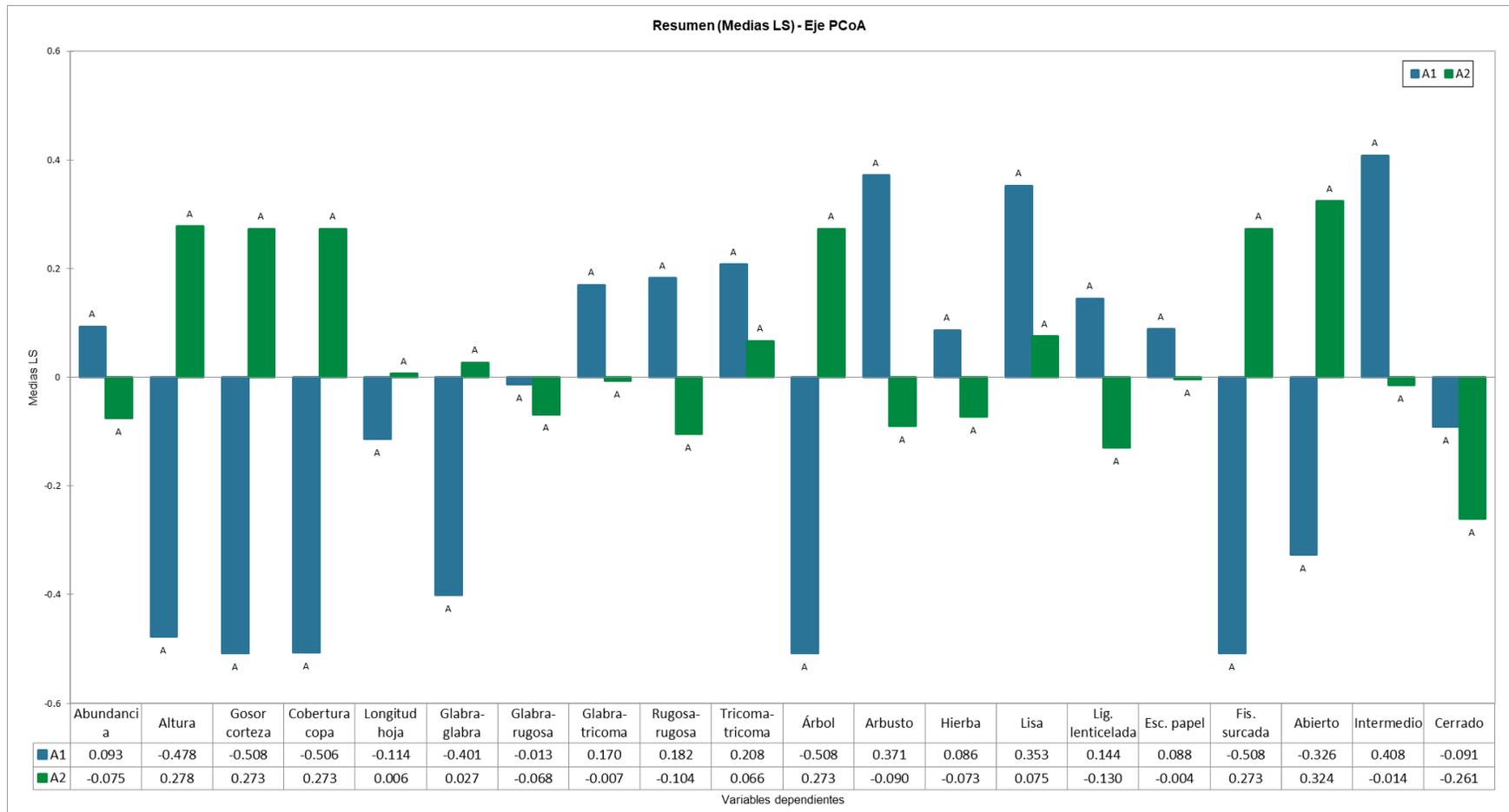


Figura III.8. Nivel de correlación de los rasgos funcionales evaluados con los primeros ejes del PCoA dentro del gradiente altitudinal. El color azul identifica el valor de las correlaciones para el Eje 1 del PCoA (A1) y el color verde identifica el valor de las correlaciones para el Eje 2 del PCoA (A2).

La disgregación de los grupos funcionales identificados responde a interacciones evaluadas por otros estudios sobre algunos de los rasgos funcionales electos; Blundo, Malizia & González-Espinoza (2015), Fyllas *et al.* (2020) y López-Herrera (2022) identificaron que el comportamiento de la altura máxima de las plantas es independiente al comportamiento de rasgos funcionales asociados a las hojas, supuesto que se vería reflejado en los valores de correlación observados en estos rasgos. Garnier & Navas (2012) indica que la altura máxima de la planta es el principal impulsor de la extinción de luz en el dosel, por lo que resulta congruente la diferenciación funcional de árboles, arbustos y hierbas, y la similaridad funcional que estos encuentran con rasgos como la altura total y la abundancia presentada por las distintas formas de vida. Vieira *et al.* (2022) identificaron que la variación en la densidad de plantas leñosas puede propiciar respuestas funcionales distintas en las comunidades de hierbas, lo que permitiría justificar la aparición o segregación de categorías en rasgos funcionales de carácter cualitativo y la conformación de nuevos grupos funcionales en relación con el comportamiento estructural de *Pinus hartwegii* a lo largo del gradiente altitudinal (Capítulo II).

La respuesta de rasgos propios como la altura total de las plantas y la adaptación que tienen a lo largo de un gradiente altitudinal (Fontana *et al.*, 2017), puede hacer que el distanciamiento entre grupos funcionales incremente o decremente sobre el gradiente, situación que se puede aseverar en relación con la diferencia entre las correlaciones que mostraron los grupos funcionales definidos por *Pinus hartwegii* y las correlaciones que mostraron el resto de los grupos funcionales en cada intervalo. *Pinus hartwegii* mostró una mayor diferenciación respecto a los demás grupos funcionales en aquellos intervalos en que tuvo características dendrométricas dominantes, condición que reafirma lo señalado por Vieira *et al.* (2022) y Cheng *et al.* (2021). Wang *et al.* (2022) describieron que las características de las hojas desempeñan un papel importante en los patrones de distribución de las especies respecto a un gradiente altitudinal, aunado a este comportamiento, la variación en condiciones de humedad y radiación sobre el gradiente altitudinal deriva en la especialización funcional de algunos caracteres como la textura de la hoja, señalando texturas más robustas en condiciones que requieren una mayor capacidad de retención de humedad (Brewer & Smith, 1997).

La diferenciación funcional entre la textura de la corteza del tallo y el grosor de la corteza también ha sido clave en la diferenciación de grupos funcionales, en relación con la capacidad de resistir el efecto del fuego. Staver *et al.* (2019) señalan que especies con cortezas más gruesas tienen una mayor resistencia a perturbaciones por fuego, indican también que especies con cortezas delgadas en biomas de alta humedad, de manera consistente presentan mortalidad en doseles inferiores ante eventos de incendios forestales; Anna & Jaroslaw (2014) señalaron que la diferenciación en el tipo de corteza tendrá de manera inherente variaciones en la capacidad de retención de agua.

Dentro de la clasificación de los servicios ecosistémicos propiciados por las plantas (De Bello *et al.* 2010), los grupos funcionales conformados a lo largo del gradiente altitudinal tienen relación con servicios de provisión, de regulación y soporte, asociándose a 19 procesos ecosistémicos (Cuadro III.5). La ocurrencia de los grupos funcionales con distintos servicios ecosistémicos está relacionado con la compleja interacción de los rasgos funcionales, los cuales a menudo impactan en las compensaciones y sinergias entre servicios ecosistémicos (Pan *et al.*, 2022). La asociación de los procesos ecosistémicos identificados refleja la compensación entre ellos cuando se observa la distribución de los grupos funcionales (Hanisch *et al.*, 2020). Considerando el antagonismo que presentaron los grupos dentro de su conformación, es posible identificar qué servicios tuvieron compensaciones con servicios de producción de biomasa, estos fueron los servicios de regulación como el control y prevención de la erosión, la regulación de carbono y la conservación del suelo (Pan *et al.*, 2022).

Zhang *et al.* (2019) identificó que las plantaciones forestales, vistas por su producción de biomasa, pueden afectar servicios de regulación como la fertilidad del suelo y el control de escorrentías; bajo este argumento, no es extraño que los grupos funcionales dominados por hierbas tuvieron una mejor relación con servicios de regulación del suelo y que grupos funcionales dominados por formas de vida arbóreas tuvieron mejor relación con servicios ambientales de producción primaria; estos últimos también tomaran un papel importante en servicios de regulación, como la climática; al respecto, Hanisch *et al.* (2020) identificaron que rasgos asociados a la producción de biomasa pueden mostrar sinergias entre la producción de biomasa y la regulación del clima.

Cuadro III.5. Asociación de los grupos funcionales con distintos procesos y servicios ecosistémicos, de acuerdo con la clasificación de De Bello *et al.* (2010).

Categoría del servicio	Servicio	Proceso ecosistémico	Rasgo funcional asociado	3500	3700	3900	4000	
Provisión	Producción primaria (Acumulación de biomasa)	Estrategias de colonización y establecimiento	Abundancia	GF1-3500	GF2-3700	GF2-3900	GF2-4000	
		Longevidad	Forma biológica	GF3-3500	GF1-3700	GF1-3900	GF1-4000	
		Persistencia	Altura total	GF3-3500	GF1-3700	GF1-3900	GF1-4000	
		Producción de biomasa	Longitud total de hoja	GF1-3500	GF2-3700	GF2-3900	GF2-4000	
			Cobertura de copa	GF3-3500	GF1-3700	GF1-3900	GF1-4000	
	Producción primaria (Capacidad productiva - indirecto)	Capacidad fotosintética	Longitud total de hoja	GF1-3500	GF2-3700	GF2-3900	GF2-4000	
			Altura total	GF3-3500	GF1-3700	GF1-3900	GF1-4000	
		Capacidad competitiva por luz	Forma biológica	GF3-3500	GF1-3700	GF1-3900	GF1-4000	
		Distribución de radiación	Apertura de copa	GF3-3500	GF1-3700	GF1-3900	GF1-4000	
	Regulación climática	Resistencia a cambios de temperatura	Grosor de la corteza	GF3-3500	GF1-3700	GF1-3900	GF1-4000	
Regulación y soporte	Estabilidad del suelo	Prevención de la erosión	Apertura de copa	GF1-3500	GF2-3700	GF2-3900	GF2-4000	
			Cobertura de copa	GF3-3500	GF1-3700	GF1-3900	GF1-4000	
	Fertilidad del suelo y ciclo de nutrientes	Descomposición y mineralización de nutrientes	Forma biológica	GF1-3500	GF2-3700	GF2-3900	GF2-4000	
			Velocidad de descomposición-Adquisición de recursos	Textura de la hoja	GF2-3500	GF2-3700	GF2-3900	GF3-4000
	Polinización	Provisión de polinizadores	Abundancia	GF2-3500	GF2-3700	GF2-3900	GF2-4000	
	Regulación climática	Secuestro de Carbono	Cobertura de copa	GF3-3500	GF1-3700	GF1-3900	GF1-4000	
			Resistencia al fuego	Grosor de la corteza	GF3-3500	GF1-3700	GF1-3900	GF1-4000
			Altura total	GF3-3500	GF1-3700	GF1-3900	GF1-4000	

Categoría del servicio	Servicio	Proceso ecosistémico	Rasgo funcional asociado	3500	3700	3900	4000
		Tolerancia a sequía	Textura de la hoja	GF1-3500, GF2-3500	GF2-3700	GF2-3900	GF2-4000
	Regulación del agua	Favorece infiltración	Textura de corteza	GF1-3500, GF2-3500	GF2-3700	GF2-3900	GF2-4000, GF3-4000
Textura de la hoja			GF1-3500, GF4-3500	GF2-3700	GF2-3900	GF2-4000	
Apertura de copa			GF4-3500	GF1-3900	GF1-3900	GF1-4000	
Flujo de agua superficial (retención de agua en dosel)		Textura de la hoja	GF2-3500	GF2-3700	GF2-3900	GF3-4000	
		Textura de corteza	GF3-3500	GF1-3700	GF1-3900	GF1-4000	
Favorece evapotranspiración		Forma biológica	GF3-3500	GF1-3700	GF1-3900	GF1-4000	
	Cobertura de copa	GF3-3500	GF1-3700	GF1-3900	GF1-4000		

Wen *et al.* (2019) observaron que la densidad del dosel vegetal puede determinar los servicios de regulación hidrológica y que alterar su estructura puede derivar en cambios dentro de los patrones de distribución del agua dentro del dosel; bajo este argumento, la asociación de cobertura y apertura de copa con la conformación de grupos funcionales dictamina dos procesos de regulación del agua antagónicos, la evapotranspiración y la infiltración, conciliando la hipótesis de compensación señalada por Pan *et al.* (2022).

La existencia de compensaciones y sinergias entre diferentes servicios ecosistémicos impulsados por la asociación de los rasgos funcionales englobados en cada grupo funcional es consistente con lo que describen Hanisch *et al.* (2020) y Gould *et al.* (2016); dentro de ecosistemas dominados por pastizales, puede haber compensaciones o sinergias cercanas entre los servicios ecosistémicos dentro del mismo grupo de plantas (Hanisch *et al.*, 2020).

De acuerdo con la conformación de los grupos funcionales en el gradiente altitudinal y la dicotomía que presentaron en la asociación con los distintos procesos ecosistémicos descritos en la Cuadro III.5, estos tendieron a mostrar relaciones estables, positivas o negativas, con los servicios del ecosistema (Pan *et al.* 2022). Las asociaciones de los rasgos funcionales con los servicios ecosistémicos resaltaron el carácter multifuncional de los ecosistemas, ya que brindaron información sobre impulsores compartidos y los procesos ecosistémicos (Hanisch *et al.*, 2020).

Cheng *et al.* (2021) y Guo *et al.* (2012) identificaron que las características de los grupos funcionales de plantas se vieron afectadas por cambios en la precipitación a lo largo de un gradiente, lo que implicaría que los gradientes ambientales tendrán efectos en el comportamiento de los rasgos funcionales aun cuando esto no implique un cambio en la conformación de los grupos funcionales.

