

<https://doi.org/10.15517/rev.biol.trop..v71i1.50771>

Diversidad y estructura del bosque de niebla en la Sierra Madre de Chiapas, México

Rubén Martínez-Camilo^{1*};  <https://orcid.org/0000-0002-9057-8601>

1. Unidad Villa Corzo, Facultad de Ingeniería, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, km 3 carretera Villa Corzo – ejido Monterrey, C.P. 30520 Villa Corzo, Chiapas, México; ruben.martinez.cam@gmail.com (Correspondencia)

Recibido 28-VI-2022. Corregido 02-XII-2022. Aceptado 19-IV-2023.

ABSTRACT

Diversity and structure of the cloud forest in the Sierra Madre de Chiapas, Mexico.

Introduction: Cloud forests are noted for their narrow distribution in tropical mountain systems. Floristically, they are complex and heterogeneous, with gaps in information that hinder the understanding of how their diversity and structure vary.

Objective: To analyze patterns of diversity, structure, and composition of the cloud forest in Mexico.

Methods: We counted and measured woody plants in forty 0.1 ha plots from five sites in approximately 200 km along the Sierra Madre of Chiapas, Mexico (1 700 - 2 100 m.a.s.l.). We used three statistical methods: analysis of variance (diversity true and structure among sites), simple regression and multivariate statistics (climate and elevation).

Results: We recorded 4 021 individuals (220 species, 60 families). In true diversity, we only found differences for species richness, with a slight increase toward the central part of the area. Diversity was constant for common and dominant species. We found no differences in tree density or basal area between sites. However, there was less density and more basal area at higher elevations. Beta diversity and differentiation in floristic composition are high and important between plots of the same site, and they increase with distance between sites.

Conclusions: Beta diversity and floristic differentiation significantly contribute to variation in the cloud forest. Climatic variables and altitude have different effects on diversity and structure.

Key words: montane forests; conservation; disturbance; environmental gradient; patterns of diversity; Mesoamerican region.

RESUMEN

Introducción: Los bosques de niebla se caracterizan por su distribución insular en sistemas montañosos tropicales. Florísticamente son complejos y heterogéneos, y con vacíos de información que afectan la comprensión de cómo varía su diversidad y estructura.

Objetivo: Analizar los patrones de diversidad, estructura y composición del bosque de niebla en México.

Métodos: Contamos y medimos plantas leñosas en 40 parcelas de 0.1 ha de cinco sitios en aproximadamente 200 km a lo largo de la Sierra Madre de Chiapas, México (1 700 - 2 100 m.s.n.m.). Usamos tres métodos estadísticos: análisis de varianza (diversidad verdadera y estructura entre sitios), regresión simple y métodos multivariados (clima y elevación).

Resultados: Registramos 4 021 individuos (220 especies, 60 familias). En la diversidad verdadera, solo encontramos diferencias en riqueza de especies, con un ligero incremento hacia la parte central del área. La diversidad fue constante para especies comunes y dominantes. No encontramos diferencias en la densidad de árboles o área basal entre los sitios. Sin embargo, hubo menor densidad y mayor área basal a mayores elevaciones. La



diversidad beta y la diferenciación en la composición florística es alta e importante entre las parcelas de un mismo sitio y se incrementa con la distancia entre los sitios.

Conclusiones: La diversidad beta y la diferenciación florística contribuyen significativamente en la variación del bosque de niebla. Las variables climáticas y la altitud tienen efectos distintos sobre la diversidad y estructura.

Palabras clave: bosque de montaña; conservación; perturbación; gradiente ambiental; patrones de diversidad; Región Mesoamericana.

INTRODUCCIÓN

Las regiones montañosas tropicales se caracterizan por su elevada biodiversidad (Rahbek et al., 2019), que incluye una riqueza importante de tipos de vegetación arbórea y no arbórea distribuidos a lo largo de su gradiente altitudinal. De éstos, destaca un conjunto de comunidades arbóreas muy heterogéneas que se agrupan bajo el nombre de bosque de niebla (bosque mesófilo de montaña, bosque de montaña baja y alta, con su equivalente en inglés *tropical montane cloud forests*). Estas comunidades se distribuyen en un amplio cinturón altitudinal, desde los 1 600 (-800) a los 3 000 m.s.n.m. (Brujinzeel et al., 2010; Villaseñor, 2010), en donde las condiciones ambientales se caracterizan porque la humedad y precipitación son altas y la niebla es frecuente durante la mayor parte del año (Eller et al., 2020; Scatena et al., 2010). Estas condiciones ambientales favorecen la presencia de una elevada riqueza de plantas vasculares y no vasculares que puede ser comparable a la detectada en comunidades vegetales de tierras bajas, como los bosques tropicales lluviosos (Scatena et al., 2010). Pero se diferencia de éstas por una mayor presencia de plantas con hojas esclerófilas y la abundancia de epífitas que muy frecuentemente llegan a tapizar completamente los árboles (Eller et al., 2020).

Las comunidades de bosque de niebla son muy heterogéneas cuando los factores climáticos y topográficos cambian gradualmente y, en mayor medida cuando éstos se presentan de manera abrupta. Estos cambios se observan principalmente con la temperatura y precipitación, incluido el gradiente altitudinal, con el que presentan una fuerte correlación, que favorecen diferencias en los atributos de la comunidad de

plantas del bosque de niebla (Ramírez-Marcial et al., 2001; Williams-Linera et al., 2013). Por ejemplo, la diversidad alfa se incrementa hacia las partes intermedias del gradiente altitudinal (Martínez-Camilo et al., 2018; Williams-Linera et al., 2013) y la composición de especies cambia entre los sitios separados altitudinalmente (Williams-Linera et al., 2013).

La mayoría de los estudios en bosques de niebla en el neotrópico se han enfocado en evaluaciones a lo largo de gradientes altitudinales que favorecen muchos cambios ambientales (Domínguez-Yescas et al., 2020; Jiménez-Paz et al., 2021; Toledo-Garibaldi & Williams-Linera, 2014; Williams-Linera et al., 2013; Worthy et al., 2019). O en la influencia de ciertos rasgos topográficos, como la orientación de la ladera y la consecuente exposición a distintos niveles de radiación o periodicidad solares, que determinan cambios en la diversidad y composición florística (Yirdaw et al., 2015). Sin embargo, no se ha realizado hasta el momento una evaluación que considere un mismo piso altitudinal en una amplia extensión geográfica.

La ubicación de sitios de muestreo distribuidos en una extensa área con escaso contraste altitudinal permitiría captar la variación climática a nivel regional y no tanto por las diferencias altitudinales en un mismo transecto. Las diferencias altitudinales determinan cambios ambientales conforme se asciende en las montañas, por ejemplo, sobre la temperatura, radiación atmosférica y la precipitación (Körner, 2007). Estos cambios hacen que las especies presenten nichos ambientales muy específicos, en donde la capacidad de dispersión de las plantas se limita ya que pocas especies pueden tolerar amplios rangos ambientales. Al establecer sitios de estudio distribuidos a lo largo de

un sistema montañoso, en una misma amplitud altitudinal, las variables ambientales serían más o menos homogéneas. Se esperaría entonces que las comunidades arbóreas también lo fueran, debido a que las especies tendrían mayor capacidad de desplazamiento o dispersión. Esta idea en parte es propuesta por Janzen (1967) que sugiere que la ausencia de una estacionalidad térmica en las regiones tropicales hace que los nichos climáticos de las especies sean más restringidos y limiten su movilidad a lo largo de gradientes térmicos.

