



ARTÍCULO / ARTICLE

RELACIONES ENTRE COMUNIDADES ARBÓREAS, SUELO Y EL GRADIENTE ALTITUDINAL EN EL VOLCÁN DE TEQUILA, JALISCO

RELATIONS AMONG TREE COMMUNITIES, SOIL AND THE ALTITUDINAL GRADIENT IN THE *TEQUILA* VOLCANO, JALISCO STATE

Francisco Martín Huerta Martínez¹, Julia Edith Briones Tirado¹, Cecilia Neri Luna¹, Alejandro Muñoz Urías¹ y Verónica C. Rosas Espinoza¹

RESUMEN

Los estudios cuantitativos acerca de la vegetación en México se han centrado en bosques tropicales y mesófilos de montaña; comparativamente, los existentes sobre bosques templados son relativamente escasos. Muchos se han enfocado a describir la luz como fuerza directriz en la repartición de recursos entre las especies; sin embargo, algunos como los nutrientes del suelo han recibido menos atención. En el presente trabajo se describe la estructura de las comunidades arbóreas de un bosque templado a lo largo de un gradiente altitudinal en el Volcán de Tequila, Jalisco; el análisis se hizo en función de la diversidad α y β , así como las relaciones con variables de suelo, mediante técnicas de ordenación, que explicaron 97 % de la variación total; las variables más importantes fueron altitud, contenido de arcilla, potasio, pH, conductividad eléctrica, nitritos, arena, nitrógeno, fósforo y calcio. La riqueza de árboles presentó una respuesta unimodal con respecto a la altitud, con un valor máximo de 2 000 a 2 350 m. Finalmente, la mayor tasa de recambio de especies ocurre entre los sitios de mayor altitud con los de menor (1.0). En el Volcán de Tequila se tiene una diferenciación de nicho entre las especies, el cual es ocasionado por la repartición de recursos edáficos a lo largo del gradiente altitudinal, el cual se reconoce como el principal mecanismo que mantiene la diversidad arbórea en la porción templada del área de estudio.

Palabras clave: Diversidad α , diversidad β , estructura, ordenación, suelo, vegetación arbórea.

ABSTRACT

Quantitative studies about vegetation in Mexico have focused on tropical and cloud mountain forests, compared to which those of temperate forests are relatively scarce. Many have described light as a directing force in the distribution of resources among species; however, some such as soil nutrients have received less attention. In this paper is described the community structure of a mild-weather forest community along an altitudinal gradient of *Tequila* Volcano, in the state of *Jalisco*; the analysis was made according the α and β diversity, as well as soil variables relationships by ordination techniques, that explained 97 % of total variation; the most important variables were altitude, clay content, potassium, pH, electric conductivity, nitrites, sand, nitrogen, phosphorous and calcium. Tree richness showed a unimodal response in regard to altitude, with a maximum value between 2 000 a 2 350 m asl. Finally, the greatest species turnover rate occurs between the places with the highest altitude and those of the lowest (1.0). In *Tequila* Volcano there is a niche differentiation among species, which is due to the distribution of edaphic resources along the altitude gradient, which is acknowledged as the major mechanism that keeps the tree diversity in the temperate portion of the study area.

Key words: α diversity, β diversity, structure, ordination, soil, tree vegetation

Fecha de recepción/date of receipt: 30 de abril de 2014; Fecha de aceptación/date of acceptance: 25 de junio de 2014.

¹ Departamento de Ecología. Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. Universidad de Guadalajara. Correo-e: fhuerta@cucba.udg.mx

INTRODUCCIÓN

Los estudios acerca de la estructura cuantitativa de la vegetación en México se han centrado, de forma importante, en bosques tropicales y mesófilos de montaña (Vázquez y Givnish, 1998; Vázquez y Givnish, 2000; Vargas *et al.*, 2005), mientras que las investigaciones en bosques templados son relativamente escasas (Zacarías *et al.*, 2011). En general, los trabajos ecológicos se han enfocado en determinar si las especies están especializadas en el reparto del hábitat, o si su distribución es el resultado de procesos estocásticos (Brokaw y Busing, 2000; Hubbell, 2001). En el primer caso, muchos analizan la influencia de los gradientes de luz (Capers *et al.*, 2005; Iriarte y Chazdon, 2005; Gouvenain *et al.*, 2007) como fuerza directriz en la disposición espacial de recursos entre las especies; sin embargo, otros factores como los nutrientes del suelo han recibido menor atención. Al respecto, solo Nieves *et al.* (2009) abordan gradientes ambientales en bosques templados de México, mediante variables edáficas explicativas.

Las investigaciones existentes sobre ecología forestal o de la vegetación en ecosistemas templados, a nivel nacional, tienen diversas formas de aproximación; algunas estiman la diversidad y hacen una caracterización ecológica de distintos tipos de bosques (Encina *et al.*, 2007); otras analizan la composición florística (García *et al.*, 2008; Encina *et al.*, 2008), e incluso, como es el caso de Zacarías y Del Castillo (2010), describen los tipos de vegetación y las posibles implicaciones del calentamiento global. De acuerdo con Zavala (1998) hace falta documentar el predominio de ciertos taxa; por ejemplo, del género *Quercus*, conocer si estos se distribuyen geográfica y ecológicamente de manera similar, o si son excluyentes de acuerdo con el hábitat o alguna de sus condiciones.

Los objetivos del presente trabajo fueron conocer las variables de suelo que se relacionan con la estructura de las comunidades arbóreas a lo largo de un gradiente altitudinal, así como los patrones de diversidad α y β .

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El Volcán de Tequila se localiza en el municipio Tequila, en la porción central del estado de Jalisco (Figura 1), entre los 20°45' y 20°49' N y los 103°48' y 103°54' O. Su gradiente altitudinal abarca de 1 140 a 2 920 m y el tipo de suelo dominante corresponde a Luvisol crómico, Luvisol órtico y Regosol eútrico (Reynoso, 2010); con un tipo de clima C(w), la temperatura media anual oscila de 10 a 20 °C en la porción templada del volcán; mientras en la parte baja, el clima es Aw(w), con una temperatura promedio anual de 17 a 27 °C. En términos generales, la precipitación anual varía de 800 a

INTRODUCTION

Studies about the quantitative structure of vegetation in Mexico have centered, mainly, on tropical and cloud mountain forests (Vázquez and Givnish, 1998; Vázquez and Givnish, 2000; Vargas *et al.*, 2010), while research on mild-weather forests are relatively scarce (Zacarías *et al.*, 2011). In general, ecological works have focused in the determination if species have specialized in the distribution of the habitat or as the result of stochastic processes (Brokaw and Busing, 2000; Hubbell, 2001). In the first case, many analyze the influence of light gradients (Capers *et al.*, 2005; Iriarte and Chazdon, 2005; Gouvenain *et al.*, 2007), as directing force in the spatial display of resources among species; however, other factors as soil nutrients have received less attention. In this regard, only Nieves *et al.* (2009) deal with environmental gradients in temperate forests of Mexico by edaphic explanatory variables

The actual research on forest ecology or vegetation in temperate ecosystems, at the national level have diverse approaches; some estimate diversity and make an ecological description in different types of forests (Encina *et al.*, 2007); others analyze the floristic composition (García *et al.*, 2008; Encina *et al.*, 2008), and even, as Zacarías and Del Castillo (2010) describe the types of vegetation and the possible implications of global warming. According to Zavala (1998) there is still pending to document the predominance of some taxa; for example, in the case of the *Quercus* genus, to know if they have a geographic and ecological similar distribution, or if they are excluding according to habitat or another of its conditions.

The objectives of the actual work were to know the soil variables that relate to the structure of the tree communities along an altitudinal gradient, as well as to know the α and β diversity patterns.