Una compensación sobre los procesos ecosistémicos identificados en los grupos funcionales puede ser una respuesta a la relación de los factores abióticos y la combinación de rasgos funcionales dentro de los grupos identificados a lo largo del gradiente (Cheng *et al.* 2021, Poorter *et al.*, 2012).

Diversidad funcional

Tras el análisis de varianza, FRic y FEve no mostraron diferencias a lo largo del gradiente altitudinal, FDis mostró tener diferencias entre los intervalos de 3700 y 4000 msnm, FDiv mostró diferencias entre los intervalos más bajos y los intervalos más altos, y Q de Rao mostró diferencias entre los intervalos de 3500 y 3700 msnm. Todos los índices de diversidad funcional mostraron una distribución normal en sus residuales.

En cuanto a los índices de diversidad funcional, el intervalo de 3500 msnm presentó una mayor riqueza funcional, seguido de los 3900, 3700 y 4000 msnm respectivamente; para el caso de uniformidad funcional, los 4000 msnm mostraron el valor más alto, seguidos de los intervalos de los 3900, 3500 y 3700 msnm. La divergencia funcional, presentó el mayor valor en el intervalo de los 3700 msnm, seguido por los intervalos de 3500, 4000 y 3700 msnm respectivamente; la dispersión funcional mostró el mayor valor en el intervalo de los 4000 msnm, seguido de los intervalos de 3900, 3500 y 3700 msnm, finalmente, la entropía cuadrática de Rao mostró el mayor valor en el intervalo de los 3500 msnm, seguida de los 4000, 3900 y 3700 msnm (Figura III.9, Cuadro III.6).

Cuadro III.6. Valor promedio de los índices de diversidad funcional, la letra minúscula indica el grupo en que se ubicó cada índice tras hacer la comparación por pares, al final del cuadro se muestra el valor de P-value y su significancia dentro del modelo.

	Num. Especies	FRic	FEve	FDiv	FDis	Rao
3500	9.250 a	74.265 a	0.386 a	0.922 a	2.650 ab	11.247 a
3700	6.250 a	25.242 a	0.338 a	0.946 a	1.124 b	3.840 b
3900	6.750 a	37.269 a	0.421 a	0.643 b	2.893 ab	9.218 ab
4000	6.500 a	24.503 a	0.502 a	0.716 b	2.910 a	10.403 ab
Pr > F(Modelo)	0.308	0.469	0.736	<0.0001	0.032	0.047
Significativo	No	No	No	Sí	Sí	Sí

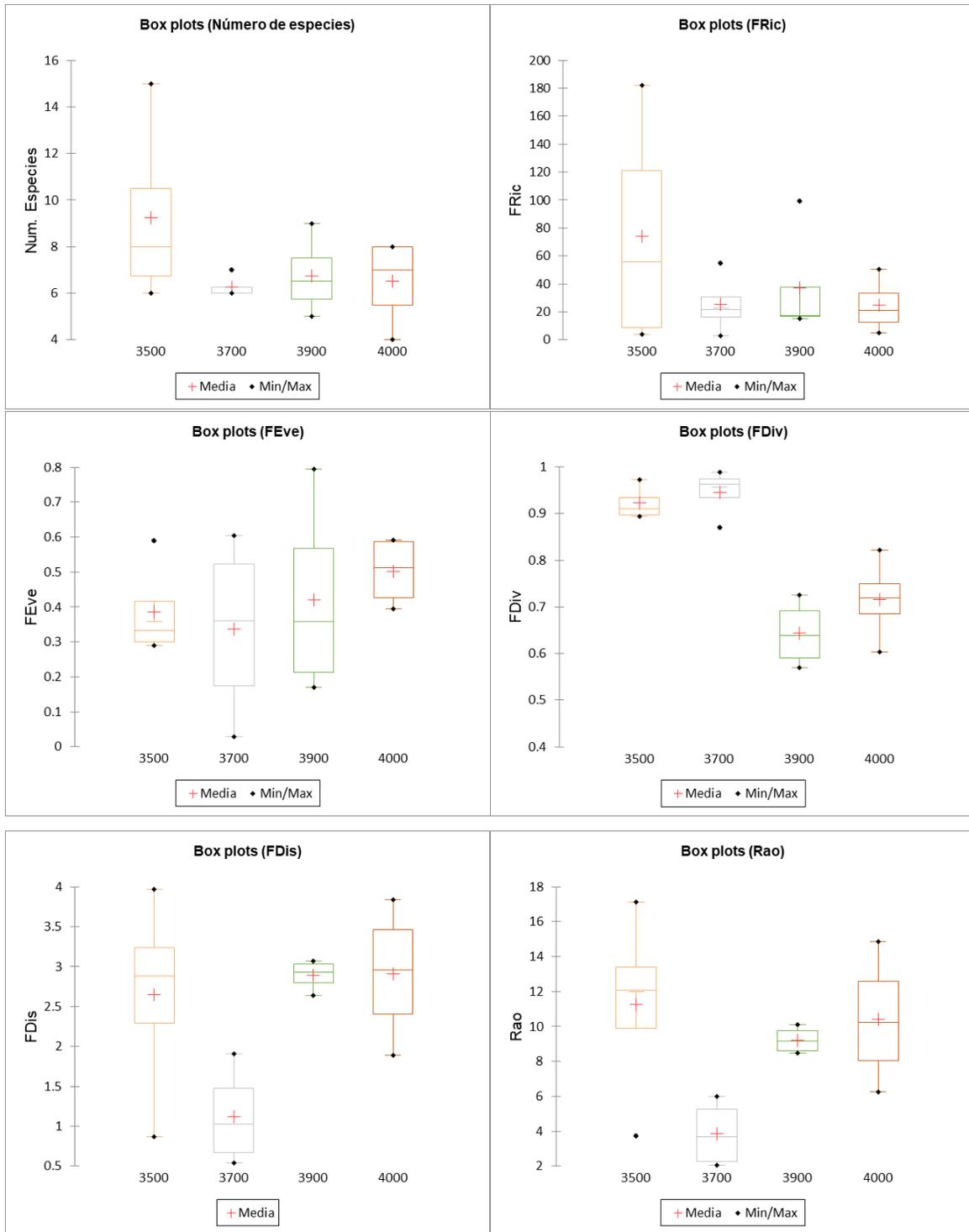


Figura III.9. Valores de los índices de diversidad funcional a lo largo del gradiente altitudinal: Número de especies, Riqueza funcional (FRic), Equidad funcional (FEve), Divergencia funcional (FDiv), Dispersión funcional (FDis) y el índice de Rao.

El número de especies mostró tener un alto grado de correlación con la riqueza funcional, los índices de dispersión funcional y la entropía cuadrática de Rao mostraron tener el mayor grado de correlación entre todos los índices calculados. Por otro lado, la divergencia y la dispersión funcional fueron los índices que menor grado de correlación mostraron (Cuadro III.7).

Cuadro III.7. Nivel de correlación existente entre los distintos índices calculados dentro del gradiente altitudinal.

	Num. Especies	FRic	FEve	FDiv	FDis	Rao
Num. Especies	1	0.897	-0.267	0.252	0.408	0.536
FRic	0.897	1	-0.245	0.148	0.338	0.441
FEve	-0.267	-0.245	1	-0.419	0.300	0.247
FDiv	0.252	0.148	-0.419	1	-0.558	-0.329
FDis	0.408	0.338	0.300	-0.558	1	0.960
Rao	0.536	0.441	0.247	-0.329	0.960	1

El número de especies se asoció de manera consistente con la riqueza funcional (Morandeira & Kandus, 2017, Biswas & Mallik, 2011), lo cual puede indicar que la incorporación de nuevas especies de plantas en la comunidad representa un nuevo conjunto de rasgos funcionales (Cacciatori *et al.*, 2022), sin embargo, aun cuando se identificó que la altitud influye de manera significativa en la respuesta de factores abióticos, no hubo un efecto significativo del gradiente altitudinal en la variación de la riqueza funcional. Biwas y Mallik (2010) describieron que, en hábitats de tierras altas, las diferencias descritas por la uniformidad funcional no serán significativas debido a que la diversidad de arbustos y hierbas seguirán una curva de respuesta unimodal aproximada a la variación del gradiente ambiental en que se encuentre, lo que resultó ser consistente con los resultados obtenidos.

La divergencia funcional mostró diferencias significativas en el gradiente altitudinal, presentando los mayores valores en los intervalos de los 3500 y 3700 msnm, dicho comportamiento implicaría que los rasgos funcionales de las especies más abundantes en los intervalos altitudinales más bajos se encuentran más distantes del centro de gravedad en relación con las especies raras. Cacciatori *et al.* (2022) identificaron que la perturbación del viento determinó una disminución significativa de la divergencia funcional, pero sin afectar a la riqueza funcional. Si bien, el comportamiento del viento no fue visto como una variable

ambiental a considerar en este estudio, es posible inferir que la distribución de las alturas y los valores de cobertura de copa de *Pinus hartwegii* a lo largo del gradiente altitudinal (Capítulo II) tengan un efecto sobre la intensidad del viento en sus comunidades; en razón de la capacidad competitiva que pueden presentar las especies especializadas en ambientes no óptimos y perturbados (Denelle *et al.*, 2020). Por tanto los patrones de variación funcional estarían siendo impulsados principalmente por especies que actuarían como generalistas, ya que estarían dominando en el número de especies y la abundancia relativa en los primeros intervalos altitudinales (Sanaphre-Villanueva *et al.*, 2017).

La dispersión funcional y la entropía cuadrática de Rao mostraron la misma tendencia en el comportamiento de sus valores a lo largo del gradiente altitudinal (Laliberté & Legendre, 2010). La tendencia en el comportamiento de la precipitación explicó en parte la dispersión funcional calculada (Schellenberger *et al.*, 2017). En relación con la FRic y FDis son índices más robustos para explicar el comportamiento de la diversidad funcional en el gradiente altitudinal, ya que al ponderar las abundancias en el espacio multidimensional de los rasgos funcionales se evitan los sesgos ocurridos en la FRic, los cuales se derivan de los valores extremos de abundancias relacionados con las especies raras (Laliberté & Legendre, 2010).

De acuerdo con el comportamiento que presentaron las variables abióticas sobre el gradiente altitudinal, la precipitación mostró tener un efecto positivo sobre la dispersión funcional (Schellenberger *et al.*, 2017, Midolo *et al.*, 2021, Wang *et al.*, 2022); sin embargo, Wang, *et al.* (2022) señalan que también las interacciones biológicas tienen efectos sobre el comportamiento de Q Rao y de FDis, lo que respondería al comportamiento atípico de estos índices en el intervalo de los 3700 msnm, en donde los atributos dasométricos de *Pinus hartwegii* mostraron los valores más altos (Capítulo II).

El patrón del comportamiento en las métricas de diversidad funcional evaluadas puede responder a la expresión de los factores bióticos y abióticos presentes en el gradiente altitudinal (Schellenberger *et al.*, 2017); el amplio espectro en los valores de los índices de diversidad funcional presentes en el gradiente altitudinal refleja la magnitud de diferencia existente en los nichos ecológicos y en la utilización de los recursos que tienen las especies dentro del espacio funcional (Wen *et al.*, 2019).

Conclusiones

El gradiente altitudinal sí tuvo influencia sobre la conformación de grupos funcionales; sin embargo, es posible que el comportamiento del dosel superior también influya en el ensamble de estos grupos, por lo que se sugiere explorar su influencia.

Los grupos funcionales identificados mostraron ser complementarios en relación a los servicios ecosistémicos de provisión y regulación, sin identificarse cambios sustanciales en la conformación de grupos funcionales de plantas y su relación con los procesos ecosistémicos identificados.

Aún cuando el gradiente altitudinal mostró variaciones en sus atributos abióticos, estos no resultaron significativos sobre los índices de riqueza y uniformidad funcional. La divergencia y la dispersión funcional se vieron afectados por el gradiente altitudinal sin mostrar un patrón completamente lineal, lo que sugiere que factores externos a las variables abióticas consideradas en el presente estudio también tienen efectos en la respuesta de los índices de diversidad funcional y deben considerarse en estudios futuros.

El estudio es un acercamiento preliminar de los servicios ecosistémicos asociados a ecosistemas de alta montaña, por lo que se sugiere identificar el grado de influencia que pudieran tener los valores de los grupos funcionales sobre los procesos ecosistémicos a través de métodos cuantitativos.

Bibliografía

Addinsoft. 2022. XLSTAT statistical and data analysis solution. New York, USA.
<https://www.xlstat.com/es>

Ali, A., Yan E. R., Chang S. X., Cheng J.-Y., & Liu. X.-Y. 2017. Community-weighted mean of leaf traits and divergence of wood traits predict aboveground biomass in secondary subtropical forests. *Science of the Total Environment*, 574, 654 – 662.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.09.022>

Anna, I., Jarosław, K. 2014. Hydrological properties of bark of selected forest tree species. Part I: the coefficient of development of the interception surface of bark. *Trees* 28, 831–839
<https://doi.org/10.1007/s00468-014-0995-0>

Aquino, S. 2009. Impactos humanos en la provisión de servicios ecosistémicos por bosques tropicales muy húmedos: un enfoque de ecología funcional. (Tesis de Maestría. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza). Recuperado de: <https://repositorio.catie.ac.cr/handle/11554/5221>

Armenteras, D.; González, T. M.; Vergara, L. K.; Luque, F. J.; Rodríguez, N.; Bonilla, M. A. 2016. Revisión del concepto de ecosistemas como “unidad de la naturaleza” 80 años después de su formulación. *Ecosistemas* 25 (1): 83 – 89.

Arriaga, L. & Gómez, L. 2004. Posibles efectos del cambio climático en algunos componentes de la biodiversidad de México. En: Martínez, J.; Fernández-Bremauntz, A. *Cambio Climático: Una Visión desde México*. INE/SEMARNAT. México, D.F. ISBN 968-817-704-0

Aussenac, G. 1981. L’interception des précipitations par les peuplements forestiers. *La Houille Blanche* (7 – 8): 531 – 536.