La Sierra Madre de Chiapas es un sistema montañoso que se ubica en el sureste de México. Forma parte de la Cordillera Central, un extenso sistema montañoso centroamericano que inicia entre los límites de los estados mexicanos de Chiapas y Oaxaca, recorre Chiapas de manera paralela al Océano Pacífico, y luego atraviesa Guatemala, El Salvador y termina en Honduras. La Sierra Madre de Chiapas se extiende en casi 2.3 grados y aquí se encuentra uno de los bosques mejor conservados y continuos del sureste de México. Sin embargo, los escenarios para su conservación son inciertos. Navarrete et al. (2010) estimaron una pérdida de 50.5 % de estos bosques en un periodo de 26 años (1974 a 2000). Sin embargo, los procesos de deforestación y fragmentación son distintos, dependiendo del contexto social y económico a lo largo de la Sierra Madre de Chiapas, del gradiente altitudinal y de la gestión y conservación mediante las áreas naturales protegidas. Por ejemplo, Cortina-Villar et al. (2012) estimó una pérdida de cobertura boscosa del 12 % del área total de tres áreas naturales protegidas (Reservas de la Biosfera El Triunfo y La Sepultura, Área de Protección de Flora y Fauna La Frailescana).

Considerando la cobertura y conservación del bosque de niebla en la Sierra Madre de Chiapas, es posible realizar distintos puntos de muestreo para determinar el nivel de heterogeneidad de los bosques de niebla y evaluar el efecto de variables ambientales sobre sus atributos. Por lo que en este estudio se evaluó la variación del bosque de niebla en cinco sitios de la Sierra Madre de Chiapas. Los objetivos de

este estudio fueron: (1) analizar los patrones de diversidad y estructura del bosque de niebla en la Sierra Madre de Chiapas y (2) determinar su diferenciación florística a lo largo de su área de distribución natural. Para determinar el nivel de influencia de variables climáticas sobre los atributos evaluados del bosque de niebla, se consideraron dos variables: la precipitación y la temperatura. Debido a que el muestreo se realizó en un cinturón altitudinal más o menos estrecho, la variación de la temperatura es menor en comparación a un gradiente de precipitación, con un incremento de la precipitación hacia el sureste.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: La Sierra Madre de Chiapas, ubicada al sureste de México, es un sistema montañoso que transcurre paralelo al Océano Pacífico. Su longitud es de aproximadamente 280 km y tiene una anchura que varía de unos 50 km en el noroeste y de 65 km en el sureste (Müllerried, 1957). Su origen se debe a un surgimiento producto de la interacción de tres placas tectónicas (Cocos, norteamericana y la del Caribe) hace unos 16-10 Ma (Witt et al., 2012). El perfil geológico de la Sierra Madre de Chiapas es variado e incluye principalmente la presencia de roca metamórfica del Precámbrico, roca volcánica del Terciario Superior y Cuaternario, roca intrusiva del Mioceno Superior y roca intrusiva del Precámbrico y Paleozoico (Müllerried, 1957). La actividad volcánica es distinta en la región y únicamente una porción ubicada en el sureste (cerro Boquerón y el volcán Tacaná) ha tenido actividad en los últimos miles de años. El único volcán activo es el Tacaná. Las interacciones de las placas continentales, la actividad volcánica y sísmica han moldeado una configuración topográfica compleja y abrupta (Andreani & Gloaguen, 2016; Witt et al., 2012). El clima es variable y depende de la ubicación en el gradiente altitudinal: cálido subhúmedo y cálido húmedo en las porciones bajas e intermedias (0-1 500 m) y semicálido húmedo y templado húmedo en las partes medias (> 1 500) y altas

(> 3000), respectivamente. Se han descrito varios tipos de vegetación que incluyen principalmente el bosque tropical perennifolio, bosque tropical caducifolio, bosque de coníferas, bosque de encinos, bosque de niebla y matorral perennifolio. De estos tipos de vegetación, el bosque de niebla de la Sierra Madre de Chiapas es uno de los remanentes más importantes de Mesoamérica y México (González-Espinosa et al., 2011; Navarrete et al., 2010). En la región se ubica entre los 1500 (-1300) m y hasta los 3000 m. Limita en su parte baja con comunidades de bosque tropical perennifolio, bosque tropical caducifolio o bosques de ecotono (zona mixta con elementos florísticos de las porciones altas y bajas).

Sitios de estudio: Se determinaron cinco sitios con bosque de niebla en la Sierra Madre

de Chiapas (Fig. 1), de noroeste a sureste: (1) La Sepultura, las parcelas se ubicaron entre los 1700-1900 m.s.n.m., en los límites del ejido Sierra Morena y la zona núcleo de la Reserva de la Biosfera La Sepultura; (2) Pijijiapan, entre los 1700 - 1900 m.s.n.m., en la zona de amortiguamiento y zona núcleo V de la Reserva de la Biosfera El Triunfo; (3) El Triunfo, entre los 1800 - 2000 m.s.n.m., dentro de la zona núcleo 1 de la Reserva de la Biosfera El Triunfo; (4) Pico de Loro, entre los 1800 - 2000 m.s.n.m., en áreas que son del ejido San Juan Panamá y cercanas a la reserva estatal denominada Área de Protección Ecológica de Flora y Fauna Pico de Loro-Paxtal; (5) Tacaná: las parcelas se realizaron entre los 1800 - 2100 m.s.n.m., en los alrededores del ejido Chiquihuite y dentro de la zona de amortiguamiento de la Reserva de la Biosfera Volcán Tacaná. Las