MATERIALS AND METHODS

Study area

The *Tequila* Volcano is located at the *Tequila* municipality, at the central part of *Jalisco* state (Figure 1), between 20°45' - 20°49'N and 103°48' - 103°54' W. It has an altitudinal gradient from 1 140 to 2 920 m and the type of dominant soils are Chromic luvisol, Ortic luvisol and Eutric regosol (Reynoso, 2010); with a C(w) climate, the mean annual temperature varies from 10 to 20 °C in the mild-weather part of the volcano, while in the low part, the climate is Aw(w), with an average annual temperature from 17 to 27 °C. In general terms, annual precipitation varies from 800 to 1 000 mm, and the most humid period occurs in super (from June to October).

1 000 mm, y el período más húmedo ocurre en el verano (de junio a octubre).

Los tipos de vegetación corresponden al Matorral Subtropical (1 140-1250 msnm), Bosque de *Juniperus* (1 250-1 380 msnm), Bosque de Encino (1 380-1 500 msnm), Bosque de Encino-Pino (1 500-2 340 msnm); existe otro Bosque de Encino (2 400-2 920 msnm), Bosque Mesófilo de Montaña (2 000-2 450 msnm) y en la porción más elevada, a los 2 920 msnm, se desarrolla el bosque de *Cupressus* (Reynoso, 2010).

Muestreos de vegetación

Se ubicaron 20 sitios de muestreo con una separación promedio de 80 msnm (± 10 m) a lo largo de un gradiente altitudinal que va de 1 420 a 2 918 m, que corresponde a la porción templada del Volcán. En cada sitio, se establecieron, de manera aleatoria, tres parcelas circulares de 500 m² (12.61 m de radio), dentro de las cuales fueron identificadas las especies forestales presentes; a todos los árboles se les midió el diámetro a la altura del pecho (DAP) y solo se registraron aquellos con un DAP mayor a 7 cm, de los cuales se anotó la especie (Bautista *et al.*, 2004).

VARIABLES AMBIENTALES

Se obtuvo la altitud con un altímetro Thommen. Posteriormente, en cada una de las parcelas circulares se midió la profundidad de la hojarasca y del mantillo, se tomó una muestra de suelo (n=60) y se etiquetó para su traslado al Laboratorio de Evolución de Sistemas Ecológicos, del Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias de la Universidad de Guadalajara. El material edáfico se secó a temperatura ambiente (sin exponer al sol), se molió y se pasó por un tamiz Daigger de 2.00 mm de apertura de malla. Se pesaron 250 g de cada muestra con una balanza Pioneer, Ohaus y se colocó en una bolsa de plástico etiquetada. Las muestras fueron enviadas al Laboratorio de Fertilidad de Suelos del Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo donde se realizaron las siguientes determinaciones: textura en porcentaje de arena, limo y arcilla; pH mediante la relación 1:2; suelo: agua destilada; conductividad eléctrica (CE), 1:5 en agua destilada; capacidad de intercambio catiónico (CIC), con el método de acetato de amonio pH 7.0 1N; nitrógeno (N) total (%), por el método de Kjeldahl; N-NO₃ y N-NH₄ en KCl 2N; fósforo (P), con el método de Olsen *et al.* (1954); cationes intercambiables, Potasio (K), Calcio (Ca), Magnesio (Mg), en NH₄OAC 1N pH 7.0; y Aluminio (Al) en H (acidez) intercambiable.

Análisis de datos

Con la finalidad de conocer las relaciones entre la comunidad arbórea y el ambiente, todos los datos tanto de campo como

The types of vegetation belong to Subtropical Scrub (1 140-1 250 m asl), *Juniperus* Forest (1 250-1 380 m asl), Oak Forest (1 380-1 500 m asl), Oak-Pine Forest (1 500-2 340 m asl); there is another Oak Forest (2 400-2 920 m asl), Cloud Mountain Forest (2 000-2 450 masl) and in the highest part, at 2 920 m asl, the *Cupressus* forest grows (Reynoso, 2010).

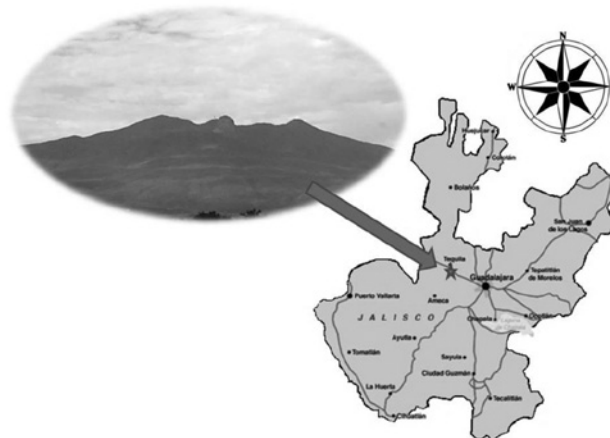


Figura 1. Ubicación geográfica del Volcán de Tequila, Jalisco.
Figure 1. Geographic location of Tequila Volcano, Jalisco.

Vegetation sampling

Twenty sampling sites were located with an 80 m asl (± 10 m) average separation between them along an altitudinal gradient from 1 420 to 2 918 m, which belongs to the temperate part of the Volcano. In each site, were established at random, three circular plots of 500 m² (12.61 m of radial distance). The tree species at the site were identified; and in all the trees were measured the diameter at breast height (BHD), and only those over 7 cm were noted and their species determined (Bautista *et al.*, 2004).

Environmental variables

Altitude was registered with a Thommen altimeter. Later, in each one of the circular plots the depth of litter and mould was measured and a soil sample was taken (n=60) and was labeled to be taken to the laboratory (Laboratorio de Evolución de Sistemas Ecológicos, del Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias de la Universidad de Guadalajara). The edaphic matter was dried at room temperature (without exposure to sunlight); it was crushed and bolted through a 200 mm Daigger sieve. 250 g of each simple were weighted with a Pioneer, Ohaus balance and they were put into a labeled plastic bag. The samples were taken to another laboratory (Laboratorio de Fertilidad de Suelos del Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo) where the following tests were applied: texture in percent of sand, lime and clay; pH by the 1:2ratio, soil: distilled water; electric conductivity (CE), 1:5 in distilled water; cationic interchange capacity (CIC), with the pH 7.0 1N ammonium

de laboratorio se incorporaron a un análisis de gradiente indirecto con el programa de cálculo PC ORD (v5) (McCune y Mefford, 2006). Se realizó una ordenación de Bray-Curtis (OBC), debido a que es una técnica robusta en la recuperación de información referente a gradientes ambientales (Mc Cune y Grace, 2000).

Posteriormente, se estimó la diversidad α de cada sitio mediante el Índice de Simpson:

$$D = \sum (P_i)^2$$

Donde:

- D = Índice de dominancia, por tanto, $1-D$ = Índice de Diversidad de Simpson
- P_i = Proporción de la especie i en la muestra

Se llevó a cabo un análisis de correlación con los datos de diversidad, riqueza y equidad contra las variables ambientales para todos los sitios. Después, se estimó la diversidad β con el Índice de Wilson y Schmida, para conocer la tasa de recambio de especies a lo largo del gradiente altitudinal (Magurran, 2004).

$$\beta = \frac{b + c}{2a + b + c}$$

Donde:

- β = Diversidad beta
- a = Número total de especies comunes en ambas comunidades
- b = Número total de especies que ocurren en la comunidad adyacente pero no en la focal
- c = Número total de especies que ocurren en la comunidad focal pero no en la adyacente

RESULTADOS

Comunidades arbóreas y sus relaciones con los gradientes ambientales. La ordenación de Bray-Curtis (OBC) reveló la existencia de un gradiente edáfico que, en combinación, con el gradiente altitudinal explicaron 56 % de la variación total en el primer eje. La variación total explicada hasta el tercer eje fue de 97 % (Cuadro 1).

Cuadro 1. Resultados de la ordenación de Bray-Curtis con datos de las comunidades arbóreas en el Volcán de Tequila, Jalisco.

Porcentaje de variación acumulada	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Extraída	56.48	33.46	6.72
Acumulada	56.48	89.94	96.66

Table 1. Results of the Bray-Curtis (OBC) ordination with data of the tree communities in the *Tequila* Volcano, *Jalisco*.