Ballesteros, J., Pérez-Torres, J. 2016. Diversidad funcional: un aspecto clave en la provisión de servicios ecosistémicos. *Revista Colombiana de Ciencia Animal* 8 (1)

Biswas, S., Mallik, A. 2010. Disturbance effects on species diversity and functional diversity in riparian and upland plant communities. *Ecology* 91 (1) <https://doi.org/10.1890/08-0887.1>

Biswas, S., Mallik, A. 2011. Species diversity and functional diversity relationship varies with disturbance intensity. *Ecosphere* 2 (4) <https://doi.org/10.1890/ES10-00206.1>

Blundo, C., Malizia, L. R., & González-Espinosa, M. 2015. Distribution of functional traits in subtropical trees across environmental and forest use gradients. *Acta Oecologica*, 69, 96–104. doi:10.1016/j.actao.2015.09.008

Botta-Dukát, Z. 2005. Rao’s quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science* 16: 533-540.

Box, E. 1996. Plant functional types and climate at the global scale. *Journal of Vegetation Science* 7: 309-320

Box, E.O. 1996. Plant Functional Types and Climate at the Global Scale. *Journal of Vegetation Science*, 7(3), 309–320. doi:10.2307/3236274

Brewer, C. A.; Smith, W. K. 1997. Patterns of leaf surface wetness for montane and subalpine plants. *Plant, Cell and Environment*, 20(1):1-11.

Cacciatori, C., Bacaro, G., Checko, E., Zaremba, J., Szwarzgrzyk, J. 2022. Windstorm effects on herbaceous vegetation in temperate forest ecosystems: Changes in plant functional diversity and species trait values along a disturbance severity gradient. *Forest Ecology Management* 505 <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119799>

Casanoves, F., Pla, L., Di Rienzo, J., Chan-Dzul, A., Bermeo, D., Delgado, D. & Finegan, B. 2011. Identificación y caracterización de tipos funcionales. En: *Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos*. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, CATIE. Turrialba, Costa Rica.

Casanoves, F.; Di Rienzo, J; Pla, L. 2008. User Manual f-Diversity: Statistical software for the analysis of functional diversity. Primera Edición. Argentina. 54 p.

Castellanos-Castro, C. & Argenis-Bonilla, M. 2011. Grupos funcionales de plantas con potencial uso para la restauración en bordes de avance de un bosque altoandino. *Acta biológica Colombiana*. Vol. 16 No. 1 pp 153-174

Castellanos-Castro, C.; Bonilla, M., A. 2011. Grupos funcionales de plantas con potencial uso para la restauración en bordes de avance de un bosque altoandino. *Acta Biológica Colombiana*, 16(1), 175-184.

Cheng, Z., Cui, Z., Shi, J., Liu, Y., La Pierre, K., Wu, G. 2021. Plant functional types drive differential responses of grassland ecosystem functions along a precipitation gradient. *Ecological Indicators* 133 <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.108433>

Cogollo Calderón, Angélica María, Velasco Linares, Patricia, & Manosalva, Leonardo. 2020. Caracterización funcional de plantas y su utilidad en la selección de especies para la restauración ecológica de ecosistemas altoandinos. *Biota colombiana*, 21(1), 1-15. <https://doi.org/10.21068/c2020.v21n01a01>

Collalti, A., Tjoelker, M. G., Hoch, G., Mäkelä, A., Guidolotti, G., Heskell, M., Petit, G., Ryan, M. G., Battipaglia, G., Matteucci, G., Prentice, I. C. 2019. Plant respiration: Controlled by photosynthesis or biomass?. *Global Change Biology*, (), gcb.14857–. [doi:10.1111/gcb.14857](https://doi.org/10.1111/gcb.14857)

Correia, I., Nascimento, E., Gouveia, S. 2020. Effects of climate and land-use gradients on avian phylogenetic and functional diversity in a tropical dry forest. *Journal of Arid Environments* 173 <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2019.104024>

Crockford, R. H.; Richardson, D. P. 2000. Partitioning of rainfall into throughfall, stemflow, and interception: effect of forest type, ground cover and climate. *Hydrol. Process.* 14: 2903 – 2920.

Denelle, P., Violle, C., Consortium, D., Munoz, F. 2020. Generalist plants are more competitive and more functionally similar to each other than specialist plants: insights from network analyses. *Journal of Biogeography* 47 (9) <https://doi.org/10.1111/jbi.13848>

Deng, Y., Wang, M., Yousefpour, R. & Hanewinkel, M. 2021. Abiotic disturbances affect forest short-term vegetation cover and phenology in Southwest China, *Ecological Indicators* 124, 107393 ISSN 1470-160X, <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107393>.

Díaz, S. & Cabido, M. 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *TRENDS in Ecology & Evolution*, 646 - 655.

Díaz, S., Cabido, M., Casanoves, F. 1999. Functional implications of trait–environment linkages in plant communities. In E. Weiher & P. Keddy (Eds.), *Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats* (pp. 338-362). Cambridge: Cambridge University Press. doi:10.1017/CBO9780511542237.013

Díaz, S., Gurvich, D.E., Pérez-Harguindeguy, N. & Cabido, M. 2002. ¿Quién necesita tipos funcionales de plantas? *Sociedad Argentina de Botánica; Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*: 135 – 140.

Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J., Wright, J., Lavorel, S., Dray, S., Reu, B., Kleyer, M., Wirth, C., Prentice, I., Garnier, E., Bönsch, G., Westoby, M., Poorter, H., Reich, P., Moles, A., Dickie, J., Gillison, A., Zanne, A., Chave, J., Wright, S., Sheremet'ev, S., Jactel, H., Baratolo, C., Cerabolini, B., Pierce, S., Shipley, B., Kirkup, D., Casanoves, F., Joswig, J., Cünther, A., Falczuk, V., Rüger, N., Mahecha, M., Gorné, L. 2016 The global spectrum of plant form and function. *Nature* 529, 167–171. <https://doi.org/10.1038/nature16489>

Díaz, S., Lavorel S., de Bello F., Quétier F., Grigulis K., & Robson T. M. 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the*

National Academy of Sciences (USA) 104:20684–20689
<https://doi.org/10.1073/pnas.0704716104>

Díaz, S., Purvis A., Cornelissen J. H. C., Mace G. M., Donoghue M. J., Ewers R. M., Jordano P., & Pearse W. D. 2013. Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability. *Ecology and Evolution* 3:2958–2975. <https://doi.org/10.1002/ece3.601> Duarte, C.M. 2007. Methods in comparative functional ecology. In: Pugnaire, F. I. & Valladares, F. 2007. *Functional plant ecology*. 2 ed. London, United Kingdom, CRC Press. pp: 1-6

Duru, M., Pontes, L.D.A.S., Schellberg, J., Theau, J. P., Therond, O. 2019. Chapter 13 - Grassland Functional Diversity and Management for Enhancing Ecosystem Services and Reducing Environmental Impacts: A Cross-Scale Analysis, Editor(s): Gilles Lemaire, Paulo César De Faccio Carvalho, Scott Kronberg, Sylvie Recous, *Agroecosystem Diversity*, Academic Press, pp. 211-230 <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-811050-8.00013-3>.

Dyakov, N. 2010. Gradient analysis: theory, approaches and application. *Nauka za Gorata*, 47(4) 3 – 14.

Fick, S. & Hijmans, R. 2017. WorldClim 2: nuevas superficies climáticas de resolución espacial de 1 km para áreas terrestres globales. *Revista Internacional de Climatología* 37 (12): 4302-4315

Flores, A. E.; Guerra, C. V.; Terrazas, G. G. H.; Carrillo, A., F.; Islas, G. F.; Acosta, M. M.; Buendía, R. E. 2016. Intercepción de lluvia en bosques de montaña en la cuenca del río Texcoco, México. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*. Vol 7 (37): 65 – 76.

Fyllas NM, Michelaki C, Galanidis A, Evangelou E, Zaragoza-Castells J, Dimitrakopoulos PG, Tsadilas C, Arianoutsou M and Lloyd J. 2020. Functional Trait Variation Among and Within Species and Plant Functional Types in Mountainous Mediterranean Forests. *Frontiers y Plant Science* 11:212. doi: 10.3389/fpls.2020.00212

Fyllas, N.M., Michelaki, C., Galanidis, A., Evangelou, E., Zaragoza-Castells, J., Dimitrakopoulos, P.G., Tsadilas, C., Arianoutsou, M. & Lloyd, J. 2020. Functional Trait Variation Among and Within Species and Plant Functional Types in Mountainous Mediterranean Forests. *Frontiers in Plant Science*. 11:212. doi: 10.3389/fpls.2020.00212

Garnier, E., Navas, M. 2012. A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 32, 365–399.

Garnier, E., Navas, M.-L. 2012. A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development*. 32: 365-399 doi:10.1007/s13593-011-0036-y

Gauthier, S., Bernier, P., Kuuluvainen, T., Shvidenko, A.Z. & Schepaschenko, D.G. 2015. Boreal forest health and global change. *Science*, 349(6250), 819 – 822. doi:10.1126/science.aaa9092

Gould, I., Quinton, J., Weigelt, A., De Deyn, G., Bardgett, R. 2016. Plant diversity and root traits benefit physical properties key to soil function in grasslands. *Ecology Letters* 19 (9): 1140-1149 <https://doi.org/10.1111/ele.12652>

Guo, Q., Hu, Z., Li, S., Li, X., Sun, X., Yu, G. 2012. Spatial variations in aboveground net primary productivity along a climate gradient in Eurasian temperate grassland: effects of mean annual precipitation and its seasonal distribution. *Global Change Biology* 18 (12): 3624-3631 <https://doi.org/10.1111/gcb.12010>

Guo, W.-Y., Serra-Diaz, J.M., Schrod, F., Eiserhardt, W.L., Maitner, B.S., Merow, C., et al. 2020. Paleoclimate and current climate collectively shape the phylogenetic and functional diversity of trees worldwide. *bioRxiv*. doi: 10.1101 / 2020.06.02.128975.

Hanisch, M., Schweiger, O., Cord, A., Volk, M., Knapp, S. 2020. Plant functional traits shape multiple ecosystem services, their trade-offs and synergies in grasslands. *Journal of Applied Ecology* 57 (8): 1535-1550 <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13644>

Helm, A., Zobel, M., Moles, A., Szava-Kovats, R., & Pärtel, M. 2015. Characteristic and derived diversity: implementing the species pool concept to quantify conservation condition of habitats. *Diversity and Distributions*, 21(6), 711 – 721. <https://doi.org/10.1111/ddi.12285>

Iida, S., Tanaka, T. & Sugita, M. 2005. Change of interception process due to the succession from Japanese red pine to evergreen oak. *Journal of Hydrology* 315: 154 – 166.

Laliberté, E. & Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91:299–305. <https://doi.org/10.1890/08-2244.1>

Lavorel, S. & Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*. 16: 545–556.

Lavorel, S., Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, N.S., Garden, D., Dorrough, J., Berman, S., Quétier, F., Thébault, A., & Bonis, A. 2008. Assessing functional diversity in the field—methodology matters!. *Functional Ecology*, 22(1), 134–147.

Lavorel, S.; McIntyre, S. Landsberg, J.; Forbes, T., D., A. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups base on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution* 12: 474 – 478.

Le Bagousse-Pinguet, Y., Gross, N., Maestre, F.T., Maire, V., de Bello, F., Fonseca, C. R., Kattge, J., Valencia, E., Leps, J. & Liancourt, P., 2017. Testing the environmental filtering concept in global drylands. *Journal of Ecology*, 105, 1058 – 1069.

Leps, J., Bello, F., Lavorel, S., Berman, S. 2006. Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: Practical considerations matter. *Preslia* 78 (4)

Liang, J., Crowther, T. W., Picard, N., Wisser, S., Zhou, M., Alberti, G., Schulze, E., McGuire, A. D., Bozzato, F. et al. 2016. Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Science*, 354(6309), aaf8957. <https://doi.org/10.1126/science.aaf8957>

Lin, S., Li, J., Liu, Q., Gioli, B., Paul-Limoges, E., Buchmann, N., Gharun, M., Hörtnagl, L., Foltýnová, L., Dusek, J., Li, L., Yuan, W. 2021. Improved global estimations of gross primary productivity of natural vegetation types by incorporating plant functional type. *International Journal of Applied Earth Observations and Geoinformation* 100 <https://doi.org/10.1016/j.jag.2021.102328>

Liu, Z., Li, B. & Jin, G. 2021. Scale-dependent changes in the contributions of biotic and abiotic factors to leaf area index in a natural forest in northeast China. *Forest Ecology and Management*, 479 (118540) <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118540>

Lohbeck, M., Poorter, L., Martínez-Ramos, M. & Bongers, F. 2015. Biomass is the main driver of changes in ecosystem process rates during tropical forest succession. *Ecology*, 96(5), 1242–1252. doi:10.1890/14-0472.1

- López-Herrera, L. G. 2022. Relaciones entre rasgos funcionales de plantas en bosques secundarios altoandinos de la Cordillera Oriental, Colombia. *Biota Colombiana*, 23(2), e1008. <https://doi.org/10.21068/2539200X.1008>
- Marconi, S., Graves, S.J., Weinstein, B.G., Bohlman, S. & White E.P. 2021. Estimating individual level plant traits at scale. *Ecological Applications* 00(00): e02300. [10.1002/eap.2300](https://doi.org/10.1002/eap.2300)
- Marker, J., Bergman, E., Eckstein, R., Lafage, D. 2022. Forested riparian buffer environmental variables are more important than size for species functional diversity in production forests. *Forest Ecology and Management* 526. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120599>
- Mason, N.W.H., Mouillot, D., Lee, W.G. & Wilson, J.B. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *OIKOS* 111(1), 112–118. doi:10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x
- Midolo, G., Kuss, P., & Wellstein, C. 2021. Land use and water availability drive community-level plant functional diversity of grasslands along a temperature gradient in the Swiss Alps. *Science of The Total Environment* 764. doi:10.1016/j.scitotenv.2020.1428
- Morandeira, N. S., & Kandus, P. 2017. Do taxonomic, phylogenetic and functional plant α - and β -diversity reflect environmental patterns in the Lower Paraná River floodplain? *Plant Ecology & Diversity*, 10(2-3), 153–165. doi:10.1080/17550874.2017.1315838
- Morandeira, Natalia Soledad. 2014. Tipos funcionales de plantas en humedales de la planicie de inundación del Bajo Río Paraná (Entre Ríos, Argentina) y su observación con datos polarimétricos de radar . (Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales.). Recuperado de http://hdl.handle.net/20.500.12110/tesis_n5490_Morandeira
- Nava-Moreno, M. A. 2018. Pérdidas por intercepción en un bosque de *Pinus cooperii* C.E. Blanco en la Región de “El Salto”, Durango. Tesis de maestría. Universidad Autónoma de Nuevo León. Facultad de Ciencias Forestales.