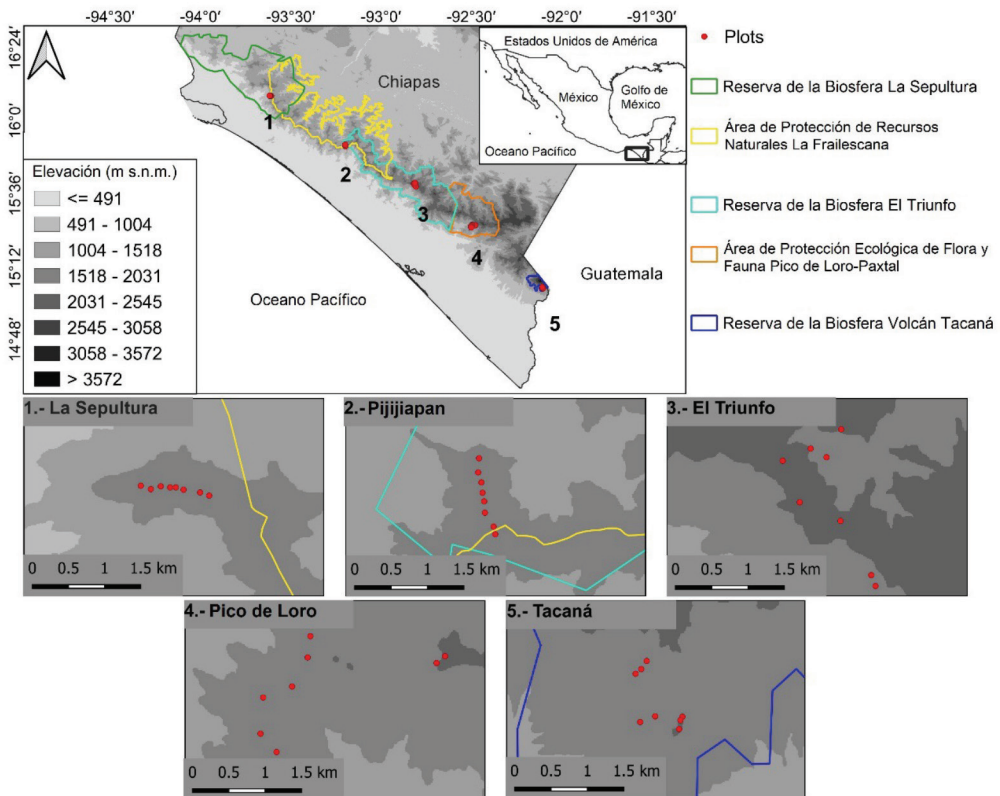


Fig. 1. Sitios y parcelas de estudio en el bosque de niebla en la Sierra Madre de Chiapas, México. / **Fig. 1.** Study sites and plots in Chiapas' Sierra Madre cloud forest, Mexico.

TABLA 1 / TABLE 1

Atributos ambientales del bosque de niebla en cinco sitios de la Sierra Madre de Chiapas. / Environmental attributes of the cloud forest at five sites of Chiapas' Sierra Madre.

Sitio/variables	Altitud (m.s.n.m.)	TPA (°C)	PTA (mm)
La Sepultura	1 772 ± 11.88	20.13 ± 0.21	1 848.63 ± 66.13
Pijijiapan	1 739.38 ± 58.27	19.71 ± 0.13	2 164.97 ± 8.0
El Triunfo	2 029.38 ± 61.52	17.21 ± 0.29	2 434.91 ± 109.38
Pico de Loro	1 892 ± 75.91	18.06 ± 0.53	2 173.59 ± 54.84
Tacaná	1 927.38 ± 93.3	17.29 ± 0.25	3 298.25 ± 43.48

Se muestran los promedios y la desviación estándar. Leyendas: TPA=Temperatura promedio anual, PTA=Precipitación total anual. / Averages and standard deviation are shown. Legend: TPA=Average annual temperature, PTA=Total annual precipitation.

parcelas se ubicaron en un cinturón altitudinal más o menos constante entre sitios (~ 400 m). En la Tabla 1 se muestra un resumen de los parámetros climáticos y de altitud de cada uno de los sitios. Aunque se privilegió la búsqueda de rodales forestales en buenas condiciones y sin aparente perturbación humana, el único sitio en donde no se pudo encontrar un bosque en tal condición fue en Pico de Loro, en donde se observaron evidencias de la frecuente extracción de leña y madera. En este caso, se anotaron y midieron todos los tocones en cada parcela.

Muestreo: En cada sitio se establecieron ocho parcelas circulares de 0.1 ha (40 parcelas en total). Se censaron y midieron todas las plantas leñosas con un diámetro a la altura del pecho (DAP, 1.3 m) \geq 5 cm. En el centro de cada parcela se obtuvo una coordenada geográfica con un GPS marca Garmin Etrex Vista HCx. Los muestreos se realizaron del 2013 al 2016. Los ejemplares fueron determinados a nivel de especie en el campo, cuando no fue posible, se recolectaron muestras para su determinación con ayuda de claves taxonómicas y por comparación en el herbario Eizi Matuda de la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas.

Variables ambientales: Para cada parcela se obtuvieron los valores de temperatura promedio anual y de precipitación total anual. Estas se generaron con la base de datos Chelsea que comprende un periodo de 1980 a 2013 y

una resolución espacial de ~ 1 km (Karger et al., 2017). Se utilizó esta base de datos ante la imposibilidad de obtener datos empíricos. Esta base de datos ha mostrado tener buen desempeño en sistemas montañosos en comparación a otras (Karger et al., 2017).

Análisis: Se calculó la diversidad alfa usando el enfoque de diversidad verdadera o los números de Hill (Chao et al., 2014). El cual considera la contribución relativa de las abundancias de las especies de acuerdo con las siguientes métricas (Chao et al., 2014; Jost, 2006; Jost, 2007): 0D , el número efectivo de especies o la riqueza observada de especies; 1D , las especies comunes, se pondera las especies en proporción a sus abundancias observadas y se obtiene con el exponencial del índice de Shannon; 2D , especies dominantes, asigna un mayor peso a las especies abundantes y se obtiene con el inverso del índice de Simpson.

Las variables estructurales de la comunidad que se evaluaron fueron: la densidad de individuos por unidad de área y el área basal obtenida para cada parcela. Los valores de ambas variables fueron extrapolados para su análisis por hectárea. Para analizar si hay diferencias estadísticas entre sitios en los parámetros de diversidad verdadera y de la estructura, se realizaron análisis de varianza (ANDEVA). Si las diferencias entre sitios fueron significativas se hicieron análisis *post hoc* con la prueba de Tukey. De manera complementaria, y a pesar de que las parcelas estuvieron ubicadas en un



cinturón altitudinal más o menos estrecho, se realizaron modelos de regresión simple para determinar el nivel de relación entre las variables de respuesta (diversidad verdadera, área basal y densidad) con las variables climáticas (precipitación y temperatura) y el gradiente altitudinal. Para determinar los niveles de colinealidad entre las variables ambientales se realizaron análisis de correlación con la prueba de Pearson. En todos los modelos se verificó la correcta normalidad de los residuales.

Para evaluar los patrones de diversidad beta se utilizó una medida de disimilitud (índice de Bray-Curtis). Con este índice se obtuvo información que representan las diferencias en la composición de especies dentro y entre los sitios de estudio. Para analizar el efecto de las variables climáticas se utilizó un análisis de varianza permutacional utilizando matrices de distancia (PERMANOVA), por medio del uso de la función *adonis* del paquete *vegan* (Oksanen et al., 2019) en el programa R (R Core Team, 2021). En el PERMANOVA se usó el índice de Bray-Curtis como medida de distancia y 999 permutaciones. Con este análisis se incorporaron covariables o factores predictores, a partir del cual se parte la disimilitud entre las posibles fuentes de variación y usa una prueba de permutaciones para inspeccionar las fuentes de variación y ajustar un modelo lineal (Oksanen et al., 2019). Debido a la elevada colinealidad detectada entre la altitud y la temperatura promedio anual ($r = -0.84$, $P < 0.001$), y la temperatura promedio anual y precipitación total anual ($r = -0.73$, $P < 0.001$), y a la menor colinealidad entre altitud y precipitación total anual ($r = 0.46$, $P < 0.05$), en el modelo final del PERMANOVA las variables predictoras utilizadas fueron altitud, precipitación y la interacción entre éstas dos variables.

