



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL

CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE INVESTIGACIÓN
PARA EL DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL
UNIDAD OAXACA

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y
APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES

**“ESTRUCTURA FILOGENÉTICA Y DIVERSIDAD DE
COMUNIDADES DE PLANTAS LEÑOSAS A LO
LARGO DE UN GRADIENTE ALTITUDINAL EN
OAXACA, MÉXICO.”**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA:

BIOL. ANDRÉS AARÓN RAMÍREZ FERREIRO

DIRECTORES DE TESIS:

DR. JOHN NEWHALL WILLIAMS

DR. MATTHIAS RÖSS



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de Oaxaca de Juárez siendo las 15:30 horas del día 5 del mes de julio del 2018 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de la Tesis, designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación del CIIDIR Unidad Oaxaca para examinar la tesis titulada:

“Estructura filogenética y diversidad de comunidades de plantas leñosas a lo largo de un gradiente altitudinal en un bosque tropical caducifolio en Oaxaca, México”

Presentada por el alumno:

Ramírez

Ferreiro

Apellido paterno

Apellido materno

Nombre(s): Andrés Aarón

Con registro:

A	1	6	0	1	7	5
---	---	---	---	---	---	---

aspirante de:

Maestría en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISIÓN REVISORA

Directores de tesis

Dr. John Newhall Williams

Dr. Matthias Rös

Dr. Rafael del Castillo Sánchez

Dr. Rodolfo Solano Gómez

Dr. Marko Gómez Hernández

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

Dr. Salvador Isidro Belmonte Jiménez





INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESION DE DERECHOS

En la Ciudad de Oaxaca el día 5 del mes julio del año 2018, el (la) que suscribe Andrés Aarón Ramírez Ferreiro alumno (a) del Programa de Maestría en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales con número de registro A160175, adscrito a Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de Tesis bajo la dirección de los Dres. John Newhall Williams y Matthias Rös y cede los derechos del trabajo intitulado **Estructura filogenética y diversidad de comunidades de plantas leñosas a lo largo de un gradiente altitudinal en un bosque tropical caducifolio en Oaxaca, México**, al Instituto Politécnico Nacional para su difusión, con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección bio_aaron@hotmail.com. Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.


Andrés Aarón Ramírez Ferreriro

Nombre y firma



CENTRO INTERDISCIPLINARIO
DE INVESTIGACIÓN PARA EL
DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL
C.I.D.I.R.
UNIDAD OAXACA
I.P.N.

DEDICATORIA

A mis padres:

Aurora Ferreiro Pérez

Andrés Ramírez García

A mis hermanos:

Andrea Ramírez Ferreiro

Jesús Ramírez Ferreiro

A las estrellas que alumbran mi camino, mis sobrinas:

Ximena y Victoria

Y a toda mi familia.

Para ustedes con mucho cariño.

Agradecimientos.

Al IPN y al CIIDIR Oaxaca por acogerme y brindarme los recursos y facilidades necesarias para la realización de este trabajo.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el financiamiento otorgado.

A la Academia de Diversidad del Neotrópico por fomentar e incrementar mi pasión por la Biología.

A mis directores de tesis John Williams y Matthias Rös por su invaluable ayuda e inquebrantable apoyo.

A los Drs. Rodolfo Solano, Rafael del Castillo y Marko Gómez quienes amablemente revisaron este trabajo

A John Williams, Arturo Ramírez, Misael Elorsa, Oscar Alvarez y Ceci Valenzuela por jugarse la vida conmigo en campo.

A las autoridades del municipio de Magdalena Tequisistlán por las facilidades otorgadas para llevar a cabo este trabajo y a sus pobladores por la calidez que me brindaron.

INDICE

Resumen.....	1
Abstract.....	2

CAPITULO 1. ESTRUCTURA FILOGENÉTICA DE COMUNIDADES DE PLANTAS LEÑOSAS A TRAVÉS DE UN GRADIENTE ALTITUDINAL EN UN BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO EN OAXACA, MÉXICO. 3

<u>Introducción</u>	3
----------------------------------	---

<u>Justificación.</u>	8
------------------------------------	---

<u>Objetivos.</u>	12
--------------------------------	----

<u>Hipótesis</u>	12
-------------------------------	----

<u>Material y métodos.</u>	13
---	----

<u>Área de estudio.</u>	13
-------------------------------	----

<u>Comunidades.</u>	15
---------------------------	----

<u>Escalas</u>	15
----------------------	----

<u>Muestreo.</u>	17
------------------------	----

<u>Árboles filogenéticos.</u>	17
-------------------------------------	----

<u>Medidas de diversidad filogenética</u>	18
---	----

<u>Análisis estadístico de datos</u>	22
--	----

<u>Resultados.</u>	22
---------------------------------	----

<u>Gradiente altitudinal y variables climáticas.</u>	22
--	----

<u>Diversidad taxonómica.</u>	22
-------------------------------------	----

<u>Diversidad filogenética</u>	25
--------------------------------------	----

<u>Diversidad filogenética escalas.</u>	25
---	----

<u>Análisis estadístico</u>	26
-----------------------------------	----

<u>Discusión</u>	38
-------------------------------	----

<u>Diversidad filogenética</u>	38
--------------------------------------	----

<u>Análisis escalas</u>	40
-------------------------------	----

<u>Conclusiones</u>	42
----------------------------------	----

CAPÍTULO 2. DIVERSIDAD DE COMUNIDADES DE PLANTAS LEÑOSAS EN UN BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO A TRAVÉS DE UN GRADIENTE ALTITUDINAL EN OAXACA MÉXICO. 43

<u>Introducción</u>	43
----------------------------------	----

<u>Hipótesis</u>	45
<u>Objetivo</u>	45
<u>Material y métodos</u>	46
<u>Área de estudio</u>	46
<u>Comunidades</u>	46
<u>Escalas</u>	46
<u>Muestreo</u>	47
<u>Diversidad Alfa</u>	48
<u>Diversidad beta y gamma</u>	51
<u>Resultados</u>	52
<u>Riqueza de especies</u>	52
<u>Diversidad alfa y gamma</u>	55
<u>Diversidad beta</u>	55
<u>Discusión</u>	59
<u>Conclusiones</u>	65
<u>Bibliografía</u>	¡Error! Marcador no definido.
<u>Anexo</u>	71

INDICE DE FIGURAS

<u>FIGURA 1.1. DEPENDENCIA DE LA ESCALA TEMPORAL Y ESPACIAL DE LA ESTRUCTURA FILOGENÉTICA DE COMUNIDADES.</u>	9
<u>FIGURA 1.2. EJEMPLO DE ESTRUCTURAS FILOGENÉTICAS DE COMUNIDADES RESULTADO DE INTERACCIONES ECOLÓGICAS ENTRE ORGANISMOS.</u>	10
<u>FIGURA 1.3. MAPA DE UBICACIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO. MUNICIPIO DE MAGDALENA TEQUISISTLÁN CON</u>	14
<u>FIGURA 1.4. DIBUJO ESQUEMÁTICO DEL DISEÑO DE ESTUDIO.</u>	17
<u>FIGURA 1.5. CÁLCULO DE DISTANCIA PROMEDIO ENTRE PARES Y DISTANCIA PROMEDIO DEL TAXON MAS CERCANO D_{PPT} Y D_{PTC} Y SU EFECTO ESTANDARIZADO.</u>	20
<u>FIGURA 1.6. CORRELACIONES ENTRE LA ALTURA Y LAS 8 VARIABLES CLIMÁTICAS.</u>	24
<u>FIGURA 1.7. DIVERSIDAD FILOGENÉTICA DE COMUNIDADES Y DE CADA ESCALA.</u>	28
<u>FIGURA 1.8 PORCENTAJES DE VALORES POSITIVOS Y NEGATIVOS DEL EE_{DPTC}</u>	29
<u>FIGURA 1.9 PORCENTAJES DE VALORES POSITIVOS Y NEGATIVOS DEL EE_{DPP}</u>	30
<u>FIGURA 1.10. CORRELACIONES DE EE_{DPTC} CON TEMPERATURA Y PRECIPITACIÓN.</u>	31

<u>FIGURA 1.11. CORRELACIONES DE H'DPP CON TEMPERATURA Y PRECIPITACIÓN.....</u>	32
<u>FIGURA 1.12. ÁRBOL FILOGENÉTICO DE TODAS LAS ESPECIES PRESENTES EN TODAS LAS COMUNIDADES (POOL DE ESPECIES).....</u>	33
<u>FIGURA 1.13. ARBOLES FILOGENÉTICOS DE CADA COMUNIDAD A ESCALA DE 40 X 40 M..</u>	34
<u>FIGURA 1.14. CORRELACIONES DE MEDIDAS DE DIVERSIDAD FILOGENÉTICA Y RIQUEZA DE ESPECIES CONTRA VARIABLES AMBIENTALES, ALTURA Y RIQUEZA DE ESPECIES. ESCALA 40 X 40.....</u>	35
<u>FIGURA 1.15. CORRELACIONES DE MEDIDAS DE DIVERSIDAD FILOGENÉTICA Y RIQUEZA DE ESPECIES CONTRA VARIABLES AMBIENTALES, ALTURA Y RIQUEZA DE ESPECIES. ESCALA 20 X 20. .</u>	36
<u>FIGURA 1.16. CORRELACIONES DE MEDIDAS DE DIVERSIDAD FILOGENÉTICA Y RIQUEZA DE ESPECIES CONTRA VARIABLES AMBIENTALES, ALTURA Y RIQUEZA DE ESPECIES. ESCALA 10 X 10.....</u>	37
<u>FIGURA 2.1. DISEÑO DE ESTUDIO.....</u>	47
<u>FIGURA 2.2. ABUNDANCIA RELATIVA DE ESPECIES POR ALTURA.....</u>	54
<u>FIGURA 2.3 DIVERSIDAD ALFA DE PARCELAS (A), SUBPARCELAS (B) Y CUADROS (C) EN LAS DISTINTAS ALTURAS.....</u>	56
<u>FIGURA 2.4. DISIMILITUD COMPOSICIONAL DE LAS COMUNIDADES EN LAS TRES ESCALAS DE MEDICIÓN EN LAS DISTINTAS ALTURAS.....</u>	57
<u>FIGURA 2.5. DIVERSIDAD BETA DE CUADROS, SUBPARCELAS Y ALTURAS.....</u>	58
<u>FIGURA 2.6. DIVERSIDAD GAMMA DE COMUNIDADES EN LAS DISTINTAS ALTURAS.</u>	58

Resumen

En este trabajo se aborda la diversidad de comunidades del bosque tropical caducifolio (BTC) en tres escalas espaciales de medición y a través de un gradiente altitudinal bajo dos enfoques: la estructura filogenética y la diversidad verdadera. La estructura filogenética de comunidades permite conocer la diversidad filogenética y su divergencia entre comunidades. Con esta información se pueden inferir procesos ecológicos y evolutivos que guían el ensamble de comunidades. Para analizar la estructura filogenética de comunidades se utilizaron las siguientes medidas: diversidad filogenética (DF) distancia promedio del taxón más cercano (DPTC; MNTD) y la distancia promedio entre pares (DPP; MPD). Encontramos que las comunidades dentro del BTC localizadas a menor altura, en donde el clima es seco, presentan una tendencia hacia el agrupamiento filogenético y una menor diversidad filogenética, mientras que en las comunidades de mayor altura, en donde el clima es más húmedo, se presentó una tendencia a la dispersión filogenética y una mayor diversidad filogenética. Las tendencias de agrupamiento y dispersión filogenética variaron significativamente entre escalas espaciales de medición. La agrupación filogenética en las comunidades de altura baja puede ser producto de los filtros ambientales que representan las condiciones ambientales en climas secos. La dispersión filogenética en alturas superiores parece estar relacionado con interacciones ecológicas entre organismos como relaciones densodependientes. Por otro lado, la diversidad verdadera presenta propiedades matemáticas que conectan de mejor manera con la definición intuitiva biológica de diversidad en comparación con métodos convencionales para medir la diversidad (Shannon, Simpson, Jaccard, Sorensen, Morisita y Morisita Horn). Una de las principales propiedades matemáticas que tiene la diversidad y no los otros índices es la de duplicidad. Esta propiedad permite una más fácil comparación entre estudios de diversidad. La diversidad alfa en las tres escalas de medición fue menor en alturas bajas incrementándose en la medida que lo hace la altura. La diversidad beta de especies dominantes fue mayor entre comunidades de distintas alturas mientras que la diversidad beta de especies raras fue mayor entre cuadros contiguos de 10 x 10 m. Las condiciones ambientales parecen influir en la dominancia de especies en las comunidades y en su diversidad. En las comunidades de altura baja con clima seco presentaron patrones marcados de dominancia y una menor diversidad en comparación con las comunidades de mayor altura. Las condiciones severas de climas secos en algunas comunidades de este estudio hacen que solo algunas especies cercanas filogenéticamente se establezcan produciendo patrones marcados de agrupamiento filogenético y dominancia, y también provocan una menor diversidad en comparación con regiones más húmedas del BTC.

Abstract

In this work the diversity of tropical deciduous forest communities is addressed in three spatial scales of measurement and through an altitudinal gradient under two approaches: phylogenetic structure and true diversity. The phylogenetic structure of communities allows knowing the phylogenetic diversity and its divergence between communities. With this information, ecological and evolutionary processes that guide the assembly of communities can be inferred. To analyze the phylogenetic structure of communities, the following measures were used: phylogenetic diversity (DF), mean nearest taxon distance (DPTC, MNTD) and mean pairwise distance (DPP; MPD). We found that communities within the TDF located at lower altitudes, where the climate is dry, show a tendency towards phylogenetic clustering and a lower phylogenetic diversity, while in higher altitude communities, where the climate is more humid, there was a trend to phylogenetic dispersion and greater phylogenetic diversity. The tendencies of grouping and phylogenetic dispersion varied significantly between spatial scales of measurement. The phylogenetic clustering in low altitude communities can be the product of environmental filters that represent environmental conditions in dry climates. The phylogenetic dispersion at higher altitudes seems to be related to ecological interactions among organisms such as densodependent relationships and. On the other hand, true diversity presents mathematical properties that connect better with the intuitive biological definition of diversity compared to conventional methods to measure diversity (Shannon, Simpson, Jaccard, Sorensen, Morisita and Morisita Horn) .One of the main mathematical properties that has diversity and not the other indexes is the duplicity. This property allows an easier comparison between diversity studies. The alpha diversity in the three scales of measurement was lower in low altitudes, increasing as the height does. The beta diversity of dominant species was higher among communities of different heights while the beta diversity of rare species was greater among contiguous squares of 10 x 10 m .Environmental conditions seem to influence the dominance of species in communities and in their diversity, and in low altitude communities with dry climate they showed marked patterns of dominance and less diversity in comparison with the communities of greater height. The severe conditions of dry climates in some communities of this study cause that only some phylogenetically close species are established producing marked patterns of phylogenetic clustering and dominance, and also cause a lower diversity compared to more humid regions of the BTC.

Capítulo 1

ESTRUCTURA FILOGENÉTICA DE COMUNIDADES DE PLANTAS LEÑOSAS A TRAVÉS DE UN GRADIENTE ALTITUDINAL EN UN BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO EN OAXACA, MÉXICO.

Introducción

Las comunidades ecológicas son grupos de especies que coexisten en tiempo y espacio e interactúan directa o indirectamente (Emerson y Gillespie 2008). A partir de las especies presentes en una comunidad se pueden elaborar árboles filogenéticos. Los análisis de árboles filogenéticos pueden ser utilizados en el entendimiento del ensamblaje de comunidades ecológicas (Webb *et al.* 2002; Faith 1992). Las relaciones filogenéticas en las comunidades son el resultado de interacciones ecológicas y un proceso largo de evolución (Webb 2000). Por lo tanto, conocer la diversidad y la estructura filogenética de comunidades nos permite inferir procesos ecológicos y evolutivos que han guiado su composición y ensamble (Webb *et al.* 2002; Cavender-Bares 2009).

La estructura filogenética de comunidades se refiere a los patrones de distribución de la diversidad filogenética y relaciones evolutivas entre las especies en las comunidades bajo análisis (Webb 2000). La diversidad filogenética de cada comunidad puede ser la suma de la historia evolutiva de cada especie dentro de ella (Faith 1992). Por lo tanto, la coexistencia de especies con distintas historias evolutivas en cada comunidad puede formar distintos patrones de distribución de la diversidad filogenética entre las comunidades (Webb 2002). Por ejemplo, en una comunidad coexisten 2 especies de 2 familias diferentes, la conexión entre ellas implica más sucesos evolutivos en comparación con los que habría en otra comunidad con 2 especies de una misma familia en donde la conexión entre ellas implica menos sucesos evolutivos; en la primer comunidad la historia evolutiva entre las dos especies que ha sucedido desde la divergencia de su ancestro común es más larga, en consecuencia, la diversidad filogenética es mayor mientras en el segundo caso la historia evolutiva entre las especies es más corta y la diversidad filogenética menor.

En las estructuras filogenética de comunidades se han identificado principalmente 2 tendencias: aleatorias y no aleatorias. Es decir, la coexistencia de especies y los patrones de diversidad filogenética de las comunidades están determinados por el azar o no. En el primer caso no hay una relación evidente entre la estructura filogenética de comunidades y los procesos ecológicos de hoy en día (variables climáticas, interacciones entre especies, y los efectos inmediatos de herbivoría, dispersión, etc.) y procesos evolutivos que operan a una escala de miles de generaciones o más (especiación, diversificación, extinción, adquisición de rasgos adaptivos); el ensamblaje de la estructura filogenética es azaroso. Mientras que en el segundo caso es plausible la determinación de la coexistencia de especies en las comunidades por procesos ecológicos y evolutivos la estructura filogenética de comunidades no se debe al azar (Trucker *et al.* 2016) (figura 1.1 y 1.2). En consecuencia, la divergencia en la distribución de la diversidad filogenética en comunidades permite inferir procesos ecológicos y evolutivos que forman estructuras filogenéticas aleatorias y no aleatorias en una comunidad (Vamosi *et al.* 2009; Kembel y Hubbell 2006).

Las estructuras filogenéticas no aleatorias de comunidades pueden ser agrupadas (relaciones filogenéticas cercanas entre especies) o sobredispersas (relaciones filogenéticas distantes entre especies) (Kembel y Hubbell 2006). Las comunidades agrupadas son producto principalmente de filtros ambientales. Generalmente los filtros ambientales requieren adaptaciones específicas que se han desarrollado una o pocas veces a través del tiempo evolutivo en las especies. Por consecuencia, son pocos linajes que poseen estas adaptaciones y el pool de especies exitosas bajo estas condiciones es restringido a estos linajes. Entonces, filogenéticamente, el resultado de estos filtros es una comunidad que se encuentre más agrupada que lo esperado por el azar (Cavender-Bares 2006; Tiede *et al.* 2016, Quian *et al.* 2017). Por ejemplo, condiciones de menor temperatura en comunidades localizadas en zonas altas de montaña provocan que un número reducido de especies cercanas filogenéticamente puedan sobrevivir, estas especies presentan rasgos y afinidades ecológicas en común que les permiten pasar el filtro ambiental que representan las temperaturas bajas (Harvey y Pagel

2001; Quian *et al.* 2014) es decir que un filtro ambiental en este caso filtra o restringe la presencia en esta comunidad a especies adaptadas al frío. Los filtros ambientales son más marcados en comunidades con mucha variación estacional y climas extremos, por lo tanto es común que en estas se presente un agrupamiento filogenético de las especies (Cavender-Bares 2009; Freire-Moro *et al.* 2015).

Los patrones de dispersión filogenética se ha reportado que se pueden deber a varios factores. Por ejemplo, la exclusión competitiva (Mayfield y Levine, 2010) y efectos densodependientes negativos como la herbivoría (Novotny *et al.* 2002) son procesos ecológicos que restringen la coexistencia de especies cercanas filogenéticamente. La exclusión competitiva se da cuando especies cercanas evolutivamente frecuentemente utilizan los mismos recursos hasta que finalmente una excluye a la otra debido a que los recursos llegan a escasear y no son suficientes para ambas especies (Hardin 1966; Roughgarden 1983; Tilman 2004). En el caso de herbivoría, el ataque de herbívoros generalmente se da en especies similares filogenéticamente, por lo que éstas buscan distanciarse unas de otras para evitar la depredación por herbivoría (Janzen 1970). En contraste con el caso de filtros ambientales, en estos dos últimos casos, la cercanía evolutiva es una desventaja y por consiguiente las relaciones filogenéticas de especies vecinas en las comunidades estructuradas por competencia suelen ser más distantes que lo esperado por el azar y por lo tanto puede haber una dispersión de especies en un árbol filogenético (Webb 2002).

Si los efectos de los factores denso-dependientes y filtros ambientales son débiles o si existen eventos azarosos como limitación en la dispersión y extinciones locales, puede existir una fluctuación aleatoria en la estructura filogenética de las comunidades. En este caso se puede decir que los factores externos a las especies son neutrales a su distribución y no tienen un efecto direccional en la estructuración filogenética de la comunidad (Hubbell 2001).

Los gradientes ambientales, y el abanico de hábitats y ecosistemas que producen permiten que los patrones de diversidad filogenética ocurran a través de ellos (Korner 2000). El cambio de especies en gradientes latitudinales provocado por

los distintos climas en distintas regiones, como el patrón de diversidad bien documentado de la gran riqueza de especies por unidad de área presente en el Ecuador y su paulatina disminución en latitudes mayores (Rosenzweig 1995) también se pueden observar en gradientes altitudinales (Willis *et al.* 2010). La heterogeneidad de condiciones ambientales en distintas alturas hace posible que tipos de vegetación puedan tener variaciones sutiles o sufrir un cambio drástico en sus relaciones filogenéticas debido a la presencia de especies con rangos de tolerancia climática diferentes (Kessler 2002). Por lo tanto, estudiar gradientes altitudinales dentro de la vegetación son lugares adecuados para conocer la variación en la presencia de especies y en la estructura filogenética de comunidades a través de distintos regímenes ambientales (Quian 2014).

Además de variar la estructura filogenética de comunidades en distintas alturas y climas, dentro de las comunidades también los patrones de distribución filogenética pueden ser diferentes dependiendo de la escala de análisis (Swenson *et al.* 2006). Este fenómeno se debe a diferentes causas, pero de las más importantes es el hecho de que el impacto de diferentes factores se presenta a diferentes escalas. Por ejemplo, se espera que a escala de especies vecinas las interacciones densodependientes entre especies (herbivoría y exclusión competitiva) sean más fuertes, en una escala de hábitat filtros ambientales y dispersión pueden ser factores que influyan en la distribución de especies mientras que procesos biogeográficos puedan afectar la distribución de las relaciones filogenética a una mayor escala (Ricklefs 2004; Wiens y Donoghue 2004). Si se toman en cuenta distintas escalas espaciales (áreas de distinto tamaño) para el análisis filogenético de una comunidad, seguramente también cambiara el número de especies que se incluyan en él, y la distancia entre ellas. A mayor escala más especies y mayor distancia entre ellas y a menor escala menos especies y menor distancia entre ellas (Webb 2000; Kembel y Hubbell 2006; Swenson *et al.* 2007). Esto permite evaluar los cambios en la estructura filogenética de las comunidades con diferente número de especies y como están distribuidas espacialmente las relaciones filogenéticas de las especies en las comunidades (Cavender-Bares *et al.* 2009). Estudios en climas templados han

demostrado que la agrupación filogenética de especies de un mismo linaje aumenta en la medida que la escala de estudio es más pequeña (Cavender-bares 2006). En comunidades de bosques tropicales han encontrado que existe una variación en las medidas de diversidad filogenética en distintas escalas de análisis (Swenson *et al.* 2006; Swenson *et al.* 2007) y en otros no se ha observado una tendencia clara entre agrupamiento o sobredispersión en distintas escalas de estudio (Kembel y Hubbell 2006; Webb 2002).