Pan, Q., Wen, Z., Wu, T., Zheng, T., Yang, Y., Li, R., Zheng, H. 2022. Trade-offs and synergies of forest ecosystem services from the perspective of plant functional traits: A systematic review. *Ecosystem Services* 58 <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2022.101484>

Pérez-Harguindeguy N., Díaz S., Garnier E., Lavorel S., Poorter H., Jaureguiberry P., Bret-Harte M. S., Cornwell W. K., Craine J. M., Gurvich D. E., Urcelay C., Veneklaas E. J., Reich P. B., Poorter L., Wright I. J., Ray P., Enrico L., Pausas J. G., de Vos A. C., Buchmann N., Funes G., Quétier F., Hodgson J. G., Thompson K., Morgan H. D., ter Steege H., van der Heijden M. G. A., Sack L., Blonder B., Poschlod P., Vaieretti M. V., Conti G., Staver A. C., Aquino S., Cornelissen J. H. C. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61, 167-234

Pla, L., Casanoves, F. Di Rienzo, J., 2011. Capítulo 4: Cuantificación de la diversidad funcional. En *Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos*. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, CATIE. Turrialba, Costa Rica.

Polania, C., Pla, L., Casanoves, F. 2011. Capítulo 2: Diversidad funcional y servicios ecosistémicos. En *Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos*. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, CATIE. Turrialba, Costa Rica.

Poorter, H., Niklas, K., Reich, P., Oleksyn, J., Poot, P., Mommer, L. 2012. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*, 193: 30-50. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03952.x>

R Core Team, 2016. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing.

Ricker, M., Gutiérrez-García, G., & Daly, D. 2007. Modeling long-term tree growth curves in response to warming climate: Test cases from a subtropical mountain forest and a tropical rainforest in México. *Canadian Journal of Forest Research*, 37, 977 – 989. <https://doi.org/10.1139/X06-304>.

Sanaphre-Villanueva, L., Dupuy, J., Andrade, J., Reyes-García, C., Jackson, P., Paz, H. 2017. Patterns of plant functional variation and specialization along secondary succession and topography in a tropical dry forest. *Environmental Research Letters* 12 DOI 10.1088/1748-9326/aa6baa

Sheng, H. & Cai, T. 2019. Influence of rainfall on canopy interception in Mixed Broad-Leaved – Korean Pine forest in Xiaoxing’ an Mountains, Northeastern China. *Forests* 10, 248

Siegert, C.M. & Levia D.F. 2014. Seasonal and meteorological effects on differential stemflow funneling ratios for two deciduous tree species. *Journal of Hydrology* 519: 446 – 454.

Song, Y., Wang, P., Li, G., & Zhou, D. 2014. Relationships between functional diversity and ecosystem functioning: A review. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 85–91. <https://doi.org/10.1016/j.chnaes.2014.01.001>.

Staver, A. C., Brando, P. M., Barlow, J., Morton, D. C., Paine, C. E. T., Malhi, Y., Murakami, A., Pasquel, J. 2019. Thinner bark increases sensitivity of wetter Amazonian tropical forests to fire. *Ecology Letters*. doi:10.1111/ele.13409

Suding, K.N., Lavorel, S., Chapin, F.S., Cornelissen, J.H.C., Diaz, S., Garnier, E. et al. 2008. Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and effect framework for plants. *Global Change Biology*. 14: 1125–1140.

Thakur, U., Bisht, N., Kumar, M. & Kumar, A. 2021. Influence of Altitude on diversity and distribution pattern of trees in himalayan temperate forests of Churdhar Wildlife Sanctuary, India. *Water Air Soil Pollut*, 232, 205. <https://doi.org/10.1007/s11270-021-05162-8>.

Timilsina, N., Ross, M., & Heinen, J. 2007. A community analysis of sal (*Shorea robusta*) forests in the western Terai of Nepal. *Forest Ecology and Management*, 241 (1-3), 223–234. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.01.012>

Valiente-Banuet, A., Aizen, M.A., Alcántara, J.M., Arroyo, J., Cocucci, A., Galetti, M., García, M.B., García, D., Gómez, J.M., Jordano, P., Medel, R., Navarro, L., Obeso, J.R., Oviedo, R., Ramírez, N., Rey, P.J., Traveset, A., Verdú, M., Zamora, R. 2015. Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology* 29, 299–307. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12356>.

- Vieira, L., Tabarelli, M., Souza, G., Queiroz, R., Santos, B. 2022. Divergent herb communities in drier and chronically disturbed areas of the Brazilian Caatinga. *Perspectives in Ecology and Conservation* 20: 132-140 <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2021.12.002>
- Villéger, S., Mason, N.W.H. & Mouillot, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8), 2290–2301. doi:10.1890/07-1206.1
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. et al. 2007. Let the concept of trait be functional!. *OIKOS* 116:882–892.
- Walker, A. P., Quaife, T., van Bodegom, P. M., De Kauwe, M. G., Keenan, T. F., Joiner, J., Lomas, M. R., MacBean, N., Xu, C., Yang, X., Woodward, F. I. 2017. The impact of alternative trait-scaling hypotheses for the maximum photosynthetic carboxylation rate (V_{cmax}) on global gross primary production. *New phytologist* 215 (4) pp. 1370-1386 <https://doi.org/10.1111/nph.14623>
- Wang, J., Teng, D., HE, X., Li, Z., Chen, Y., Ma, W., Li, W., Wang, s., Liu, F., Ly, G. 2022. Spatial variation in the direct and indirect effects of plant diversity on soil respiration in an arid region. *Ecological indicators* 142 <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.109288>
- Wang, Z., Zheng, R., Yang, L., Tan, T., Li, H., Liu, Min. 2022. Elevation gradient distribution of indices of tree population in a montane forest: The role of leaf traits and the environment. *Forest Ecosystems* 9 <https://doi.org/10.1016/j.fecs.2022.100012>
- Wen, Z., Zheng, H., Smith, J., Zhao, H., Liu, L., Ouyang, Z. 2019. Functional diversity overrides community-weighted mean traits in linking Land-use intensity to hydrological ecosystem services. *Science of the Total Environment* 682 doi:10.1016/j.scitotenv.2019.05.1
- Woodward, F.I. & Cramer, W. 1996. Plant functional types and climatic change: Introduction. *Journal of Vegetation Science*, 7(3), 306–308. doi:10.1111/j.1654-1103.1996.tb00489.x
- Yuan, Z., Ali, A., Jucker, T., Ruiz-Benito, P., Wang, S., Jiang, L., Wang, X., Lin, F., Ye, J., Hao, Z. & Loreau, M. 2019. Multiple abiotic and biotic pathways shape biomass demographic processes in temperate forests. *Ecology* 100(5): e02650. [10.1002/ecy.2650](https://doi.org/10.1002/ecy.2650)

Zheng, H., Wang, L., Peng, W., Zhang, C., Li, C., Robinson, B., Wu, X., Kong, L., Li, R., Xiao, Y., Xu, W., Ouyang, Z., Daily, G. 2019. Realizing the values of natural capital for inclusive, sustainable development: Informing China's new ecological development strategy. PNAS 116 (17) <https://doi.org/10.1073/pnas.181950111>

Capítulo IV. Conclusiones generales

Se identificó la influencia del gradiente altitudinal en la estructura, composición y diversidad de la comunidad de *Pinus hartwegii* a través del enfoque taxonómico y funcional.

La función de distribución de probabilidad Weibull se ajustó al comportamiento del diámetro normal, altura total y cobertura de copa de *P. hartwegii* y con base en el parámetro de escala, fue posible determinar que el gradiente altitudinal sí tiene efectos sobre dichos atributos y por tanto es posible identificar las respuestas de *P. hartwegii* ante cambios ambientales.

Los sitios con mayores valores en los atributos dasométricos presentaron un patrón espacial gregario lo cual estaría asociado a la variación del microclima bajo el dosel de *P. hartwegii* a lo largo del gradiente altitudinal.

La diversidad alfa y beta mostraron diferencias en al menos un intervalo altitudinal, por lo que se rechaza la hipótesis de igualdad en los valores medios, y por tanto el gradiente altitudinal sí tiene influencia en la distribución de las especies, sin embargo, el nicho de algunas especies dominantes estaría mayormente asociado a condiciones particulares del sitio más que al efecto del gradiente altitudinal.

El gradiente ambiental sí mostró influencia sobre el número de grupos funcionales identificados en los distintos intervalos; sin embargo, su influencia se limitó a la presencia/ausencia de algunas categorías dentro de los rasgos funcionales seleccionados. Las especies dominantes mostraron mayor disimilaridad entre ellas, lo cual influyó en que los distintos grupos funcionales identificados fueran complementarios sobre los procesos ecosistémicos de regulación y de provisión.

El gradiente altitudinal mostró variaciones en los atributos abióticos sin ser significativos sobre los índices de riqueza y uniformidad funcional. Aun cuando la divergencia y la dispersión funcional se vieron afectados por el gradiente altitudinal, estos no mostraron un patrón completamente lineal, lo que sugiere que factores externos a las variables abióticas consideradas en el presente estudio también tienen efectos en la respuesta de los índices de diversidad funcional.

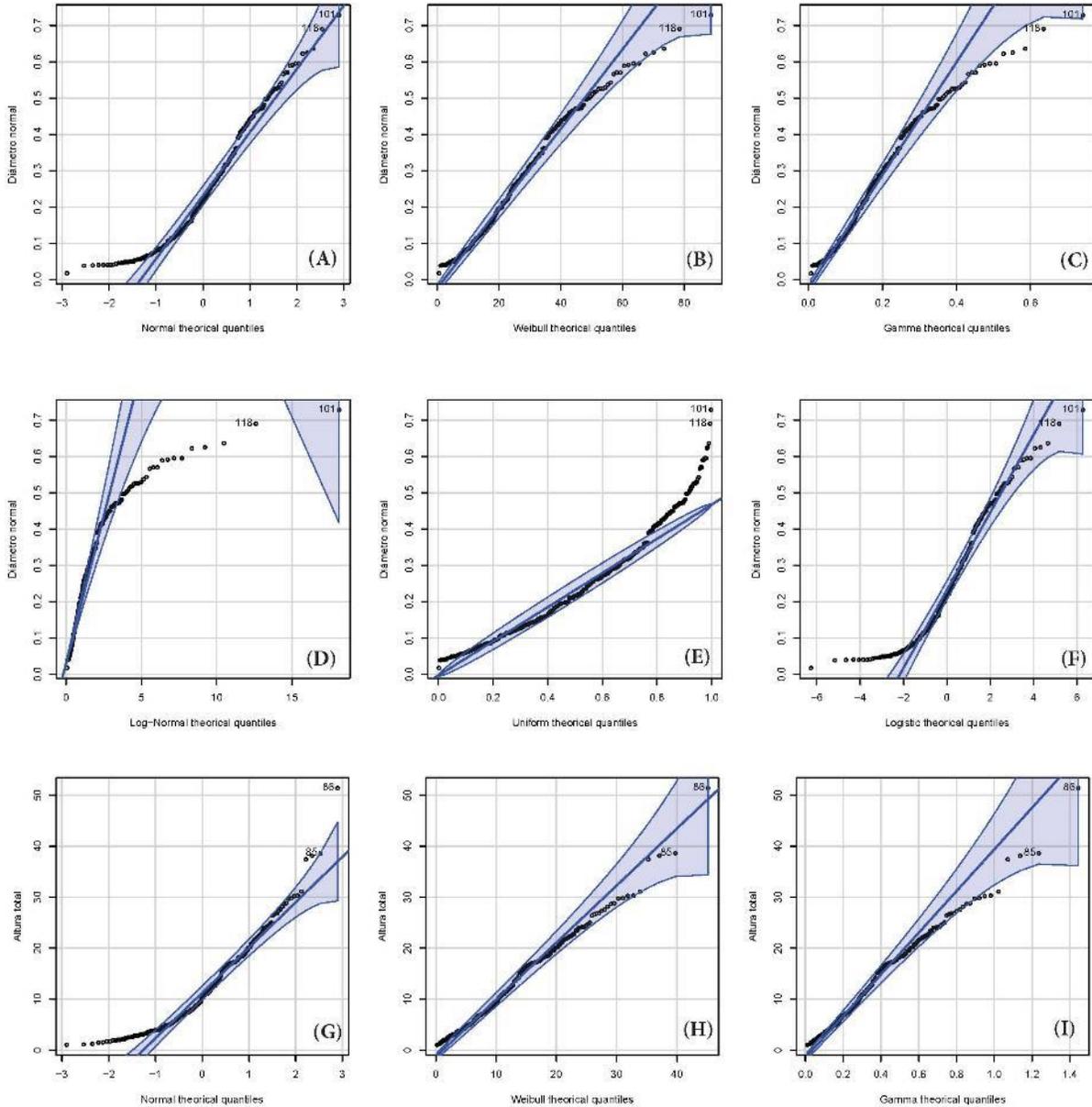
Los hallazgos sustentan la importancia funcional de hierbas y arbustos que se desarrollan en los pisos forestales inferiores del bosque de *P. hartwegii*, siendo relevantes en los procesos