Accumulated variation per cent	Axis 1	Axis 2	Axis 3
Extracted	56.48	33.46	6.72
Accumulated	56.48	89.94	96.66

acetate method; total nitrogen (N) (%), by the Kjeldahl method; N-NO₃ and N-NH₄ in KCl 2N; phosphorous (P), with the Olsen *et al.* (1954) method; interchangeable cations, Potassium (K), Calcium (Ca), Magnesium (Mg), in NH₄OAC 1N pH 7.0; and Aluminium (Al) in interchangeable H (acidity).

Data analysis

In order to know the relationship between the tree community and the environment, all the field data as well as those from the laboratory were included and an indirect gradient analysis by using the PC ORD (v5) calculus program (McCune and Mefford, 2006). A Bray-Curtis (OBC) ordination was made, since it is strong technique to recover information referring to environmental gradients (Mc Cune and Grace, 2000).

Later, the α diversity of each site by the Simpson Index was determined by:

$$D = \sum (P_i)^2$$

Where:

- D = Dominance index, therefore, $1-D$ = Simpson Diversity Index
- P_i = Proportion of the i species in the sample

A correlation analysis was carried out with the diversity, richness and equity data against the environmental variables for all sites. Later, the β diversity was estimated by the Wilson and Schmida Index in order to know the recharge rate of species along the altitudinal gradient (Magurran, 2004).

$$\beta = \frac{b + c}{2a + b + c}$$

Where:

- β = Beta diversity
- a = Total number of common species in both communities
- b = Total number of species that occur in the neighboring community but not in the focal community
- c = Total number of species that occur in the focal community but not in the neighboring community

El diagrama de la OBC (Figura 2) muestra seis grupos de sitios. En la porción derecha se localiza el grupo 6, el cual se ubica en las altitudes mayores y los valores más altos de arcilla y potasio. Después está el grupo 5, también con altitudes considerables y grandes contenidos de potasio, pero menores comparados con el grupo anterior. En la porción central del diagrama se encuentra el grupo 4, en estos sitios existen altos contenidos de potasio y fósforo, así como pH alcalinos. En la porción izquierda, se sitúa el grupo 3, con registros altos de arena, nitrógeno y calcio; después, el grupo 2, cuyos nitratos son mayores pero el contenido de potasio fue el más bajo. Finalmente, en la porción extrema izquierda del eje 1, se observa el grupo 1, con las altitudes menores, aunque los valores de conductividad eléctrica y contenidos de arena y nitratos fueron superiores.

RESULTS

Tree communities and its relations with environmental gradients. The Bray-Curtis (OBC) ordination revealed the edaphic gradient which, combined with the altitudinal gradient explained 56 % of the total variation in the first axis. The total explained variation up to the third axis was of 97 % (Table 1).

The OBC diagram (Figure 2) shows six site groups. In the right part is found group 6, which is located at higher altitudes and the highest clay and potassium values. Afterwards, there is group 5, also with important altitudes and great contents of potassium, but smaller compared to those of the previous group. In the central part of the diagram is group 4; in these sites

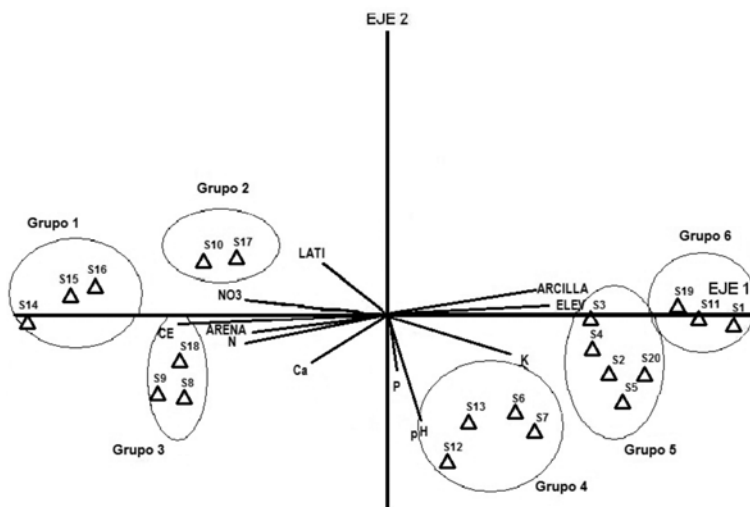


Figura 2. Diagrama de la ordenación de Bray-Curtis con variables de suelo y datos de especies arbóreas del Volcán de Tequila, Jalisco.
Figure 2. Bray-Curtis ordination diagram with soil variables and tree species data of Tequila Volcano, Jalisco.

En el Cuadro 2 se anotan las variables ambientales y sus coeficientes de correlación con los ejes de ordenación; es importante resaltar que el primer eje se correlacionó con la altitud, contenidos de arcilla y potasio, así como con el pH. En tales condiciones, es dominante *Quercus laurina* Bonpl. y co-dominantes *Quercus obtusata* Bonpl., *Q. crassifolia* Bonpl., *Q. rugosa* Née, *Q. candicans* Née y *Q. castanea* Née (Cuadro 3).

there are high contents of potassium and phosphorous, as well as alkaline pH. In the left part is group 3, with high records of sand, nitrogen and calcium; then, group 2, which has higher nitrate concentrations, has lower potassium contents. Finally, in the extreme left part of axis 1 can be observed group 1, with low altitudes, even when the values of electric conductivity and the sand and nitrate contents were higher.

In Table 2 are included the environmental variables and their correlation with the ordination axis; it is important to highlight that the first axis correlated with altitude, clay and potassium content, as well as with pH. In such conditions, *Quercus laurina* Bonpl. dominates, and *Quercus obtusata* Bonpl., *Q. crassifolia* Bonpl., *Q. rugosa* Née, *Q. candicans* Née and *Q. castanea* Née (Table 3) as co-dominants.



Cuadro 2. Variables ambientales correlacionadas con los ejes de ordenación derivados de la ordenación de Bray-Curtis.
Table 2. Environmental variables correlated with the ordination axis derived from the Bray-Curtis ordination.

Variable	Eje		
	1	2	3
Altitud	0.875	0.463	-0.001
Arcilla	0.857	-0.749	-0.147
Potasio	0.615	0.179	0.083
pH	0.412	-0.636	-0.034
Conductividad Eléctrica	-0.871	0.582	0.075
N-NO ₃	-0.662	0.273	0.406
Arena	-0.589	0.766	-0.054
Nitrógeno	-0.500	0.653	0.316
Fósforo	0.089	-0.675	-0.023
Cálcio	-0.207	-0.508	0.190

La conductividad eléctrica, nitratos, nitrógeno total y los contenidos de arena se correlacionaron con la porción negativa del eje 1, por lo que se infiere que en estos sitios la altitud es menor (Cuadro 2). En esas condiciones, las especies dominantes fueron *Pinus oocarpa* Schiede ex Schltdl., *Acacia farnesiana* (L.) Willd. C.H. Mull., *Arbutus tessellata* P. D. Sørensen y *Q. resinosa* Liebm. (Cuadro 3).

Electric conductivity, nitrates, total nitrogen and sand contents correlated with the negative portion of axis 1, which makes it possible to infer that in these sites altitude is lower (Table 2). Under these conditions, the dominant species were *Pinus oocarpa* Schiede ex Schltdl., *Acacia farnesiana* (L.) Willd., *Quercus gentryi* C.H. Mull., *Arbutus tessellata* P.D. Sørensen and *Q. resinosa* Liebm. (Table 3).

Cuadro 3. Especies arbóreas dominantes correlacionadas con los ejes de ordenación derivados de la ordenación de Bray-Curtis.
Table 3. Dominant tree species correlated with the ordination axis derived from the Bray-Curtis ordination.