El bosque tropical caducifolio representa un componente importante de diversidad de los bosques tropicales (Gentry 1995). A su vez es un tanto diferente al resto debido a su característica estacionalidad climática y fenológica, lo que puede representar un filtro ambiental para algunos linajes que no se encuentran muy bien adaptados a estaciones tan largas de sequía (Murphy y Lugo 1986). Desde el punto de vista filogenético el BTC ha representado centros de origen y diversificación de muchos de sus clados que habitan en él (Dryflor *et al.* 2016). El hecho de que la mayoría de especies se hayan diversificado en su lugar de origen hace que los distintos lugares en donde se distribuye el BTC presenten cierto aislamiento filogenético (Pennington 2009). Los manchones de BTC a lo largo del continente americano presentan una alta diversidad beta, producto de un aislamiento filogenético entre regiones que se ve reflejado en grupos florísticos bien delimitados, como el sudamericano, centroamericano, mexicano y antillano (Dryflor *et al.* 2016). Incluso la diversidad beta es alta dentro zonas con un mismo tipo de grupo florístico (Trejo y Dirzo, 2002). Los estudios sobre la distribución de la diversidad filogenética en el BTC se han abordado con mayor intensidad en gradientes latitudinales (Pennington 2009; De-Nova *et al.* 2012; Dryflor *et al.* 2016) siendo menos los estudios en gradientes altitudinales (Williams y Kelly 2013). El BTC en México es el segundo más diverso de América y es muy valorado por sus altos niveles de endemismos y porque en él se originaron linajes característicos de este tipo de vegetación (De nova *et al.* 2012; Dryflor *et al.* 2016). Oaxaca aporta una cantidad importante de especies y diversidad beta para los BTC de México (Trejo y Dirzo, 2002), sin embargo, no ha sido tan explorado en su diversidad filogenética (Williams y Kelly, 2013; De nova *et al.* 2012). Conocer la distribución

de la diversidad filogenética en un gradiente altitudinal a través de distintas condiciones ambientales aportará nueva información sobre procesos ecológicos y evolutivos que estructuran las comunidades del BTC en México.

Justificación.

El análisis de la variación filogenética del BTC entre regiones ha sido importante para entender su evolución y la composición a niveles regionales y continentales. Sin embargo, la variación altitudinal de la diversidad filogenética en el BTC no ha sido tan bien explorada por lo tanto no se tiene muy clara su importancia en el mantenimiento de la diversidad y evolución del BTC a escalas menores, como a niveles locales o del paisaje. Este trabajo aporta nuevos avances en el conocimiento de la distribución de la diversidad filogenética en el BTC en distintas escalas espaciales de medición a través de un gradiente altitudinal que abarca diversos climas. Esta información puede integrarse y contrastarse con las tendencias latitudinales de la distribución filogenética de estos bosques. Oaxaca representa un lugar interesante para evaluar la estructura filogenética de comunidades a través de un gradiente altitudinal porque presenta montañas en donde se distribuye el BTC que abarcan distintos climas y su diversidad filogenética es de las más ricas globalmente. Esto permite evaluar la diversidad filogenética de distintas comunidades bajo diferentes climas y determinar cuál es el efecto de las variables climáticas en la estructura filogenética de comunidades o inferir otros procesos ecológicos que la forman.

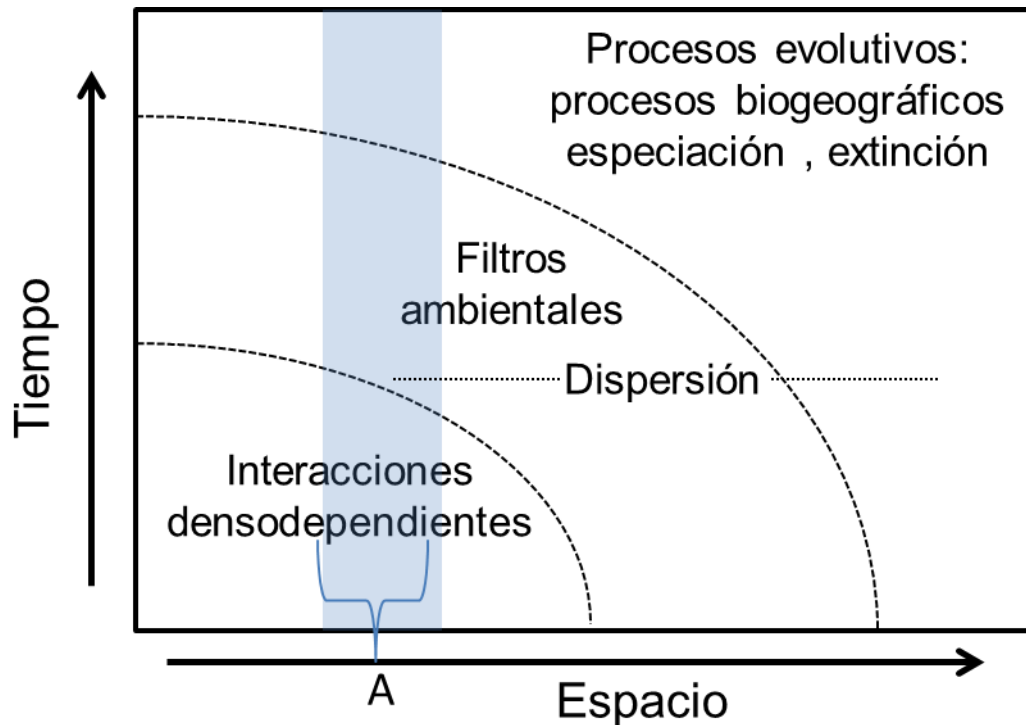


Figura **¡Error! No hay texto con el estilo especificado en el documento..1**. Dependencia de la escala temporal y espacial de la estructura filogenética de comunidades. Tomado y modificado de Cavender-Bares 2009.

Los procesos que guían la coexistencia de especies y por lo tanto la estructura filogenética de comunidades en un área en específico operan a través de escalas temporales y dependen fundamentalmente de la escala de análisis espacial. En una escala espacial amplia, la distribución de las especies son determinadas principalmente por factores biogeográficos y evolutivos que involucran especiación, extinción y dispersión. Estos procesos ocurren en periodos de tiempo muy largos. La dispersión varía con la movilidad de los organismos y puede alterar patrones de distribución de especies establecidas a través de procesos biogeográficos y de selección ecológica. Cuando la escala disminuye, los filtros ambientales ponen fuera a especies que carecen de la tolerancia ecológica necesaria para su persistencia. Los filtros ambientales pueden incluir factores abióticos (temperatura, humedad del suelo, disponibilidad de agua, PH) o bióticos (polinizadores, simbiosis, hospederos, presas). Factores densodependientes probablemente actúen con mayor fuerza a escala de especies vecinas. Estos procesos pueden incluir competencia, enfermedades, herbivoría, flujo de genes entre especies, facilitación, mutualismo, que pueden interactuar con factores abióticos para potencializar o disminuir los filtros ambientales. A una determinada escala espacial (A), la distribución de especies depende de muchos factores, que son difíciles de poner por separado cada uno. Tomado y modificado de Cavender-Bares (2009)

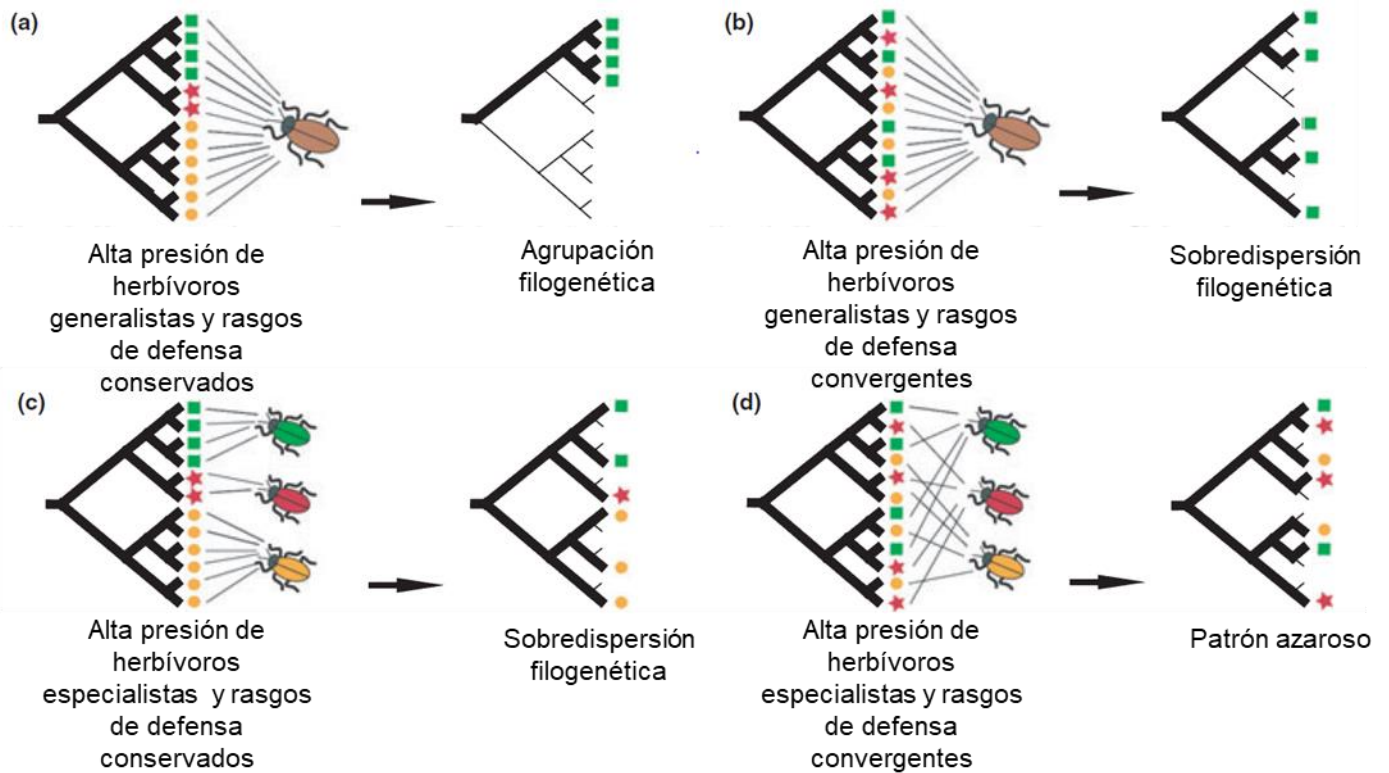


Figura **¡Error! No hay texto con el estilo especificado en el documento..2.** Ejemplo de estructuras filogenéticas de comunidades resultado de interacciones ecológicas entre organismos. Tomado y modificado de Cavender-Bares *et al.* 2009.

En esta figura los cuadros verdes, las estrellas rojas y círculos naranja representan rasgos que confieren a especies de plantas de una comunidad defensa contra herbívoros, y las líneas delgadas del árbol indican que las especies han sido eliminadas por un herbívoro. Si el rasgo de defensa es conservado (solo pertenece a un linaje) (a), la alta presión de herbívoros generalistas pueden llevar a un agrupamiento filogenético dentro de la comunidad. Por ejemplo, los grandes mamíferos herbívoros se alimentan de una gran variedad de plantas, a pesar de la gran presión de los herbívoros los pastos logran tolerarlos (cuadros verdes) y en la presencia de estos grandes herbívoros los pastos dominan rápidamente la comunidad (a). Si los herbívoros son excluidos, la composición de plantas cambia; los árboles y hierbas predominan. Sin embargo, si los rasgos que confieren defensa son convergentes (aparecen en varios linajes) los herbívoros generalistas conducirán la estructura filogenética de comunidades hacia la sobredispersión (b). Si especialistas ejercen un efecto profundo en las plantas de una comunidad, esto resultara en patrones marcados de desdependencia. Esto puede incrementar la diversidad de la comunidad mediante la persistencia de especies raras, las cuales libran con más efectividad a los enemigos especialistas en comparación con las especies abundantes (c). Además, si especies cercanas tienen estrategias de defensa parecidas (rasgos conservados) (c) y ataque de herbívoros en común, las especies buscarán distanciarse de aquellas con las que se encuentran más relacionadas (efecto Jansen-

Connell: herbívoros atacan especies cercanas filogenéticamente) para evitar el ataque de herbívoros, por lo tanto a escala de vecinos la coexistencia de especies se dará entre especies lejanas filogenéticamente causando una sobredispersión filogenética de la comunidad (c). En esta figura los enemigos especialistas pueden comer solo plantas que presentan defensas similares y cercanas filogenéticamente. Si los rasgos que confieren defensa a las plantas son convergentes el efecto Jansen-Connell regulado por especialistas producirá patrones azarosos en la estructura filogenética de comunidades (d).

Objetivos.

General.

- Evaluar la estructura filogenética de comunidades de árboles en un BTC en diferentes escalas espaciales y a través de un gradiente altitudinal en Oaxaca, México, para inferir procesos ecológicos y evolutivos que guían el ensamblaje de comunidades bajo distintas condiciones ambientales

Objetivos específicos.

- Crear árboles filogenéticos del pool de especies y de cada comunidad.
- Cuantificar la estructura y la diversidad filogenética de comunidades en las distintas escalas y a través del gradiente altitudinal.
- Cuantificar las variables climáticas de interés a través del gradiente altitudinal y medir su relación con las medidas de estructura y diversidad filogenética.

Hipótesis

- Si las condiciones climáticas donde se localizan las comunidades son desfavorables y representan filtros ambientales para algunas especies se presentará un agrupamiento filogenético en las comunidades.
- Si las condiciones del ambiente no determinan la distribución de las especies ni la diversidad filogenética, se espera que la estructura filogenética de estas comunidades sean dispersas.
- Las interacciones biológicas, la coexistencia de especies y la estructura filogenética de comunidades muestran patrones distintos dependiendo de la escala espacial de análisis. Debido a ello existe una escala espacial en específico en la cual se refleje con mayor intensidad ciertos procesos ecológicos en comparación con otras escalas espaciales de medición.

- Debido a la existencia de distintos climas en el gradiente altitudinal la distribución de la diversidad filogenética no será uniforme y por el contrario puede haber una combinación de estructuras filogenética de comunidades a través del gradiente altitudinal.

Material y métodos.

Área de estudio.

El área de estudio se encuentra en el municipio de Magdalena Tequisistlán en el Suroeste del estado de Oaxaca, México; fisiográficamente pertenece a la Sierra Madre del Sur. El municipio se localiza entre las coordenadas 16°09' y 16°37' de latitud norte y 95°27' y 95°48' de longitud oeste; y entre una altura de 100 a 2 500 msnm (INEGI, 2005). Los tipos de clima presentes en el municipio se pueden observar en la figura 1.3, la clasificación de climas corresponde a la de Köppen modificada por García (1981). El rango de temperatura y precipitación son de 12-28 °C y 600 a 1200 mm respectivamente. Los principales tipos de suelo en la región son: Cambisol (38.80%), Regosol (16.34%), Phaeozem (15.16%), Leptosol (14.73%), Fluvisol (7.24%), Luvisol (5.63%) y Acrisol (2.00%). Los tipos de vegetación presentes en la región son bosque tropical caducifolio, bosque de pino encino y pastizal inducido (INEGI, 2005). Fuera del área urbana, la vegetación es primaria o poco perturbada en la mayoría del municipio. Sin embargo, algunos pobladores tienen cultivos de temporal y ganado suelto entre el bosque lo que provoca cierta perturbación en todos los sitios.

Magdalena Tequisistlán, Oaxaca

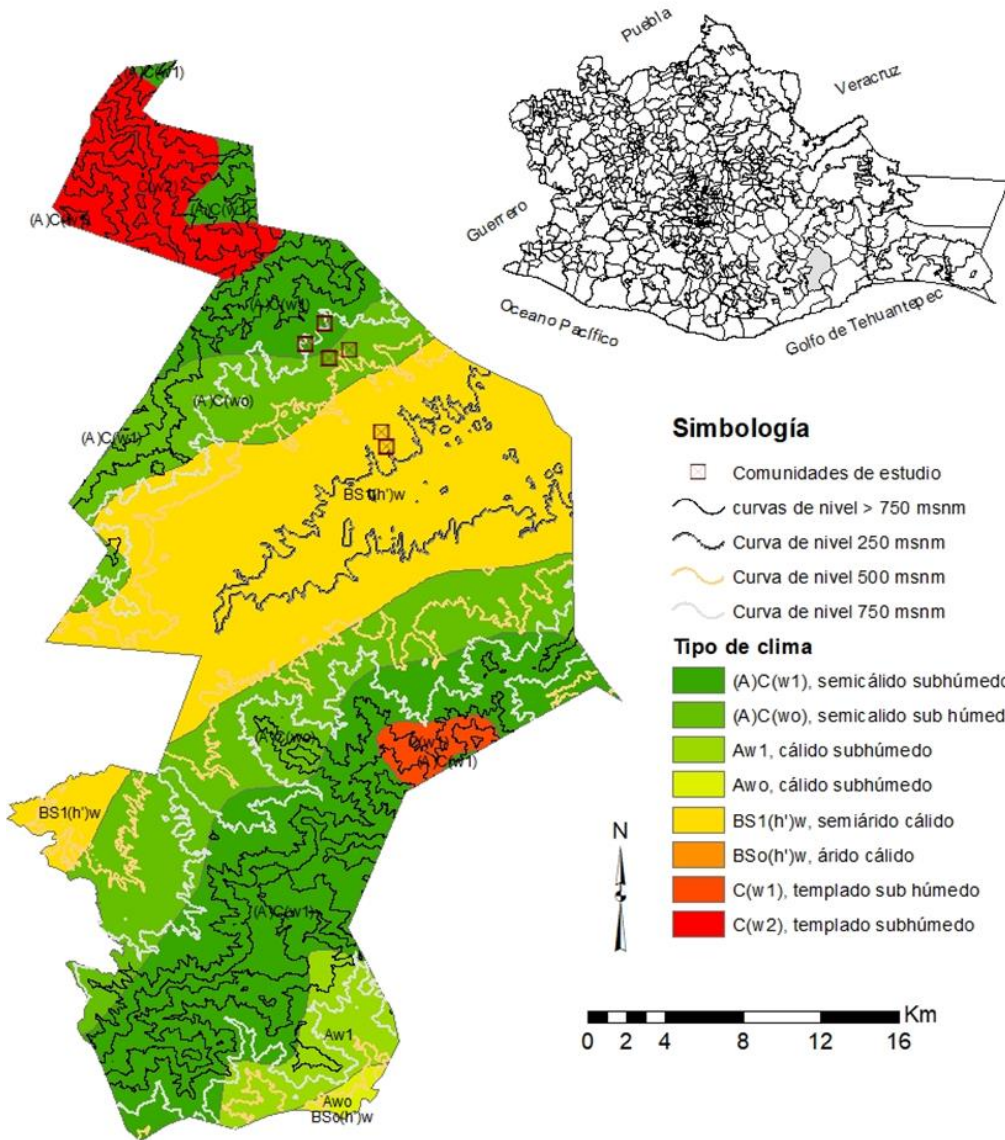


Figura **¡Error! No hay texto con el estilo especificado en el documento..3.** Mapa de ubicación del área de estudio. Municipio de Magdalena Tequisistlán con mapa de climas y curvas de nivel.

Comunidades

Se seleccionó un gradiente altitudinal que va de los 275 msnm a los 773 msnm dentro del BTC. Se llevó a cabo la selección de este gradiente porque es en donde se encuentra bien representado el BTC (a alturas después de 800 m se combina con bosque de pino encino y a alturas menores de 250 msnm, presenta perturbación evidente) y existe un cambio en el régimen ambiental en distintas alturas (Tabla 1). El gradiente altitudinal abarca tres climas diferentes: semiárido cálido (BS1(h¹)w) a ~250 msnm, y dos tipos de semicálidos subhúmedos : (A)C(wo) a ~ 500 msnm y (A)C(w1) a ~750 msnm (figura 1.3). Por lo tanto, el gradiente altitudinal se dividió en tres niveles de acuerdo a los tres climas presentes en cada altura: altura baja (AB, ~250 msnm), altura intermedia (AI, ~500 msnm) y altura superior (AS, ~750 msnm). En cada altura se colocaron 2 parcelas de 40 x 40 m con una distancia mínima entre ellas de 500 m (figura 1.3). Las variables climáticas para cada parcela se obtuvieron a una escala de 1 km² (Tabla 1.1) en la página www.worldclim.org (Hijmans *et al.* 2005). El valor de cada variable corresponde al promedio de cada una de ellas de los años 1970 a 2000.

Escalas

Con el fin de evaluar la estructura filogenética y las interacciones filogenéticas a una escala de especies vecinas hasta una escala regional se realizó un diseño de estudio en donde se evaluó la estructura filogenética a distintas escalas espaciales. Cada parcela de 40 x 40 m se dividió en subparcelas de 20 x 20 m y cuadros de 10 x 10 m para evaluar las relaciones filogenéticas en cada uno de ellos (figura 1.4). Esto permite ver como son las relaciones filogenéticas entre especies vecinas y como cambia la estructura filogenética conforme lo hace la escala de estudio (la distancia entre especies y el número de especies).

Tabla **¡Error! No hay texto con el estilo especificado en el documento.**-1. Variables climáticas en cada parcela. Msnm = metros sobre el nivel del mar.

Plot msnm	v1	v2	v3	v4	v5	v6	v7	v8
AB-275	26.44	122.2	34.1	18.5	586	112.7	4	181
AB-285	26.56	121.4	34.2	18.7	587	112.2	4	182
AI-540	24.99	116.8	33.2	16.3	615	104.3	9	188
AI-554	24.97	119.5	33.2	16.3	612	105.1	7	186
AS-720	24.37	112.9	32.6	15.7	652	101.9	11	195
AS-773	24.41	110	32.6	15.7	654	100.8	12	196

V1. Temperatura promedio anual. °C. Temp. prom

V2. Variación de temperatura. %. Var. temp

V3. Temperatura mes más cálido. °C. Temp mes + cal.

V4. Temperatura mínima del mes más frío. °C. Temp mes + frío.

V5. Precipitación anual. mm. Pp. Anual.

V6. Variación de precipitación %. Var. pp.

V7. Precipitación del cuarto de año más seco. mm. Pp. + seco.

V8. Precipitación del cuarto de año más húmedo. mm. Pp. + hum.

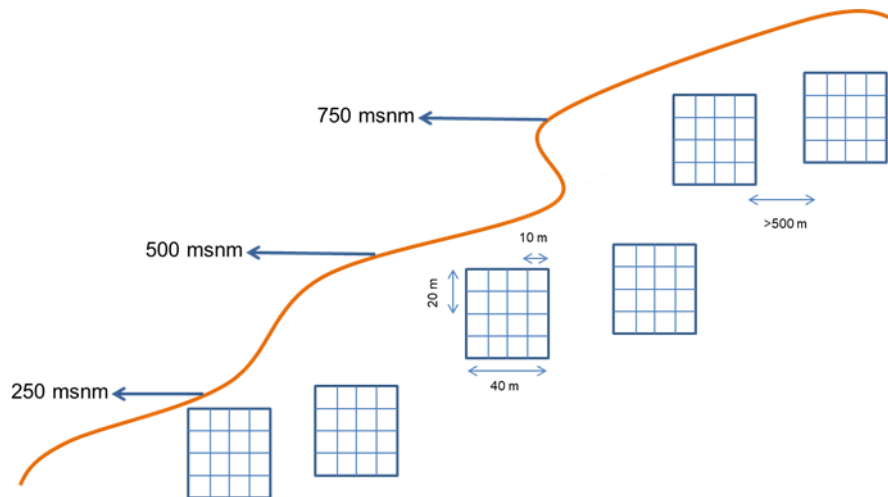


Figura 4. Dibujo esquemático del diseño de estudio.

Muestreo.