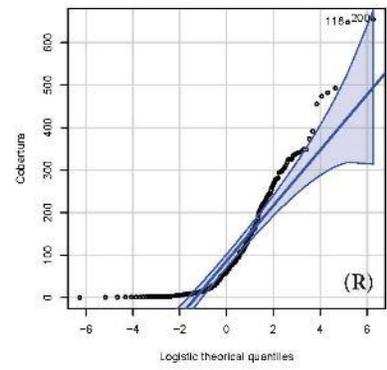
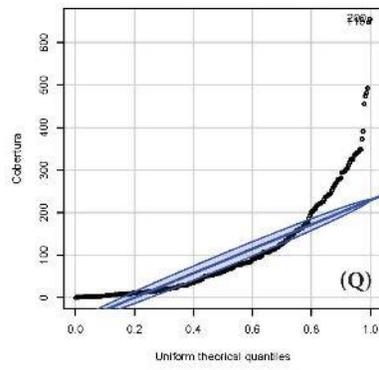
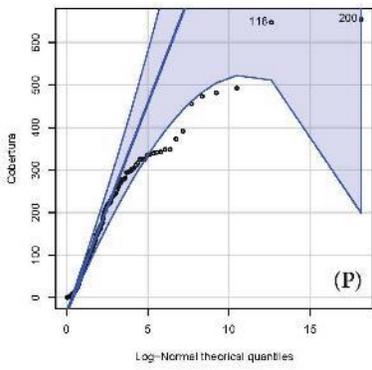
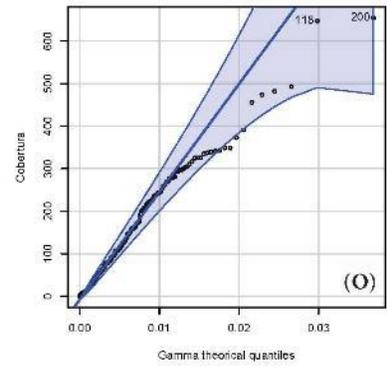
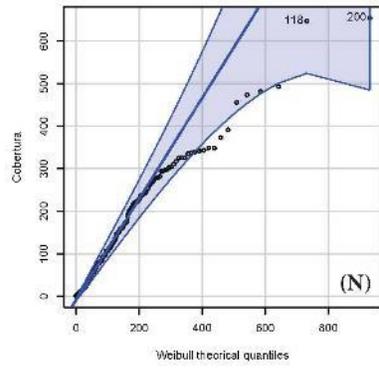
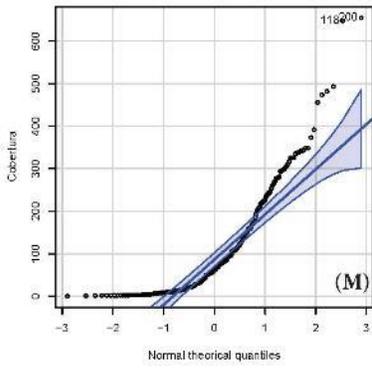
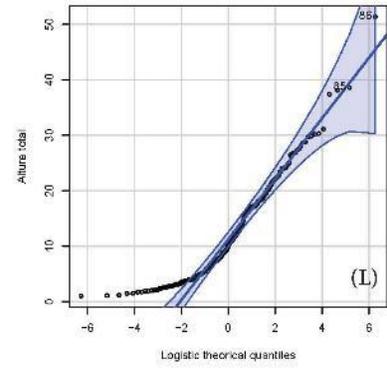
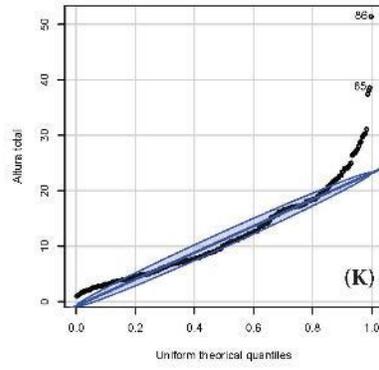
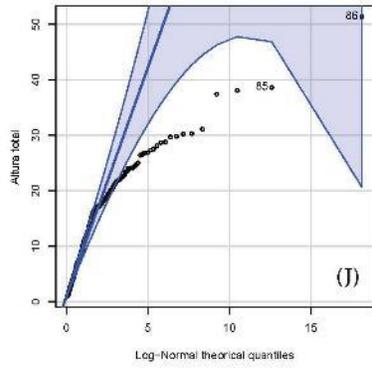
de regulación de suelo y agua, así como en la producción de biomasa que contribuye con el secuestro de Carbono.

Los resultados obtenidos aportan información relacionada a los enfoques de diversidad taxonómica y funcional que pueden ser útiles para otros bosques de alta montaña, contribuyendo a un mejor entendimiento de la dinámica existente al interior de la comunidad de *P. hartwegii* y su asociación con procesos ecosistémicos relacionados a la productividad y resiliencia ante cambios en las condiciones ambientales.

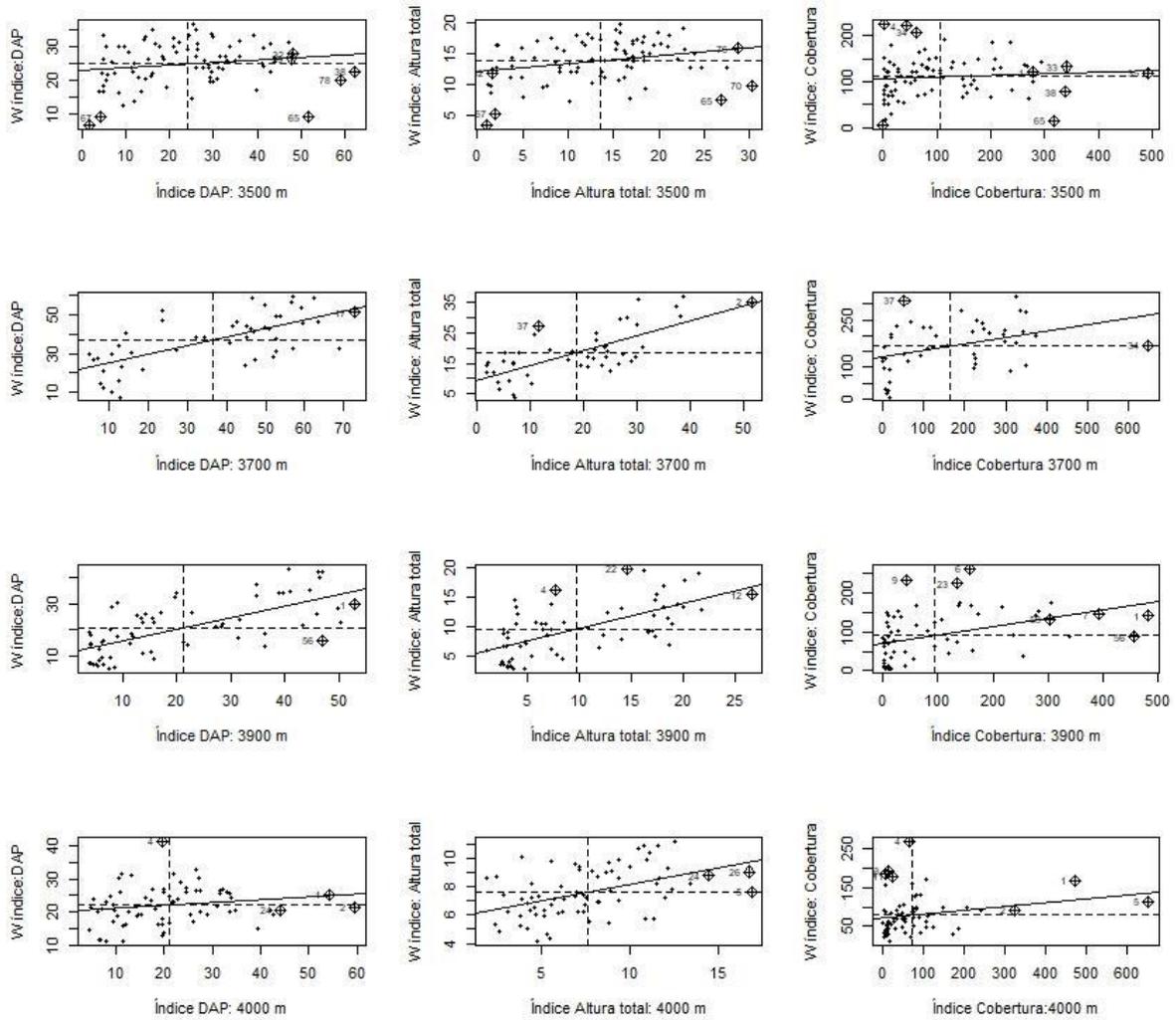
Apéndice II

Apéndice II. 1 Gráficas QQ-plot de las distribuciones Normal, Weibull, Log-Normal, Gamma, Uniforme y Logística, respectivamente, para el Diámetro normal (A-F), Altura total (G-L) y Cobertura de copa (M-R) de *P. hartwegii* sobre el gradiente altitudinal del Monte Tláloc, Estado de México.





Apéndice II. 2 Gráfico de Moran para Diámetro normal, Altura total y Cobertura de copa para cada uno de los intervalos altitudinales definidos (3500, 3700, 3900 y 4000 m) en el Monte Tláloc.



Apéndice II. 3 Listado de especies identificadas a lo largo del gradiente altitudinal, dentro de las especies identificadas, ninguna estuvo bajo alguna categoría de conservación de la NOM-059-SEMARNAT-2010.

Familia	Género	Especie	Nombre común	Autoridad taxonómica
Rosaceae	Acaena	<i>Acaena elongata</i>	Cadillo, pegarropa	Rzedowski y Rzedowski (2001)
Rosaceae	Alchemilla	<i>Alchemilla procubens</i>	Chinilla, pata de león	Rzedowski y Rzedowski (2001)
Ericaceae	Arbutos	<i>Arbutus xalapensis</i>	Madroño	Kunt (1819)
Compositae	Archibaccharis	<i>Archibaccharis hieracioides</i>	Hierba del carbonero	Jackson (1970)
Asteraceae	Baccharis	<i>Baccharis conferta</i>	Azoyate	Kunt (1820)
Poaceae	Brachypodium	<i>Brachypodium mexicanum</i>	Sacapipilo	Roem. & Schult.
Poaceae	Calamagrostis	<i>Calamagrostis tolucensis</i>	Paja blanca	Dávila et al. (2018)
Montiaceae	Calandrinia	<i>Calandrinia acaulis</i>	Acaulis	Kunt (1823)
Rubiaceae	Galium	<i>Galium aschenbornii</i>	Cuajeleche	Dempster (1978)
Compositae	Gnaphalium	<i>Gnaphalium liebmanii</i>	Gordolobo	Rzedowski y Rzedowski (2001)
Boraginaceae	Lithospermum	<i>Lithospermum distichum</i>	Panalillo	Nash y Moreno (1981)
Fabaceae	Lupinus	<i>Lupinus montanus</i>	Garbancillo	Rzedowski y Rzedowski (2001)
Oxalidaceae	Oxalis	<i>Oxalis alpina</i>	Acedera de montaña	Denton (1998)
Plantaginaceae	Penstemon	<i>Penstemon gentianoides</i>	Campanita morada	Marie Poiret (1825)
Pinaceae	Pinus	<i>Pinus hartwegii</i>	Pino de las alturas	Lindley (1839)
Rosaceae	Potentilla	<i>Potentilla ranunculoides</i>	Suelda	Galicia Miranda (1988)
Asteraceae	Senecio	<i>Senecio cinerarioides</i>	Jarilla	Rzedowski y Rzedowski (2001)
Asteraceae	Senecio	<i>Senecio mairetianus</i>	Jara amarilla	Villaseñor (2005)
Asteraceae	Senecio	<i>Senecio roseus</i>	Jara morada	Villaseñor (2005)
Compositae	Stevia	<i>Stevia monardifolia</i>	Estevia	Rzedowski y Rzedowski (2001)
Caprifoliaceae	Symphoricarpos	<i>Symphoricarpos microphyllus</i>	Perlita	Kunt (1820)

Apéndice II. 4 Fotografías de las especies registradas a lo largo del gradiente altitudinal.