Especies	Ejes		
	1	2	3
<i>Quercus obtusata</i> Bonpl.	0.937	0.071	-0.509
<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl.	0.898	0.113	-0.542
<i>Quercus laurina</i> Bonpl.	0.897	-0.100	0.407
<i>Quercus rugosa</i> Née	0.762	-0.150	0.099
<i>Quercus candicans</i> Née	0.715	0.059	-0.107
<i>Quercus castanea</i> Née	0.713	-0.616	0.110
<i>Pinus oocarpa</i> Schiede ex Schltdl.	-0.894	0.522	0.132
<i>Acacia farnesiana</i> (L.) Willd.	-0.780	0.134	0.090
<i>Quercus gentryi</i> C.H. Mull.	-0.780	0.112	0.090
<i>Arbutus tessellata</i> P.D. Sørensen	-0.714	-0.402	-0.177
<i>Quercus resinosa</i> Liebm.	-0.514	0.460	0.175

La relación entre la abundancia y la frecuencia de las especies arbóreas se resume en la Figura 3, donde se muestra que algunas tienen alta dominancia y frecuencia, como son *Quercus obtusata*, *Arbutus tessellata*, *Q. resinosa*; por otro lado, hay taxa con alta dominancia, pero con valores de frecuencia bajos, tal es el caso de *Quercus rugosa*, *Q. crassifolia* y *Q. laurina*; asimismo algunas otras son de baja dominancia y frecuencia (*Acacia pennatula*, (Schltdl. & Cham.) Benth., *Pinus* sp. y *Clethra lanata* M. Martens & Galeotti).

The relation between abundance and frequency of the tree species is summarized in Figure 3, where it is shown that some of them have high dominance and frequency, such as *Quercus obtusata*, *Arbutus tessellata*, *Q. resinosa*; on the other hand, there are taxa with high dominance, but with low frequency values, such as *Quercus rugosa*, *Q. crassifolia* and *Q. laurina*; also, some others are of low dominance and frequency (*Acacia pennatula*, (Schltdl. & Cham.) Benth., *Pinus* sp. and *Clethra lanata* M. Martens & Galeotti).

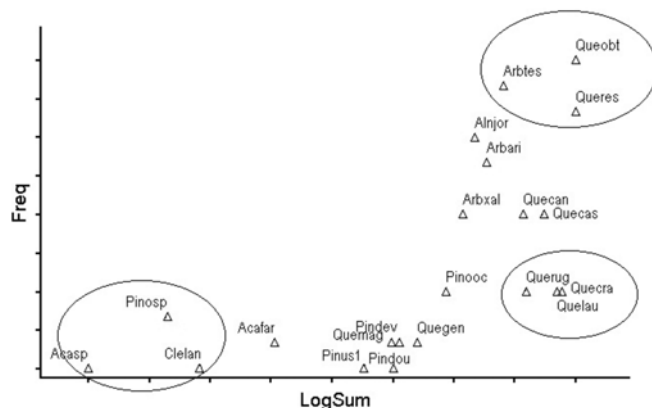


Figura 3. Relaciones entre frecuencia y dominancia de las especies arbóreas del Volcán de Tequila, Jalisco.
 Figure 3. Relations between frequency and dominance of the tree species of Tequila Volcano, Jalisco.

Diversidad α

El análisis de diversidad evidenció un valor promedio de 0.59. Los sitios 13 y 3 obtuvieron los más grandes (0.79 y 0.75 respectivamente) (Cuadro 4). El valor medio de equidad fue 0.71, y el sitio 3 el que presentó el más alto (0.93) (Cuadro 4). El valor promedio de riqueza fue de 5.4 especies por sitio; y el 8 y 13 tuvieron el mayor valor (9 especies), (Cuadro 4). Solo mostraron correlación entre equidad vs arcilla ($r = -0.7392$, $\alpha = 0.0146$); equidad vs elevación ($r = 0.6665$, $\alpha = 0.0353$), equidad vs nitratos ($r = 0.7299$, $\alpha = 0.0165$) y entre riqueza y potasio ($r = 0.6947$, $\alpha = 0.0258$).

La riqueza de especies arbóreas mostró una respuesta unimodal al gradiente altitudinal, de tal forma que los valores más altos de este atributo se registraron entre 2 000 y 2 350 m (promedio de 9 especies por sitio), mientras que los menores valores fueron dos especies en promedio en el extremo de menor altitud (1 420 m) y cuatro especies en promedio en el extremo más elevado (2 918 m) (Figura 4).

Diversidad β

El recambio de especies fue de 0.56 entre todos los sitios; sin embargo, cuando se realizó la estimación entre los grupos de sitios, se obtuvo una tasa de recambio de 1.0 entre el grupo 1 y el grupo 6; la menor (0.22) se obtuvo entre los grupos 5 y 6 (Cuadro 5).

α diversity

The diversity analysis made evident an average value of 0.59. Sites 13 and 3 were the highest (0.79 and 0.75 respectively) (Table 4). The average equity value was 0.71 and site 3 registered the highest number (0.93) (Table 4). The average richness value was 5.4 species per site; and, sites number 8 and 13 had the highest record (9 species). (Table 4). They only showed correlation between equity vs. clay ($r = -0.7392$, $\alpha = 0.0146$); equity vs. elevation ($r = 0.6665$, $\alpha = 0.0353$), equity vs nitrates ($r = 0.7299$, $\alpha = 0.0165$) and between richness and potassium ($r = 0.6947$, $\alpha = 0.0258$).

Richness of tree species showed a unimodal response to the altitude gradient in such a way that the highest values of this attribute were recorded between 2 000 and 2 350 m (average of 9 species per site), while the lowest values were two species, average, in the extreme of lowest altitude (1 420 m) and four species, average, in the highest extreme (2 918 m) (Figure 4).

β diversity

Species rechange was 0.56 among all the sites; however, when the estimation among site groups was made, the rechange rate was 1.0 between group 1 and group 6; the lowest (0.22) was obtained between groups 5 and 6 (Table 5).



Cuadro 4. Resultados del análisis de diversidad α de las comunidades arbóreas del Volcán de Tequila, Jalisco.Table 4. Results of the α diversity of the tree communities of Tequila Volcano, Jalisco.

Sitio	S	E	D
s1	4	0.856	0.6611
s2	6	0.769	0.7030
s3	5	0.932	0.7590
s4	4	0.524	0.4045
s5	5	0.687	0.6151
s6	6	0.805	0.7289
s7	7	0.658	0.6431
s8	9	0.494	0.5362
s9	7	0.724	0.7107
s10	4	0.451	0.4197
s11	6	0.713	0.6558
s12	8	0.686	0.7133
s13	9	0.853	0.7929
s14	2	0.919	0.4446
s15	2	0.927	0.4504
s16	3	0.150	0.0633
s17	6	0.532	0.4681
s18	5	0.897	0.7210
s19	3	0.811	0.5595
s20	7	0.771	0.7297
Promedio	5.4	0.71	0.59

S= Riqueza; E= Equidad; D= Índice de diversidad de Simpson.

S= Richness; E= Equity; D= Simpson diversity index.

DISCUSSION

Tree community and relations with environmental variables

It has been suggested that a complex of several biogeographical factors determines the botanical composition and richness of species, as well as the variation of the functional characteristics among species (functional diversity) (Petchey and Gaston, 2006). In this sense, it has been proved that one of the most important elements is altitude, which has a vigorous influence in the structure of vegetation (Deil and Al Gifri, 1998), which coincides with the results of the actual paper, as elevation is the variable that correlated more strongly with axis 1 of the ordination.

In general, the normal curve has been accepted as a fundamental response to environmental gradients, even if many species may be present at the extremes of the gradient (Gauch and Whittaker, 1972). In this report it is evident that *Quercus resinosa* is a species with a very wide tolerance curve, since it was not only observed in the highest extreme (from 2 863 to 2 918 m), but its peak of maximum abundance occurred in the middle-low part. According to Medina *et al.* (2013), for the state of Michoacan, this species is distributed and is dominant in annual medium temperature zones near 30 °C; that is, in lower altitudes to 1 950 m. On the other hand, *Q. laurina* has a narrow tolerance curve with a maximum abundance in the highest altitudinal part, a response that coincides with that found by Medina *et al.* (2013) who stated that at a higher altitude, the more representative species were *Q. laurina*, *Q. castanea*, *Q. glabrescens*, *Q. rugosa*, *Q. crassifolia* and *Q. crassipes*.