Dentro de cada parcela (40 x 40 m) se etiquetaron y se obtuvo material botánico de todos los árboles (hojas, flores y frutos) \geq a 5 cm de diámetro a una altura de 1.3 m del suelo. El material botánico se herborizó y se llevó al herbario del CIIDIR-Oaxaca para su determinación. Los ejemplares colectados se determinaron hasta especie con la ayuda de claves especializadas y muestras de herbario, sin embargo, algunos ejemplares quedaron como morfo-especies (cinco hasta género y una hasta familia), ya que por ausencia de fruto o flores no se pudo determinar con certeza la especie.

Árboles filogenéticos

De todas las especies presentes en todas las parcelas (pool de especies) se construyó un árbol filogenético con la ayuda del programa Phylomatic (Webb y Donoghue 2005) y utilizando el árbol filogenético propuesto por el "Angiosperm Phylogenetic Group" (APGIII; R20120829.new) disponible en <http://phylodiversity.net/phyloomatic/>. El árbol obtenido en phylomatic tiene resolución hasta familia, por lo que se procedió a aumentar la resolución manualmente hasta especie con base en información filogenética especializada de cada familia y con ayuda del programa Mesquite (Maddison y Maddison, 2008)

(figura 4). La distancia de las ramas del árbol filogenético corresponde a millones de años (m.a.) y se obtuvieron con el algoritmo BLADJ (branch length adjust) disponible en el programa Phylocom (Webb *et al.* . 2008) a partir de las edades de nodos propuestas por Magallón *et al.* . (2015). El árbol se enraizó en angiospermas. Una vez obtenido el árbol del pool de especies se construyeron árboles podados de acuerdo a las especies presentes en cada comunidad (parcela) y de cada escala de 20 x 20 m y 10 x 10 m de todas las alturas.

Medidas de diversidad filogenética

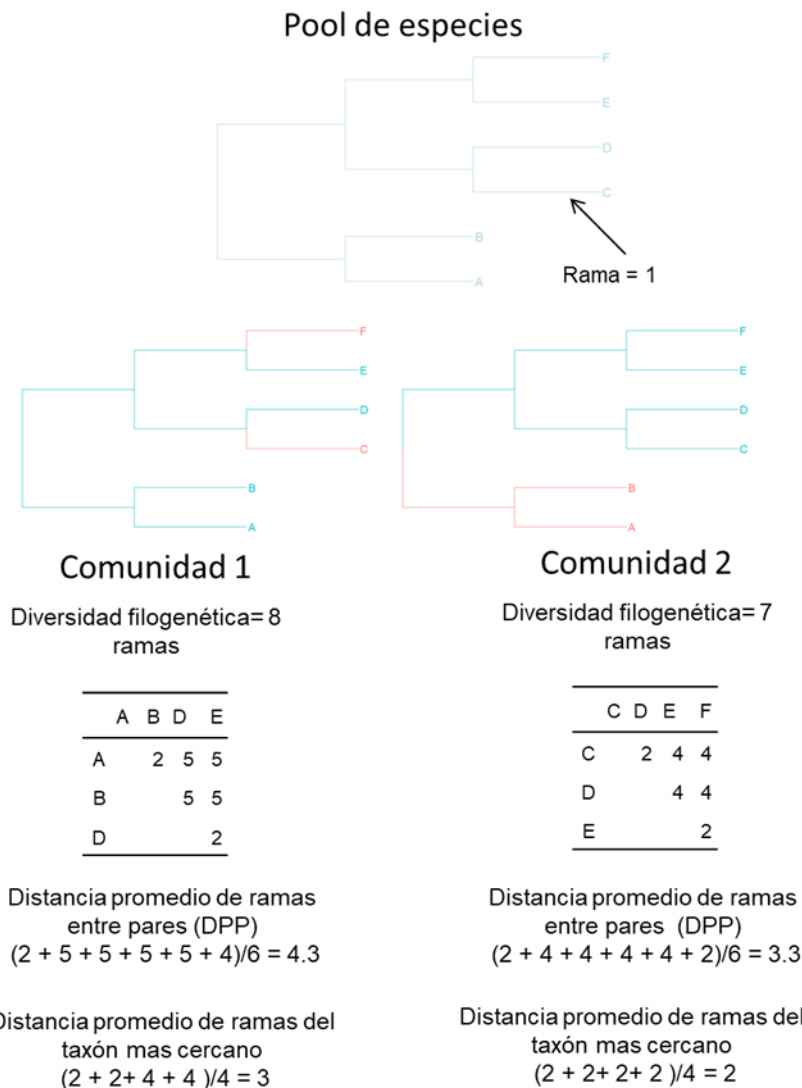
En cada comunidad se obtuvieron las siguientes medidas: diversidad filogenética (DF; igual a PD por sus siglas en inglés de Phylogenetic diversity; Faith 1992) que corresponde a la suma de todas las ramas del árbol filogenético, distancia promedio entre pares (DPP; igual a MPD por sus siglas en inglés de Mean Pairwise Distance; Webb *et al.* 2002) el cual es sensible al cambio de nodos interiores de los árboles filogenéticos y la distancia promedio del taxón más cercano (DPTC; MNTD, por sus siglas en inglés de Mean Nearest Taxon Distance; Webb *et al.* 2002) que es sensible al cambio de las puntas de los árboles filogenéticos (ejemplo de cómo se calculan estas medidas en figura 1.5). Del DPP y DPTC se obtuvo su efecto estandarizado (EE_{DPP} , EE_{DPTC}) para medir si las comunidades se encuentran más agrupadas o dispersas filogenéticamente que lo esperado por el azar (modelo nulo). El efecto estandarizado (EE) se obtiene contrastando las medidas de cada comunidad con un modelo nulo. El cual consiste en tomar del árbol filogenético del pool de especies una muestra de especies del mismo número que de nuestra comunidad bajo análisis, repitiendo esta operación 1000 veces para obtener el promedio y desviación estándar del DPP o DPTC de todas las repeticiones y contrastarlo con el DPP o DPTC de la comunidad bajo estudio (Formula 1). El EE se obtiene mediante la diferencia entre el valor observado de la medida de diversidad filogenética en la comunidad analizada y el EE observado en el modelo nulo dividido entre la desviación estándar de modelo nulo.

$$EE_{Medida} = \frac{Medida\ observada\ (DPP,\ DPTC) - promedio\ (modelo\ nulo)}{desviación\ standard\ (modelo\ nulo)}$$

Esta EE Medida (EE_{DPP} , EE_{DPTC}) se contrasta con un P valor (cuantiles) para comprobar si la medida obtenida es significativa (ejemplo figura 1.5). Valores positivos del EE de las medidas y valores de $P > 0.95$ indican prueba estadística significativa de dispersión filogenética. Valores negativos del EE y valores de $P < 0.05$ indican agrupamiento filogenético (Webb *et al.* 2002). Todas las medidas de diversidad filogenética se obtuvieron considerando la abundancia relativa de las especies con ayuda del paquete Picante disponible en "R" (Kembel *et al.* 2010).

A continuación se muestra un ejemplo de dos comunidades hipotéticas en donde se muestra el cálculo del DPP y DPTC y su efecto estandarizado.

Figura **¡Error! No hay texto con el estilo especificado en el documento..5.** Cálculo de Distancia promedio entre pares (DPP) y Distancia promedio del taxon mas cercano (DPTC) y su efecto estandarizado. Azul = presencia. Rojo = ausencia. Tomado y modificado de Webb 2000.



Para obtener el efecto estandarizado de DPP (igualmente se hace con DPTC), este se contrasta con un modelo nulo. El seleccionado para este estudio consistió en tomar de la filogenia (A,B,C,D,E,F) aleatoriamente 1000 veces el mismo número de especies de nuestra comunidad (en este caso 4) y calcular el DPP de cada repetición, después se obtuvo el promedio y desviación estándar de DPP de las mil repeticiones. El DPP de nuestra comunidad menos el DPP del modelo nulo dividido entre la desviación estándar del modelo nulo es lo que se conoce como el Efecto estandarizado (EE) de la distancia promedio entre pares.

$$EE_{Medida} = \frac{\text{Medida observada} - \text{promedio (modelo nulo)}}{\text{desviación standard (modelo nulo)}}$$

El EE_{DPP} nos permite determinar si las especies de las comunidades se encuentran más agrupadas o sobredispersas que lo esperado por el azar

Para obtener el resultado de EE_{DPP} y su significancia estadística, antes se tiene que calcular otras medidas.

	# SP	DPP	DPP (modelo nulo)	DS (modelo nulo)	DPP.rank	EE_{DPP}	P(cuantiles)
Comunidad 1	4	4.33	4.12	0.25	863	0.82	0.87
Comunidad 2	4	3.33	4.13	0.23	33	-3.42	0.03

SP = número de especies

DPP = distancia promedio entre pares de la comunidad

DPP (modelo nulo) = distancia promedio entre pares del modelo nulo (promedio 1000 repeticiones)

DS (modelo nulo) = desviación estándar del modelo nulo (1000 repeticiones)

DPP. rank = es el lugar que ocupa el valor de DPP de nuestra comunidad cuando se organizan de menor a mayor todos los valores de DPP del modelo nulo (1000 repeticiones)

EE_{DPP} = DPP (comunidad) – DPP (modelo nulo) / DS (modelo nulo)

P (cuantiles) = DPP rank / repeticiones + 1

Valores positivos de EE_{DPP} y altos valores de P(>.95) indican sobredispersión filogenética, valores negativos de EE_{DPP} y valores bajos de P(<.05) indican agrupamiento filogenético.

En este ejemplo la comunidad 2 presenta valores negativos de EE_{DPP} (-3.42) y P < .05 indicando agrupamiento filogenético estadísticamente significativo. La comunidad 1 presenta valores positivos de EE_{DPP} indicando dispersión filogenética pero P no es lo suficientemente alto (>.95) para que el resultado sea significativo.

Análisis estadístico de datos

Con la ayuda de correlaciones de Pearson se analizó la relación de las variables climáticas y riqueza de especies con la altura. También analizamos la relación entre la DF, el EE_{DPTC} y el EE_{DPP} de comunidades en las distintas escalas (10 x 10 m, 20 x 20 m y 40 x 40 m) con la riqueza de especies, la altura y cada una de las 8 variables climáticas.

Resultados.

Gradiente altitudinal y variables climáticas.

En el análisis de la relación de las condiciones climáticas con el gradiente altitudinal se obtuvo que las 8 variables climáticas mostraron una correlación estadísticamente significativa con la altura (figura 1.6). Temperatura mayor y menor precipitación se registraron en altura baja (AB~250 msnm), mientras que una menor temperatura y una mayor precipitación se registraron en altura intermedia (AI ~1 500 msnm) y altura superior (AS~750 msnm) (figura 1.6).

Diversidad taxonómica.

En las seis comunidades arbóreas se encontraron 858 individuos, 80 especies, 61 géneros, 27 familias (figura, 1.12). Tres familias contaron con el 48% de especies (39): Fabaceae (25 especies), Euphorbiaceae y Burseraceae (7 especies cada una) (Anexo 1; lista de individuos y especies por parcela). Las comunidades de altura baja (AB) tuvieron un total de 260 individuos y 33 especies, las comunidades de altura intermedia (AI) tuvieron un total de 299 individuos y 48 especies y las comunidades de altura superior (AS) tuvieron un total de 299 individuos y 58 especies (en la tabla 1.2 se muestran individuos, especies, géneros y familias por parcela). En la escala de 40 x 40 la riqueza de especies no mostro correlación significativa con la altura ni con ninguna de las 8 variables climáticas (figura 1.14). En las escalas de 20 x 20 m y 10 x 10 m la riqueza de especies mostró correlación significativa con la altura y todas las variables climáticas (figura 1.15 y 1.16).

. Tabla **¡Error! No hay texto con el estilo especificado en el documento.**-2. Número de individuos, especies, géneros y familias por parcela (40 x40 m)

Comunidades Altura, msnm	Número de individuos	Número de especies	Número de géneros	Número de familias
AB, 275	122	23	21	13
AB, 285	138	22	19	11
AI, 540	190	40	37	17
AI, 554	109	21	18	11
AS, 720	93	28	25	16
AS, 773	206	47	38	25

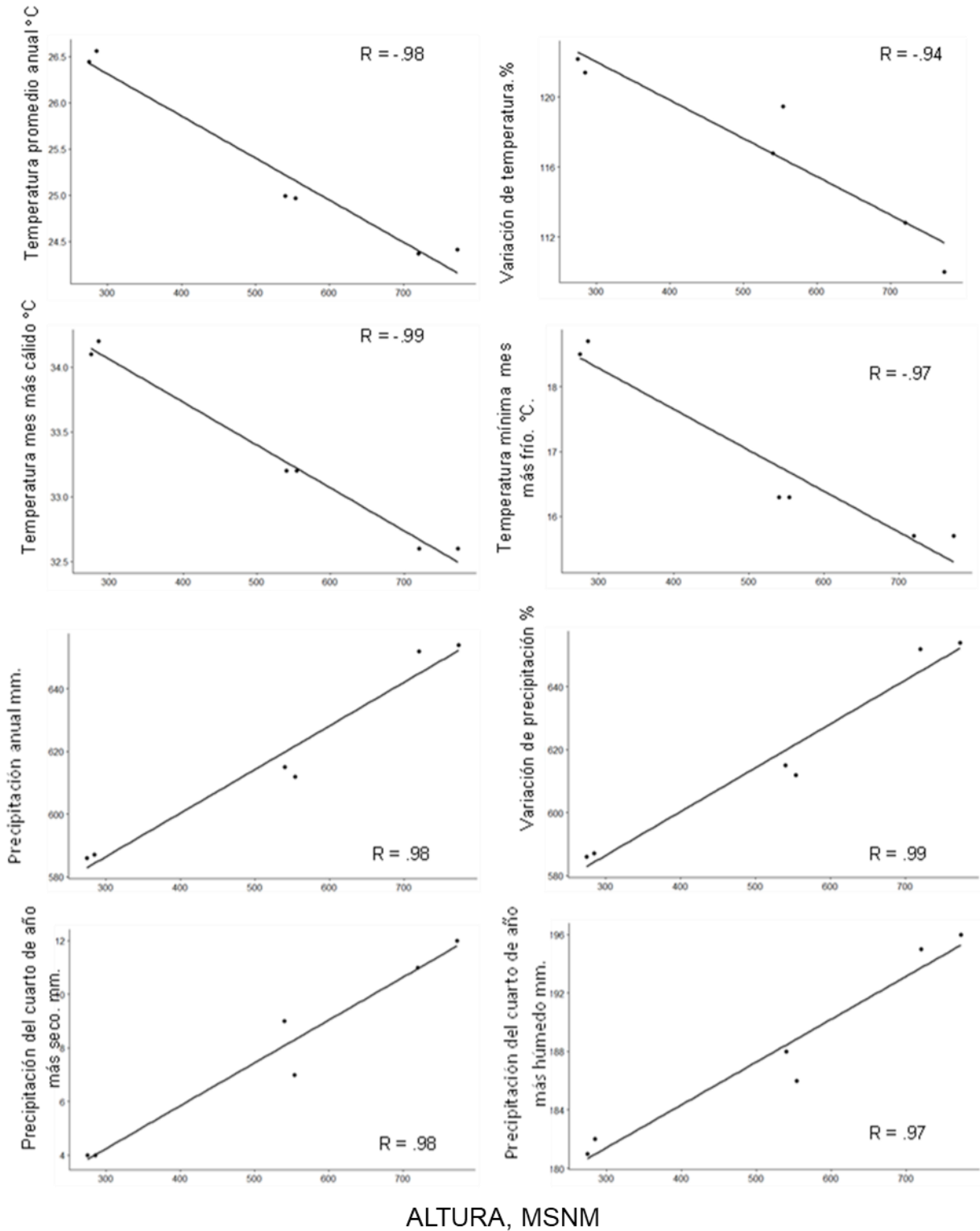


Figura **¡Error! No hay texto con el estilo especificado en el documento..6**. Correlaciones entre la altura y las 8 variables climáticas. Cada punto corresponde a cada parcela de 40 x 40 m, 2 por altura. R = coeficiente de correlación de Pearson, $P < .05$. MSNM = metros sobre el nivel del mar.

Diversidad filogenética

Las 3 medidas de diversidad filogenética: diversidad filogenética (DF), efecto estandarizado de la distancia promedio del taxón más cercano ($_{EE}DPTC$) y efecto estandarizado de la distancia promedio entre pares ($_{EE}DPP$) fueron diferentes en las 3 altitudes. La DF del “pool de especies” es decir del total de las 6 comunidades de 40 x 40 m, fue de 12741.28 m.a. Las comunidades localizadas en AS tuvieron los valores más altos de diversidad filogenética con 5153.93 m.a. seguidas de las comunidades de AI con 4308.39 m.a y las comunidades de AB tuvieron la DF más baja con 3278.96 m.a (figura 1.7 y 1.13). La DF se correlacionó positivamente con la riqueza de especies, la altura y precipitación y negativamente con la temperatura (figura .1.14-1.16). El $_{EE}DPTC$ y $_{EE}DPP$ en general mostraron valores negativos (agrupamiento filogenético) en AB y valores positivos (sobredispersión) en AI y AS (figura 1.8 y 1.9). Los valores de $_{EE}DPTC$ y $_{EE}DPP$ al igual que la DF (figura .1.14-1.16) se correlacionaron positivamente con la riqueza de especies, la altura, precipitación (figura 1.10 y 1.11, B,D y F) y variables asociadas a ella (con excepción de la variación de precipitación anual que mostro correlación negativa) (figura .1.14-1.16) y negativamente con la temperatura (figura 1.10 y 1.11, A,C y D) y las variables asociadas a ella (figura .1.14-1.16). Valores altos de DF o positivos del $_{EE}DPTC$ y $_{EE}DPP$ se correlacionaron con un mayor número de especies, mayor altura, mayor precipitación y una menor temperatura. Valores menores de DF y negativos de $_{EE}DPTC$ y $_{EE}DPP$ se correlacionaron con un menor número de especies menor altura, menor precipitación y una mayor temperatura.

Diversidad filogenética escalas

En el total de comunidades y por cada altura la predominancia de valores positivos y negativos del $_{EE}DPTC$ tuvieron diferencia en cada escala de análisis. En el total de comunidades, en la escala de 40 x 40 m los valores positivos y negativos tuvieron el mismo porcentaje (50%), solo algunos positivos fueron significativos (figura 1.8, A total), en la escala de 20 x 20 fueron ligeramente superiores los positivos (figura 1.8, B total) y en la de 10 x 10 fueron ligeramente superiores los

negativos, solo un porcentaje fueron significativos (figura 1.8, C total). En las comunidades de altura baja en las tres escalas el EE_{DPTC} tuvo un porcentaje mayor de valores negativos (figura 1.8, A, B y C). Las comunidades de altura intermedia en la escala de 40 x 40 los valores de EE_{DPTC} fueron 100% positivos y en las de altura superior fueron 50 % negativos y 50 % positivos (figura 1.8, A). En las escalas de 10 x 10 y 20 x 20 las comunidades de altura intermedia y superior tuvieron un porcentaje mayor de valores positivos (figura 1.8, B y C). La escala de 10 x 10 fue la única en donde se registraron valores positivos y negativos significativos (figura 1.8, C).

El total de comunidades presentaron valores de EE_{DPP} principalmente negativos en las escalas 40 x 40 y 20 x 20 (figura 1.9, A, B total), en la escala de 10 x 10 m fueron mayores los positivos (figura 1.9, C total). Solo en las escalas de 20 x 20 y 10 x 10 se presentaron valores significativos (figura 1.9, B y C total). Las comunidades localizadas en altura baja mostraron un mayor porcentaje de valores negativos de EE_{DPP} en las tres escalas (figura 1.9, A, B y C) y solo en la escala 10 x 10 m algunos fueron significativos (figura 1.9, C). En las comunidades de altura intermedia y altura superior el porcentaje de valores positivos y negativos de EE_{DPP} varió en las 3 escalas. En las comunidades de altura intermedia y superior en la escala de 40 x 40 los valores de EE_{DPP} fueron proporcionalmente iguales (figura 1.9, A). En la escala de 20 x 20 fueron mayores los porcentajes negativos en las de altura intermedia y proporcionalmente iguales en altura superior (figura 1.9, B). Las comunidades de altura intermedia y superior en la escala de 10 x 10 m fueron mayores los valores positivos de EE_{DPP} (figura 1.9, C).

Análisis estadístico

La relación de la DF, del EE_{DPTC} y EE_{DPP} en las comunidades con las variables climáticas, la altura y la riqueza de especies se midieron en las tres escalas. La DF en la escala de 40 x 40 no se correlacionó con la altura ni con las variables climáticas; únicamente se correlacionó con la riqueza de especies (figura 1.14). La DF en las escalas 20 x 20 y 10 x 10 se correlacionó con todas las variables (figura 1.15 y 1.16). En la escala de 40 x 40 el EE_{DPTC} y EE_{DPP} no se correlacionaron significativamente con ninguna variable (figura 1.10 y 1.11, A y B, y figura 1.14).

En las escalas de 20 x 20 y 10 x 10, el EE_{DPTC} y EE_{DPTC} mostraron una correlación significativa negativa con la temperatura y las variables asociadas a ella (figura 1.10 y 1.11, C-F y figura 1.15 y 1.16). Mientras que la riqueza de especies, la altura, la precipitación y las variables relacionadas a ella mostraron una correlación positiva con el EE_{DPTC} y EE_{DPP} (figura 1.10 y 1.11, C-F y figura 1.15 y 1.16) con excepción de la variación de precipitación anual que mostro correlación negativa (figura 1.15 y 1.16). Sin embargo, no todas las correlaciones en las escalas 20 x 20 y 10 x 10 fueron significativas: el EE_{DPTC} en la escala de 20 x 20 no se correlaciono con la temperatura del mes cálido (figura 1.15), la precipitación anual (figura, 1.10 y figura 1.15) la precipitación del cuarto de año más seco (figura 1.15) y en la escala de 10 x 10 el EE_{DPTC} no se correlaciono con la riqueza de especies (figura 1.16); el EE_{DPP} en la escala 20 x 20 tampoco se correlaciono con la riqueza de especies (figura 1.15). Las correlaciones más altas de los EE_{DPTC} y EE_{DPP} con la altura y las variables climáticas se dieron en la escala de 20 x 20 (figura 1.15).