Acaena elongata



Alchemilla procubens



Arbutus xalapensis



Archibaccharis hieracioides



Baccharis conferta



Brachypodium mexicanum



Calamagrostis toluscensis



Calandrinia acaulis



Galium aschenbornii



Gnaphalium liebmanii



Lithospermum distichum



Lupinus montanus



Oxalis alpina



Penstemon gentianoides



Pinus hartwegii



Potentilla ranunculoides



Senecio cinerarioides



Senecio mairertianus



Stevia monardifolia



Symphoricarpos microphyllus



Senecio roseus

Apéndice III

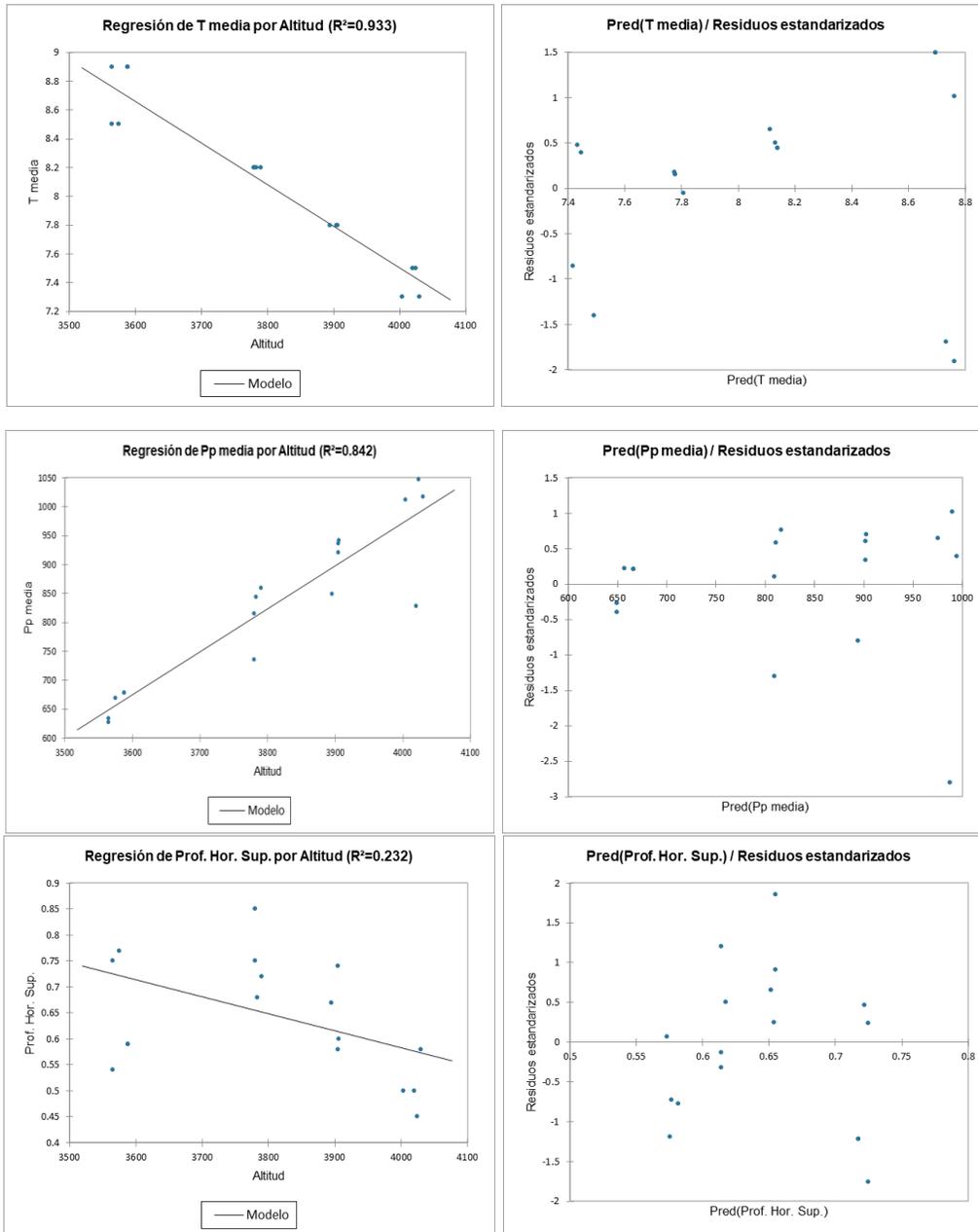
Apéndice III. 1 Estadísticas descriptivas de los factores abióticos.

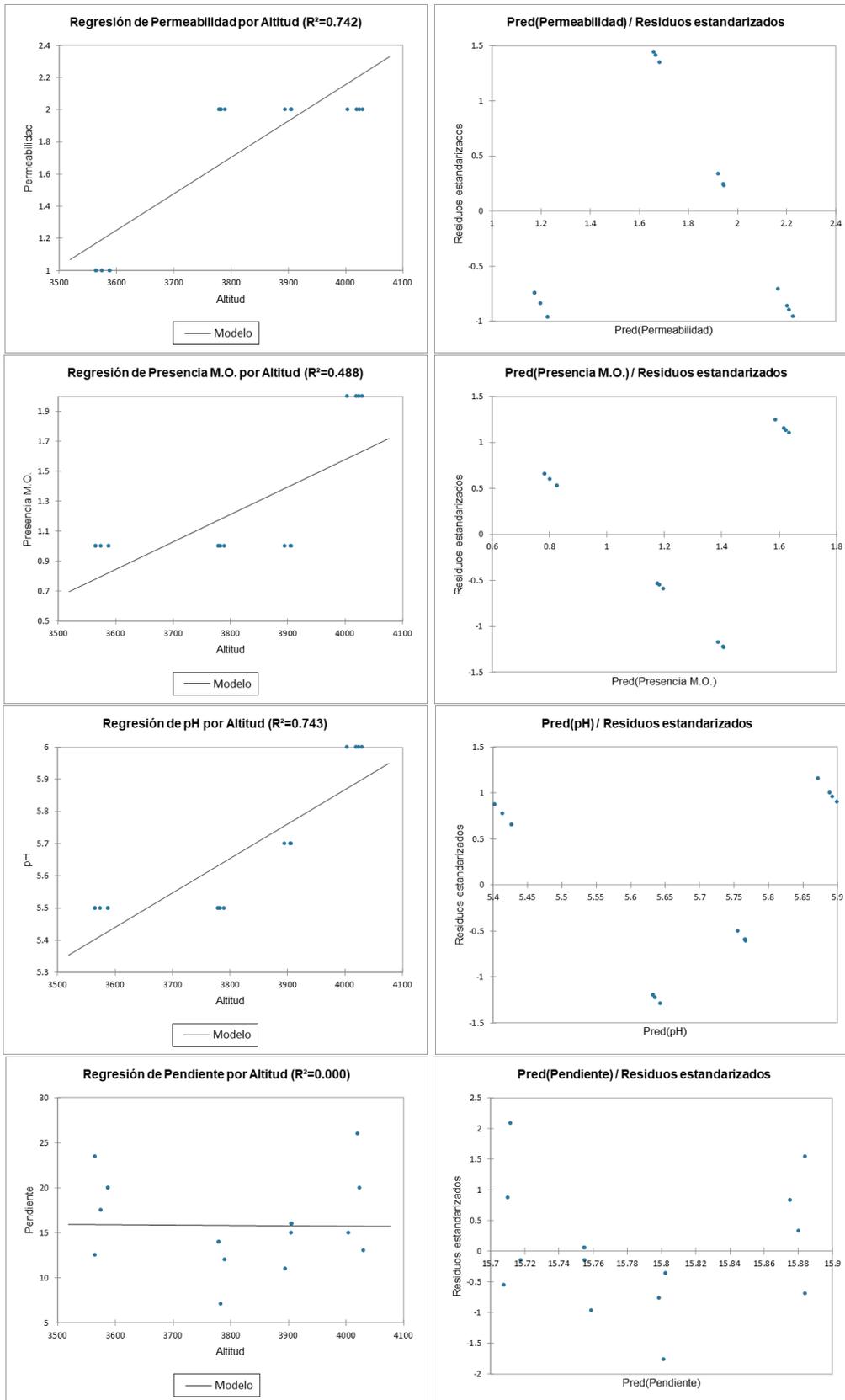
Variable	Observaciones	Obs. con datos perdidos	Obs. sin datos perdidos	Mínimo	Máximo	Media	Desv. Típica
T media	16	0	16	7.300	8.900	8.038	0.494
Pp media	16	0	16	627.000	1048.000	838.438	138.058
Profundidad de horizonte superficial	16	0	16	0.450	0.850	0.642	0.116
Permeabilidad	16	0	16	1.000	2.000	1.750	0.447
Presencia M.O.	16	0	16	1.000	2.000	1.250	0.447
pH	16	0	16	5.500	6.000	5.675	0.211
Pendiente	16	0	16	7.100	26.000	15.788	4.770
Altitud	16	0	16	3500	4000	3775	198.326

Apéndice III. 2 Matriz de correlaciones de factores abióticos con la altitud.

	Altitud	T media	Pp media	Prof. Hor. Sup.	Permeabi- lidad	Presencia M.O.	pH	Pendiente
Altitud	1	-0.970	0.909	-0.504	0.827	0.676	0.875	0.011
T media	-0.970	1	-0.889	0.400	-0.800	-0.709	-0.872	-0.043
Pp media	0.909	-0.889	1	-0.466	0.805	0.595	0.764	-0.180
Prof. Hor. Sup.	-0.504	0.400	-0.466	1	-0.106	-0.693	-0.721	-0.269
Permeabilidad	0.827	-0.800	0.805	-0.106	1	0.333	0.494	-0.323
Presencia M.O.	0.676	-0.709	0.595	-0.693	0.333	1	0.917	0.339
pH	0.875	-0.872	0.764	-0.721	0.494	0.917	1	0.291
Pendiente	0.011	-0.043	-0.180	-0.269	-0.323	0.339	0.291	1

Apéndice III. 3 Izq. Modelo lineal de las variables ambientales. Der. Comportamiento de los residuos estandarizados respecto a las predicciones del modelo lineal.





Parámetros de los modelos establecidos para cada variable ambiental.

Variable ambiental	Fuente	Valor	Error estándar	t	Pr > t	Límite inferior (95%)	Límite superior (95%)
Temperatura media	Intercepción	19.067	0.793	24.036	< 0.0001	17.366	20.768
	Altitud	-0.003	0.000	-13.932	< 0.0001	-0.003	-0.002
Precipitación media	Intercepción	-1998.3	328.8	-6.077	< 0.0001	-2703.5	-1293.1
	Altitud	0.743	0.086	8.635	< 0.0001	0.558	0.927
Prof. Hor. Superficial	Intercepción	1.888	0.607	3.109	0.008	0.585	3.191
	Altitud	0.000	0.000	-2.054	0.059	-0.001	0.000
Permeabilidad	Intercepción	-6.878	1.360	-5.056	0.000	-9.795	-3.960
	Altitud	0.002	0.000	6.349	< 0.0001	0.001	0.003
Presencia de M.O.	Intercepción	-5.745	1.917	-2.997	0.010	-9.857	-1.634
	Altitud	0.002	0.001	3.652	0.003	0.001	0.003
pH	Intercepción	1.596	0.642	2.486	0.026	0.219	2.972
	Altitud	0.001	0.000	6.361	< 0.0001	0.001	0.001
Pendiente	Intercepción	17.234	28.570	0.603	0.556	-44.043	78.511
	Altitud	0.000	0.007	-0.051	0.960	-0.016	0.016

Prueba de normalidad de los residuos por Shapiro-Wilk.

	T media	Pp media	Prof. Hor. Sup.	Permeabilidad	Presencia M.O.	pH	Pendiente
W	0.884	0.815	0.986	0.810	0.856	0.820	0.963
valor-p (bilateral)	0.045	0.004	0.994	0.004 **	0.017 *	0.005 **	0.710
alfa	0.05	0.05	0.05	0.05	0.05	0.05	0.05

Nivel de significancia: 0 < "****" < 0.001 < "***" < 0.01 < "**" < 0.05 < "." < 0.1 < " " < 1

Apéndice III.4-1 Matriz de rasgos funcionales del intervalo de 3500msm.

	Abundancia	Altura	Grosor corteza	Cobertura copa	Longitud hoja	Glabra glabra	Glabra rugosa	Glabra tricoma	Rugosa rugosa	Tricoma tricoma	Árbol	Arbusto	Hierba	Lisa	Lig. lenticelada	Esc. papel	Lent. verrugosa	Esc. placas	Fis. surcada	Abierto	Intermedio	Cerrado
<i>Acaena elongata</i>	2	0.72	0	0.636	0.01	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Alchemilla procumbens</i>	7176	0.221	0	0.028	0.0142	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Arbutus xalapensis</i>	2	1.25	0	0.849	0.12	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0
<i>Archibaccharis hieracioides</i>	32	0.832	0	0.61	0.156	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Baccharis conferta</i>	8	1.26	0	0.55	0.0073	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
<i>Brachypodium Mexicanum</i>	128	0.631	0	0.086	0.127	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Calamagrostis toluensis</i>	696	0.777	0	0.748	0.7165	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Galium aschenbornii</i>	23	1.57	0	1.049	0.0096	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Lupinus montanus</i>	256	1.107	0	0.518	0.0797	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Oxalis alpina</i>	800	0.083	0	0.028	0.012	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Penstemon gentianoides</i>	555	0.674	0	0.328	0.082	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Pinus hartwegii</i>	21	21.275	1.79	201.56	0.2365	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Potentilla ranunculoides</i>	128	0.207	0	0.08	0.0235	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Senecio cinerarioides</i>	5	1.203	0	0.499	0.118	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Senecio mairitianus</i>	14	0.35	0	0.246	0.072	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Stevia monardifolia</i>	75	0.43	0	0.091	0.139	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Symphoricarpos microphyllus</i>	8	0.71	0	0.089	0.01	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0

Apéndice III.4-2 Matriz de rasgos funcionales del intervalo de 3700msm.

	Abundancia	Altura	Grosor corteza	Cobertura copa	Longitud hoja	Glabra glabra	Glabra rugosa	Glabra tricoma	Rugosa rugosa	Tricoma tricoma	Árbol	Arbusto	Hierba	Lisa	Lig. lenticelada	Esc. papel	Lent. verrugosa	Esc. placas	Fis. surcada	Abierto	Intermedio	Cerrado
<i>Alchemilla procumbens</i>	19064	0.163	0	0.0155	0.016	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Archibaccharis hieracioides</i>	160	0.746	0	0.505	0.14	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Calamagrostis toluensis</i>	464	1.135	0	1.125	1.04	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Lupinus montanus</i>	576	1.446	0	1.168	0.209	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Oxalis alpina</i>	2368	0.078	0	0.028	0.012	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0

<i>Penstemon gentianoides</i>	632	1.05	0	0.283	0.096	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	
<i>Pinus hartwegii</i>	12	28.136	2.345	291.645	0.155	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Senecio cinerarioides</i>	6	1.833	0	1.83	0.125	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Senecio mairetianus</i>	2	0.32	0	0.223	0.065	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Stevia monardifolia</i>	64	0.42	0	0.089	0.151	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0

Apéndice III.4.3 Matriz de rasgos funcionales del intervalo de 3900msm.

	Abundancia	Altura	Grosor corteza	Cobertura copa	Longitud hoja	Glabra glabra	Glabra rugosa	Glabra tricoma	Rugosa rugosa	Tricoma tricoma	Árbol	Arbusto	Hierba	Lisa	Lig. lenticelada	Esc. papel	Lent. verrugosa	Esc. placas	Fis. surcada	Abierto	Intermedio	Cerrado	
<i>Alchemilla procumbens</i>	8808	0.055	0	1.5	0.01395	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Brachypodium Mexicanum</i>	32	0.551	0	0.091	0.121	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Calamagrostis toluensis</i>	1944	0.807	0	0.833	0.8035	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Calandrinia acaulis</i>	32	0.085	0	0.185	0.0921	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Gnaphalium liebmanii</i>	320	0.532	0	0.125	0.0521	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Lupinus montanus</i>	3056	1.176	0	0.601	0.0808	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Oxalis alpina</i>	9664	0.069	0	0.027	0.013	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Penstemon gentianoides</i>	640	0.913	0	0.323	0.0893	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Pinus hartwegii</i>	16	17.575	1.51	210.967	0.1129	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Senecio cinerarioides</i>	2	1.75	0	0.732	0.12	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0

Apéndice III.4.4 Matriz de rasgos funcionales del intervalo de 4000msm.