Cuadro 5. Valores de diversidad β entre grupos de sitios para especies arbóreas del Volcán de Tequila, Jalisco.Table 5. β diversity values between site groups for tree species of Tequila Volcano, Jalisco.

Grupo	Intervalo de altitud (m)					
	1 420-1 501	1 682-1 728	1 822-1 972	2 121-2 347	2 404-2 736	2 863-2 918
	1	2	3	4	5	6
1	0.00	0.50	0.75	0.63	0.88	1.00
2		0.00	0.56	0.67	0.50	0.71
3			0.00	0.27	0.45	0.67
4				0.00	0.27	0.44
5					0.00	0.22
						0.00



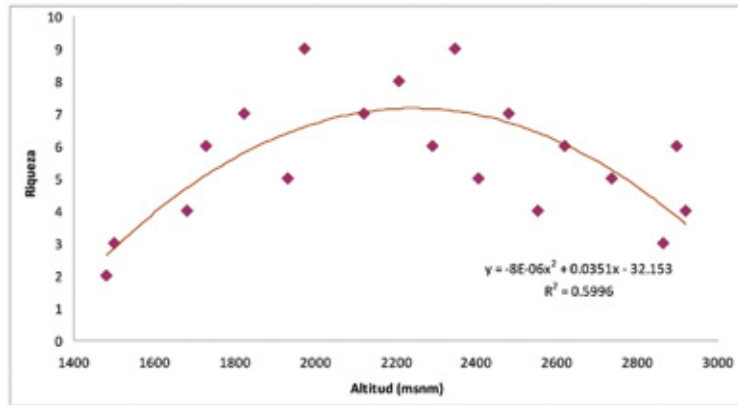


Figura 4. Relaciones aentre la riqueza de especies y el gradiente altitudinal en el Volcán de Tequila.
 Figure 4. Relationships between richness of species and altitudinal gradient in *Tequila* Volcano

DISCUSIÓN

Comunidad de árboles y sus relaciones con variables ambientales

Se ha propuesto que un complejo de varios factores biogeográficos determina la composición botánica y la riqueza de especies, así como la variación de las características funcionales entre las especies (diversidad funcional) (Petchey y Gaston, 2006). En este sentido, se ha demostrado que uno de los elementos más importantes es la altitud, la cual tiene una vigorosa influencia en la estructura de la vegetación (Deil y Al Gifri, 1998), que concuerda con lo registrado en el presente trabajo, al ser la elevación la variable que correlacionó con mayor fuerza con el eje 1 de la ordenación.

La curva normal ha sido aceptada en general como una respuesta fundamental a los gradientes ambientales, aun cuando muchas de las especies pueden ocupar los extremos del gradiente (Gauch y Whittaker, 1972). En el presente trabajo, es evidente que *Quercus resinosa* es una especie con una curva de tolerancia muy amplia, ya que solo no se observó en el extremo más alto (de 2 863 a 2 918 m), sino que su pico de máxima abundancia ocurrió en la porción media-baja. De acuerdo con Medina *et al.* (2013), para el estado de Michoacán se distribuye y es dominante en zonas con temperaturas medias anuales cercanas a los 30 °C; es decir, en altitudes inferiores a 1 950 m. Por otro lado, *Q. laurina*, tiene una curva de tolerancia angosta con una máxima abundancia en la porción altitudinal más alta respuesta que concuerda con lo citado por Medina *et al.* (2013), quienes puntualizan que a mayor altura sobre el nivel del mar, las especies más representativas son *Q. laurina*, *Q. castanea*, *Q. glabrescens*, *Q. rugosa*, *Q. crassifolia* y *Q. crassipes*.

Nevertheless, the altitude gradients hide other environmental factors that are frequently correlated, which makes it difficult to prove the hypothesis which is rather controversial (Nogués *et al.*, 2008). For example, as altitude increases, temperature and evapotranspiration of the hills decrease. The annual average temperature along the altitudinal gradients varies, since at 2 000 m it is 18 °C, at 1 070 m it gets to 25 °C, and at sea level, it gets up to 29 °C (Luedeling *et al.*, 2007). In addition to the changes in the climatic factors and in height, there are the edaphic changes. In this regard, Decker and Boerner (2003) state that there are negative relations between altitude and nitrification, soil pH and organic carbon in forests of *Chile*.

Soil and vegetation are strongly related, and the effects of such interaction might be reciprocal (Huerta *et al.*, 2012). Thus, vegetation adds material and protects the surface of the ground from the erosive effects of water and wind; also, it has an influence upon the transference and nutrient and organic components to it (Ellis and Mellor, 1995).

It has been proved that many gradients can stand more than three dominant species, and most communities exhibit gradual transitions in the composition of species (Christensen and Peet, 1981).

In the actual study, the fact that the tree taxa react to the altitudinal gradient as well as to soil fertility is outstanding, but particularly to a combination of both, which coincides to what Menge and Olson (1990) suggested that the patterns of abundance and diversity are frequently associated to altitude gradients, of rain precipitation, look, hillside, water flow or salinity, but most regularly, to a combination of them.



No obstante, los gradientes altitudinales enmascaran a otros factores ambientales que con frecuencia están correlacionados, por lo que la evaluación de las hipótesis es problemática y controversial (Nogués *et al.*, 2008). Por ejemplo, conforme la altitud se incrementa, la temperatura y la evapotranspiración en las laderas disminuyen. La temperatura promedio anual a lo largo de gradientes altitudinales varía, ya que a 2 000 m es de 18 °C, a 1 070 m llega a 25 °C, y al nivel del mar alcanza 29 °C (Luedeling *et al.*, 2007). Adicionalmente a los cambios en los factores climáticos y en la altura están los cambios edáficos. Al respecto, Decker y Boerner (2003) indican que en bosques chilenos se presentan relaciones negativas entre la altitud y la nitrificación, el pH del suelo y el carbono orgánico.

El suelo y la vegetación están fuertemente relacionados, y los efectos de tal interacción pueden ser recíprocos (Huerta *et al.*, 2012). Así, la vegetación agrega material y protege la superficie del suelo de los efectos erosivos del agua y del viento; además ejerce influencia sobre la transferencia de nutrientes (especialmente hierro y aluminio), y de componentes orgánicos al mismo (Ellis y Mellor, 1995).

Se ha demostrado que muchos gradientes soportan más de tres especies dominantes, y la mayoría de las comunidades exhiben transiciones graduales en la composición de especies (Christensen y Peet, 1981).

En el presente estudio, se destaca que los taxa arbóreos responden tanto al gradiente altitudinal como a la fertilidad del suelo, pero sobre todo a una combinación de ambos; esto coincide con lo propuesto por Menge y Olson (1990), quienes señalaron que los patrones de abundancia y diversidad están con frecuencia asociados a gradientes de altitud, de precipitación pluvial, aspecto, exposición, flujo de agua o salinidad, pero, por lo general, a combinaciones de ellos.

Se reconoce que existen influencias recíprocas entre las plantas y el suelo, de tal forma que la presencia de la vegetación conduce a ciertos cambios en las características edáficas a escala local o microambiental, lo que a su vez determina la estructura de la vegetación a nivel regional o de paisaje (Huerta *et al.*, 2012). La relación entre la distribución de las especies y las diferencias más sutiles en las propiedades del suelo dentro de una unidad de paisaje han recibido poca atención (Hairstone y Gringal, 1991), pese a que los estudios a una escala más fina son críticos para el entendimiento de la dinámica de los bosques a largo plazo, debido a que la sucesión en ellos es, esencialmente, un proceso de reemplazo árbol por árbol (van Breemen *et al.*, 1997). También, la variación sutil en las propiedades del suelo puede alterar el balance de las interacciones competitivas entre especies arbóreas.