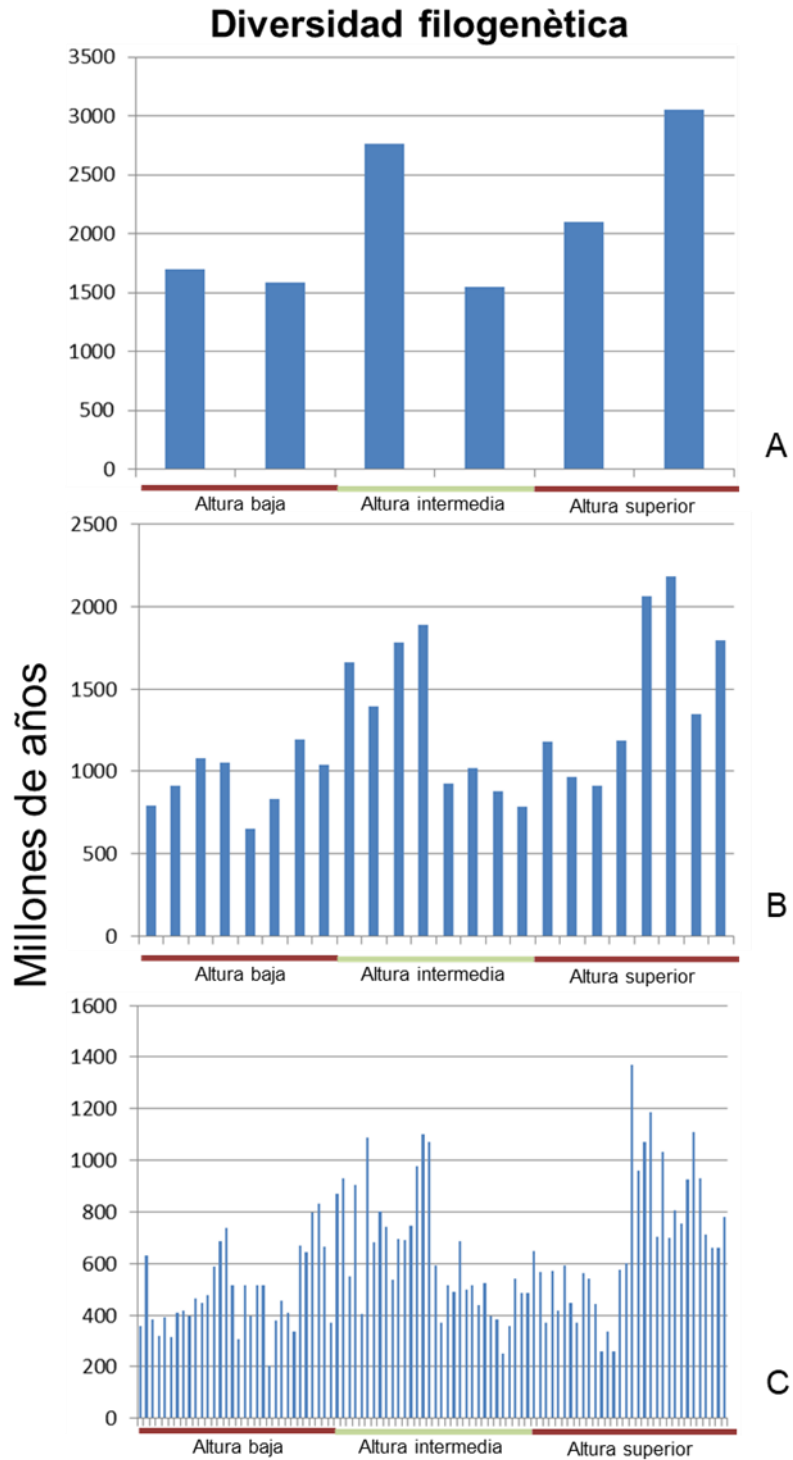


Figura 7. Diversidad filogenética de comunidades y de cada escala. A = 40 x 40 m, B = 20 x 20 m, C = 10 x 10 m.

EFEECTO ESTANDARIZADO DE LA DISTANCIA PROMEDIO DEL TAXÓN MAS CERCANO

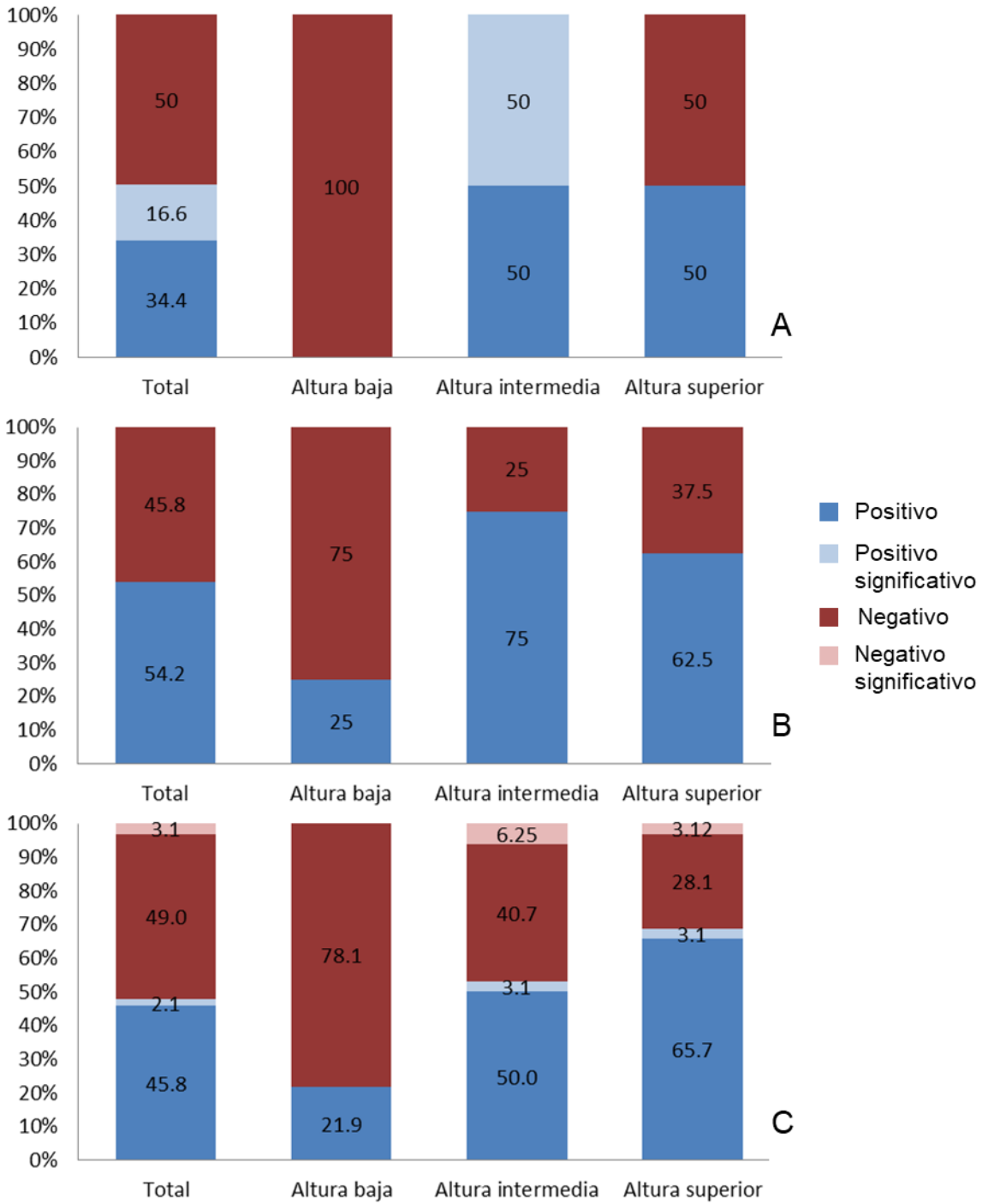


Figura ¡Error! No hay texto con el estilo especificado en el documento..8 Porcentajes de valores positivos y negativos del EE_{DPTC} en el total de comunidades y por cada altura. A = 40 x 40 m. B= 20 x 20 m. C =10 x 10m. Los valores positivos y negativos significativos están anidados dentro de positivos y negativos respectivamente.

EFECTO ESTANDARIZADO DE LA DISTANCIA PROMEDIO ENTRE PARES

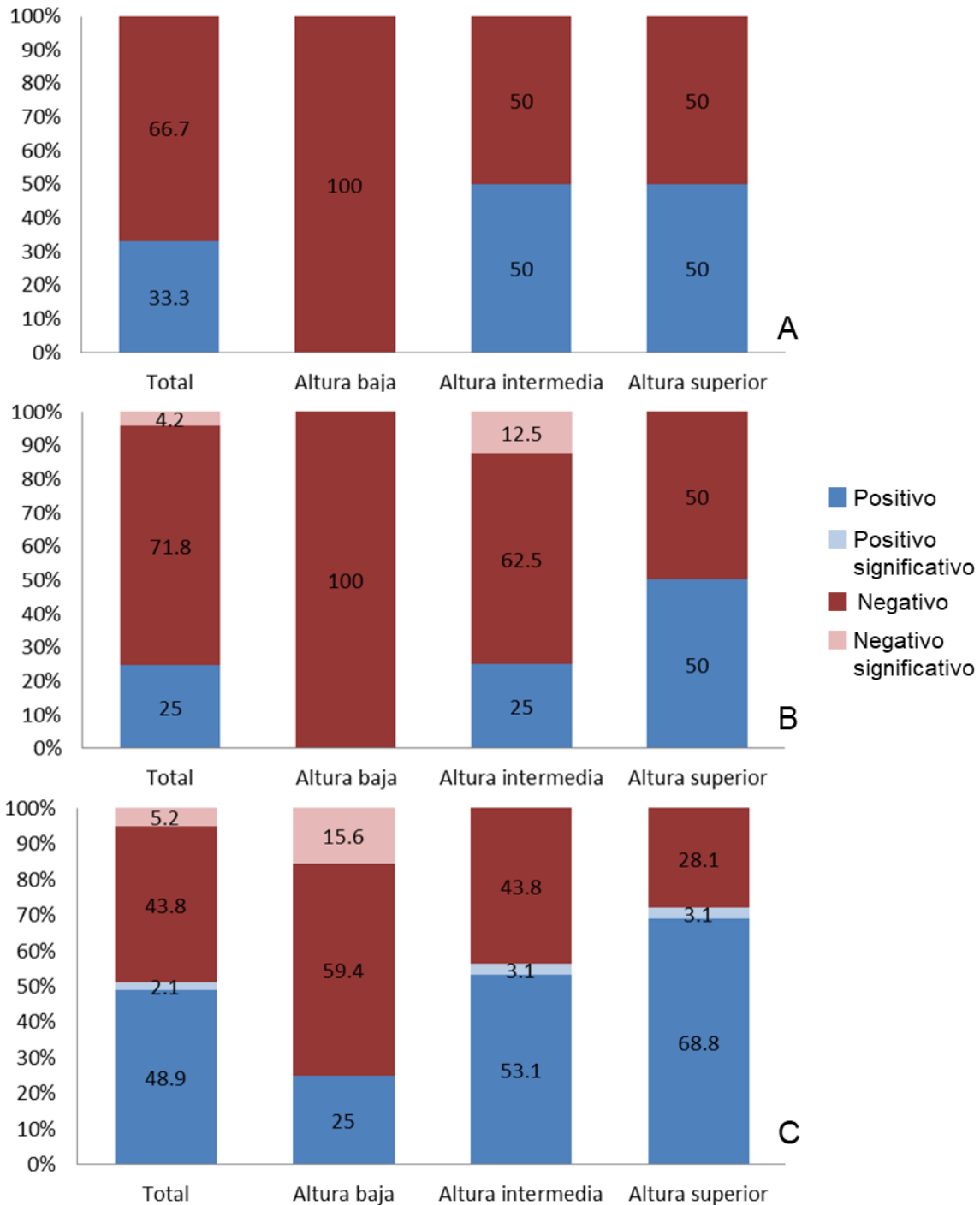


Figura 9.9. Porcentajes de valores positivos y negativos del EE DPP en el total de comunidades y por cada altura. A = 40 x 40 m. B = 20 x 20 m. C = 10 x 10 m. Los valores positivos y negativos significativos están anidados dentro de positivos y negativos respectivamente.

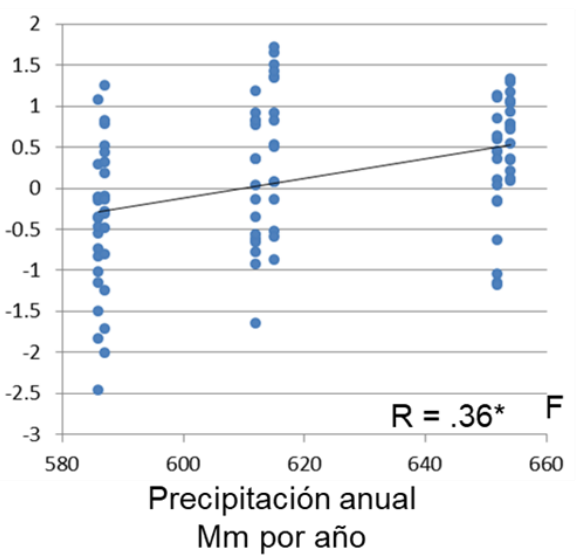
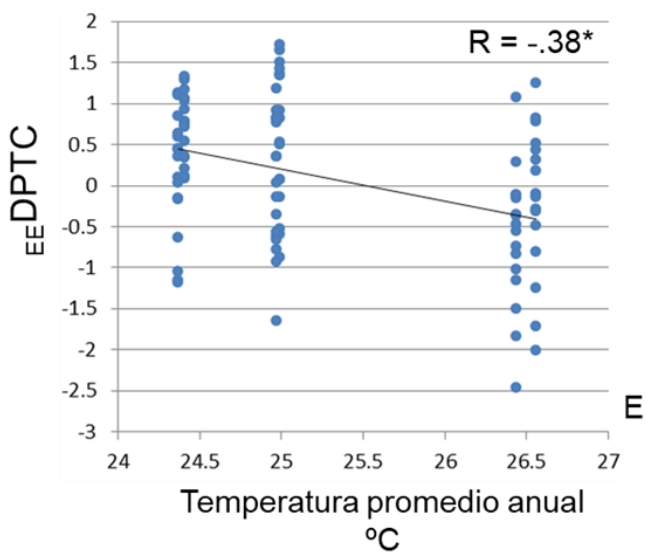
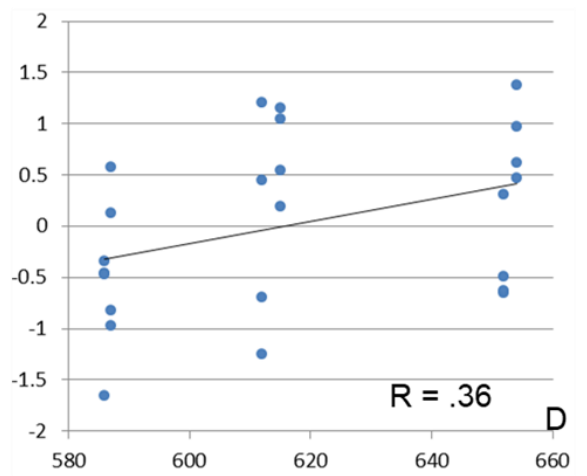
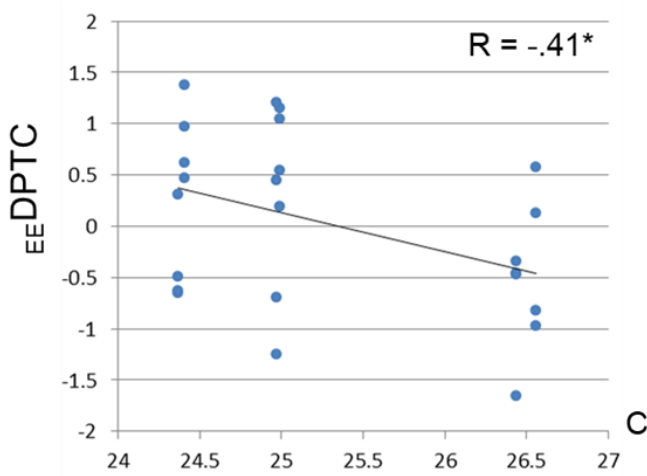
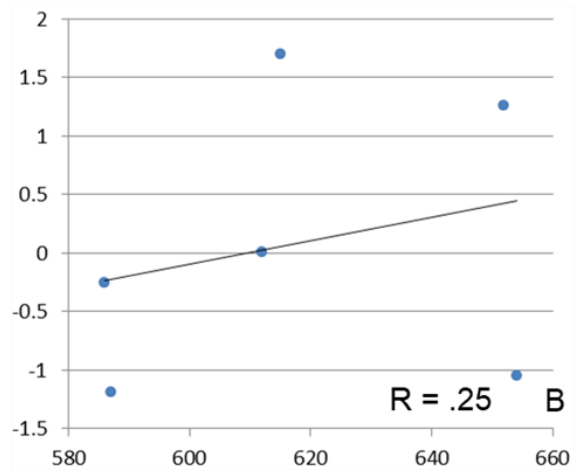
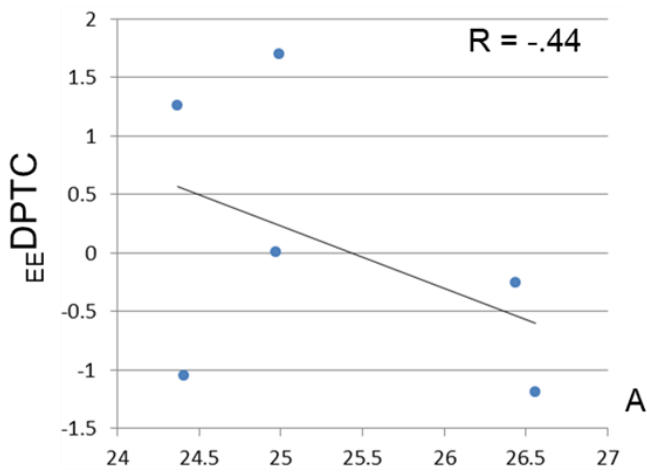


Figura **¡Error! No hay texto con el estilo especificado en el documento..**10. Correlaciones de ϵ_{DPTC} con temperatura y precipitación. A y B = 40 x 40 m. C y D = 20 x 20 m. E y F = 10 x 10 m.
* = correlación significativa ($P < 0.05$).

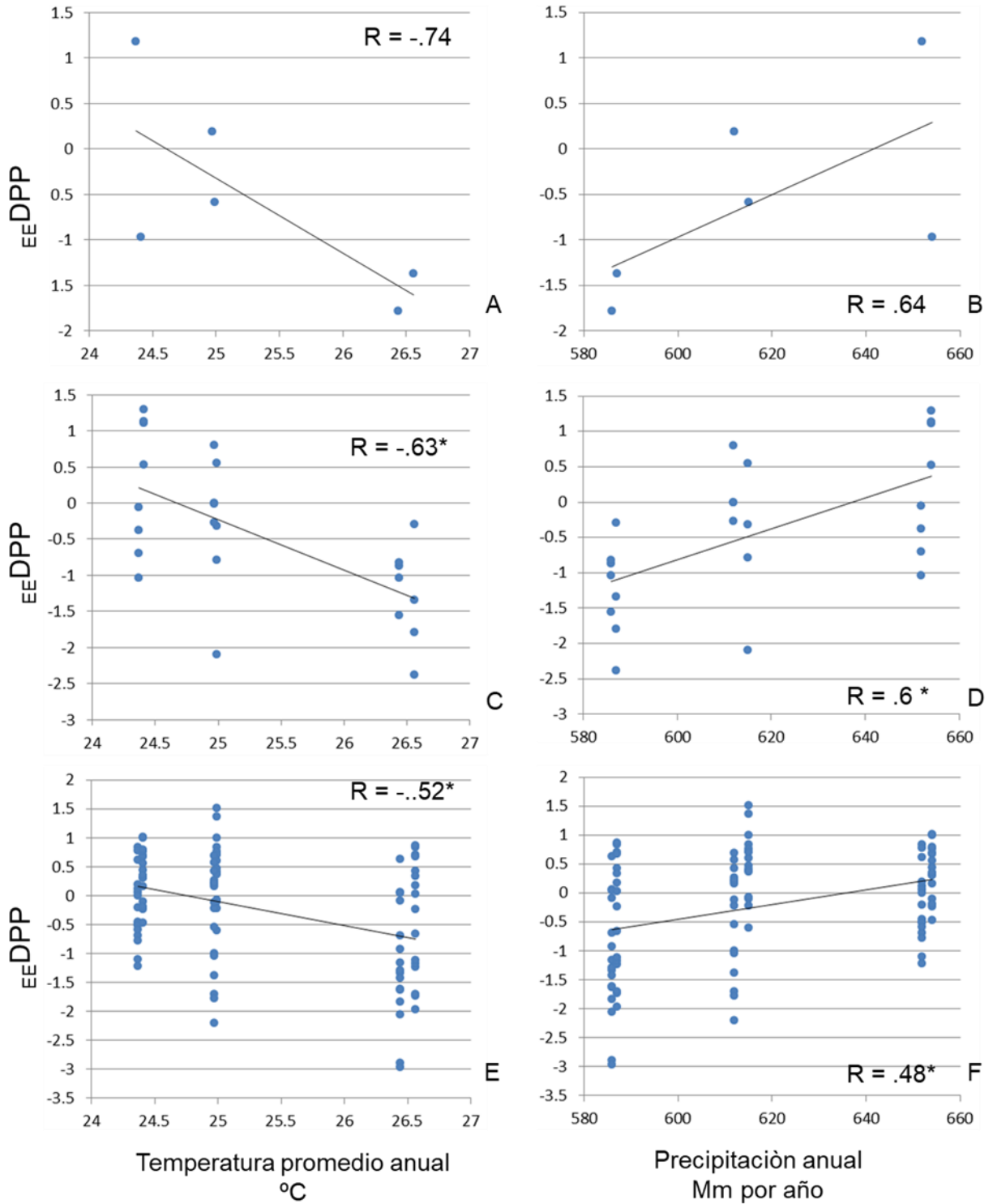


Figura 11. Correlaciones de EE DPP con temperatura y precipitación. A y B = 40 x 40 m. C y D = 20 x 20 m. E y F = 10 x 10 m. * = correlación significativa (P<0.05).

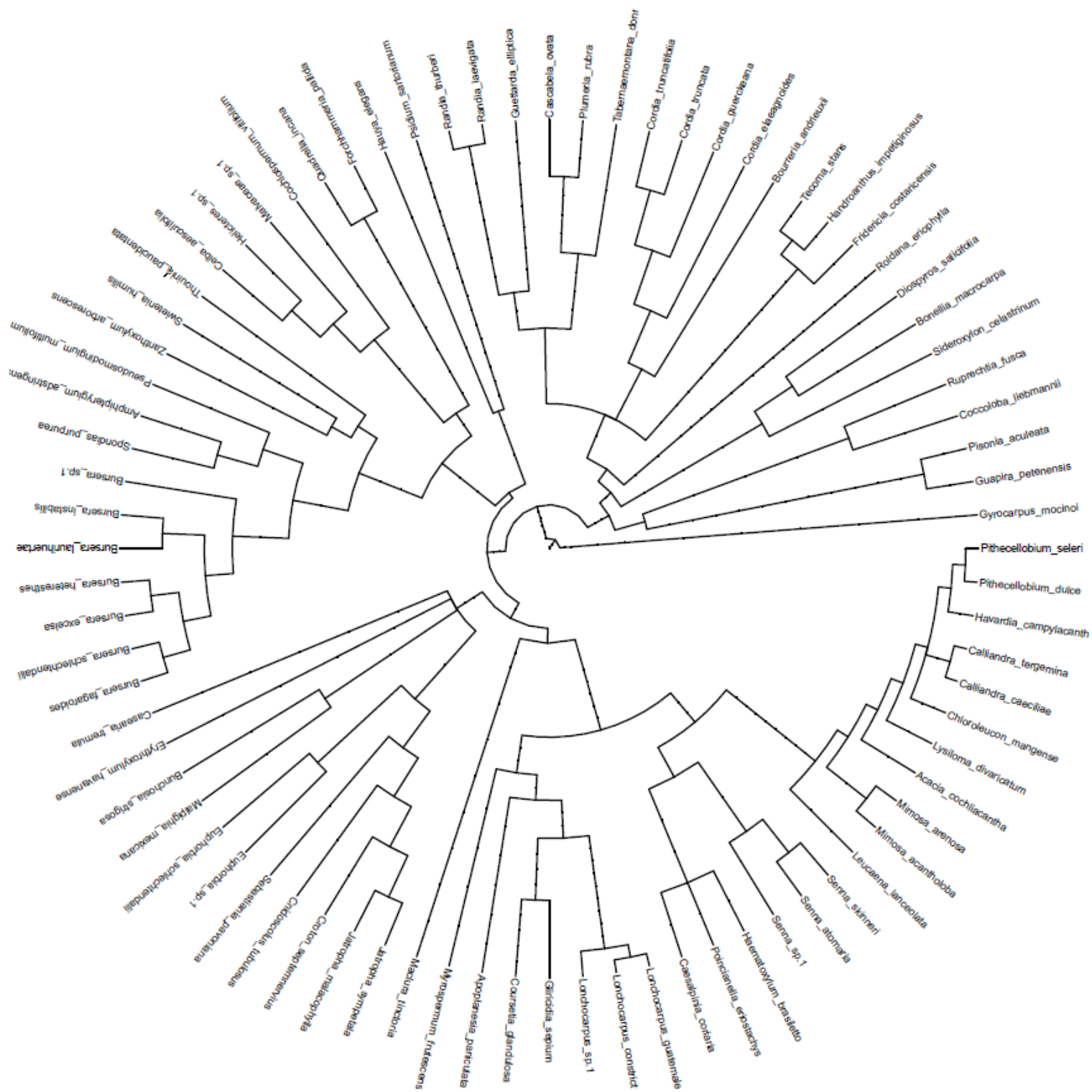


Figura ¡Error! No hay texto con el estilo especificado en el documento..12. Árbol filogenético de todas las especies presentes en todas las comunidades (pool de especies). Clasificación de acuerdo a APG III.