Para visualizar los patrones de composición y abundancia de la comunidad se realizó un análisis de Escalamiento Multidimensional no Métrico (NMDS), una técnica multivariante que representa en un espacio geométrico las afinidades entre las especies y las parcelas evaluadas (Oksanen et al., 2019). En el NMDS

se utilizó la matriz de abundancia de las especies y el índice de Bray-Curtis como medida de distancia. Adicionalmente, en el gráfico se sobrepusieron los vectores calculados de las variables ambientales (altitud, precipitación y temperatura) para observar su correlación con la composición y abundancia, con la función *envfit* del paquete *vegan* (Oksanen et al., 2019) utilizando 1000 permutaciones. En todos los análisis se usó un valor de significancia donde $\alpha = 0.05$. Todos los análisis se realizaron con el programa R (R Core Team, 2021).

RESULTADOS

Composición florística: Se censaron 4021 individuos de árboles que corresponden a 220 especies, 114 géneros y 60 familias (Apéndice digital 1). Del total de especies, tres quedaron asignadas como morfoespecies por su dificultad para determinar la especie. Las familias con mayor riqueza de especies fueron: Rubiaceae con 22, Lauraceae (20) y Fagaceae (16). A nivel de género, destacan: *Quercus* con 16 especies, *Ocotea* (8) y *Arachnothryx* y *Prunus* (con siete especies cada una).

Diversidad alfa: El promedio de la riqueza de especies (0D) fue de 25.5 ± 6.9 (desviación estándar). Hay diferencias significativas en los promedios de riqueza entre los sitios ($F_{4, 35} = 3.219$, $P < 0.05$), aunque únicamente entre El Triunfo y Pico de Loro ($P < 0.05$; Fig. 2A). El promedio para 1D (exponencial del índice de Shannon) fue de 15.8 ± 5.0 y para 2D (inverso del índice de Simpson) de 11.0 ± 3.8 especies. En ambos parámetros no se encontraron diferencias estadísticas entre los sitios (1D : $F_{4, 35} = 1.036$, $P = 0.403$, Fig. 2B; 2D : $F_{4, 35} = 0.483$, $P = 0.507$, Fig. 2C). Los análisis con modelos de regresión simple indican una ligera relación entre 0D y el gradiente altitudinal, con una reducción de la riqueza hacia las partes más elevadas (Tabla 2; $R^2 = 0.12$, $P = 0.03$). No se detectó relación de 0D , 1D y 2D con la temperatura y precipitación, y entre 1D y 2D con la altitud ($P > 0.05$, en todos los casos; Tabla 2).

TABLA 2 / TABLE 2

Resultados de los modelos de regresión simple para determinar si hay relación entre las variables ambientales y gradiente altitudinal sobre los parámetros de diversidad verdadera o números de Hill, área basal ($\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$) y densidad de árboles (individuos ha^{-1}). / Results of the simple regression models to determine whether there is a relationship between environmental variables and elevational gradient on true diversity parameters or Hill numbers, basal area ($\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$) and tree density (individuals ha^{-1}).

Variable de respuesta		Intercepto	Pendiente	R ²	P
⁰ D	Altitud	60.156647	-0.018873	0.12	0.03*
	Temperatura	6.8561	0.972	0.03	0.27
	Precipitación	30.662980	-0.002449	0.03	0.27
¹ D	Altitud	32.61628	-0.00885	0.04	0.20
	Temperatura	16.81773	-0.04159	0.001	0.95
	Precipitación	14.404153	0.000690	0.004	0.68
² D	Altitud	19.798398	-0.004439	0.02	0.43
	Temperatura	18.2508	-0.3660	0.01	0.5
	Precipitación	7.122529	0.001831	0.05	0.18
Densidad	Altitud	2591.1060	-0.8471	0.10	0.04*
	Temperatura [§]	4.80513	0.11126	0.18	0.006*
	Precipitación [§]	7.738e+00	-3.680e-04	0.32	0.0001*
Área basal	Altitud	-65.10915	0.06438	0.15	0.01*
	Temperatura	126.805	-3.864	0.06	0.14
	Precipitación	80.303863	-0.010444	0.07	0.11

[§]Se aplicó un logaritmo natural a la variable de respuesta para normalizar los residuales. * indica diferencias significativas ($P < 0.05$). / [§]A natural logarithm was applied to the response variable to normalize the residuals. * indicates significant difference ($P < 0.05$).

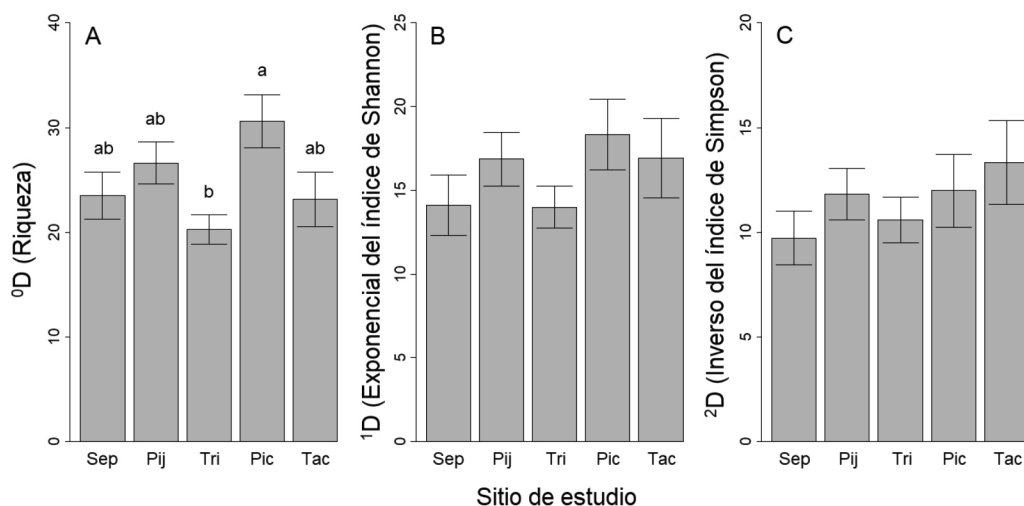


Fig. 2. Promedios y error estándar de tres parámetros de diversidad verdadera o números de Hill en cinco sitios de bosque de niebla en la Sierra Madre de Chiapas, México. La diversidad está representada por: **A.** ⁰D = riqueza observada, **B.** ¹D = especies comunes, **C.** ²D = especies dominantes. Letras diferentes indican diferencias significativas de acuerdo con una prueba pareada de Tukey ($P < 0.05$). Legendas: Sep = La Sepultura, Pij = Pijijiapan, Tri = El Triunfo, Pic = Pico de Loro, Tac = Tacaná. / **Fig. 2.** Averages and standard error of three parameters of true diversity or Hill numbers, at five sites of the Sierra Madre de Chiapas cloud forest, Mexico. Diversity is represented by **A.** ⁰D = observed richness, **B.** ¹D = common species, **C.** ²D = dominant species. Different letters indicate significant differences, according to the Tukey pairwise test ($P < 0.05$). Legend: Sep = La Sepultura, Pij = Pijijiapan, Tri = El Triunfo, Pic = Pico de Loro, Tac = Tacaná.