La ordenación o análisis de gradiente indirecto ha sido ampliamente usado en ecología vegetal como una herramienta para examinar las relaciones entre el ambiente y la vegetación

It is acknowledged that there are reciprocal influences between plants and soil, in such a way that the presence of vegetation leads to some changes in the edaphic characteristics at a local or microenvironmental scale, which, by itself, determines the vegetation structure at a regional or landscape level (Huerta *et al.*, 2012). The relation between the distribution of species and the most subtle differences in the soil properties within the landscape unit have received little attention (Hairstone and Gringal, 1991), in spite of the fact that the studies at a finer scales are critical for the understanding of the dynamics of forests in the long term, since succession in them is, essentially, a process of tree- by- tree replacement (van Breemen *et al.*, 1997). Also, the subtle variation in the soil properties may modify the balance of competitive interactions among tree species.

The ordination or gradient analysis has been broadly used in forest ecology as a tool to examine the relationship between environment and vegetation (Peet, 1980); also, it is used to determine the associations between environmental factors and distribution of species (Pielou, 1984). In the case of the *Tequila* Volcano these analysis they had forceful results upon the relationship of some edaphic variables that combined with the height influence defined the structure of the tree communities of the area, which agrees with what was stated by Ricklefs (1990) and, confirmed, later, by Huerta *et al.* (2004), who consigned that some factors frequently interact in a complex way, to determine the distribution of plants. Such is the case of the combination of altitude, calcium and potassium content in the ground that limit the presence and abundance of species in the highest part of the *Tequila* Volcano, while nitrates, electrical conductivity, sand, total nitrogen and calcium were those that influence in the species of the lowest part of the gradient.

In general, it is well-known that nitrogen, potassium and phosphorous are the main nutrients that limit plant growth in environmental plants (Verhoeven *et al.*, 1996). Mineral nutrients have essential and specific functions in the metabolism of plants, among which nitrogen is outstanding, which is an basic element of proteins, which play an essential role in the enzymatic activity; phosphorous, which is transformed into transferred energy in cells (ATP), and potassium, which are necessary for the growth of plants in great amounts. On the other side, soil texture can change in an important way, the retention of water, to keep porosity, to favor the penetration of the root and the availability of minerals with which helps to soil fertility (Neri and Villareal, 2012), and, consequently, affects the distribution of tree species. In a more precise way, clay and sand impact the dynamics of water in the soil, since those which have a greater sand content, are more easily infiltrated by rains, but keep less liquid; on the contrary, clay has a lower infiltration index and keeps water, they can store it and generate flooding or anaerobic conditions (Kozłowski, 2002).

(Peet, 1980); asimismo, se usa para determinar las asociaciones entre factores ambientales y la distribución de especies (Pielou, 1984). Esos análisis en el caso del Volcán Tequila se tuvieron resultados contundentes sobre la relación de ciertas variables edáficas que en combinación con la influencia de la altura definieron la estructura de las comunidades arbóreas del área, lo que concuerda con lo planteado por Ricklefs (1990) y, corroborado, posteriormente, por Huerta *et al.* (2004), quienes consiguieron que algunos factores con frecuencia interactúan de manera compleja para determinar la distribución de las plantas. Tal es el caso de la combinación de altitud, arcilla y contenido de potasio en el suelo que condicionaron la presencia y abundancia de especies en la porción más alta del Volcán de Tequila, mientras que los nitratos, conductividad eléctrica, arena, nitrógeno total y calcio fueron los que influyeron en las especies de la parte más baja del gradiente.

En general, es bien sabido que el nitrógeno, el potasio y el fósforo son los principales nutrientes que limitan el crecimiento de las plantas en ambientes naturales (Verhoeven *et al.*, 1996). Desempeñan funciones esenciales y específicas en el metabolismo de vegetal, entre los cuales destacan el nitrógeno, que es un constituyente fundamental de las proteínas, mismas que tienen un papel básico en la actividad enzimática; el fósforo que se transforma en energía transferida en las células (ATP); y el potasio, que es necesario para el balance osmótico y regulador de la actividad estomática, todos ellos elementos requeridos para el crecimiento de las plantas en cantidades relativamente grandes. Por otro lado, la textura del suelo puede modificar, de manera importante, la retención de agua, mantener la porosidad, facilitar la penetración de la raíz y disponibilidad de minerales con lo que contribuye a la fertilidad del suelo (Neri y Villareal, 2012), y en consecuencia incide en la distribución de las especies arbóreas. De forma más precisa, la arcilla y la arena afectan la dinámica del agua en el suelo, ya que los que tienen mayor contenido de arena, son más fácilmente infiltrados por las lluvias, pero retienen menos líquido; por el contrario la arcilla, que posee un índice de infiltración menor y retiene el agua, puede almacenarla y generar anegamiento o condiciones anaeróbicas (Kozłowski, 2002).

Cinco de las especies (*Pinus oocarpa*, *Acacia farnesiana*, *Quercus gentryi*, *Arbutus tessellata* y *Q. resinosa*) muestran un patrón de distribución determinado por el gradiente edáfico, ya que correlacionaron con el lado negativo del eje 1, donde la conductividad eléctrica, la concentración de nitratos, la arena y el nitrógeno fueron las variables más importantes. Lo anterior sugiere que estas taxa prefieren suelos más secos o son mejores competidoras bajo estas condiciones, hecho que refuerza la importancia de la disponibilidad de agua como determinante en la distribución de las especies (Toledo *et al.*, 2012).

Five of them (*Pinus oocarpa*, *Acacia farnesiana*, *Quercus gentryi*, *Arbutus tessellata* and *Q. resinosa*) show a distribution pattern determined by the edaphic gradient, since they correlate with the negative side of axis 1, where electric conductivity, nitrate concentration, sand and nitrogen were the most important variables. This suggests that these taxa prefer drier soils or are better competitors under this conditions, a fact that reinforces the importance of the availability of water as a limiting factor for the distribution of species (Toledo *et al.*, 2012).

α and β diversity in the altitudinal gradient

An ecological pattern frequently documented is the relationship between richness of species and altitude (Sanders, 2002). A great number of factors have been involved as main causes of the diversity in gradients, some of which have been studied more intensely, climate and productivity (Rowe, 2009; Wang *et al.*, 2009); the dynamics and synchrony of resources (Kessler *et al.* 2011); the area (Rowe, 2009) and the evolutionary history (Machac *et al.*, 2011).

The variety of results in studies suggests that there does not exist a simple mechanism responsible for the diversity of altitudinal gradients (Sanders and Rahbek, 2011). Generally there are two types of relationship patterns: 1) a monotonic reduction of richness as height increases, and 2) one bell-shaped curve where a peak is found in richness at middle altitudes. Both patterns have been documented in a great variety of habitats and taxa; nevertheless, Rahbek (1997), Lees *et al.* (1999) and Colwell and Lees (2000) have specified that the pattern with highest richness value in middle altitudes is the most common, as in most of literature it has been registered as such (Rahbek, 2005). This is supported by the results of the present work, since an average richness of nine tree species per site was determined between 2 000 and 2 350 masl, and with extreme gradient values, two species on the average for the lowest limit (1 420 m) and four at 2 918 m. On the contrary, Culmsee *et al.* (2011) reported that tree richness diminished drastically and constantly with altitude.

This general richness pattern could be explained by different factors, one of which is the area; in fact, one of the few ecological laws refers that, usually, big spaces engulf more species than the small ones (Schoener, 1976), but few studies have examined the relationship between area, elevation and richness. This situation could seem logical as it describes a cone (volcano) and in higher altitudes there is a smaller available area compared to that at the middle but not as it happens when the smaller area is compared to the middle, and therefore, for this study, it is discarded as an explanatory factor.



Diversidad α y β en el gradiente altitudinal

Un patrón ecológico documentado con frecuencia es la relación entre la riqueza de especies y la altitud (Sanders, 2002). Un gran número de factores han sido implicados como causas principales de la diversidad en gradientes, algunos de los más estudiados son el clima y la productividad (Rowe, 2009; Wang *et al.*, 2009); la dinámica y la sincronía de los recursos (Kessler *et al.*, 2011); el área (Rowe, 2009); y la historia evolutiva (Machac *et al.*, 2011).