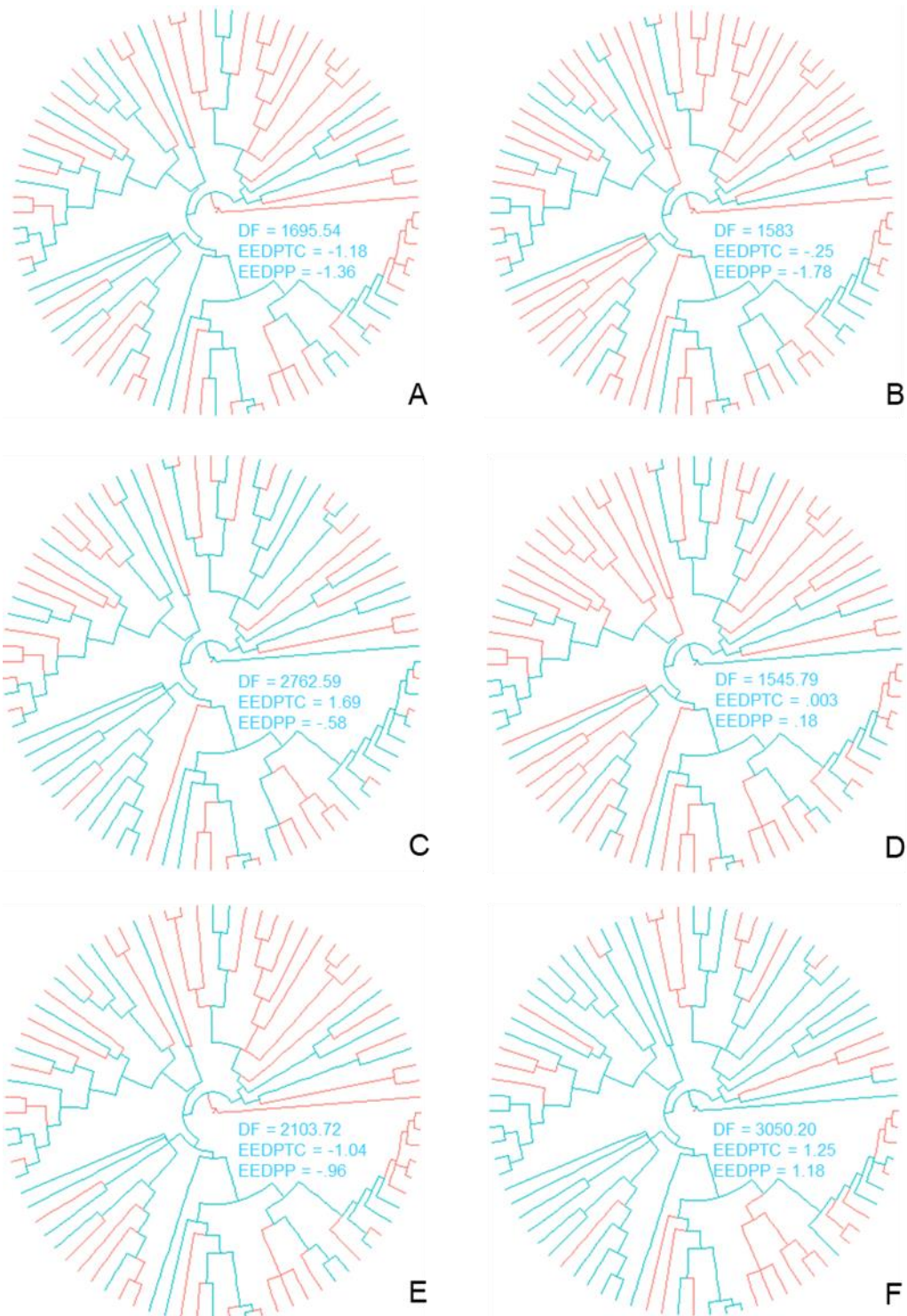


Figura **¡Error! No hay texto con el estilo especificado en el documento..13**. Árboles filogenéticos de cada comunidad a escala de 40 x 40 m. A y B = comunidades de altura baja (~ 250 msnm). C y D = comunidades de altura intermedia (~ 500 msnm). E y F = comunidades de altura superior (~ 7500 msnm). Azul = presencia. Rojo = ausencia.

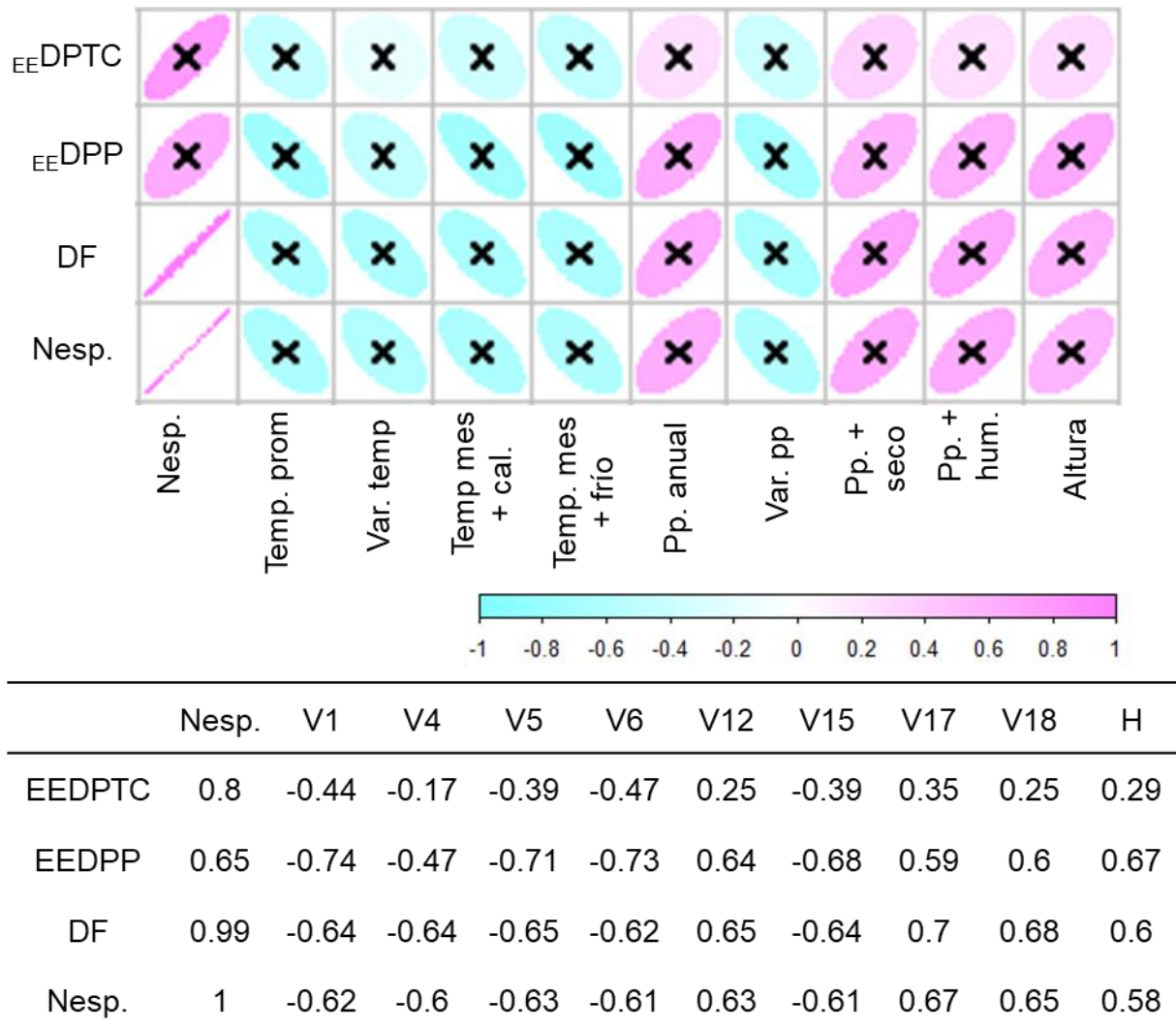


Figura **¡Error! No hay texto con el estilo especificado en el documento..14**. Correlaciones de medidas de diversidad filogenética y riqueza de especies contra variables ambientales, altura y riqueza de especies. Escala **40 x 40**. Arriba. Gráficas de correlaciones con elipses que incluye la dispersión de todas las medidas de diversidad filogenética de parcelas de 40 x 40 m de todas las alturas (6). Abajo. valores de la correlación de Pearson. X = correlaciones no significativas ($P > .05$). EE DPTC = efecto estandarizado de la distancia promedio del taxón más cercano. EE DPP = distancia promedio de pares. DF = diversidad filogenética. Nesp. = número de especies. Temp. prom (V1) = Temperatura promedio anual, °C. Var. temp (V4) = Variación de temperatura, %. Temp mes + cal. (V5) = Temperatura mes más cálido, °C. Temp mes + frío (V6) = Temperatura mínima del mes más frío, °C. Pp. anual (V12) = Precipitación anual, mm. Var. pp. (V15) = Variación de precipitación, %. Pp. + seco (V17) = Precipitación del cuarto de año más seco, mm. Pp. + hum. (V18) = Precipitación del cuarto de año más húmedo. Escala = intensidad de correlación, -1 correlación negativa y 1 correlación positiva.

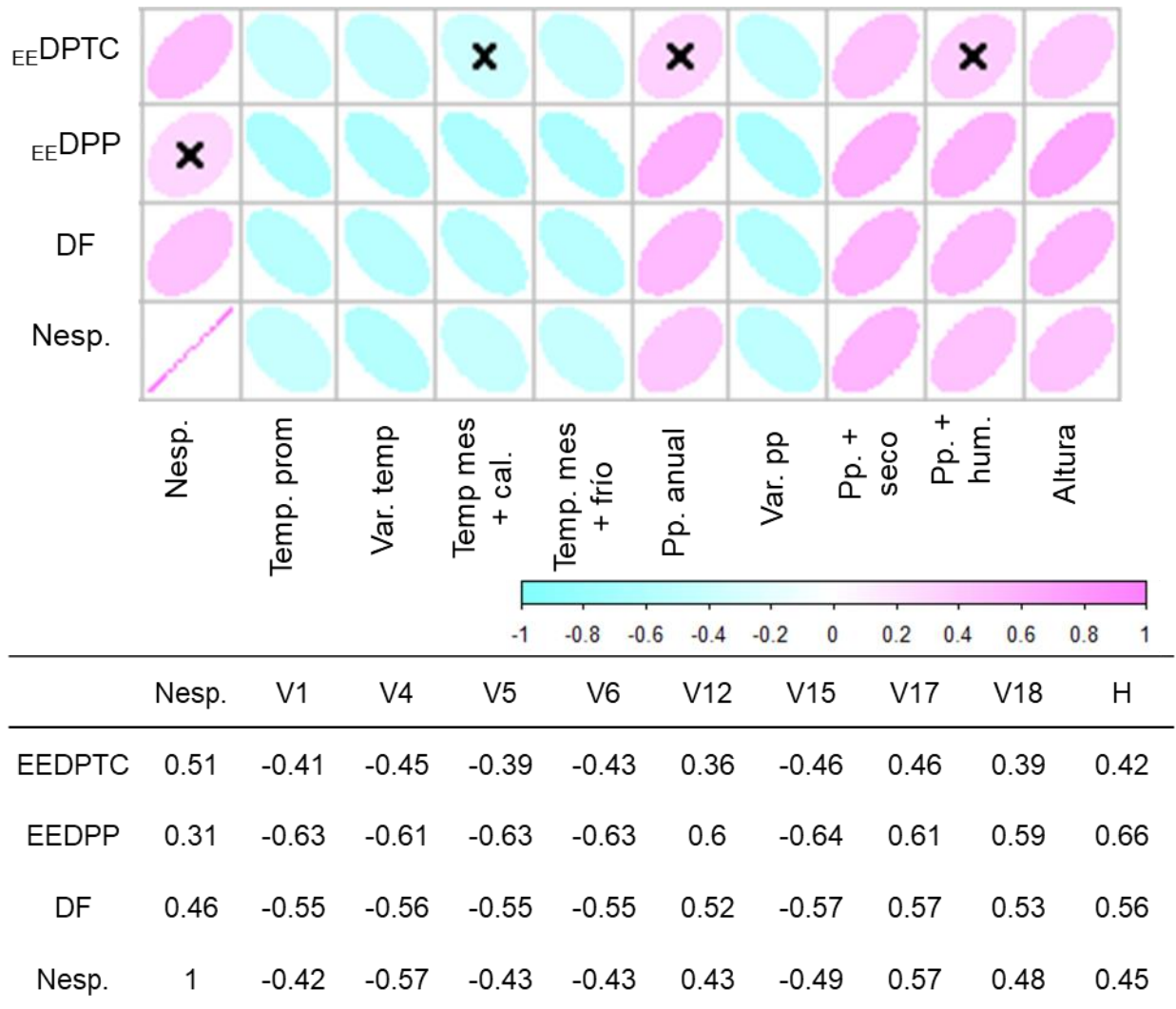


Figura **¡Error! No hay texto con el estilo especificado en el documento..15**. Correlaciones de medidas de diversidad filogenética y riqueza de especies contra variables ambientales, altura y riqueza de especies. Escala **20 x 20**. Arriba. Gráficas de correlaciones con elipses que incluye la dispersión de todas las medidas de diversidad filogenética de subparcelas de 20 x 20 m de todas las alturas (24). Abajo. valores de la correlación de Pearson. X = correlaciones no significativas ($P > .05$). EE_{DPTC} = efecto estandarizado de la distancia promedio del taxón más cercano. EE_{DPP} = distancia promedio de pares. DF = diversidad filogenética. Nesp. = número de especies. Temp. prom (V1) = Temperatura promedio anual, °C. Var. temp (V4) = Variación de temperatura, %. Temp mes + cal. (V5) = Temperatura mes más cálido, °C. Temp mes + frío (V6) = Temperatura mínima del mes más frío, °C. Pp. anual (V12) = Precipitación anual, mm. Var. pp. (V15) = Variación de precipitación, %. Pp. + seco (V17) = Precipitación del cuarto de año más seco, mm. Pp. + hum. (V18) = Precipitación del cuarto de año más húmedo. Escala = intensidad de correlación, -1 correlación negativa y 1 correlación positiva.

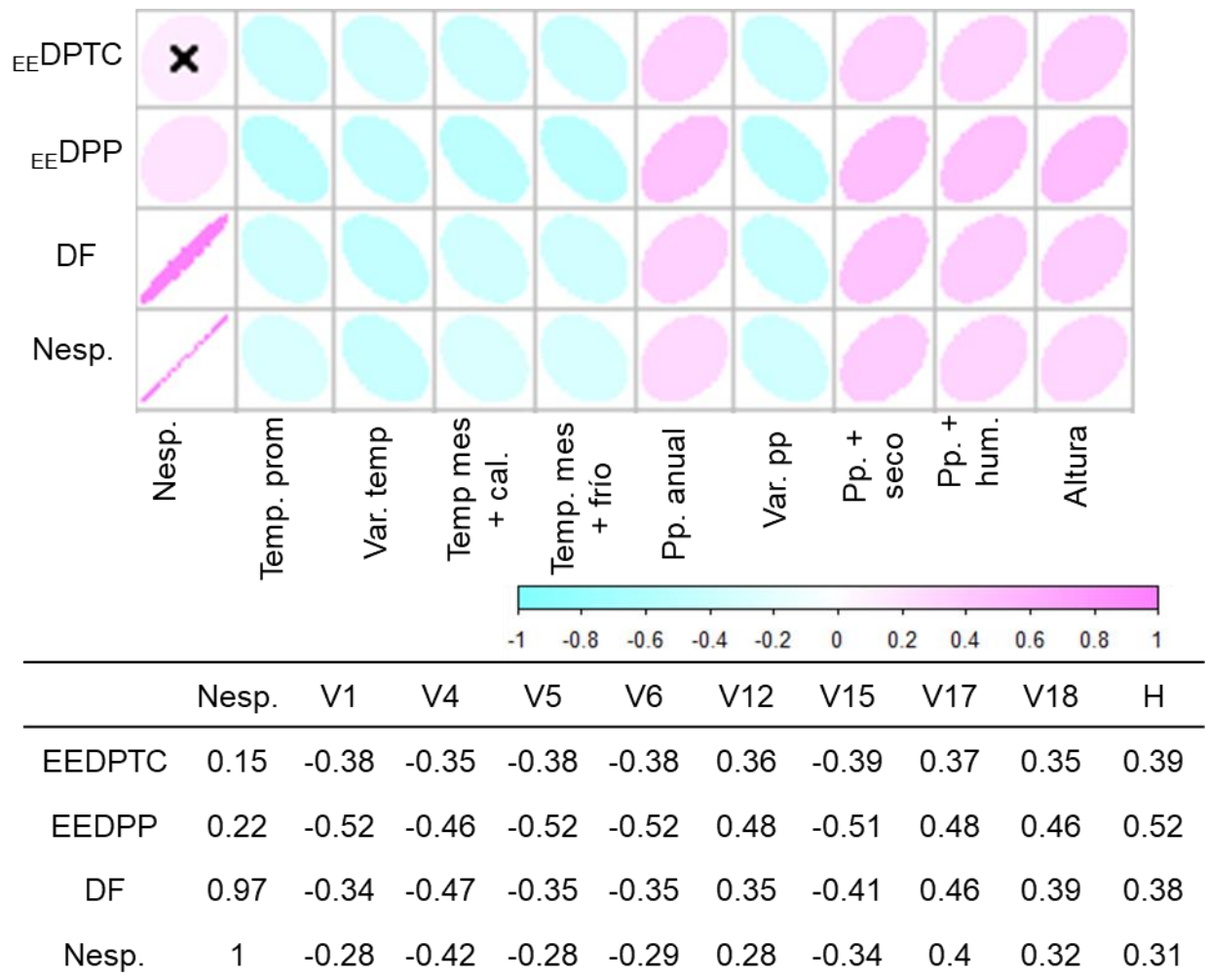


Figura **¡Error! No hay texto con el estilo especificado en el documento..16**. Correlaciones de medidas de diversidad filogenética y riqueza de especies contra variables ambientales, altura y riqueza de especies. Escala **10 x 10**. Arriba. Gráficas de correlaciones con elipses que incluye la dispersión de todas las medidas de diversidad filogenética de cuadros de 10 x 10 de todas las alturas (96). Abajo. valores de la correlación de Pearson. X = correlaciones no significativas ($P > .05$). EE_{DPTC} = efecto estandarizado de la distancia promedio del taxón más cercano. EE_{DPP} = distancia promedio de pares. DF = diversidad filogenética. Nesp. = número de especies. Temp. prom (V1) = Temperatura promedio anual, °C. Var. temp (V4) = Variación de temperatura, %. Temp mes + cal. (V5) = Temperatura mes más cálido, °C. Temp mes + frío (V6) = Temperatura mínima del mes más frío, °C. Pp. anual (V12) = Precipitación anual, mm. Var. pp. (V15) = Variación de precipitación, %. Pp. + seco (V17) = Precipitación del cuarto de año más seco, mm. Pp. + hum. (V18) = Precipitación del cuarto de año más húmedo Escala = intensidad de correlación, -1 correlación negativa y 1 correlación positiva.

Discusión

Diversidad filogenética

En este trabajo se evaluó la diversidad filogenética de comunidades en un BTC a través de un gradiente altitudinal. Este gradiente es interesante porque abarca 3 distintos climas en donde se distribuye el BTC (figura 1.3). Las variables climáticas propias de cada altura y clima influyeron con distinta intensidad en la distribución de especies y por lo tanto en la estructura filogenética de comunidades. El análisis filogenético de comunidades también se realizó en distintas escalas, que fueron subdivisiones de 10 x 10 y 20 x 20 m de parcelas de 40 x 40 m, en cada una de ellas se observaron proporciones diferentes de valores negativos y positivos de las medidas de diversidad filogenética (figura 1.8 y 1.9)

La diversidad filogenética regional fue de 12741.28 m.a, las comunidades que se encuentra en altura superior (AS) (~ 750 msnm) fueron las que más aportaron para la diversidad filogenética regional (figura 1.7, A). Esto ocurrió porque en esta altura se encuentra un mayor número de especies y por lo tanto, la suma de las edades de cada especie da como resultado una cantidad mayor en el total de la diversidad filogenética que la suma de edades de un número menor de especies (Faith, 1992), como ocurrió en las comunidades de menor altura. La mayor riqueza de especies en AS se correlaciono con condiciones climáticas más homogéneas y menos severas (más humedad y menos temperatura) que las encontradas en altura baja (AB) (figura 1.14- 1.16), lo que podría suponer que las condiciones climáticas en AS permite la aparición de un número mayor de especies. En este trabajo el promedio de especies y de diversidad filogenética por parcela (40 x 40 m) fue de 31 y 2123 m.a respectivamente estos resultados son muy similares a los obtenidos en comunidades de un BTC de Sudamérica con un promedio de 34 especies y 2195 m.a (Honorio-Coronado *et al.* 2015). Esta similitud se da a pesar de que se utilizaron diferentes edades de nodos para calibrar los árboles filogenéticos (Wikstrom 2001; Magallòn *et al.* 2015).

La estructura filogenética de las comunidades a través del gradiente altitudinal mostraron tendencias diferentes. En las comunidades de AB se presentó una

tendencia de valores negativos de los EE_{DPTC} y EE_{DPP} , indicando que existe una agrupación en las relaciones filogenéticas de estas comunidades. Por el contrario en las comunidades de altura intermedia (AI) y AS los valores de EE_{DPTC} y EE_{DPP} fueron principalmente positivos, lo que significa que existe una sobredispersión en las relaciones filogenéticas de estas comunidades (figura 1.8 y 1.9). Los valores positivos y negativos del EE_{DPTC} y EE_{DPP} se correlacionaron con las variables climáticas (figura 1.14- 1.16).

Las comunidades de AB donde se presentó una tendencia hacia un agrupamiento filogenético de especies la temperatura es mayor y la precipitación menor que en las comunidades de mayor altura; los valores de EE_{DPTC} y EE_{DPP} se correlacionaron negativamente con la temperatura y positivamente con la precipitación (figura 1.14- 1.16). De hecho, las comunidades de altura baja se encuentran en un clima que es de los más áridos en donde se distribuye el BTC (Trejo 1999). Por lo tanto, puede ser que la aridez y altas temperaturas funcionen como filtros ambientales que están provocando la coexistencia de especies agrupadas filogenéticamente en las comunidades de AB (Webb 2002). Estudios previos también han reportado una tendencia hacia el agrupamiento filogenético en comunidades del BTC de Oaxaca (William y Kelly 2013). Sin embargo, las condiciones ambientales en donde se reportaron no son tan áridas ni tan secas como el clima donde se localizan las comunidades agrupadas filogenéticamente de este trabajo. Más bien, el clima es igual al registrado para las alturas aquí reportadas donde las comunidades presentaron sobredispersión filogenética.

Las comunidades que se estudiaron en AI y AS mostraron una tendencia hacia la sobredispersión filogenética (figura 1.8 y 1.9). En estas alturas la precipitación es mayor y la temperatura menor en comparación con las comunidades localizadas en AB; los valores positivos del EE_{DPTC} y EE_{DPP} se correlacionaron con valores bajos de temperatura y altos de precipitación (figura 1.10 y 1.11 y figura 1.14- 1.16). La sobredispersión filogenética en las comunidades de altura superior se da en condiciones más húmedas y menos calurosas (condiciones menos severas), esto parece indicar que las variables ambientales no funcionan como filtros

ambientales que determinan la distribución de especies ni la estructura filogenética de estas comunidades (Webb 2000; Cavender-bares *et al.* 2009). La sobredispersión filogenética puede ser el reflejo de que interacciones bióticas como la herbivoría o la exclusión competitiva sean las causas de este patrón filogenético en las comunidades (Hubbell 1979, Swenson *et al.* . 2007).