	Abundancia	Altura	Grosor corteza	Cobertura copa	Longitud hoja	Glabra glabra	Glabra rugosa	Glabra tricoma	Rugosa rugosa	Tricoma tricoma	Árbol	Arbusto	Hierba	Lisa	Lig. lenticelada	Esc. papel	Lent. verrugosa	Esc. placas	Fis. surcada	Abierto	Intermedio	Cerrado	
<i>Alchemilla procumbens</i>	3600	0.146	0	0.024	0.013	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Brachypodium Mexicanum</i>	160	0.517	0	0.087	0.1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Calamagrostis toluensis</i>	1664	0.918	0	0.955	0.855	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Calandrinia acaulis</i>	138	0.089	0	0.157	0.083	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Gnaphalium liebmanii</i>	128	0.583	0	0.12	0.056	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0

<i>Lithospermum distichum</i>	576	0.454	0	0.63	0.06	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Lupinus montanus</i>	64	1.15	0	0.542	0.072	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Oxalis alpina</i>	4256	0.068	0	0.028	0.013	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Penstemon gentianoides</i>	80	0.779	0	0.318	0.079	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Pinus hartwegii</i>	17.75	11.287	1.883	163.282	0.148	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>Potentilla ranunculoides</i>	64	0.163	0	0.076	0.022	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Senecio cinerarioides</i>	4	1.472	0	0.71	0.125	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Senecio roseus</i>	640	0.34	0	0.038	0.112	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1

Apéndice III. 5-1 Matriz de disimilitud promedio del intervalo de 3500msm.

	<i>Acaena elongata</i>	<i>Alchemilla procumbens</i>	<i>Arbutus xalapensis</i>	<i>Archibaccharis hieracioides</i>	<i>Baccharis conferta</i>	<i>Brachypodium Mexicanum</i>	<i>Calamagrostis toluensis</i>	<i>Galium aschenbornii</i>	<i>Lupinus montanus</i>	<i>Oxalis alpina</i>	<i>Penstemon gentianoides</i>	<i>Pinus hartwegii</i>	<i>Potentilla ranunculoides</i>	<i>Senecio cinerarioides</i>	<i>Senecio mairretianus</i>	<i>Stevia monardifolia</i>
<i>Alchemilla procumbens</i>	0.31966															
<i>Arbutus xalapensis</i>	0.09914	0.41826														
<i>Archibaccharis hieracioides</i>	0.19161	0.14670	0.27618													
<i>Baccharis conferta</i>	0.09230	0.41184	0.09826	0.28334												
<i>Brachypodium Mexicanum</i>	0.09952	0.23460	0.18456	0.09393	0.19170											
<i>Calamagrostis toluensis</i>	0.23164	0.26924	0.31639	0.13119	0.32362	0.13275										
<i>Galium aschenbornii</i>	0.18389	0.41238	0.18976	0.28385	0.09193	0.28315	0.23316									
<i>Lupinus montanus</i>	0.27966	0.14096	0.36821	0.09783	0.37018	0.18678	0.22618	0.37072								
<i>Oxalis alpina</i>	0.09760	0.22265	0.19648	0.10674	0.18978	0.01282	0.13837	0.28122	0.19191							
<i>Penstemon gentianoides</i>	0.09920	0.22915	0.18911	0.09937	0.19138	0.00574	0.13278	0.28282	0.18483	0.00737						
<i>Pinus hartwegii</i>	0.33132	0.55929	0.32308	0.41258	0.33031	0.32469	0.44248	0.42023	0.50923	0.33751	0.33013					
<i>Potentilla ranunculoides</i>	0.18471	0.22711	0.28212	0.10147	0.27689	0.09845	0.04939	0.18652	0.18826	0.09618	0.09842	0.42314				
<i>Senecio cinerarioides</i>	0.18983	0.23612	0.27305	0.18525	0.27998	0.27540	0.31643	0.28070	0.18607	0.28707	0.27969	0.50519	0.28179			
<i>Senecio mairretianus</i>	0.27766	0.14032	0.36886	0.09752	0.36984	0.18670	0.22848	0.37049	0.09462	0.19127	0.18660	0.50997	0.18599	0.18671		
<i>Stevia monardifolia</i>	0.19129	0.14436	0.27634	0.00234	0.28348	0.09245	0.13275	0.28401	0.09741	0.10440	0.09818	0.41492	0.09913	0.18536	0.09580	
<i>Symphoricarpos microphyllus</i>	0.18200	0.31948	0.19024	0.19171	0.09237	0.28116	0.32266	0.09309	0.27971	0.27923	0.28094	0.42233	0.27543	0.18991	0.27755	0.19111

Apéndice III. 5-2 Matriz de disimilaridad promedio del intervalo de 3700msm.

	<i>Alchemilla procumbens</i>	<i>Archibaccharis hieracioides</i>	<i>Calamagrostis toluensis</i>	<i>Lupinus montanus</i>	<i>Oxalis alpina</i>	<i>Penstemon gentianoides</i>	<i>Pinus hartwegii</i>	<i>Senecio cinerarioides</i>	<i>Senecio mairetianus</i>
<i>Archibaccharis hieracioides</i>	0.14249								
<i>Calamagrostis toluensis</i>	0.27320	0.13216							
<i>Lupinus montanus</i>	0.14579	0.09619	0.21934						
<i>Oxalis alpina</i>	0.22195	0.10299	0.14279	0.19720					
<i>Penstemon gentianoides</i>	0.23079	0.09451	0.13332	0.18773	0.00947				
<i>Pinus hartwegii</i>	0.55144	0.40895	0.44742	0.50134	0.33012	0.32065			
<i>Senecio cinerarioides</i>	0.23507	0.18482	0.31552	0.18762	0.28648	0.27701	0.49821		
<i>Senecio mairetianus</i>	0.13882	0.09534	0.22749	0.10062	0.19023	0.18588	0.50358	0.18718	
<i>Stevia monardifolia</i>	0.14261	0.00131	0.13249	0.09652	0.10311	0.09575	0.40883	0.18567	0.09504

Apéndice III. 5-3 Matriz de disimilaridad promedio del intervalo de 3900msm.

	<i>Alchemilla procumbens</i>	<i>Brachypodium Mexicanum</i>	<i>Calamagrostis toluensis</i>	<i>Calandrinia acaulis</i>	<i>Gnaphalium liebmanii</i>	<i>Lupinus montanus</i>	<i>Oxalis alpina</i>	<i>Penstemon gentianoides</i>	<i>Pinus hartwegii</i>
<i>Brachypodium Mexicanum</i>	0.23085								
<i>Calamagrostis toluensis</i>	0.26160	0.13997							
<i>Calandrinia acaulis</i>	0.27341	0.13925	0.09737						
<i>Gnaphalium liebmanii</i>	0.22548	0.09628	0.23353	0.23210					
<i>Lupinus montanus</i>	0.12492	0.20009	0.22961	0.24507	0.10720				
<i>Oxalis alpina</i>	0.18625	0.05279	0.17477	0.18630	0.13834	0.21980			
<i>Penstemon gentianoides</i>	0.22706	0.06931	0.07486	0.07793	0.15922	0.19442	0.11273		
<i>Pinus hartwegii</i>	0.54673	0.31742	0.45575	0.36480	0.41276	0.51312	0.36928	0.38382	
<i>Senecio cinerarioides</i>	0.23391	0.27617	0.32363	0.32436	0.28142	0.19996	0.32885	0.27975	0.49592

Apéndice III. 5-4 Matriz de disimilaridad promedio del intervalo de 4000msm.

	<i>Alchemilla procumbens</i>	<i>Brachypodium Mexicanum</i>	<i>Calamagrostis toluensis</i>	<i>Calandrinia acaulis</i>	<i>Gnaphalium liebmannii</i>	<i>Lithospermum distichum</i>	<i>Lupinus montanus</i>	<i>Oxalis alpina</i>	<i>Penstemon gentianoides</i>	<i>Pinus hartwegii</i>	<i>Potentilla ranunculoides</i>	<i>Senecio cinerarioides</i>
<i>Brachypodium Mexicanum</i>	0.22481											
<i>Calamagrostis toluensis</i>	0.25136	0.14961										
<i>Calandrinia acaulis</i>	0.26832	0.13926	0.10702									
<i>Gnaphalium liebmannii</i>	0.22305	0.09390	0.24296	0.23086								
<i>Lithospermum distichum</i>	0.12719	0.18883	0.23834	0.23480	0.09658							
<i>Lupinus montanus</i>	0.13611	0.18705	0.24225	0.23307	0.09487	0.00897						
<i>Oxalis alpina</i>	0.18915	0.05032	0.16777	0.18428	0.13947	0.22543	0.23434					
<i>Penstemon gentianoides</i>	0.22566	0.09402	0.05957	0.04914	0.18442	0.18955	0.18393	0.14208				
<i>Pinus hartwegii</i>	0.54527	0.32046	0.46115	0.36832	0.41312	0.50899	0.50007	0.37078	0.41052			
<i>Potentilla ranunculoides</i>	0.22019	0.09758	0.06538	0.04987	0.18605	0.19068	0.18865	0.13661	0.00581	0.41599		

<i>Senecio cinerarioides</i>	0.23187	0.27979	0.33219	0.32765	0.28154	0.19559	0.18667	0.33011	0.27894	0.49551	0.28441	
<i>Senecio roseus</i>	0.21960	0.18833	0.14456	0.14434	0.19132	0.18594	0.19356	0.22692	0.10053	0.50749	0.10265	0.19409

Apéndice III.6-1 Matriz de abundancias por comunidad del intervalo de 3500msm.

Sitio	<i>Acaena elongata</i>	<i>Alchemilla procumbens</i>	<i>Arbutus xalapensis</i>	<i>Archibaccharis hieracioides</i>	<i>Baccharis conferta</i>	<i>Brachypodium Mexicanum</i>	<i>Calamagrostis toluensis</i>	<i>Galium aschenbornii</i>	<i>Lupinus montanus</i>	<i>Oxalis alpina</i>	<i>Penstemon gentianoides</i>	<i>Pinus hartwegii</i>	<i>Potentilla ranunculoides</i>	<i>Senecio cinerarioides</i>	<i>Senecio mairetianus</i>	<i>Stevia monardifolia</i>	<i>Symphoricarpos microphyllus</i>
3500-1	0	15360	0	0	0	0	384	0	544	0	0	23	0	4	0	64	0
3500-2	0	8864	0	32	0	0	1344	0	64	800	1088	14	0	0	0	0	0
3500-3	2	2432	2	0	2	128	800	18	160	0	448	27	160	2	14	96	8
3500-4	0	2048	0	0	14	0	256	28	0	0	128	20	96	8	0	64	0

Apéndice III.6-2 Matriz de abundancias por comunidad del intervalo de 3700msm.

Sitio	<i>Alchemilla procumbens</i>	<i>Archibaccharis hieracioides</i>	<i>Calamagrostis toluensis</i>	<i>Lupinus montanus</i>	<i>Oxalis alpina</i>	<i>Penstemon gentianoides</i>	<i>Pinus hartwegii</i>	<i>Senecio cinerarioides</i>	<i>Senecio mairetianus</i>	<i>Stevia monardifolia</i>
3700-1	15360	0	896	576	0	448	8	0	0	64
3700-2	14112	288	160	0	2368	608	9	4	0	0
3700-3	30272	32	768	0	0	448	16	8	0	0
3700-4	16512	0	32	0	0	1024	14	6	2	0

Apéndice III.6-3 Matriz de abundancias por comunidad del intervalo de 3900msm.

Sitio	<i>Alchemilla procumbens</i>	<i>Brachypodium Mexicanum</i>	<i>Calamagrostis toluensis</i>	<i>Calandrinia acaulis</i>	<i>Gnaphalium liebmannii</i>	<i>Lupinus montanus</i>	<i>Oxalis alpina</i>	<i>Penstemon gentianoides</i>	<i>Pinus hartwegii</i>	<i>Senecio cinerarioides</i>
3900-1	6880	0	1376	0	0	2112	8896	0	9	0
3900-2	20480	32	1536	0	320	1024	18560	64	15	2
3900-3	7456	0	2528	0	0	128	8960	1760	15	0
3900-4	416	0	2336	32	0	8960	2240	96	25	0

Apéndice III.6-4 Matriz de abundancias por comunidad del intervalo de 4000msm.

Sitio	<i>Alchemilla procumbens</i>	<i>Brachypodium Mexicanum</i>	<i>Calamagrostis toluensis</i>	<i>Calandrinia acaulis</i>	<i>Gnaphalium liebmannii</i>	<i>Lithospermum distichum</i>	<i>Lupinus montanus</i>	<i>Oxalis alpina</i>	<i>Penstemon gentianoides</i>	<i>Pinus hartwegii</i>	<i>Potentilla ranunculoides</i>	<i>Senecio cinerarioides</i>	<i>Senecio roseus</i>
4000-1	0	160	960	128	160	0	0	0	0	14	32	0	0
4000-2	2560	0	2176	160	0	576	64	0	96	16	0	0	640
4000-3	4640	0	1632	0	0	0	0	4256	0	15	0	0	0
4000-4	0	160	1888	128	96	0	0	0	64	26	96	4	0

Apéndice III.7-1 Valores de los primeros cuatro ejes del PCoA y proporción de la varianza explicada en el intervalo de los 3500 msnm.