Estructura: La densidad promedio fue de 1005.25 individuos ha^{-1} (DE = 327.41). La parcela con la mayor densidad fue La Sepultura (1770 individuos ha^{-1}) y la de menor densidad El Triunfo (520 individuos ha^{-1}). La densidad promedio de individuos fue diferente estadísticamente entre los sitios ($F_{4, 35} = 5.009$, $P < 0.01$, Fig. 3A). Las diferencias se detectaron entre los sitios Pijijiapan vs. Tacaná y Pico de Loro vs. Tacaná ($P < 0.05$, en ambos casos). Los modelos de regresión simple indican que la densidad de árboles se incrementa hacia las partes altas ($R^2 = 0.10$, $P = 0.04$, Tabla 2) y con una reducción en la temperatura ($R^2 = 0.18$, $P < 0.01$), y se incrementa también con una mayor precipitación ($R^2 = 0.32$, $P < 0.001$).

El sitio con la mayor cobertura de área basal fue El Triunfo, disminuyendo los valores hacia los sitios de ambos extremos geográficos (noroeste y sureste). El promedio de área basal fue de $55.4 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ (DE = 20.45), la parcela con el valor más elevado se localizó en El Triunfo ($107.24 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$) y la de menor área basal fue una de las de Tacaná con $52 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$. El ANDEVA indica que hay diferencias en los

promedios de área basal ($F_{4, 35} = 12.76$, $P < 0.001$). Las diferencias se detectaron entre los sitios La Sepultura vs. El Triunfo, Pijijiapan vs. El Triunfo, El Triunfo vs Tacaná, Pico de Loro vs. Tacaná ($P < 0.05$, en todos los casos, Fig. 3B). En los análisis de regresión, únicamente se detectó una leve relación positiva, pero significativa, entre la altitud y el área basal ($R^2 = 0.15$, $P = 0.01$, Tabla 2).

Disimilitud y análisis multivariado: Los valores pareados de disimilitud indican una alta diferenciación en la composición de especies dentro y entre los sitios (Tabla 3). Las parcelas del Tacaná fueron las que tuvieron una mayor diferenciación en su composición. En el gráfico biplot de ordenación (NMDS) se observa que las parcelas se distinguen claramente por su composición entre los sitios, formando grupos bien definidos (Fig. 4). El análisis de PERMANOVA indica una relación entre la composición de especies con la altitud –temperatura–, precipitación y la interacción entre éstas ($P < 0.01$, en todos los casos, Tabla 4), estas en conjunto explican 24 % de la variación total.

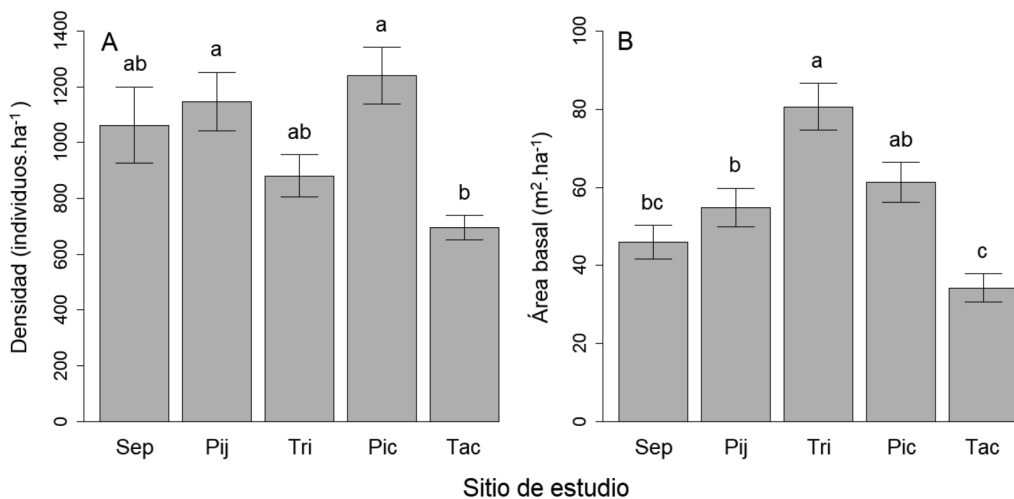


Fig. 3. Promedios y error estándar de las variables estructurales en cinco sitios de bosque de niebla en la Sierra Madre de Chiapas, México. **A.** Densidad de individuos. **B.** Área basal. Letras diferentes indican diferencias significativas de acuerdo con una prueba pareada de Tukey ($P < 0.05$). Legendas: Sep = La Sepultura, Pij = Pijijiapan, Tri = El Triunfo, Pic = Pico de Loro, Tac = Tacaná. / **Fig. 3.** Averages and standard error of the structural variables at five sites of Chiapas' Sierra Madre cloud forest, Mexico. **A.** Density of individuals. **B.** Basal area. Different letters indicate significant differences, according to the Tukey pairwise test ($P < 0.05$). Legend: Sep = La Sepultura, Pij = Pijijiapan, Tri = El Triunfo, Pic = Pico de Loro, Tac = Tacaná.

TABLA 3 / TABLE 3

Comparación pareada de la diversidad beta (índice de Bray-Curtis) dentro y entre los sitios evaluados. Se muestran los valores promedios y la desviación estándar. / Pairwise comparison of beta diversity (Bray-Curtis index) within and between evaluated sites. Average values and standard deviation are shown

Sitio	La Sepultura	Pijjiapan	El Triunfo	Pico de Loro	Tacaná
La Sepultura	0.71 ± 0.13				
Pijjiapan	0.87 ± 0.07	0.68 ± 0.09			
El Triunfo	0.92 ± 0.04	0.87 ± 0.05	0.69 ± 0.10		
Pico de Loro	0.89 ± 0.07	0.84 ± 0.06	0.89 ± 0.05	0.71 ± 0.12	
Tacaná	0.96 ± 0.03	0.92 ± 0.05	0.94 ± 0.05	0.94 ± 0.05	0.78 ± 0.12

Los valores de referencia son: 0 = similitud total, 1 = diferencia total. / Reference values: 0 = total similarity, 1 = totally different.