Análisis escalas

Analizamos la sensibilidad de diferentes escalas en la medición de la diversidad filogenética, las cuales consistieron en subdivisiones de 20 x 20 m y 10 x 10 m de las parcelas de 40 x 40 m (figura 1.4). La medición de diferentes escalas implicó la inclusión de un número diferente de especies para cada análisis que afectó la estimación de las medidas de diversidad filogenética (figura 1.10 y 1.11). La distancia entre especies es otro factor que jugó un rol importante en la variación de la DF en las distintas escalas (Swenson *et al.* 2007). Cuando se reduce la escala (10 x 10) también disminuye la distancia siendo más evidentes los procesos ecológicos a nivel de especies vecinas (Swenson *et al.* 2007).

En las comunidades de AB el porcentaje de valores negativos del $_{EE}DPTC$ y $_{EE}DPP$ prevalecieron en las tres escalas de medición en la mayoría de cuadros indicando que tanto a nivel de especies vecinas como aquellas que se encuentra más distanciadas existe un marcado agrupamiento filogenético.

En las comunidades de AI y AS se presentó una ligera tendencia hacia los valores positivos del $_{EE}DPTC$ y $_{EE}DPP$ en un mayor número de cuadros, principalmente en la escala menor (10 x 10 m) (figura 1.8 y 1.9, C). Esto significa que las especies vecinas de las comunidades de estas alturas se encuentran principalmente sobredispersas filogenéticamente, repitiéndose este patrón en una mayor extensión y solo unos pocos cuadros se encuentran agrupados filogenéticamente.

En trabajos previos en los cuales se ha evaluado la estructura filogenética de comunidades en el BTC también encontraron una mayor sobredispersión filogenética en escalas pequeñas (10 x 10 m) que en escalas más grandes (Swenson *et al.* 2006; Swenson *et al.* 2007). Pero hay que tener en cuenta que los trabajos antes mencionados también incluyen otros tipos de vegetación y no

solamente se evalúa el BTC como en este trabajo. La sobredispersión filogenética de especies vecinas parece ser un patrón que se repite en el BTC y otros bosques tropicales (Webb 2000; Kembel y Hubbell 2006). Se ha reportado que la sobredispersión filogenética se da como estrategia de las especies para evitar la herbivoría o como resultado de la exclusión competitiva entre especies cercanas filogenéticamente (Swenson *et al.* 2006; Swenson *et al.* 2007; Swenson *et al.* 2009; Webb 2000; Kembel y Hubbell 2006; Mayfield y Levine 2010).

En la escala de 40 x 40 se mostraron correlaciones altas con las variables, sin embargo, la mayoría no fueron significativas. Esto puede deberse a que son pocas las comunidades (6) con las que se calcularon las correlaciones y las variaciones presentes entre comunidades representaron una dispersión grande de los resultados que hicieron que no fueran significativas las correlaciones.

La escala de 20 x 20 fue la que mostro los valores más altos de correlación entre variables climáticas y medidas de diversidad filogenética (figura 1.15). Suponemos que en esta escala se logra incluir un número representativo de especies que permite que las medidas de diversidad filogenética se correlacionen a los cambios de las variables climáticas. También puede ser la escala en donde las interacciones biológicas y densodependientes como por ejemplo el efecto Janzen-Connell pueden estar surtiendo efecto en la estructura filogenética de comunidades. Estudios previos de ecología de comunidades en parcelas de bosques tropicales han utilizado esta escala para medir la coexistencia de árboles y sus copas, debido a que logra incluir una muestra representativa de especies (Swenson *et al.* 2006; Losos y Leight 2004). También es la escala en que se miden variables abióticas de elevación, aspecto, inclinación y tipo de suelo en 16 parcelas de bosques tropicales de un proyecto continental en América (Losos y Leight 2004). Debido a la alta sensibilidad de la diversidad filogenética en respuesta a variables ambientales captada en la escala de 20 x 20 m en este trabajo y a que en otros estudios ha sido de utilidad para la estandarización de técnicas, sugerimos que en próximas investigaciones se analice esta escala de medición para comprobar si representa una buena herramienta para medir la

estructura filogenética de comunidades de árboles en el BTC y su relación con variables climáticas.

Conclusiones

La estructura filogenética de las comunidades del BTC a través del gradiente altitudinal se correlaciono con las variables climáticas propias de cada altura. La significancia de las correlaciones fue sensible a las escalas de análisis. Como resultado de las correlaciones y los análisis de escalas se puede inferir que en este gradiente altitudinal filtros ambientales determinan una estructura filogenética agrupada de comunidades del BTC con clima semiárido cálido y que en alturas en donde el clima es semicálido subhúmedo la estructura filogenética es dispersa y no son determinadas totalmente por las condiciones climáticas, sino posiblemente por interacciones bióticas actuando a una escala espacial igual o menor a 20 m.

Capítulo 2

Diversidad de comunidades de plantas leñosas en un bosque tropical caducifolio a través de un gradiente altitudinal en Oaxaca México.

Introducción

La diversidad de comunidades puede ser vista en tres componentes: diversidad alfa, diversidad beta y diversidad gamma. La diversidad alfa se refiere a la diversidad de especies en un lugar en específico. La diversidad beta es el recambio de la diversidad de especies que existe entre dos o más lugares. La diversidad gamma es la diversidad total regional que incluye a la diversidad alfa y beta (Whitaker 1972). Estos tres componentes permiten conocer cómo se encuentran distribuida la diversidad en los diferentes ecosistemas y poder inferir procesos ecológicos que guían el mantenimiento de la diversidad de especies (Jost 2007).

La heterogeneidad ambiental en gradientes altitudinales es uno de los principales factores que producen patrones de diversidad y recambio de especies (Lomolino 2001). En ambientes heterogéneos las especies con distintos rangos de tolerancia tienen distintos patrones de distribución (Körner 2007). La riqueza de especies y la elevación a menudo muestran complejas relaciones que dependen del grupo taxonómico y el gradiente considerado (Rahbek 1995).

Las montañas cubren un 25% de la superficie terrestre, en donde habitan al menos una tercera parte de la diversidad de especies de plantas terrestres (Barthlott *et al.* 1996). Una característica fundamental de las montañas son los gradientes altitudinales, dentro de los cuales se pueden encontrar diferentes condiciones ambientales. Los gradientes altitudinales pueden funcionar como laboratorios vivos en donde se pueden probar hipótesis acerca del efecto que tienen las variables climáticas sobre la distribución y diversidad de especies (Körner 2007).

Una gran extensión de bosques tropicales se encuentran en paisajes montañosos con una heterogeneidad ambiental que se ve reflejada en la diversidad alfa, beta y gamma que los componen (Körner 2005). Entre los distintos bosques tropicales, el bosque tropical caducifolio (BTC) es de los menos estudiados y menos diversos en comparación con los bosques húmedos, sin embargo, contribuye de manera importante a la diversidad tropical (Pennington 2009). El BTC puede incluir tipos de vegetación muy distintos estructuralmente y florísticamente que se distribuyen en distintos tipos de climas por lo que su diversidad beta entre regiones es su principal aporte para de la diversidad tropical (Dryflor *et al.* 2016). La diversidad estructural y florística de los BTC esta generalmente relacionada con la dominancia de especies y la disponibilidad de agua (Gentry 1995). Sitios en donde se distribuye el BTC más húmedos suelen presentar una menor dominancia de especies y una mayor diversidad en comparación con sitios más secos en donde suelen ser dominados por pocas especies y la diversidad es menor (Gentry 1995; Trejo y Dirzo 2002).

Los patrones de diversidad pueden ser afectados dependiendo de la escala que se considere para su medición. En escalas locales, la estructura del nicho, interacciones biológicas, y las condiciones ambientales juegan un rol principal en el comportamiento de la diversidad (Ricklefs 1987). Características biogeográficas y evolutivas como extinciones, dispersión o procesos de colonización son factores que afectan la distribución de la diversidad en escalas regionales (Myers *et al.* 2013). Para el caso del BTC, a escalas locales o de especies vecinas procesos densodependientes entre especies juegan un papel fundamental en el mantenimiento de la diversidad dentro del BTC (Janzen 1970). A escalas regionales los límites en la dispersión producto de barreras físicas y climáticas han provocado que un gran número de linajes se hayan originado y diversificado en estos bosques por lo que su distribución es restringida a determinadas zonas (Dryflor 2016). En consecuencia, investigar los comportamientos de la diversidad en diferentes escalas ayudara a identificar patrones ecológicos que permiten el ensamblaje de comunidades en el BTC (Harrison y Cornell 2008).

En este estudio abordaremos el estudio de la diversidad alfa, beta y gamma de comunidades de árboles en distintas escalas a través de un gradiente altitudinal en un BTC. Esta investigación se realiza con la intención de conocer y cuantificar la diversidad del BTC en Oaxaca para tratar de inferir procesos biológicos que permiten el mantenimiento de la diversidad de estos bosques y como un análisis taxonómico complementario al capítulo uno. La metodología aquí utilizada presenta propiedades matemáticas más eficientes para calcular la diversidad en comparación con algunos de los principales índices hasta ahora utilizados en la medición de la diversidad (Shannon, Simpson, Jaccard, Sorensen, Morisita y Morisita Horn) (Jost 2007).

Hipótesis.

La diferencia en las especies que componen las comunidades del BTC puede deberse a las condiciones ambientales y a interacciones biológicas entre especies. Ambas tienen un efecto sobre la diversidad de comunidades de árboles a diferentes escalas espaciales. Por lo tanto, en este estudio queremos medir la diversidad alfa beta y gamma de comunidades de árboles bajo distintos regímenes ambientales y su variación en distintas escalas de medición. Particularmente queremos probar las siguientes hipótesis:

- En las comunidades el BTC localizadas a través del gradiente altitudinal en ambientes con mayor disponibilidad de agua la diversidad alfa, beta y gamma será mayor.
- Entre comunidades contiguas la diversidad beta es mayor en comparación con comunidades que se encuentran a mayor distancia.

Objetivo

Evaluar la diversidad alfa, beta y gamma en comunidades de árboles en un BTC en distintas escalas espaciales y cuantificar su contribución a la diversidad taxonómica a través de un gradiente altitudinal que abarca distintos climas, en Oaxaca, México.

Material y métodos

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en el municipio de Magdalena Tequisistlán. Las características físicas del lugar se describieron en el capítulo anterior.

Comunidades

Se seleccionó un gradiente altitudinal que va de los 275 msnm a los 773 msnm dentro del BTC. Se llevó a cabo la selección de este gradiente porque es en donde se encuentra bien representado el BTC. A alturas mayores a 800 m se combina con bosque de pino encino y a alturas menores de 250 msnm, presenta perturbación evidente. El gradiente altitudinal abarca tres climas diferentes: semiárido cálido (BS1(h¹)w) a ~250 msnm, y dos tipos de semicálidos subhúmedos: (A)C(w₀) a ~ 500 msnm y (A)C(w₁) a ~750 msnm (figura 1.3). Por lo tanto, el gradiente altitudinal se dividió en tres niveles de acuerdo a los tres climas presentes en: altura baja (**AB** ~250 msnm), altura intermedia (**AI**~500 msnm) y altura superior (**AS**~750 msnm). En cada altura se colocaron 2 parcelas de 40 x 40 m con una distancia mínima entre ellas de 500 m.

Escalas

Con el fin de evaluar la diversidad a una escala de especies vecinas hasta una escala regional se realizó un diseño de estudio en donde se evaluó la diversidad a distintas escalas espaciales. Cada parcela de 40 x 40 m se dividió en cuadros de 10 x 10 m y 20 x 20 m para evaluar la diversidad en cada uno de ellos (figura 2.1). Esto permite ver como son la diversidad entre especies vecinas y cómo cambia la diversidad conforme lo hace la escala de estudio (la distancia entre especies y el número de especies).

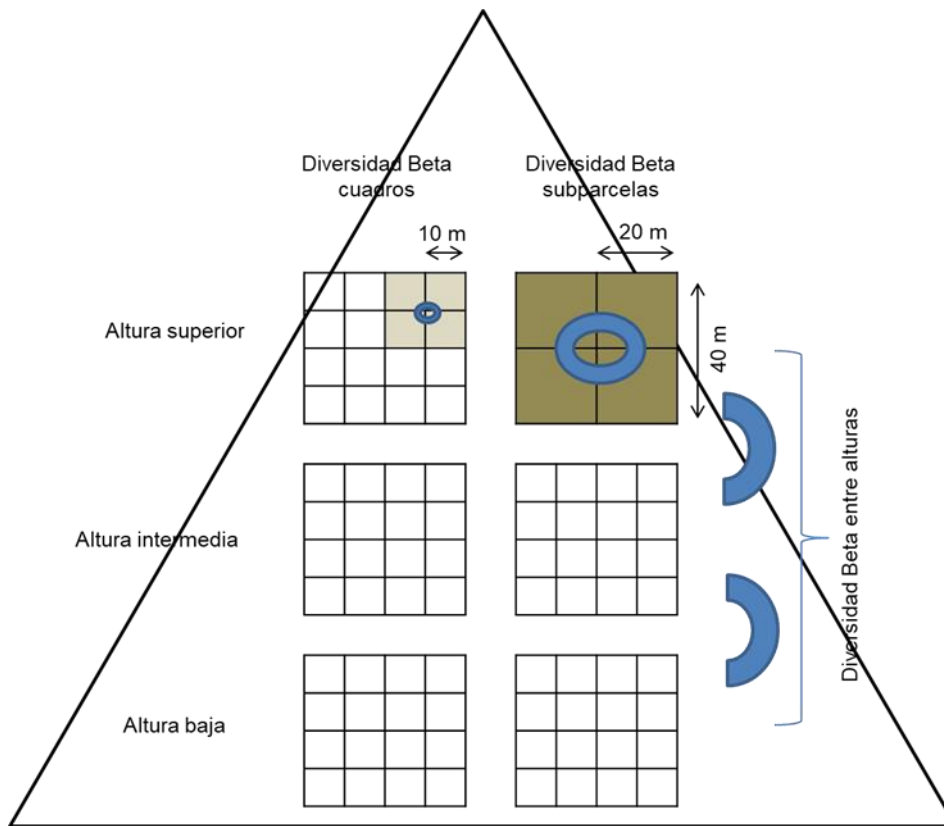


Figura **¡Error! No hay texto con el estilo especificado en el documento..**17. Diseño de estudio. La diversidad beta de cuadros (gris) se calculó con los cuadros (4) dentro de cada subparcela en cada altura. La diversidad beta de subparcelas se calculó con las subparcelas (4) dentro de cada parcela en cada altura. La diversidad beta entre alturas se calculó con el total de especies en cada altura.

Muestreo.

Dentro de cada parcela (40 x 40 m) se etiquetaron y se obtuvo material botánico (hojas, flores y frutos) de todos los árboles \geq a 5 cm de diámetro a una altura de 1.3 m del suelo. El material botánico se herborizó y se llevó al herbario del CIIDIR-Oaxaca para su determinación. Los ejemplares colectados se determinaron hasta especie con la ayuda de claves especializadas y muestras de herbario, sin embargo, algunos ejemplares quedaron como morfo-especies (cinco hasta género y dos hasta familia), ya que por ausencia de fruto o flores no se pudo determinar con certeza la especie. La cobertura de muestreo se realizó con el índice de

cobertura propuesto por Zhang y Huang (2007) en el paquete Entropart de R (Marcon y Hérault 2014).

Diversidad Alfa

Para cada escala (cuadros, subparcelas y parcelas) en cada altura se calculó la partición de la diversidad no ponderada basada en los números de Hill (1973) con la metodología propuesta por Jost (2006, 2007). Para el cálculo de la diversidad alfa se utilizó la siguiente fórmula:

$${}^qD = \left(\sum_{i=0}^s P_i^q \right)^{1/(1-q)}$$

1

De acuerdo a esta metodología los índices convencionales para medir diversidad alfa que más se utilizan como el de Shannon y Simpson derivan de esta fórmula y en realidad no reflejan la diversidad sino la entropía de un sistema. Estos índices fueron utilizados primero en física y después se extendió su uso a otras ciencias como economía y biología. La transformación de estos índices puede ser equiparable al uso de la fórmula de los números de Hill (formula 1) para calcular directamente lo que en biología intuitivamente conocemos como diversidad. El resultado obtenido con la formula o a través de la transformación de los índices convencionales se conoce como diversidad verdadera expresada a través del número efectivo de especies. Una de las principales propiedades matemáticas que tiene la fórmula y la transformación de los índices para calcular la diversidad es la de duplicidad. El cálculo de la diversidad mediante la fórmula o mediante la transformación de los índices a número efectivo de especies se puede hacer en distintos órdenes q de la diversidad; cuando $q = 0$ (riqueza de especies) es sensible a especies raras, cuando $q = 1$ (exponente del índice de Shannon) se considera a todas las especies por su abundancia relativa, no es sensible a especies raras ni abundantes, y cuando $q = 2$ (inverso del índice de Gini-Simpson) es sensible a especies abundantes. A continuación, a través de un ejemplo se

hará el cálculo de riqueza de especies y de los índices de Shannon y Gini-Simpson y posteriormente se explicara su transformación a número efectivo de especies lo que resultara en el cálculo de la diversidad verdadera en los distintos órdenes de q^0 , q^1 y q^2 .

Ejemplo.

Especie	Abundancia relativa (p_i)
Especie 1	.2
Especie 2	.2
Especie 3	.2
Especie 4	.2
Especie 5	.2

Índice de Shannon

$$-\sum_{i=1}^s p_i \ln p_i$$

2

$$= - [(.2 \ln .2) + (.2 \ln .2) + (.2 \ln .2) + (.2 \ln .2) + (.2 \ln .2)] = - [(-.32) + (-.32) + (-.32) + (-.32) + (-.32)] = \mathbf{1.6}$$

Índice de Gini-Simpson

$$1 - \sum_{i=1}^s p_i^2$$

3

$$= 1 - (.2^2 + .2^2 + .2^2 + .2^2 + .2^2) = 1 - .2 = \mathbf{.8}$$

La riqueza de especies en esta comunidad es de 5, el índice de Shannon es de 1.6 y el de Gini-Simpson es de .8. El índice de Shannon y el índice de Simpson son difíciles de interpretar y de comparar entre si ya que ambos se encuentran en diferentes unidades (número de especies, bits por especies y probabilidad).

Si ambos índices los transformamos en número efectivo de especies con las siguientes formulas:

$$\text{Número efectivo de especies} = \exp(x) = \exp(\text{índice de Shannon})$$

4

$$\text{Número efectivo de especies} = 1/(1-x) = 1/(1-\text{índice de Simpson})$$

5

Obtenemos que:

$$\text{Exp}(1.6) = \mathbf{5 \text{ especies efectivas}}$$

6

$$1/(1-.8) = \mathbf{5 \text{ especies efectivas}}$$

7

Como podemos observar una vez transformados los índices de diversidad coinciden en 5, el número efectivo de especies. Esta medida sin duda refleja lo que estamos midiendo; una comunidad con 5 especies con igual número de individuos.

Ahora si calculamos los mismos índices que en el caso anterior y hacemos la transformación para el cálculo de la diversidad verdadera pero con el doble de especies, es decir 10 especies con un número igual de individuos obtenemos que:

$$\text{Índice de Shannon} = \mathbf{2.3}$$

8

$$\text{Índice de Gini-Simpson} = \mathbf{.9}$$

9

$$\text{Exp}(\text{índice de Shannon}) = \mathbf{10}$$

10

$$1/(1-\text{índice de Simpson}) = 10$$

11

A pesar de que en la comunidad se duplico el número de especies el índice de Shannon y el índice de Gini-Simpson no duplicaron su valor (8 y 9). Cuando estos índices son transformados a número efectivo de especies, dan como resultado 10 especies efectivas (10 y 11) reflejando el incremento del doble de la diversidad que la comunidad anterior. En este caso podemos observar que el cálculo de la diversidad verdadera tiene la propiedad de duplicidad mientras que los índices de Shannon y Gini-Simpson no.

Se construyeron perfiles de diversidad para graficar la diversidad alfa en los distintos órdenes de q (0, 1 y 2) para visualizar de mejor manera los patrones de dominancia en las distintas comunidades.

Diversidad beta y gamma.

La diversidad beta se calculó usando la partición multiplicativa de la diversidad (Jost, 2007) mediante las siguientes fórmulas.

$${}^qD_\gamma = {}^qD_\alpha \cdot {}^qD_\beta$$

5

$${}^qD_\beta = {}^qD_\gamma / {}^qD_\alpha$$

6

Para evaluar la diversidad β a distintas escalas consideramos las siguientes descomposiciones, de la más grande a la más pequeña (figura 1):

Diversidad β entre alturas

$${}^qD_{\beta_alturas} = {}^qD_{\gamma_regional} / {}^qD_{\alpha_alturas}$$

7

Diversidad β entre subparcelas de la misma altura

$${}^qD_{\beta_subparcelas} = {}^qD_{\gamma_parcela} / {}^qD_{\alpha_subparcelas}$$

8

Diversidad β entre cuadros de la misma altura

$${}^qD_{\beta_cuadros} = {}^qD_{\gamma_subparcelas} / {}^qD_{\alpha_cuadros}$$

9

Para evaluar si la magnitud de la diversidad β difiere a través de las escalas espaciales de medición, comparamos la disimilitud composicional relativa entre comunidades usando la transformación de la diversidad β propuesta por Jost (2006) para comparar comunidades con distintos números de muestras:

$${}^qDS = 1 - [(1/{}^qD_{\beta} - 1/N)/(1 - 1/N)]$$

10

Donde N es el número de muestras. ${}^qDS = 1$ cuando todas las muestras son diferentes y ${}^qDS = 0$ cuando todas las muestras son idénticas.

Para el cálculo de la diversidad alfa, beta y gamma se usó el paquete Entropart en R.

Se realizaron perfiles de diversidad beta y disimilitud composicional para visualizar de manera gráfica la diversidad beta. También se realizó un dibujo esquemático en donde se muestran los valores crudos de la diversidad beta.

Resultados

Riqueza de especies

En las comunidades de las tres alturas se encontraron 862 individuos, 81 especies, 61 géneros y 27 familias. Tres familias contaron con el 48 % de especies (39): Fabaceae (25 especies), Euphorbiaceae y Burseraceae (7 especies cada una). Las comunidades de altura baja (**AB**) tuvieron un total de 260 individuos y 33 especies, las comunidades de altura intermedia (**AI**) tuvieron un total de 300 individuos y 49 especies y las comunidades de altura superior (**AS**) tuvieron un total de 302 individuos y 59 especies. Los individuos y especies por cada parcela (40 x 40 m) se muestran en la tabla 2.1 y las especies dominantes por altura en la figura 2.2. El 47 % de especies se restringieron a una sola altura, 32 % a dos alturas y 21 % a tres alturas. Las especies que se encuentran en una sola altura son más frecuentes en AS (19 de 38). La proporción más alta de especies con un solo individuo se dio en AS (47.4%), seguido de AB (44.4%) y la AI presentó la menor proporción de especies con un solo individuo (10%) (tabla Anexo). Las comunidades de AB estuvieron dominadas por las especies *Caesalpinia eriostachys* (Fabaceae), *Lonchocarpus constrictus* (Fabaceae) (figura 2.2) que juntas representan el 44.6% de individuos. En las parcelas de AI y AS la dominancia no fue tan marcada como en las comunidades de AB. Las parcelas de AI están dominadas principalmente por *L. constrictus*, *Sebastiania pavoniana* (Euphorbiaceae) y *Euphorbia schlehtendalii* (Euphorbiaceae) que juntas representan el 27 % de individuos, las parcelas de AS están dominadas principalmente por *Hauya elegans* (Onagraceae), *Lysiloma divaricatum* (Fabaceae) y *Psidium sartorianum* (Myrtaceae) que juntos representan el 25 % de individuos (figura 2.2). La cobertura de muestreo regional fue de 98 % y la de parcelas varió entre 87 % y 95 %, lo que indica una cobertura de muestreo suficiente.