	A1	A2	A3	A4
<i>Acaena elongata</i>	0.15851781	0.01989636	-0.03306841	0.15219807
<i>Alchemilla procumbens</i>	-0.26400079	-0.09095808	0.09069920	0.00657757
<i>Arbutus xalapensis</i>	0.26887096	-0.00915275	0.00301741	0.13137224
<i>Archibaccharis hieracioides</i>	-0.16609801	-0.00314664	0.00557629	-0.02307359
<i>Baccharis conferta</i>	0.30513020	-0.07546253	-0.04442520	0.06233733
<i>Brachypodium Mexicanum</i>	-0.02828787	0.18247717	-0.04025793	0.10026524
<i>Calamagrostis tolucensis</i>	-0.09767517	0.12021890	-0.17722709	-0.16463592
<i>Galium aschenbornii</i>	0.24212612	-0.15732164	-0.16160968	-0.16370949
<i>Lupinus montanus</i>	-0.24393780	-0.07987798	0.08341474	0.00314711
<i>Oxalis alpina</i>	-0.02885261	0.17991036	-0.05130590	0.10315246
<i>Penstemon gentianoides</i>	-0.03028783	0.18258452	-0.04454846	0.10287613
<i>Pinus hartwegii</i>	0.26685035	0.23770779	0.34518391	-0.18239000
<i>Potentilla ranunculoides</i>	-0.09001338	0.09488740	-0.16618768	-0.12265016
<i>Senecio cinerarioides</i>	-0.04507334	-0.25664523	0.10639910	0.06748507
<i>Senecio mairretianus</i>	-0.24388985	-0.08131166	0.08264670	0.00361266
<i>Stevia monardifolia</i>	-0.16768250	-0.00326215	0.00404067	-0.02054825
<i>Symphoricarpos microphyllus</i>	0.16430370	-0.26054385	-0.00234767	-0.05601647
Eigenvalores	3.61E-02	2.15E-02	1.45E-02	1.10E-02
Proporción de la varianza (%)	33.67	20.01	13.54	10.22
Varianza acumulada (%)	33.67	53.68	67.22	77.45

Apéndice III.7-2 Valores de los primeros cuatro ejes del PCoA y proporción de la varianza explicada en el intervalo de los 3700 msnm.

	A1	A2	A3	A4
<i>Alchemilla procumbens</i>	0.18172990	-0.06716930	-0.19958493	-0.00551190
<i>Archibaccharis hieracioides</i>	0.06567472	0.04987786	0.00606925	0.01887277
<i>Calamagrostis tolucensis</i>	-0.02806930	0.20850213	0.13662324	0.16862529
<i>Lupinus montanus</i>	0.15564569	-0.05671220	-0.03841267	0.07044084
<i>Oxalis alpina</i>	-0.10234945	0.15916813	-0.01605934	-0.14537901
<i>Penstemon gentianoides</i>	-0.10545558	0.15524141	0.00270010	-0.12967059
<i>Pinus hartwegii</i>	-0.50951937	-0.18205317	-0.05427218	0.06025173
<i>Senecio cinerarioides</i>	0.11819809	-0.25870477	0.21528019	-0.08680603
<i>Senecio mairretianus</i>	0.15851995	-0.05785089	-0.05744841	0.02917421
<i>Stevia monardifolia</i>	0.06562536	0.04970079	0.00510476	0.02000268
Eigenvalores	0.038696	2.0901E-02	1.1290E-02	8.4150E-03
Proporción de la varianza (%)	39.628	21.404	11.561	8.617

Varianza acumulada (%) 39.63 61.03 72.59 81.21
Apéndice III.7-3 Valores de los primeros cuatro ejes del PCoA y proporción de la varianza explicada en el intervalo de los 3900 msnm.

	A1	A2	A3	A4
<i>Alchemilla procumbens</i>	0.22771390	0.08447268	-0.03228254	0.24276995
<i>Brachypodium Mexicanum</i>	-0.06463263	-0.07934332	-0.09912509	-0.05782100
<i>Calamagrostis toluensis</i>	-0.00376552	-0.21276006	0.14120221	0.00143541
<i>Calandrinia acaulis</i>	-0.08154096	-0.16316492	0.15062177	0.01207386
<i>Gnaphalium liebmanii</i>	0.06069803	0.02245189	-0.20158715	-0.15582051
<i>Lupinus montanus</i>	0.21555975	0.09333127	-0.05273739	-0.03950325
<i>Oxalis alpina</i>	-0.02851363	-0.08638999	-0.15912644	0.07560425
<i>Penstemon gentianoides</i>	-0.02588334	-0.16108994	0.05148575	-0.03080614
<i>Pinus hartwegii</i>	-0.46391446	0.23739907	-0.00166691	0.04906658
<i>Senecio cinerarioides</i>	0.16427885	0.26509332	0.20321579	-0.09699915
Eigenvalores	0.03565315	0.025458143	0.016618298	0.010675028
Proporción de la varianza (%)	32.957	23.533	15.361	9.868
Varianza acumulada (%)	32.96	56.49	71.85	81.72

Apéndice III.7-4 Valores de los primeros cuatro ejes del PCoA y proporción de la varianza explicada en el intervalo de los 4000 msnm.

	A1	A2	A3	A4
<i>Alchemilla procumbens</i>	0.1938526	0.0581193	0.0356206	0.2093725
<i>Brachypodium Mexicanum</i>	-0.0987809	-0.0002826	0.1348045	0.0341549
<i>Calamagrostis toluensis</i>	-0.0712361	-0.2111469	-0.0279216	0.0217944
<i>Calandrinia acaulis</i>	-0.1280614	-0.1578739	-0.0586131	-0.0607223
<i>Gnaphalium liebmannii</i>	0.0657373	0.1004577	0.1797286	-0.1188561
<i>Lithospermum distichum</i>	0.2219746	0.0977474	0.0536312	-0.1022400
<i>Lupinus montanus</i>	0.2166677	0.1044730	0.0442585	-0.1158135
<i>Oxalis alpina</i>	-0.0878878	-0.0083903	0.1863061	0.1635383
<i>Penstemon gentianoides</i>	-0.0658133	-0.1795700	-0.0298261	-0.0340249
<i>Pinus hartwegii</i>	-0.4286573	0.3321933	-0.0792563	-0.0253934
<i>Potentilla ranunculoides</i>	-0.0642032	-0.1821190	-0.0231503	-0.0238114
<i>Senecio cinerarioides</i>	0.1753568	0.1664551	-0.2676231	0.0785091
<i>Senecio roseus</i>	0.0710510	-0.1200630	-0.1479590	-0.0265074
Eigenvalores	0.03115945	0.024723378	0.015132671	0.009472208
Proporción de la varianza (%)	30.764	24.409	14.94	9.352
Varianza acumulada (%)	30.76	55.17	70.11	79.47

Apéndice III.8-1 Nivel de correlación existente entre los cuatro primeros ejes del PCoA y la matriz de rasgos funcionales del intervalo de 3500 msnm.

	A1	A2	A3	A4
Abundancia	-0.387298	-0.075338	0.135239	0.020654
Altura	0.395693	0.368621	0.710556	-0.437755
Grosor corteza	0.351042	0.405608	0.715924	-0.435321
Cobertura copa	0.353955	0.404367	0.714710	-0.436199
Longitud hoja	-0.133380	0.329538	-0.097110	-0.424185
Glabra glabra	0.581506	0.481574	-0.417804	-0.107004
Glabra rugosa	-0.320837	-0.138745	0.171412	0.008623
Glabra tricoma	-0.347293	-0.155205	0.188113	0.015699
Rugosa rugosa	-0.059294	-0.437922	0.220676	0.161071
Tricoma tricoma	-0.320901	-0.136298	0.173005	0.007511
Árbol	0.351042	0.405608	0.715924	-0.435321
Arbusto	0.708512	-0.621056	-0.134832	0.227589
Hierba	-0.855801	0.409133	-0.211355	-0.012868
Lisa	-0.847306	0.233304	-0.149750	0.256865
Lig. lenticelada	0.577748	-0.519558	-0.266755	-0.231856
Esc. papel	0.353700	-0.015618	0.006258	0.313554
Lent. verrugosa	0	0	0	0
Esc. placas	0	0	0	0
Fis. surcada	0.351042	0.405608	0.715924	-0.435321
Abierto	0.573547	0.585700	0.133462	0.536097
Intermedio	-0.607785	-0.632839	0.367310	-0.021471
Cerrado	0.044200	0.060857	-0.646493	-0.664380

Apéndice III.8-2 Nivel de correlación existente entre los cuatro primeros ejes del PCoA y la matriz de rasgos funcionales del intervalo de 3700 msnm.

	A1	A2	A3	A4
Abundancia	0.293385	-0.090400	-0.636395	-0.079166
Altura	-0.858955	-0.440792	-0.123157	0.227172
Grosor corteza	-0.863384	-0.419751	-0.170262	0.218939
Cobertura copa	-0.862708	-0.422495	-0.165312	0.220499
Longitud hoja	-0.070937	0.413421	0.484903	0.693342
Glabra glabra	-0.637226	0.621861	0.154009	-0.016238
Glabra rugosa	0.268613	-0.133384	-0.180227	0.106011
Glabra tricoma	0.307942	-0.154869	-0.626137	-0.020029
Rugosa rugosa	0.200287	-0.596483	0.675376	-0.315430
Tricoma tricoma	0.263743	-0.130759	-0.120508	0.255964
Árbol	-0.863384	-0.419751	-0.170262	0.218939
Arbusto	0.200287	-0.596483	0.675376	-0.315430

Hierba	0.497322	0.762175	-0.378835	0.072369
Lisa	0.863384	0.419751	0.170262	-0.218939
Lig. lenticelada	0	0	0	0
Esc. papel	0	0	0	0
Lent. verrugosa	0	0	0	0
Esc. placas	0	0	0	0
Fis. surcada	-0.863384	-0.419751	-0.170262	0.218939
Abierto	-0.795738	0.199779	-0.138900	-0.510970
Intermedio	0.773472	-0.481264	-0.132542	0.102743
Cerrado	-0.047564	0.480733	0.428614	0.612740

Apéndice III.8-3 Nivel de correlación existente entre los cuatro primeros ejes del PCoA y la matriz de rasgos funcionales del intervalo de 3900 msnm.

	A1	A2	A3	A4
Abundancia	0.356107	-0.056582	-0.382151	0.735252
Altura	-0.793189	0.538259	0.040070	0.099441
Grosor corteza	-0.818969	0.495957	-0.004310	0.158300
Cobertura copa	-0.816115	0.498201	-0.001959	0.162347
Longitud hoja	-0.071725	-0.404174	0.445031	-0.089838
Glabra glabra	-0.722412	-0.595333	0.132045	0.097899
Glabra rugosa	0.000000	0.000000	0.000000	0.000000
Glabra tricoma	0.401994	0.176474	-0.083474	0.783230
Rugosa rugosa	0.290009	0.553814	0.525464	-0.312941
Tricoma tricoma	0.365768	0.181415	-0.493214	-0.472618
Árbol	-0.818969	0.495957	-0.004310	0.158300
Arbusto	0.290009	0.553814	0.525464	-0.312941
Hierba	0.396720	-0.787329	-0.390865	0.115981
Lisa	0.722188	-0.116314	-0.288869	-0.147940
Lig. lenticelada	0	0	0	0
Esc. papel	0	0	0	0
Lent. verrugosa	0	0	0	0
Esc. placas	0	0	0	0
Fis. surcada	-0.818969	0.495957	-0.004310	0.158300
Abierto	-0.563989	0.060624	-0.730935	-0.200799
Intermedio	0.702142	0.605731	0.200078	0.224443
Cerrado	-0.130526	-0.729858	0.606067	-0.018578

Apéndice III.8-4 Nivel de correlación existente entre los cuatro primeros ejes del PCoA y la matriz de rasgos funcionales del intervalo de 4000 msnm.

	A1	A2	A3	A4
Abundancia	0.111035	-0.078196	0.382985	0.791784
Altura	-0.653904	0.644702	-0.244393	-0.105439
Grosor corteza	-0.701011	0.609883	-0.185988	-0.075319
Cobertura copa	-0.699586	0.610428	-0.188431	-0.076833
Longitud hoja	-0.180038	-0.312989	-0.178466	0.002249
Glabra glabra	-0.825747	-0.399593	0.128374	0.119757
Glabra rugosa	0.000000	0.000000	0.000000	0.000000
Glabra tricoma	0.317020	0.106703	0.083590	0.621017
Rugosa rugosa	0.297611	0.062904	-0.720257	0.113915
Tricoma tricoma	0.521677	0.351452	0.412031	-0.632015
Árbol	-0.701011	0.609883	-0.185988	-0.075319
Arbusto	0.286772	0.305600	-0.628022	0.232865
Hierba	0.305935	-0.676128	0.601187	-0.116355
Lisa	0.672403	-0.236364	0.238945	0.188645
Lig. lenticelada	0	0	0	0
Esc. papel	0	0	0	0
Lent. verrugosa	0	0	0	0
Esc. placas	0	0	0	0
Fis. surcada	-0.701011	0.609883	-0.185988	-0.075319
Abierto	-0.518909	0.449405	0.571181	0.091521
Intermedio	0.762756	0.452391	-0.181703	0.119579
Cerrado	-0.231333	-0.855519	-0.369492	-0.200266

Apéndice III. 9 Matriz de correlaciones de factores abióticos y métricas de diversidad funcional.

	Altitud	T media	Pp media	Prof. Hor. Sup.	Permeabilidad	Presencia M.O.	pH	Pe
Altitud	1	-0.966	0.918	-0.481	0.862	0.699	0.862	
T media	-0.966	1	-0.893	0.419	-0.788	-0.730	-0.884	
Pp media	0.918	-0.893	1	-0.466	0.805	0.595	0.764	
Prof. Hor. Sup.	-0.481	0.419	-0.466	1	-0.106	-0.693	-0.721	
Permeabilidad	0.862	-0.788	0.805	-0.106	1	0.333	0.494	
Presencia M.O.	0.699	-0.730	0.595	-0.693	0.333	1	0.917	
pH	0.862	-0.884	0.764	-0.721	0.494	0.917	1	
Pendiente	-0.014	-0.037	-0.180	-0.269	-0.323	0.339	0.291	
No. especies	-0.419	0.222	-0.402	0.400	-0.495	-0.165	-0.219	
FRic	-0.369	0.171	-0.292	0.454	-0.415	-0.194	-0.221	
FEve	0.230	-0.244	0.184	-0.241	0.078	0.271	0.299	
FDiv	-0.707	0.686	-0.704	0.505	-0.470	-0.371	-0.673	
FDis	0.184	-0.303	0.212	-0.305	-0.142	0.286	0.420	
Rao	-0.029	-0.120	0.005	-0.231	-0.354	0.238	0.283	