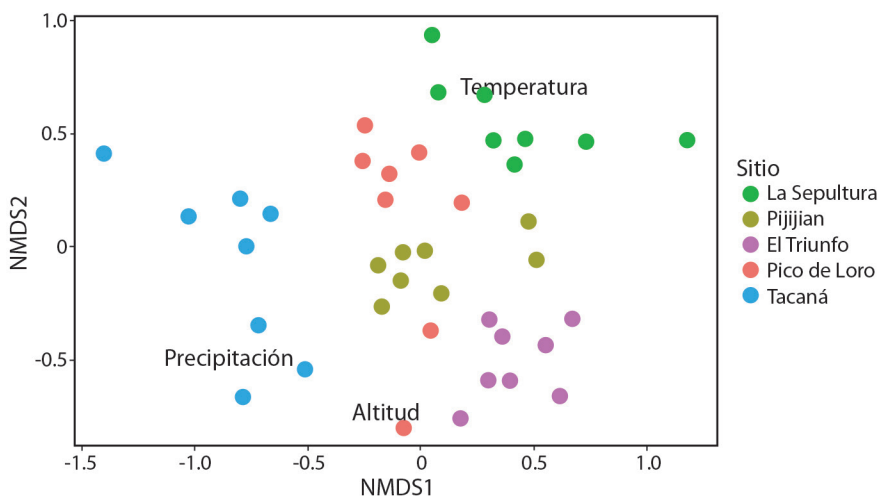


Fig. 4. Biplot de un Escalamiento Multidimensional no Métrico (NMDS) para observar las proximidades entre los sitios y parcelas, y sus relaciones con las variables ambientales evaluadas para la Sierra Madre de Chiapas, México. / **Fig. 4.** Biplot of Non-metric Multidimensional Scaling (NMDS) to observe proximities between sites and plots and their relationship to the evaluated environmental variables in the Sierra Madre de Chiapas, México.

La precipitación presenta el valor de varianza ligeramente más alto (10 %) que la altitud.

DISCUSIÓN

Patrones de diversidad alfa: En este estudio se evaluaron los patrones de variación en diversidad y estructura de especies arbóreas del bosque de niebla en aproximadamente 200 km en la Sierra Madre de Chiapas. Los valores de los parámetros de diversidad alfa son relativamente altos. Sin embargo, no es posible hacer una comparación detallada con otras regiones

montañosas, principalmente de México y Centroamérica, por las discrepancias en los métodos de muestreo y procedimientos analíticos. Con esta premisa, la diversidad alfa a nivel de parcela en este estudio es similar a los valores detectados ($^0D = 20-30$) en los bosques de la parte central de Veracruz, México (Toledo-Garibaldi & Williams-Linera, 2014; Williams-Linera et al., 2013), superior a los detectados en la Altiplanicie de Chiapas (con un promedio de 13.3 especies; Cayuela et al., 2006) y en el occidente de Jalisco ($^0D = 10-20$ especies; Guerrero-Hernández et al., 2019), ambos en



TABLA 4 / TABLE 4

Análisis de varianza permutacional usando matrices de distancia (PERMANOVA) para evaluar el efecto de variables ambientales y de la altitud sobre la composición de especies de árboles en cinco sitios de la Sierra Madre de Chiapas. / Permutation analysis of variance using distance matrixes (PERMANOVA) to evaluate the effect of environmental and elevation variables on the composition of tree species at five sites of the Sierra Madre de Chiapas.

Variabes	R ²	F	P
Precipitación	0.10	4.8990	0.001***
Altitud	0.092	4.3782	0.001***
Altitud * Precipitación	0.05	2.3757	0.001***
Total	0.24		

*Indica diferencias significativas: ***P < 0.001. / *Indicates significant differences: ***P < 0.001.

México; y menor a los encontrados en los Andes ecuatorianos, con una riqueza de 58 a 120 especies por 0.1 ha (considerando tallos > 2.5 cm DAP; Wilson & Rhemtulla, 2018).

Respecto a la variación en la diversidad alfa entre los sitios de estudio, con excepción del parámetro ⁰D (riqueza de especies), en ¹D y ²D los valores fueron homogéneos, lo cual ha sido poco reportado en otras regiones montañosas con bosque de niebla, incluyendo estudios sin una variación altitudinal tan amplia (< 1 000 m) como en Brasil (Moreira et al., 2021) y Ecuador (Myster, 2017), aunque se ha encontrado esta tendencia similar en un estudio realizado en la región centro del estado de Veracruz, México, que incluye una variación altitudinal mayor a 1 000 m (Williams-Linera et al., 2013).

Sin embargo, cuando las comunidades de bosque de niebla se distribuyen en condiciones de poca variación ambiental, principalmente de factores asociados a la topografía y de variables ambientales como la temperatura local, parece haber poca variación en la diversidad alfa de árboles. Esto contrasta con la tendencia generalizada de cambios en la diversidad con relación al gradiente altitudinal y las variables climáticas (Körner, 2007; Rahbek, 1995, 2005), que promueven una mayor heterogeneidad del bosque de niebla (Moreira et al., 2021; Williams-Linera, 2002).

Patrones de estructura: Aún persisten controversias sobre el efecto de factores ambientales en los patrones estructurales del bosque de niebla. Los resultados de este estudio

coinciden con otros en que la densidad de tallos disminuye con la altitud (Guerrero-Hernández et al., 2019), mientras que el área basal se incrementa (Alrutz et al., 2022; Guerrero-Hernández et al., 2019; Lieberman et al., 1996). Aunque también se encontrado otros patrones, como una tendencia unimodal de la densidad (Guerrero-Hernández et al., 2019) y la ausencia de cambios en los parámetros estructurales (Schwarzkopf et al., 2011). Esto sugiere respuestas particulares a factores ambientales, topográficos y, principalmente, de alteración natural y antrópico de cada sitio.

Las diferencias en la densidad entre los sitios, y en particular de aquellas que presentaron una mayor densidad, principalmente Pico de Loro, pueden deberse a los posibles efectos de disturbios naturales y humanos. Las parcelas en Pico de Loro fueron las únicas en donde se observó la presencia de extracción de madera (tocones) y de leña (ramas cortadas): en cinco parcelas se contabilizaron en total 25 tocones: promedio del diámetro = 27.6 cm, desviación estándar = 29.8. En este sitio, los remanentes de bosque son escasos y están próximos a áreas de cultivo de café y del poblado principal (ejido San Juan Panamá, municipio de Escuintla). Estas actividades de disturbio antropogénico son frecuentes y de magnitud moderada, que modifican la estructura de los bosques (Ramírez-Marcial et al., 2001). Principalmente, la reducción de árboles de diámetros grandes y la apertura de claros en el dosel que facilita la germinación y el crecimiento de especies arbóreas de rápido crecimiento, lo que a su

vez incentiva la presencia de árboles de tallas medianas y pequeñas (Alrutz et al., 2022; Hölscher et al., 2010).

En Pijijiapan y La Sepultura también se encontró una alta densidad de árboles, aunque en estas zonas no se detectó evidencia de disturbio humano. Sin embargo, aquí predominan frecuentes e intensos vientos, principalmente entre los meses de noviembre a febrero (Briones-Salas et al., 2017; Velázquez-Muñoz et al., 2011), por lo que en estos bosques es frecuente la caída de árboles lo que conduce a una menor densidad de árboles gruesos y altos, y una mayor cantidad de árboles con diámetros medianos. En el estudio realizado por Myster (2021) en la Reserva Biológica San Francisco (Ecuador), aunque no precisa si éste fue en condiciones totalmente naturales, revela un incremento en la densidad de árboles del bosque de niebla de su distribución inferior altitudinal hacia la parte más elevada (de 1 900 a 2 800 m.s.n.m.), aunque tampoco se plantea si estos cambios están correlacionados con variables ambientales. Por lo tanto, no hay todavía una explicación clara de cómo la densidad se ve afectada por factores ambientales, pero los aspectos locales de alteración tanto natural y humana sí parecen ser importantes.