Tabla 2-3. Número de individuos y especies por parcela.

Comunidades Altura, msnm	Número de individuos	Número de especies
AB, 275	122	23
AB, 285	138	22
AI, 540	191	41
AI, 554	109	21
AS, 720	94	29
AS, 773	208	48

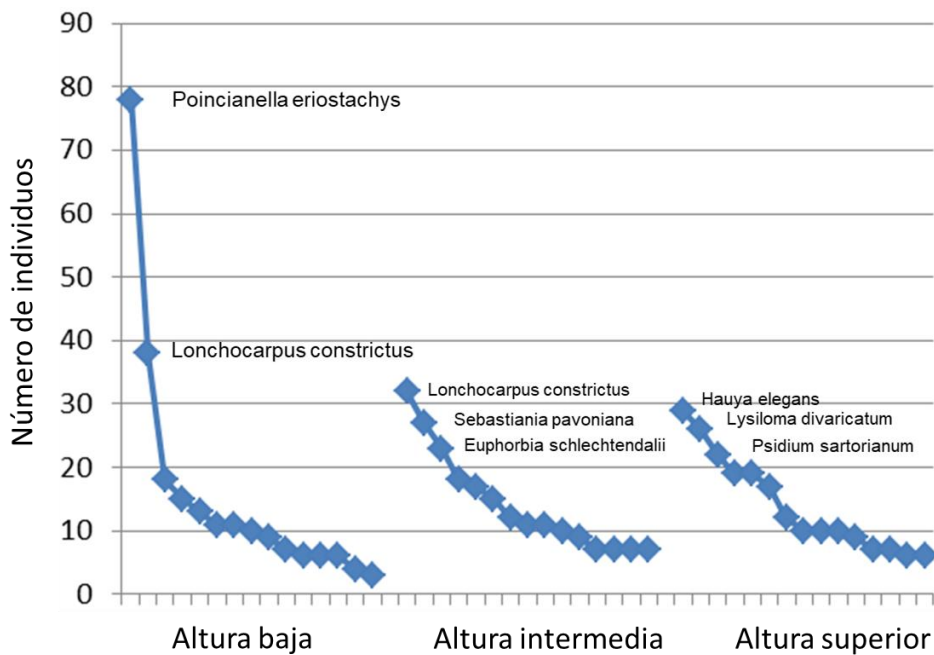


Figura **¡Error! No hay texto con el estilo especificado en el documento..18**. Abundancia de especies por altura. Únicamente se muestran las 15 especies más abundantes de cada altura.

Diversidad alfa y gamma

La mayor diversidad alfa y gamma en las tres escalas (alturas, subparcelas y cuadros) en todos los órdenes de q se registró en AS, seguido de AI y la menor diversidad se registró en AB (figura 2.3, A, B y C; figura 2.6). La diferencia de la diversidad alfa y gamma en las tres escalas entre AS y AB es más del doble que la diferencia entre AS y AI en todos los órdenes de q (figura 2.4 A, B y C; figura 2.6).

Diversidad beta

La diversidad β entre alturas ($\beta_{alturas}$) fue relativamente más alta cuando se consideran especies dominantes ($^2\beta_{alturas} = 2.07$), que cuando se consideran especies comunes ($^1\beta_{alturas} = 1.8$) y raras ($^0\beta_{alturas} = 1.73$). La diversidad β de especies dominantes entre alturas (regional) fue mayor que la de cuadros y subparcelas; las especies dominantes son más diferentes entre alturas que dentro de una misma altura (gráfica 2.4, A). Por el contrario, la diversidad β de riqueza ($q=0$) entre alturas fue más baja que la de subparcelas y cuadros (gráfica 2.4, A); las especies raras son más similares entre alturas que entre los cuadros y subparcelas contiguos de una misma altura. La diversidad β entre subparcelas fue menor que la regional ($\beta_{alturas}$) cuando se consideran especies comunes (figura 2.4, A); las especies comunes son más similares en subparcelas de una misma altura que entre alturas. La diversidad β de los cuadros en las tres alturas fue mayor que la regional y la de subparcelas cuando se consideran especies raras y comunes (figura 2.4, A). Con excepción de la diversidad β de los cuadros de altura baja que mostraron una menor diversidad β de especies comunes que la regional y la de subparcelas de altura superior. Esto significa que las especies raras y comunes son más diferentes en distancias cercanas (entre cuadros contiguos de 10 x 10 m) que entre distancias mayores (entre subparcelas 20 x 20 m y entre alturas) con excepción de especies comunes ($q=1$) en los cuadros localizados en AB (figura 2.4, A). La diversidad β de cuadros y subparcelas en todos los órdenes de q fue mayor en AS (figura 2.4, B y C). La diversidad β de riqueza de subparcelas y cuadros de AI fue más similar a la de AB que a la de AS

y cuando se consideran especies dominantes la diversidad β de AI es más similar a la de AS en comparación con las de AB (figura 2.5, B y C).

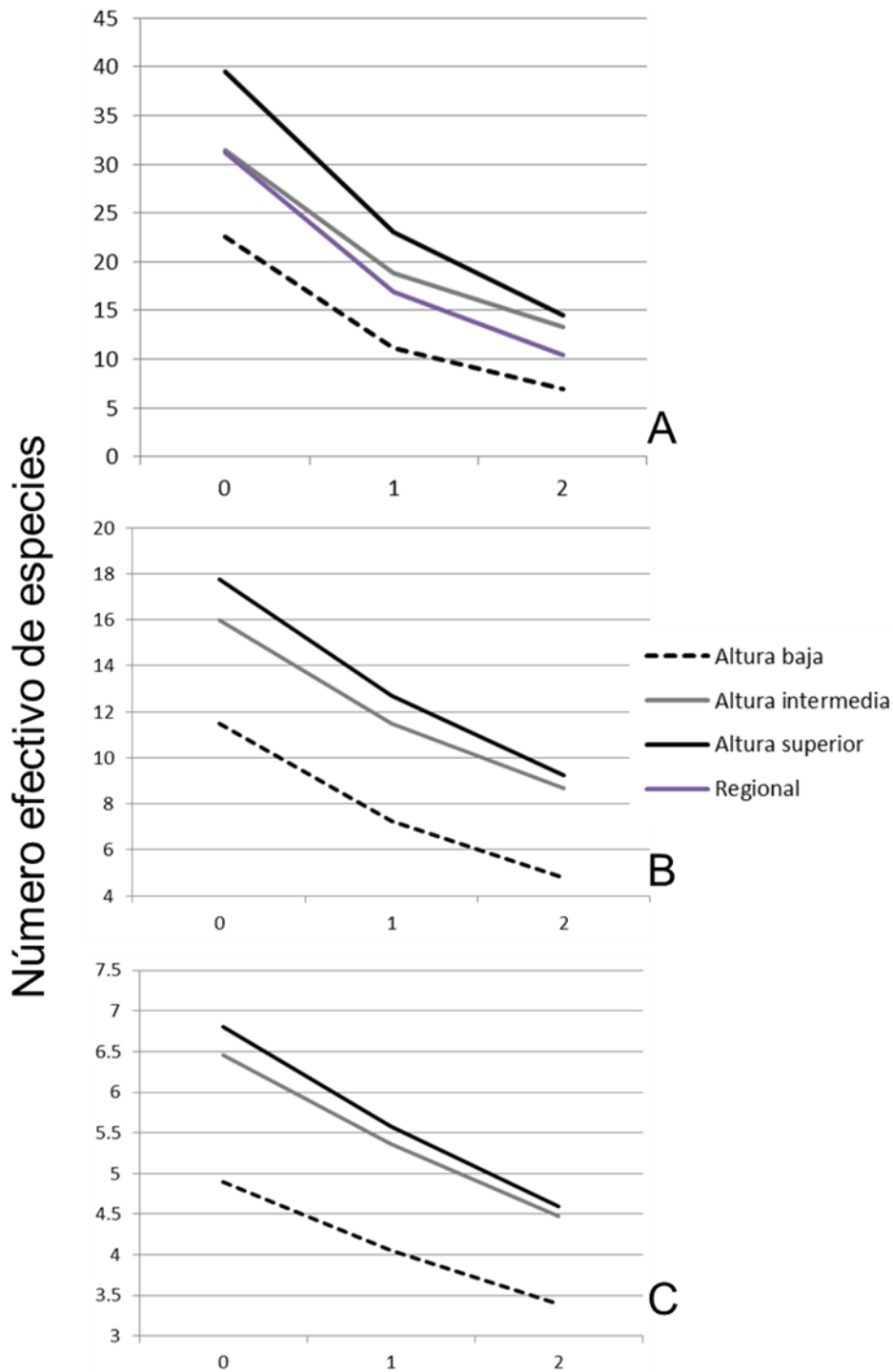


Figura **¡Error! No hay texto con el estilo especificado en el documento..19** Diversidad alfa de parcelas (A), subparcelas (B) y cuadros (C) en las distintas alturas. Q = 0,1 y 2.

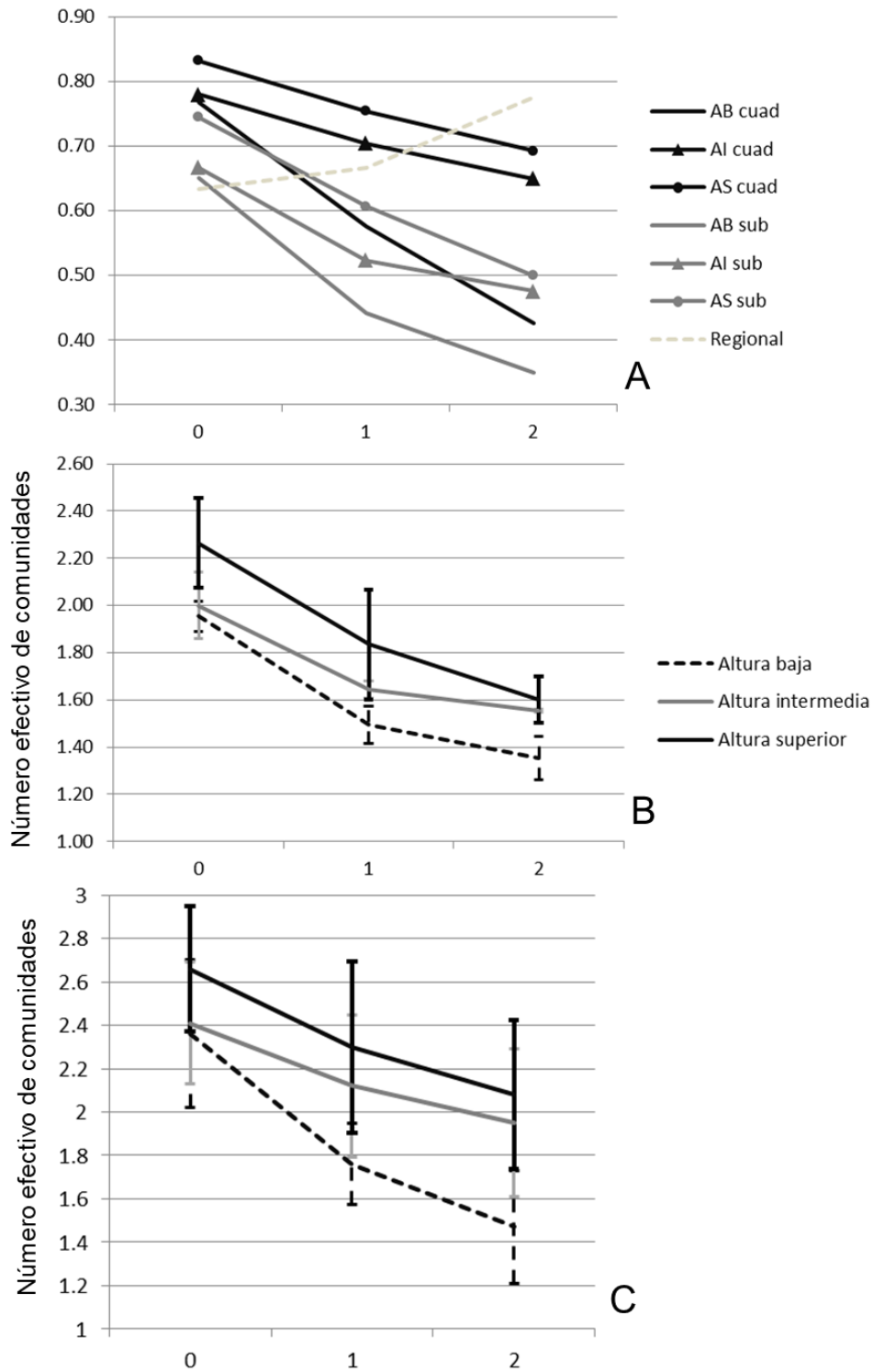


Figura **¡Error! No hay texto con el estilo especificado en el documento..20**. Disimilitud composicional de las comunidades en las tres escalas de medición en las distintas alturas (A). Diversidad beta de subparcelas en las distintas alturas (B) y Diversidad beta de cuadros (C). Q = 0,1 y 2. Barras de error = Desviación estándar.

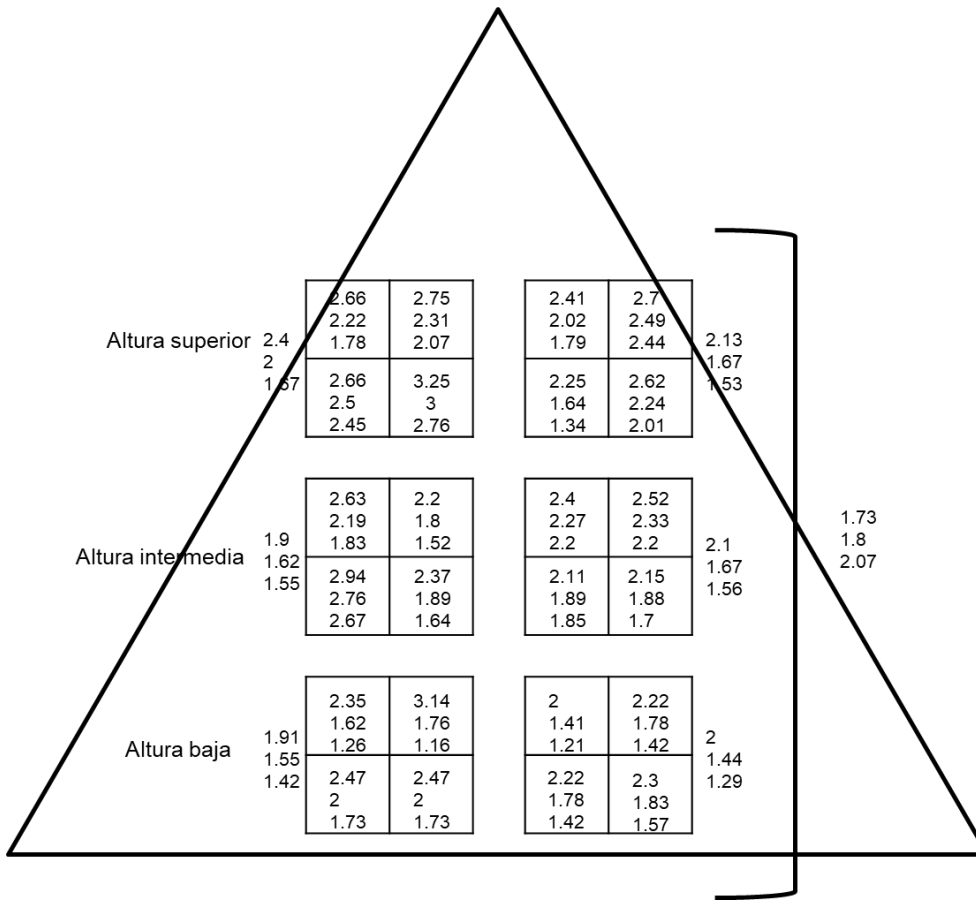


Figura ¡Error! No hay texto con el estilo especificado en el documento..21. Diversidad beta de cuadros, subparcelas y alturas. Dentro de cuadros diversidad beta de 4 cuadros de 10 x 10 m. Fuera de parcela (cuadro grande) diversidad beta de subparcela en cada parcela. Llave diversidad beta entre alturas. Arriba $q = 0$; En medio $q = 1$; Abajo $q = 2$.

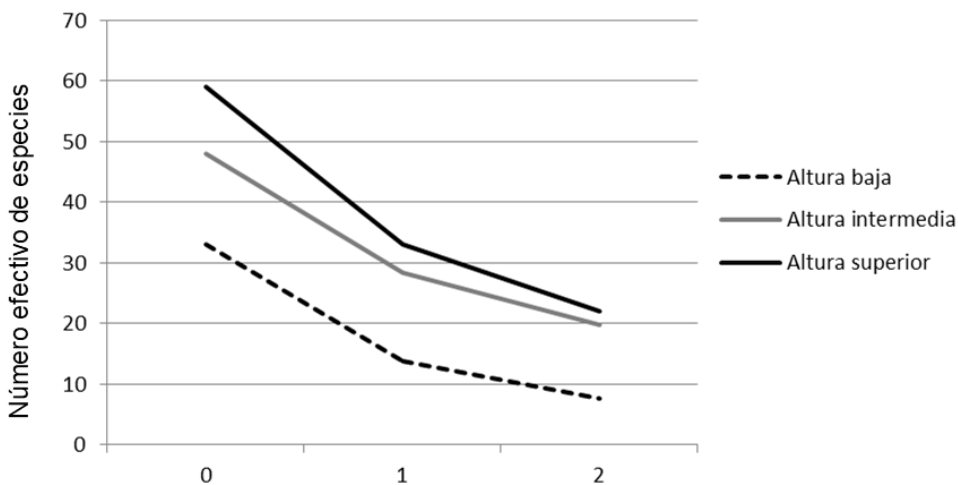


Figura ¡Error! No hay texto con el estilo especificado en el documento..22. Diversidad gamma de comunidades en las distintas alturas. $Q = 0, 1$ y 2 .

Discusión

En este trabajo se analizó la diversidad alfa, beta y gamma del BTC a través de un gradiente altitudinal en distintas escalas con el objetivo de conocer a profundidad como está distribuida la diversidad de comunidades localizadas bajo diferentes climas dentro de este bosque. Para México no encontramos trabajos en los cuales se haya desarrollado la metodología propuesta por Jost (2007) empleada en esta investigación para el estudio de la diversidad de árboles en el BTC.

Los resultados muestran una mayor diversidad alfa en las comunidades de AS (~750 msnm) y AI (~500 msnm), que cuentan con clima semicálido subhúmedo, en comparación con las comunidades de AB (~250 msnm) en donde prevalece un clima semiárido. La menor diversidad alfa en AB parece estar relacionada con el clima y la dominancia de especies. El establecimiento de especies en el BTC está directamente relacionado principalmente con la disponibilidad de agua (Borchert *et al.* 1994). Tomando en cuenta el clima de cada altura, en las comunidades de AS y AI en donde el clima es subhúmedo la disponibilidad de agua es mayor en comparación con las comunidades localizadas a AB en donde el clima es semiárido. En consecuencia, mas especies pueden desarrollarse en comunidades de AS y AI lo que puede hacer que su diversidad alfa sea mayor en comparación con las comunidades de AB. La dominancia de especies fue mayor en las comunidades de AB en donde la diversidad fue menor con respecto a la diversidad de AI y AS. Esto concuerda con lo encontrado en otros estudios en donde la dominancia de especies provoca una disminución en la diversidad en el BTC (Gentry 1995; Trejo y Dirzo 2002; Dzib-Castillo *et al.* 2014).

En este trabajo las especies de la familia Fabaceae fueron las más abundantes esto coincide con estudios de diversidad de árboles reportados en la mayoría de regiones en donde se distribuye el BTC (Gentry 1995). En AB las especies *Caesalpinia eriostachys* y *Lonchocarpus constrictus*, ambas de la familia Fabaceae, fueron las especies dominantes, esto se puede deber a que en Centroamérica, región muy cercana a nuestra área de estudio, la presencia y

abundancia de estos géneros son excepcionalmente superiores con respecto a las demás regiones en donde se distribuye el BTC (Gentry 1995, p182).. En AI la especie más abundante pertenece a Fabacea (*L. constrictus*), la segunda (*Sebastiania pavoniana*) y tercer especie (*Euphorbia schlechtendalii*) más abundantes pertenecen a Euphorbiaceae, coincidiendo con lo reportado para otros BTC de México, particularmente con los de Occidente, en donde la familia Euphorbiaceae es la segunda familia, después de Fabaceae, con más especies dominantes (Gentry 1995). En AS, contrastando con AB y AI, dos de las tres especies más abundantes *Hauya. elegans* (Onagracea) y *Psidium sartorianum* (Myrtaceae) no pertenecen a Fabaceae ni a las especies comúnmente dominantes dentro del BTC (Euphorbiaceae, Burseraceae) en México (Gentry 1995). No encontramos reportes en comunidades de BTC en México en donde se reporten una dominancia de especies de Onagraceae y Myrtaceae como lo visto en comunidades de AS (Balvanera *et al.* 2002; Trejo y Dirzo 2002; Pineda-García *et al.* 2007; Rocha-Loredo *et al.* 2010; Dzib-Castillo *et al.* 2014; Zacarías-Eslava *et al.* 2011; Mendez-Toribio *et al.* 2014). La familia Myrtaceae ha sido reportada como especie dominante principalmente en las Antillas y Sudamérica (Gentry 1995).

La metodología y las escalas para el estudio de la diversidad del BTC son diferentes en algunos trabajos que han abordado cuantitativamente su análisis, por lo que naturalmente existen diferencias en los resultados de la medición de la diversidad entre los distintos estudios. En este trabajo se colocaron 2 parcelas (40 x 40) m en AB, AI y AS, que equivale a 0.32 ha de área de estudio por altura, en donde se encontraron una riqueza de especies de 38, 48 y 59 respectivamente. Estos resultados pueden compararse con un estudio llevado a cabo en Chamela, Jalisco (Balvanera *et al.* 2002) en el cual el área de estudio de 0.3 ha es similar al de 2 parcelas de este trabajo (0.3 vs .32 ha). En la investigación llevada a cabo en Chamela se colocaron 8 transectos de 0.3 ha cada uno en donde encontraron valores de riqueza de especies en cada transecto que van de 27-64 especies, como se puede observar el trabajo de Chamela se presentaron los valores más bajos (27 especies) y más altos (64 especies) de riqueza de especies. La mayor diferencia en riqueza de especies entre los transectos de 0.3 ha de Chamela

puede ser el resultado de su localización. Ya que algunos transectos se encuentran en la cima de cerros lo que puede provocar valores bajos de riqueza de especies debido a la alta exposición solar, poca retención de agua y vientos fuertes y en la base de montañas en donde la humedad y disponibilidad de nutrientes es mayor lo que puede permitir una mayor diversidad (Murphy y Lugo 1995)

En esta investigación la mayor diversidad por parcela (40 x 40 m, 0.16 ha) se registró en una localizada en AS (~773 msnm) con 49 especies y la menor en AB (~275) con 22 especies. Estos resultados están en el intervalo de resultados de riqueza de especies encontrados por Trejo y Dirzo (2002) quienes estudiaron con transectos Gentry (10 transectos de 50 x 2 m que suman 0.1ha y se cuentan árboles >2.5 cm) 20 sitios en donde se distribuye el BTC en México y encontraron valores máximos y mínimos de riqueza de especies de árboles de 90 y 22. En nuestro trabajo el menor número de especies (22) se registró en las parcelas que se encuentran bajo un clima seco (B) esto coincide con lo encontrado por Trejo y Dirzo (2002) quienes también reportaron el menor número de especies de árboles en comunidades con este clima. En este estudio en las parcelas de AB el promedio del número efectivo de especies cuando se consideran especies comunes ($q = 1$) fue menor (16.89 especies efectivas) que cualquier valor reportado para las 20 comunidades del BTC por Trejo y Dirzo (2002) (17.1-64.7 especies efectivas). Esto se puede deber a que en las parcelas de AB se localizan en un clima que es de los más secos en donde se distribuye el BTC en México (Trejo 1999) lo que puede estar afectando en el establecimiento de especies debido a la baja disponibilidad de agua (Murphy y Lugo 1995). En otro trabajo, que sigue la misma metodología de Gentry, analizaron cuatro comunidades de 0.1 ha de BTC en Michoacán México (Pineda-García *et al.* 2007) en donde obtuvieron una riqueza de especies de 29, 31, 39 y 40 especies. Estos valores se encuentran dentro de los resultados obtenidos de riqueza de especies de parcelas (.16 ha) en este trabajo (23, 22, 41, 21, 29, 48). Los resultados del BTC de Michoacán son parecidos a los encontrados en esta investigación a pesar de que el área de estudio es menor. Esto puede significar que el BTC de Michoacán sea más

diverso. La causa de esto probablemente sea que en el estudio de Michoacán se llevó a cabo en la Cuenca del Balsas, sitio en donde se ha reportado al BTC como de los más diversos en México (Gentry 1995; Trejo y Dirzo 2002).