La variedad de resultados entre los estudios sugiere que no existe un mecanismo simple responsable de la diversidad en gradientes altitudinales (Sanders y Rahbek, 2011). Existen por lo general dos tipos de patrones de relación: 1) una disminución monotónica en la riqueza conforme aumenta la altura, y 2) una curva con aspecto de campana en la que se localiza un pico en la riqueza en altitudes intermedias. Ambos patrones se han documentado en una gran variedad de hábitats y taxa; no obstante Rahbek (1997), Lees *et al.* (1999) y Colwell y Lees (2000) han puntualizado que el patrón con valor mayor de riqueza en altitudes intermedias es el más común, ya que en la mayor parte de la literatura se ha registrado (Rahbek, 2005). Esto es soportado por los resultados mostrados en el presente trabajo, ya que se registró una riqueza promedio de nueve especies arbóreas por sitio entre las cotas de 2 000 y 2 350 msnm y con valores menores en los extremos del gradiente: dos especies en promedio para el límite inferior (1 420 m) y cuatro a 2 918 m. Por el contrario, Culmsee *et al.* (2011) registraron que la riqueza de árboles disminuyó de manera drástica y constante con la altitud.

Este patrón general de la riqueza podría ser explicado por distintos factores, uno de los cuales es el área; de hecho, una de las pocas leyes en la ecología se refiere a que áreas grandes con frecuencia contienen más especies que las pequeñas (Schoener, 1976), pero pocos estudios han examinado la relación entre área, elevación y riqueza. Esta situación que podría parecer lógica por tratarse de un cono (volcán) y porque en altitudes mayores se dispone de menor área en comparación con las altitudes intermedias, no ocurre así cuando se comparan las menores con las intermedias, por lo que para este estudio se descarta como factor explicativo.

Es posible interpretarlo de acuerdo con la hipótesis del efecto del dominio intermedio, la cual se ha probado en distintos taxa y que consiste en que se forma un pico de la riqueza en el dominio intermedio, cuando se incrementa el traslape de las amplitudes de las especies hacia el centro del dominio, porque la extensión de los intervalos de altitud de las especies están delimitados por las elevaciones mayores y menores posibles en la región (Colwell y Lees, 2000); por lo tanto, independientemente de la diferenciación en las variables climáticas tales como la productividad, el punto máximo en riqueza de especies en

It is possible to understand such pattern according to the hypothesis of the effect of intermediate domain, which has been proved for different taxa and that consists in the shaping of a peak of the richness in the intermediate domain, when overlaying of species amplitude increases towards the center of the dominion, because the extension of altitude intervals of species are limited by greater and smaller elevations in the region (Colwell and Lees, 2000); therefore, in spite of the differentiation of the climatic variables such as productivity, the maximum point in the species richness at intermediate altitude is due to geographic limits; thus, Toledo *et al.* (2012) state that the overlay in the distribution of species determines the diversity of temperate and tropical diversity of woody vegetation.

CONCLUSIONS

There is a niche differentiation among species, which comes from the distribution of edaphic resources along the altitudinal gradient and it is acknowledged as the major mechanisms that keeps local tree diversity and promotes the substitution of the species in the study area. In higher altitudes, in particular, are found high concentration values of clay, potassium, phosphorous, as well as of alkaline pH; in these conditions, *Quercus resinosa* was the most abundant species. On the other hand, in lower elevations are found high values of sand, nitrogen, calcium, nitrates and electric conductivity; here, *Quercus rugosa* was the most abundant species, which reveals changes in the structure of tree communities. A little over half of the species are replaced along the gradient, but there a total replacement of tree species in the group of higher sites and those of less altitude. 🌲

End of the English version



altitudes intermedias, se debe a los límites geográficos; al respecto, Toledo *et al.* (2012) argumentan que el traslape en la distribución de las especies determina la diversidad de las comunidades templadas y tropicales de la vegetación leñosa.

CONCLUSIONES

Existe una diferenciación de nichos entre las especies, la cual surge de la repartición de recursos edáficos a lo largo del gradiente altitudinal y se reconoce como el principal mecanismo que mantiene la diversidad local de árboles y que promueve el reemplazo de especies en la zona de estudio. Particularmente, en altitudes mayores se encuentran valores altos en la concentración de arcilla, potasio, fósforo, así como el pH alcalino; en estas condiciones *Quercus resinosa* es la especie con mayor abundancia. Por otra parte, en elevaciones menores se encuentran valores altos de arena, nitrógeno, calcio, nitratos y conductividad eléctrica; aquí, *Quercus rugosa* fue la especie más numerosa, lo que demuestra los cambios en la estructura de las comunidades arbóreas. Poco más de la mitad de las especies arbóreas se reemplazan a lo largo de todo el gradiente, pero existe un reemplazo total de especies arbóreas entre el grupo de sitios más elevados y los de menor altitud. 🌱



REFERENCIAS

- Bautista Z., F., H. Delfín G., J. L. Palacio P. y M. C. Delgado C. 2004. Técnicas de muestreo para manejadores de recursos naturales. Universidad Nacional Autónoma de México, Universidad Autónoma de Yucatán, Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Instituto Nacional de Ecología. México, D. F., México. 507 p.
- Brokaw, N. and R. T. Busing. 2000. Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. *Trends Ecol. Evol.* 15: 183-188.
- Capers, R. S., R. L. Chazdon, A. Redondo B. and B. Vilchez A. 2005. Successional dynamics of woody seedling communities in wet tropical secondary forests. *J. Ecol.* 93: 1071-1084.
- Christensen, N. L. and R. K. Peet. 1981. Secondary forest succession on the North Carolina Piedmont. In: West, D. C., H. H. Shugart and D. B. Botkin (eds.). *Forest succession: concepts and applications*. Springer-Verlag. New York, NY USA. pp. 230-245.
- Colwell, R. K. and D. C. Lees. 2000. The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends Ecol. Evol.* 15: 70-76.
- Culmsee, H., P. Ramadhani, H. Mangopo and S. Sabir. 2011. Tree diversity and phytogeographical patterns of tropical high mountain rain forests in Central Sulawesi, Indonesia. *Biodivers. Conserv.* 20: 1103-1123.
- Decker, K. L. M. and R. E. J. Boerner. 2003. Elevation and vegetation influences on soil properties in Chilean Nothofagus forests. *Revista Chilena de Historia Natural* 76: 371-381.
- Deil, U. and A. N. Al Gifri. 1998. Montane and Wadi Vegetation. In: Ghazanfar, S. A. and M. Fisher (eds.). *Vegetation of the Arabian Peninsula*. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, Boston, London. pp. 125-174.
- Ellis, S. and A. Mellor. 1995. *Soils and Environment*. Routledge Publishers. New York, NY USA. 392 p.
- Encina D., J. A., A. Zárate L., J. Valdés R. y J. A. Villarreal Q. 2007. Caracterización ecológica y diversidad de los bosques de encino de la Sierra de Zapalinamé, Coahuila, México. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 81: 51-63.
- Encina D., J. A., F. J. Encina D., E. Mata R. y J. Valdés R. 2008. Aspectos estructurales, composición florística y caracterización ecológica del bosque de oyamel de la sierra de Zapalinamé, Coahuila, México. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 83: 13-24.
- García F., J. G., G. Castillo C., K. Mehlreter, M. L. Martínez y G. Vázquez. 2008. Composición florística de un bosque mesófilo del centro de Veracruz, México. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 83: 37-52.
- Gauch, H. G. and R. H. Whittaker. 1972. Coenocline simulation. *Ecology* 53: 446-451.
- Gouvenain, R. C., R. K. Kobe and J. A. Silander. 2007. Partitioning of understorey light and dry-season soil moisture gradients among seedlings of four rain-forest tree species in Madagascar. *J. Trop. Ecol.* 23: 569-579.
- Hairstone, A. B. and D. F. Gringal. 1991. Topographic influences on soils and trees within single mapping units on a sandy outwash landscape. *Forest Ecol. Manag.* 43: 35-45.
- Hubbell, S. P. 2001. *The Unified Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press. Princeton, NJ USA. 281 p.
- Huerta M., F. M., J. A. Vázquez G., E. García M., L. López M. and H. Vaquera H. 2004. Vegetation ordination at the southern Chihuahuan Desert (San Luis Potosi, Mexico). *Plant Ecol.* 174: 79-87.
- Huerta M., F. M., A. Muñoz U., C. Neri L., C. A. Uribe M. and E. García M. 2012. Reciprocal effects of plant-soil relationships at two spatial scales in a semiarid land of central Mexico. *J. Agr. Sci. Tech.* 2: 71-79.
- Iriarte, S. B. B. and R. L. Chazdon. 2005. Light-dependent seedling survival and growth of four tree species in Costa Rican second-growth rain forests. *J. Trop. Ecol.* 21: 383-395.
- Kessler, M., S. Hofmann, T. Krömer, D. Cizcuza and J. Kluge. 2011. The impact of sterile populations on the perception of elevational richness patterns in ferns. *Ecography* 34: 123-131.
- Kozłowski, J. 2002. Theoretical and empirical status of Brown, Marquet and Taper's model of species-size distribution. *Funct. Ecol.* 16: 540-542.