Las tendencias de área basal muestran un incremento hacia la parte central de la Sierra Madre de Chiapas, en El Triunfo. En este sitio se encontraron los árboles con los DAPs más grandes (> 140 cm); siete de los diez árboles más gruesos se encontraron en este sitio. Los demás sitios presentaron una reducción del área basal. Son pocos los estudios que han evaluado el área basal entre diferentes sitios con bosque de niebla. Los realizados en bosques conservados han encontrado en general patrones homogéneos, incluso en diferentes pisos altitudinales (Myster, 2021). Cuando los bosques están sujetos a perturbaciones se aprecia una reducción general en las coberturas de área basal (Alrutz et al., 2022; Hölscher et al., 2010; Ramírez-Marcial et al., 2001). Lo que sugiere que los rodales forestales evaluados en El Triunfo es uno de los sitios mejor conservados de la Sierra Madre de Chiapas.

Disimilitud y análisis multivariado: La diversidad beta (disimilitud) es marcadamente elevada dentro y entre los sitios a lo largo de la Sierra Madre de Chiapas. Se encontró que una separación de 40 km, considerando un mismo cinturón altitudinal, es suficiente para detectar un cambio drástico en la composición. Con una diferenciación en los ensambles de especies, casi de manera completa entre los sitios más alejados entre sí. Esta tendencia es similar a otros estudios realizados en otras regiones con bosques de niebla en el Neotropico (por ejemplo, Moreira et al., 2021; Williams-Linera, 2002) y particularmente similar a los resultados de Wilson & Rhemtulla (2018), quienes encontraron una alta diferenciación en la composición de especies considerando sitios de estudios ubicados en mismo cinturón altitudinal. Esta es una peculiaridad importante del bosque de niebla, que sugiere que la diversidad beta contribuye de manera importante a la diversidad regional (Jankowski et al., 2009). Cuando se incorpora un gradiente ambiental y climático, las diferencias suelen ser más fuertes en los cambios en la diversidad beta (Chain-Guadarrama et al., 2012).

La diferenciación florística observada en la Sierra Madre de Chiapas puede ser multicausal, incluyendo factores históricos (geológicos y evolutivos) y recientes (ecológicos). Sobre todo, al tratar de explicar la mayor separación entre las parcelas del Tacaná con las de los otros sitios, como se observa en la ordenación NMDS. Aunque la Sierra Madre de Chiapas tiene un mismo origen geológico, se pueden apreciar ciertos rasgos o características que pueden definir unidades geológicas más o menos diferentes: el sitio Tacaná es la única sub-región que ha tenido actividad volcánica reciente, lo que puede modificar las propiedades de los suelos, por ejemplo, las cenizas pueden enriquecer los suelos (Graham, 2010; Müllerried, 1957). Lo que promueve cambios sobre los conjuntos florísticos como se ha sugerido en otros estudios que describen la relevancia de la actividad volcánica y su influencia en la biodiversidad (Dossa et al.,



2013; Montoya et al., 2021). La diferenciación florística también se debe a factores topográficos y climáticos (Hu et al., 2020; Rahbek et al., 2019). En los topográficos, principalmente el aislamiento “insular” de las montañas (“sky islands”) o efecto del aislamiento geográfico que puede dificultar la movilización de las especies, a pesar de encontrarse en una misma amplitud altitudinal (Ghalambor et al., 2006; Janzen, 1967). En los factores climáticos, se ha documentado un patrón muy notorio en la Sierra Madre de Chiapas, que implica la (1) disminución de la precipitación total anual de sureste a noroeste, y de (2) un incremento de la estacionalidad (mayor duración de la época seca y menor precipitación en ésta) de sureste a noroeste (Martínez-Camilo et al., 2018), lo que también explica la relevancia de las variables evaluadas en el análisis de PERMANOVA.

Conservación: Los bosques de niebla de la Sierra Madre de Chiapas son ecosistemas frágiles para su conservación debido a las amenazas por cambio de uso de suelo y otros disturbios humanos relacionados con la fragmentación de los bosques y los incendios forestales (Toledo-Aceves et al., 2011). Por lo que es importante establecer mecanismos que coadyuven a mantener la representatividad de esta comunidad vegetal a lo largo de la Sierra Madre de Chiapas. Esto es importante en términos de conservación, ya que, con un área total de muestreo en este estudio, de apenas 4 ha, se documentó 11 % de la riqueza arbórea estimada para el estado de Chiapas (González-Espinosa et al., 2004). Ningún sitio en particular puede servir para identificar sitios de mayor o menor diversidad arbórea en la Sierra Madre de Chiapas, ya que todos presentaron más o menos los mismos niveles. Así mismo, ningún sitio puede ser representativo del bosque de niebla, debido a su importante diferenciación en su composición florística. Por lo tanto, los esfuerzos de conservación deben ser fortalecidos y se debe de considerar en la medida de lo posible, la variación florística del bosque de niebla en esta región fisiográfica, incluyendo áreas que no están sujetas en algún esquema de

conservación (por ejemplo, área natural protegida). Aunque buena parte de esta comunidad se encuentra en condiciones relativamente bien conservadas en la región, hay partes que están sujetas a escenarios críticos de amenaza debido a la deforestación, fragmentación y cambio de uso de suelo (Toledo-Aceves et al., 2011), como se ha observado en Pico de Loro.

Declaración de ética: los autores declaran que todos están de acuerdo con esta publicación y que han hecho aportes que justifican su autoría; que no hay conflicto de interés de ningún tipo; y que han cumplido con todos los requisitos y procedimientos éticos y legales pertinentes. Todas las fuentes de financiamiento se detallan plena y claramente en la sección de agradecimientos. El respectivo documento legal firmado se encuentra en los archivos de la revista.

AGRADECIMIENTOS

A Derio A. Jiménez López por la elaboración de la figura del área de estudio y por generar los datos climáticos; a quienes apoyaron en campo, especialmente a Angelita López Cruz, Derio A. Jiménez López, Erika Castillo Nanga, Manuel Martínez Meléndez, Mario Carlos Robles Molina, Nayely Martínez Meléndez y Juan Galvez; a los ejidos Chiquihuite (Unión Juárez), Plan de Ayala (Villacorzo), San Juan Panamá (Escuintla) y Sierra Morena (Villaflores) que dieron permisos para acceder a sus terrenos; al personal de las reservas de la biósferas La Sepultura, El Triunfo, y Volcán Tacaná por los accesos y el apoyo logístico.