En otros trabajos han optado por el estudio de la diversidad del BTC con parcelas circulares. Un estudio llevado a cabo en un BTC de la depresión central de Chiapas colocaron 96 parcelas circulares de 0.1ha distribuidos en tres sitios de BTC (Rocha-Loredo *et al.* 2010) y reportaron en cada sitio valores promedio menores de riqueza de especies (18, 13 y 14) que las parcelas aquí estudiadas (0.16 ha; 22-49 especies), esto se puede deber a la mayor área de estudio de las parcelas de este trabajo. Sin embargo, el valor de $q = 1$ (13.46) de uno de los sitios de Chiapas es mayor al número efectivo de especies cuando $q = 1$ de tres parcelas de 0.16 ha en este trabajo (11.2 AB, 11.1 AB y 13.2 AI). Esto indica que a pesar de que un sitio del BTC de Chiapas tiene menor área de estudio y un menor número de especies, la diversidad cuando $q = 1$ es incluso mayor que algunas parcelas de esta investigación. La mayor diversidad de algunas parcelas en la investigación de Chiapas puede ser producto de que el área de estudio se encuentra entre zonas transicionales de vegetación lo que puede implicar una dominancia baja y una distribución casi equitativa de los individuos de cada especie que aumentan la diversidad de esas parcelas.

En otro trabajo en Campeche (Dzib-Castillo *et al.* 2014) se reportaron para 27 parcelas circulares de 500m² valores de $q_0 = 11$, $q_1 = 6.75$ y $q_2 = 1.58$, resultando que los valores de diversidad alfa en todos los órdenes de q son menores a los encontrados en las subparcelas (20 x 20 m, 400 m²) de esta investigación ($q_0 = 15.08$, $q_1 = 10.18$ y $q_2 = 6.94$), a pesar que las parcelas de Campeche presentan 100 m² más de área. La menor diversidad se puede deber a que el estudio en Campeche se llevó a cabo en una zona con áreas de cultivo próximas lo que puede mermar en la diversidad de especies del BTC de esa región. En Michoacán (Zacarias-Eslava *et al.* 2011) reportaron en parcelas circulares de 400 m² valores de $q_0 = 23$ y de $q_2 = 8.3$ valores por encima de los valores de las subparcelas de este trabajo ($q_0 = 15.08$ y $q_2 = 6.94$). La mayor diversidad presentada en el trabajo

de Michoacán puede deberse a que la región se encuentra en terrenos con pendientes leves $< 10^\circ$ en donde el establecimiento de especies es mayor en comparación con las zonas en donde las pendientes son más pronunciadas (Gentry 1995), como las que se encuentran en la zona de estudio de nuestro trabajo.

A una menor escala, en este trabajo el promedio de la diversidad alfa de cuadros (10 x 10 m) fue de $q_0 = 6.06$, $q_1 = 4.9$ y $q_2 = 4.8$ estos valores son menores a los reportados en un trabajo realizado en un BTC de Tzirtzícuaru Michoacán en parcelas de 10 x 10 m (Méndez-Toribio *et al.* 2014) donde la riqueza promedio de especies (q_0) fue de 10 especies $q_1 = 7.24$ y $q_2 = 5.55$ especies efectivas. En otro trabajo en Chamela, Jalisco en donde también se midió la diversidad en cuadros de 10 x 10 m (Balvanera *et al.* 2002) encontraron un promedio de riqueza de especies de 8.69 ($q = 0$) y un valor máximo promedio de 14.43 cuando $q = 1$, el promedio de riqueza de especies es superior al encontrado en esta investigación (6.06) y el valor máximo de $q=1$ de 14.43 es casi el triple de la diversidad alfa promedio de cuadros de esta investigación (4.95). La causa de la menor diversidad de los cuadros de 10 x 10 de este trabajo con respecto a los trabajos de Michoacán y Jalisco puede ser producto de la diferencia de climas entre los sitios de estudio. Como se ha mencionado anteriormente, en este trabajo se localizan algunas parcelas en un clima de los más secos en donde se distribuye el BTC. Esto puede provocar una disminución en la diversidad en comparación con climas más húmedos como los presentes en los trabajos de Michoacán y Jalisco.

El estudio de la diversidad beta del BTC en México está relativamente poco estudiada en comparación con la diversidad alfa. En este trabajo se analizó la diversidad beta entre parcelas localizadas en tres alturas y entre cuadros de 10 x 10 m dentro de las parcelas de una misma altura y encontramos que la diversidad beta de especies raras es mayor entre cuadros dentro de parcelas de una misma altura que entre alturas. En un trabajo llevado a cabo en Chamela Jalisco (Balvanera *et al.* 2002), con un método de estudio de la diversidad beta parecido al de este trabajo, evaluaron la diversidad beta de transectos de 0.3 ha localizados

en tres microcuencas y dentro de cada transecto analizaron la diversidad beta de 10 cuadros de 10 x 10 m (0.01 ha). Estos autores también encontraron una diversidad beta mayor entre cuadros de 10 x 10 dentro de un mismo sitio que entre distintos sitios. La mayor diversidad beta entre comunidades vecinas (cuadros de 10 x 10 m) en comparación con comunidades localizadas a mayor distancia ya ha sido documentada en el BTC (Janzen 1970; Hubbell 1979;). La alta diversidad beta de especies raras entre comunidades vecinas (en este caso mayor diversidad beta entre cuadros contiguos de 10x 10) se puede deber a una estrategia de defensa de las especies en contra de la herbivoría. Los individuos de una misma especie procuran estar lo suficientemente distanciados para evitar ser potencialmente más susceptibles de ser atacados por un mismo herbívoro que ataca a miembros de su misma especie (efecto Janzen-Connell). Al estar distanciados evitan que el herbívoro pueda pasar fácilmente de un individuo a otro evitando de esta manera la depredación por herbivoría y al mismo tiempo ayudan al mantenimiento de la diversidad en los bosques tropicales (Hubbell 1979; Janzen 1970).

La mayor diversidad entre cuadros contiguos (10 x 10 m) es de especies raras mientras que entre alturas la mayor diversidad beta es de especies dominantes. Las especies dominantes no fueron las mismas en las distintas alturas. Esto indica que las especies dominantes están muy bien adaptadas a las condiciones climáticas de cada altura, por eso mismo son exitosas y dominan en las comunidades (Gentry 1995). Sin embargo, como están sumamente adaptadas a determinadas condiciones climáticas no pueden llegar a dominar zonas en donde las condiciones climáticas no les favorecen (Gentry 1995). En suma, las condiciones climáticas a través del gradiente altitudinal pueden ser las responsables de la diversidad beta de especies dominantes entre alturas.

Conclusiones

Las comunidades que se encuentran bajo un régimen ambiental más húmedo presenten una mayor diversidad en comparación con las comunidades que están bajo un clima seco. La diversidad beta de especies raras es mayor entre comunidades contiguas (cuadros de 10 x 10 m) de una misma altura y un mismo clima que entre comunidades que se encuentran en distintas alturas y distintos climas. La diversidad beta de especies dominantes es mayor entre comunidades de alturas y climas diferentes que entre comunidades de una misma altura y un mismo clima.

Bibliografía

- Angiosperm Phylogeny Group .2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Bot J Linn Soc* **161**:105–21.
- Balvanera B et al. . 2002. Patterns of b-diversity in a Mexican tropical dry forest. *J Veg Sci* **13**:145-158
- Barthlott W et al. 1996. Global distribution of species diversity in vascular plants: towards a world map of phytodiversity. *Erdkunde* **50**:317–327.
- Cavender-Bares J et al. 2006. phylogenetic structure of floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecol* **87**:109-122
- Cavender-Bares J, Kozak KH, Fine PV y Kembel SW. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecol Lett* **12**: 693–715.
- De-Nova JA *et al.* 2015. Insights into the historical construction of species-rich Mesoamerican seasonally dry tropical forests: the diversification of *Bursera* (Burseraceae, Sapindales). *Phytologist* **193**: 276–287
- Dryflor et al. . 2016. Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science* **353**:1383-1387.
- Dryflor *et al.* . 2016. Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science* **353**:1383-1387.
- Dzib-Castillo B et al. . 2014. Estructura y composición en dos comunidades arbóreas de la selva baja caducifolia y mediana subcaducifolia en Campeche, México. *Rev Mex Biodivers* **85**:167-178.
- Emerson BC y Gillespie RG. 2008. Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time. *Trends Ecol. Evol.* **23**: 619–630.
- Faith DP. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biol Conserv* **61**:1–10.
- Freire-Moro M et al. 2015. The Role of Edaphic Environment and Climate in Structuring Phylogenetic Pattern in Seasonally Dry Tropical Plant Communities. *Plos One* **10**:1-18.
- García E. 1981. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Koeppen para Adaptarlo a las Condiciones de la República Mexicana. Offset Larios. México. 246 p.

Gentry A. H. 1995 Diversity and floristic composition of neotropical dry forests, 146-194. En: H. A. Mooney, S. H. Bullock, & E. Medina (eds.), Dry tropical forests, Cambridge University Press, Cambridge.

Hardin G. 1966. The competitive exclusion principle. *Science* **131**:1292–1297.

Harrison S y Cornell H. 2008. Toward a better understanding of the regional causes of local community richness. *Ecol Lett* **11**:969–979.

Harvey, PH y Pagel. MD.1991. The comparative method in evolutionary biology. Oxford University

Hijmans *et al.* 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.*, **25**: 1965–1978.

Hill MO. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecol* **54**:427–432.

Honorio-Coronado *et al.* 2015. Phylogenetic diversity of Amazonian tree communities. *Diversity Distrib* **21**:1295–1307.

Hubbell SP. 1979. Tree Dispersion, Abundance, and Diversity in a Tropical Dry Forest. *Science* **203**: 1299-1309.

Hubbell SP. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, EUA.

INEGI. 2005. Marco Geoestadístico Municipal 2005, versión 3.1. Recuperado de http://www3.inegi.org.mx/contenidos/app/mexicocifras/datos_geograficos/20/20052.pdf

Janzen DH.1970. Herbivores and the Number of Tree Species in Tropical Forest. *Am Nat.* **104**:501-528

Jost L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos* **113**:363–375.

Jost L. 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecol* **88**:2427–2439.

Kembel SW *et al.* 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics.* **26**: 1463-1464.

Kembel SW y Hubbel SP. 2006. The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. *Ecol. Soc. Am.* **87**:86-89

Kessler M. 2002. The elevational gradient of Andean plant endemism: varying influences of taxon-specific traits and topography at different taxonomic levels. *J Biogeogr* **29**:1159–1165.

Körner C y Ohsawa M. 2005. Mountain systems. En *Ecosystems and human well-being: findings of the Condition and Trends Working Group v.1: current state and trends*, Hassan RM, Scholes UR, Ash N, Eds, Island Press: Washington, USA,

Körner C. 2000. Why are there global gradients in species richness? Mountains might hold the answer. In: *Trends in Ecology & Evolution* **15**:513–514.

Körner C. 2007. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends Eco Evol* **22**:569–574.

Losos, EC y Leigh Jr EG. 2004. *Tropical forest diversity and dynamism: findings from a large-scale plot network*, Chicago, IL, University of Chicago Press.

Lomolino MV. 2001. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecol Biogeog* **10**:3–13.

Magallón S et al. 2015. A metacalibrated time-tree documents the early rise of flowering plant phylogenetic diversity. *New phytol* **207**:437-453.

Marcon E y Hérault B. 2014. Entropart: An R Package to Measure and Partition Diversity.

Institute for Statistics and Mathematics, Wirtschaftsuniversität Wien

Mayfield MM y Levine JM. 2010. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecol. Lett.* **13**: 1085–1093

Méndez-Toribio M et al. 2014. Composición, estructura y diversidad de la comunidad arbórea del bosque tropical caducifolio en Tziritzícuaru, Depresión del Balsas, Michoacán, México. *Rev Mex Biodivers* **85**:1117–1128.

Murphy G y Lugo AE. 1986. Ecology of tropical dry forests. *Ann Rev Ecol Syst* **17**: 67-88.

Myers JA et al. 2013. Beta-diversity in temperate and tropical forests reflects dissimilar mechanisms of community assembly. *Ecol Lett* **16**:151 – 157

Novotny VY et al. 2002. Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest. *Nature* **416**:841–844.

Pennington RT, Lavin M y Oliveira-Filho A. 2009. Woody plant diversity, evolution and ecology in the tropics: perspectives from seasonally dry tropical forests. *The Annual Review of Ecol., Evol Syst* **40**: 437–457.

Pineda-García FL, Arredondo-Amezcuca y Ibarra-Manríquez G. 2007. Riqueza y diversidad de especies leñosas del bosque tropical caducifolio El Tarimo, cuenca del Balsas, Guerrero. *Rev Mex Biodivers* **78**:129-139.

Quesada M *et al.* . 2009. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: Review and new perspectives. *Forest Ecology and Management* **258**:1014–1024

Quian H Hao Z y Zhang J. (2014). Phylogenetic structure and phylogenetic diversity of angiosperm assemblages in forests along an elevational gradient in Changbaishan, China. *Journal of Plant Ecology* **7**:154–165

Quian H, Chen S y Zhang JL. 2017. Disentangling environmental and spatial effects on phylogenetic structure of angiosperm tree communities in China. *Nature* **7**:1-8.

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

Ricklefs R.E. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecol. Lett.* **7**:1–15.

Ricklefs RE. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* **235**:167–171.

Rocha-Loredo AG, Ramírez-Marcial N y González-Espinosa M. 2010. Riqueza y diversidad de árboles del bosque tropical caducifolio en la Depresión Central de Chiapas. *Bol. Soc. Bot. Méx.* **87**:99-113.

Rosenzweig ML. 1995. *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge, UK:Cambridge University Press.

Roughgarden J. 1983. Competition and theory in community ecology. *Am. Nat.* **122**:583–601.

Sanchez-Azofeifa *et al.* 2013 *Tropical Dry Forests in the Americas*. CRS Press. Boca Raton.

Swenson NG *et al.* 2006. The problem and promise of scale dependency in community phylogenetics. *Ecology* **87**:2418–2424.

Swenson NG *et al.* 2007. The influence of spatial and size scales on phylogenetic relatedness in tropical forest communities. *Ecology* **88**:1770–1780.

Tiede Y. 2016. Phylogenetic niche conservatism does not explain elevational patterns of species richness, phylodiversity and family age of tree assemblages in andean rainforest. *Erkunde* **70**:83-106.

Tilman, D. 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proc Natl Acad Sci (U S A)* **101**:10854–10861.

Trejo I y Dirzo R. 2002. Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodivers Conserv* **11**: 2063–2084.

Trejo-Vasquez I. 1999. El clima de la selva baja caducifolia en México. *Investigaciones geográficas* **39**:40-52.

Trucker C. 2016. A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology. *Biol. Rev.* **92**:698–715.

Vamosi SM et al. 2009. Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Mol. Ecol.*, **18**: 572–592.

Webb CO, Ackerly DD y Kembel SW. 2008. Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics* **24**:2098–100.

Webb CO, Ackerly DD y McPeck MA. 2002 Phylogenies and community ecology. *Annu Rev Ecol Syst* **33**:475–505.

Webb CO, Donoghue MJ. 2005. Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. *Mol Ecol Notes* **5**:181–3.

Webb CO. 2000. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *Am Nat* **156**:145–55.

Whittaker RH. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* **21**:213–251.

Wiens JJ y Donoghue MJ. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends Ecol. Evol* **19**:639–644.

Wikström N, Savolainen V y Chase MW. (2001) Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* **268**:2211–2220.

Williams JN, Kelly CK. 2013. Deconstructing the signal: phylogenetic structure, elevation change and the implications for species coexistence. *Evol Ecol Res* **15**: 503-525.

Zacarías-Eslava LE et al. . 2011. Composición, estructura y diversidad del cerro El Águila, Michoacán, México. *Rev Mex Biodivers* **3**:854–869.

Zhang Z y Huang H .2007. Turing's Formula Revisited. *J Quant Ling* **14**:222–241.

Anexo

Tabla de especies por parcela (40 x 40 m).

Especie	Familia	AB	AB	AI	AI	AS	AS
<i>Acacia cochliacantha</i>	Fabaceae	0	2	1	0	1	0
<i>Amphipterygium adstringens</i>	Anacardiaceae	9	6	3	1	1	0
<i>Apoplanesia paniculata</i>	Fabaceae	7	4	18	0	0	0
<i>Bonellia macrocarpa</i>	Primulaceae	1	0	2	0	0	4
<i>Bourreria andrieuxii</i>	Boraginaceae	0	0	15	0	0	2
<i>Bunchosia strigosa</i>	Malpighiaceae	0	0	1	0	0	2
<i>Bursera excelsa</i>	Burseraceae	0	1	2	8	4	5
<i>Bursera fagaroides</i>	Burseraceae	3	4	1	4	3	3
<i>Bursera heteresthes</i>	Burseraceae	0	0	0	5	12	7
<i>Bursera instabilis</i>	Burseraceae	0	2	0	0	0	1
<i>Bursera laurihuertae</i>	Burseraceae	3	3	0	0	0	1
<i>Bursera sp. 1</i>	Burseraceae	0	0	0	0	3	0
<i>Bursera schlechtendalii</i>	Burseraceae	0	0	0	1	0	1
<i>Caesalpinia coriaria</i>	Fabaceae	0	0	3	0	0	0
<i>Calliandra caeciliae</i>	Fabaceae	0	0	7	0	0	0
<i>Calliandra tergemina</i>	Fabaceae	0	0	0	0	0	4
<i>Cascabela ovata</i>	Apocynaceae	0	0	0	1	1	2
<i>Casearia tremula</i>	Salicaceae	0	6	5	0	1	2
<i>Ceiba aesculifolia</i>	Malvaceae	0	1	0	0	3	1
<i>Chloroleucon mangense</i>	Fabaceae	0	1	4	2	0	1
<i>Cnidocolus tubulosus</i>	Euphorbiaceae	0	0	2	0	0	1

<i>Coccoloba liebmannii</i>	Polygonaceae	1	0	1	1	4	0
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	Bixaceae	0	0	1	0	2	4
<i>Cordia elaeagnoides</i>	Boraginaceae	0	0	2	0	0	0
<i>Cordia truncata</i>	Boraginaceae	1	0	0	0	0	0
<i>Cordia guerckeana</i>	Boraginaceae	0	0	2	1	0	3
<i>Cordia truncatifolia</i>	Boraginaceae	0	0	1	0	0	0
<i>Coursetia glandulosa</i>	Fabaceae	0	0	0	0	0	10
<i>Croton septemnervius</i>	Euphorbiaceae	0	13	11	0	3	1
<i>Diospyros salicifolia</i>	Ebenaceae	0	0	0	0	2	2
<i>Erythroxylum havanense</i>	Erythroxylaceae	0	0	4	13	1	1
<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	Euphorbiaceae	0	0	23	0	5	14
<i>Euphorbia</i> sp. 1	Euphorbiaceae	0	0	0	0	0	1
Fabaceae sp. 1	Fabaceae	0	0	1	0	1	2
<i>Forchhammeria pallida</i>	Capparaceae	2	0	1	0	0	1
<i>Fridericia costaricensis</i>	Bignoniaceae	0	0	0	0	0	2
<i>Gliricidia sepium</i>	Fabaceae	0	0	0	0	1	0
<i>Guapira petenensis</i>	Nyctaginaceae	0	0	0	0	0	1
<i>Guettarda elliptica</i>	Rubiaceae	9	0	0	0	0	0
<i>Gyrocarpus mocinoi</i>	Hernandiaceae	1	0	2	1	0	3
<i>Haematoxylum brasiletto</i>	Fabaceae	1	0	0	0	0	0
<i>Handroanthus impetiginosus</i>	Bignoniaceae	0	0	9	0	0	0
<i>Hauya elegans</i>	Onagraceae	0	0	2	0	1	28
<i>Havardia campylacantha</i>	Fabaceae	10	0	7	0	0	0
<i>Helicteres</i> sp. 1	Malvaceae	0	0	0	0	0	1
<i>Jatropha malacophylla</i>	Euphorbiaceae	0	0	2	1	0	2
<i>Jatropha sympetala</i>	Euphorbiaceae	0	0	2	0	0	1
<i>Leucaena lanceolata</i>	Fabaceae	0	0	2	0	0	10
<i>Lonchocarpus constrictus</i>	Fabaceae	13	25	13	19	5	2

Lonchocarpus guatemalensis	Fabaceae	0	0	0	0	0	10
Lonchocarpus_sp.1	Fabaceae	0	0	0	0	0	1
Lysiloma divaricatum	Fabaceae	0	1	3	4	20	6
Maclura tinctoria	Moraceae	0	0	0	0	2	2
Malpighia mexicana	Malpighiaceae	1	0	3	0	3	9
Malvaceae sp 1.	Malvaceae	0	0	0	0	1	1
Mimosa acantholoba	Fabaceae	2	16	1	1	2	0
Mimosa arenosa	Fabaceae	0	1	0	0	0	0
Myrospermum frutescens	Fabaceae	0	0	2	2	1	0
Pisonia aculeata	Nyctaginaceae	0	1	0	0	0	0
Pithecellobium dulce	Fabaceae	4	0	0	0	0	0
Pithecellobium seleri	Fabaceae	0	0	3	0	0	0
Plumeria rubra	Apocynaceae	0	0	3	4	1	16
Caesalpinia eriostachys	Fabaceae	40	38	0	0	0	0
Pseudosmodingium multifolium	Fabaceae	0	0	0	0	0	1
Psidium sartorianum	Myrtaceae	0	0	0	0	0	22
Quadrella incana	Capparaceae	1	2	0	0	0	0
Randia laevigata	Rubiaceae	0	0	0	12	0	0
Randia thurberi	Rubiaceae	1	5	6	0	0	0
Roldana eriophylla	Asteraceae	0	0	0	0	0	4
Ruprechtia fusca	Polygonaceae	0	0	2	0	0	0
Sebastiania pavoniana	Euphorbiaceae	2	1	13	14	0	0
Senna atomaria	Fabaceae	0	0	0	0	1	0
Senna skinneri	Fabaceae	0	0	0	11	5	0
Senna sp. 1	Fabaceae	0	1	0	0	0	0
Sideroxylon celastrinum	Sapotaceae	2	1	0	3	2	5
Spondias purpurea	Anacardiaceae	0	0	3	0	0	0
Swietenia humilis	Meliaceae	0	0	0	0	2	0
Tabernaemontana_donnell	Apocynaceae	0	0	0	0	0	1

-smithii							
Tecoma stans	Bignoniaceae	0	0	0	0	0	1
Thouinia paucidentata	Sapindaceae	8	3	2	0	0	2
Zanthoxylum arborescens	Rutaceae	0	0	0	0	0	1