- Lees, D. C., C. Kremen and L. Andriamampianina. 1999. A null model for species richness gradients: bounded range overlap of butterflies and other rainforest endemics in Madagascar. *Biol. J. Linn. Soc.* 67: 529-584.
- Luedeling, E., S. Siebert and A. Buerkert. 2007. Filling the voids in the SRTM elevation model -A TIN-based delta surface approach. *J. Photogramm. Remote Sens.* 62 (4): 283-294.
- Machac, A., M. Janda, R. R. Dunn and N. J. Sanders. 2011. Elevational gradients in phylogenetic structure of ant communities reveal the interplay of biotic and abiotic constraints on diversity. *Ecography* 34: 364-371.
- Magurran, A. E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing, Malden, MA USA. 256 p.
- McCune, B. and J. B. Grace. 2000. *Analysis of ecological communities*. MjM Software Design, Gleneden Beach, OR USA. 300p.
- McCune, B. and M. J. Mefford. 2006. PC-ORD for Windows. *Multivariate analysis of ecological data (v. 5)*. MjM Software, Gleneden Beach, OR USA. s/p.
- Medina G., C., G. Cuevas G., L. F. Gopar M., F. López B. y A. Velázquez M. 2013. Distribución espacial del género *Quercus* en el estado de Michoacán. http://langif.uaslp.mx/selper/documentos/CD_SELPER_2_013/MEMORIAS_SELPER_PDF/Estudios_Tematicos/ID_073.pdf (11 de junio de 2014).
- Menge, B. A. and A. M. Olson. 1990. Role of scale and environmental factors in regulation of community structure. *Trends Ecol. Evol.* 5(2): 52-57.
- Neri, L. C. y R. L. Villarreal. 2012. Simbiosis micorrízica: un análisis de su relevante función ecosistémica y en la provisión de servicios ambientales. *In: Huerta-M., F. M. y L. P. Castro-Félix (comps). Interacciones Ecológicas*. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jal., México, pp. 37-62.
- Nieves H., G., J. A. Vázquez G., Y. L. Vargas R., M. Vázquez G. and J. J. González G. 2009. Small-scale environmental gradients in a pine-oak forest community in Nueva Colonia, Mezquitic, Jalisco, Mexico. *Polibotánica* 27: 31-52.
- Nogués B., D., M. B. Araujo, T. Romdal and C. Rahbek. 2008. Scale effects and human impact on the elevational species richness gradients. *Nature* 453: 216-220.
- Olsen, S. R., C. V. Cole, F. S. Watanabe and L. A. Dean. 1954. Estimation of available phosphorus in soil by extraction with sodium bicarbonate. United States Department of Agriculture. Washington, DC USA. Vol. 939. 19 p.
- Peet, R. K. 1980. Ordination as a tool for analyzing complex data sets. *Vegetatio* 42: 171-174.
- Petchey, O. L. and K. J. Gaston. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecological Letters* 9: 741-758.
- Pielou, E. C. 1984. *The interpretation of ecological data: A primer on classification and ordination*. Wiley & Sons, Co. New York, NY USA. 263 p.
- Rahbek, C. 1997. The relationship among area, elevation, and regional species richness in Neotropical birds. *Am. Nat.* 149: 875-902.
- Rahbek, C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species richness patterns. *Ecol. Lett.* 8: 224-239.
- Reynoso D., J. J. 2010. Guía de excursión botánica al pueblo y Volcán de Tequila. *In: Ramírez-Delgado, R., J. J. Reynoso-Dueñas y A. Rodríguez-Contreras (eds). Guías de las excursiones botánicas en Jalisco*. XVIII Congreso Mexicano de Botánica. Universidad de Guadalajara. Sociedad Botánica de México. Universidad Autónoma Metropolitana. Guadalajara, Jal., México, pp. 17-36.
- Ricklefs, R. E. 1990. *Ecology*. W. H. Freeman and Company, New York, NY USA. 896 p.
- Rowe, R. 2009. Environmental and geometric drivers of small mammal diversity along elevational gradients in Utah. *Ecography* 32: 411-422.
- Sanders, N. J. 2002. Elevational gradients in ant species richness: area, geometry, and Rapoport's rule. *Ecography* 25:25-32.
- Sanders, N. J. and C. Rahbek. 2011. The patterns and causes of elevational diversity gradients. *Ecography* 25:1-3.
- Schoener, T. W. 1976. The species-area relation within archipelagoes: models and evidence from island land birds. *In: Firth, H. J. and J. H. Calaby (eds). Proceedings of the XVI International Ornithological Congress*. Australian Academy of Science. Canberra, Australia. pp. 629-642.
- Toledo, M., M. Peña C., F. Bongers, A. Alarcón, J. Balcázar, J. Chuvina, C. Leaña, J. C. Licona and L. Poorter. 2012. Distribution patterns of tropical woody species in response to climatic and edaphic gradients. *Journal of Ecology* 100: 253-263.
- van Breemen, N., A. C. Finzi and Ch. D. Canham. 1997. Canopy tree-soil interactions within temperate forests: effects of soil elemental composition and texture on species distributions. *Can. J. Forest. Res.* 27: 1110-1116.
- Vargas, R. Y. L., J. A. Vázquez G. and B. G. Williamson. 2005. Environmental correlates of tree and seedling-sapling distributions in a Mexican tropical dry forest. *Plant Ecol.* 180: 117-134.
- Vázquez G., J. A. and T. J. Givnish. 1998. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure and diversity in the Sierra de Manantlán. *J. Ecol.* 86(6):999-1020.
- Vázquez G., J. A. and T. J. Givnish. 2000. Vegetation of the Cerro Grande massif, Sierra de Manantlán, México, ordination of a long altitudinal gradient with high species turnover. *Boletín del Instituto de Botánica. Universidad de Guadalajara.* 6:227-250.
- Verhoeven, J. T. A., W. Koerselman and A. F. M. Meuleman. 1996. Nitrogen- or phosphorus- limited growth in herbaceous, wet vegetation: relations with atmospheric inputs and management regimes. *Trends Ecol. Evol.* 11: 494-497.
- Wang, X., J. Fang, N. J. Sanders, P. S. White and Z. Tang. 2009. Relative importance of climate vs local factors in shaping the regional patterns of forest plant richness across northeast China. *Ecography* 32: 133-142.
- Zacarías E., Y. y R. Del Castillo F. 2010. Comunidades vegetales templadas de la Sierra Juárez, Oaxaca: Pisos altitudinales y sus posibles implicaciones ante el cambio climático. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 87: 13-28.
- Zacarías E., L. E., G. Cornejo T., J. Cortes F., N. González C. y G. Ibarra M. 2011. Composición, estructura y diversidad del cerro El Águila, Michoacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82: 854-869.
- Zavala Ch., F. 1998. Observaciones sobre la distribución de encinos en México. *Polibotánica* 8:47-64.