Ver apéndice digital /
See digital appendix - a19v71n1-A1

REFERENCIAS

- Alrutz, M., Gómez-Díaz, J. A., Schneidewind, U., Krömer, T., & Kreft, H. (2022). Forest structural parameters and aboveground biomass in old-growth and secondary forests along an elevational gradient in Mexico. *Botanical Sciences*, 100(1), 67–85. <https://doi.org/10.17129/BOTSCI.2855>

- Andreani, L., & Gloaguen, R. (2016). Geomorphic analysis of transient landscapes in the Sierra Madre de Chiapas and Maya Mountains (northern Central America): Implications for the North American-Caribbean-Cocos plate boundary. *Earth Surface Dynamics*, 4(1), 71–102. <https://doi.org/10.5194/esurf-4-71-2016>
- Briones-Salas, M., Lavariega, M. C., & Moreno, C. E. (2017). Effects of a wind farm installation on the understory bat community of a highly biodiverse tropical region in Mexico. *PeerJ*, 2017(6), e3424. <https://doi.org/10.7717/peerj.3424>
- Bruijnzeel, L. A., Kappelle, M., Mulligan, M., & Scatena, F. N. (2010). Tropical montane cloud forests: State of knowledge and sustainability perspectives in a changing world. In L. A. Bruijnzeel, F. Scatena, & L. Hamilton (Eds.), *Tropical montane cloud forests: Science for conservation and management* (pp. 691–740). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511778384.074>
- Cayuela, L., Golicher, D. J., Rey-Benayas, J. M., González-Espinosa, M., & Ramírez-Marcial, N. (2006). Fragmentation, disturbance and tree diversity conservation in tropical montane forests. *Journal of Applied Ecology*, 43, 1172–1181. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01217.x>
- Chain-Guadarrama, A., Finegan, B., Vilchez, S., & Casanoves, F. (2012). Determinants of rain-forest floristic variation on an altitudinal gradient in southern Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 28(5), 463–481. <https://doi.org/10.1017/S0266467412000521>
- Chao, A., Chiu, C. H., & Jost, L. (2014). Unifying species diversity, phylogenetic diversity, functional diversity, and related similarity and differentiation measures through Hill numbers. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45(1), 297–324. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091540>
- Cortina-Villar, S., Plascencia-Vargas, H., Vaca, R., Schroth, G., Zepeda, Y., Soto-Pinto, L., & Nahed-Toral, J. (2012). Resolving the conflict between ecosystem protection and land use in protected areas of the Sierra Madre de Chiapas, Mexico. *Environmental Management*, 49(3), 649–662. <https://doi.org/10.1007/s00267-011-9799-9>
- Domínguez-Yescas, R., Vázquez-García, J. A., Muñoz-Castro, M. Á., Hernández-Vera, G., Salcedo-Pérez, E., Rodríguez-Pérez, C., & Gallardo-Yobal, S. I. (2020). Small-scale environmental drivers of plant community structure and diversity in neotropical montane cloud forests harboring threatened *Magnolia dealbata* in Southern Mexico. *Diversity*, 12(12), 444. <https://doi.org/10.3390/d12120444>
- Dossa, G. G. O., Paudel, E., Fujinuma, J., Yu, H., Chutipong, W., Zhang, Y., Paz, S., & Harrison, R. D. (2013). Factors determining forest diversity and biomass on a tropical volcano, Mt. Rinjani, Lombok, Indonesia. *PLoS ONE*, 8(7), e67720. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0067720>
- Eller, C. B., Meireles, L. D., Sitch, S., Burgess, S. S. O., & Oliveira, R. S. (2020). How climate shapes the functioning of tropical montane cloud forests. *Current Forestry Reports*, 6(2), 97–114. <https://doi.org/10.1007/s40725-020-00115-6>
- Ghalambor, C. K., Huey, R. B., Martin, P. R., Tewksbury, J. J., & Wang, G. (2006). Are mountain passes higher in the tropics? Janzen's hypothesis revisited. *Integrative and Comparative Biology*, 46(1), 5–17. <https://doi.org/10.1093/icb/icj003>
- González-Espinosa, M., Meave, J. A., Lorea-Hernández, F. G., Ibarra-Manríquez, G., & Newton, A. C. (2011). *The red list of mexican cloud forest trees, fauna and flora international*. Fauna & Flora International.
- González-Espinosa, M., Rey-Benayas, J. M., Ramírez-Marcial, N., Huston, M. A., & Golicher, D. (2004). Tree diversity in the northern Neotropics: Regional patterns in highly diverse Chiapas, Mexico. *Ecography*, 27(6), 741–756. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2004.04103.x>
- Graham, A. (2010). Late Cretaceous and Cenozoic history of Latin American vegetation and terrestrial environments. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, 113, 1–618.
- Guerrero-Hernández, R., Muñoz-Castro, M. Á., Vázquez-García, J. A., & Ruiz-Corral, J. A. (2019). Estructura del bosque mesófilo de montaña y su reemplazo por bosque de *Abies* en dos gradientes altitudinales del occidente de México. *Botanical Sciences*, 97(3), 301–322. <https://doi.org/10.17129/botsci.2206>
- Hölscher, D., Köhler, L., Kappelle, M., & Leuschner, C. (2010). Ecology and use of old-growth and recovering montane oak forests in the Cordillera de Talamanca, Costa Rica. In L. A. Bruijnzeel, F. N. Scatena, & S. Hamilton (Eds.), *Tropical montane cloud forests* (pp. 610–627). Cambridge University Press.
- Hu, A., Wang, J., Sun, H., Niu, B., Si, G., Wang, J., Yeh, C. F., Zhu, X., Lu, X., Zhou, J., Yang, Y., Ren, M., Hu, Y., Dong, H., & Zhang, G. (2020). Mountain biodiversity and ecosystem functions: interplay between geology and contemporary environments. *ISME Journal*, 14(4), 931–944. <https://doi.org/10.1038/s41396-019-0574-x>
- Jankowski, J. E., Ciecka, A. L., Meyer, N. Y., & Rabenold, K. N. (2009). Beta diversity along environmental gradients: implications of habitat specialization in tropical montane landscapes. *Journal of Animal Ecology*, 78(2), 315–327. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01487.x>
- Janzen, D. H. (1967). Why mountain passes are higher in the tropics. *The American Naturalist*, 101(919), 233–249. <https://doi.org/10.1086/282487>



- Jiménez-Paz, R., Worthy, S. J., Valencia, R., Pérez, Á. J., Reynolds, A., Barone, J. A., & Burgess, K. S. (2021). Tree community composition, structure and diversity along an elevational gradient in an Andean forest of Northern Ecuador. *Journal of Mountain Science*, 18(9), 2315–2327. <https://doi.org/10.1007/s11629-020-6479-3>
- Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113, 363–375. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x>
- Jost, L. (2007). Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, 88(10), 2427–2439. <https://doi.org/10.1890/06-1736.1>
- Karger, D. N., Conrad, O., Böhner, J., Kawohl, T., Kreft, H., Soria-Auza, R. W., Zimmermann, N. E., Linder, H. P., & Kessler, M. (2017). Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. *Scientific Data*, 4, 170122. <https://doi.org/10.1038/sdata.2017.122>
- Körner, C. (2007). The use of “altitude” in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution*, 22(11), 569–574. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.006>
- Lieberman, D., Lieberman, M., Peralta, R., & Hartshorn, G. R. (1996). Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology*, 84(2), 137–152. <https://doi.org/10.2307/2261350>
- Martínez-Camilo, R., González-Espinosa, M., Ramírez-Marcial, N., Cayuela, L., & Pérez-Farrera, M. Á. (2018). Tropical tree species diversity in a mountain system in southern Mexico: local and regional patterns and determinant factors. *Biotropica*, 50(3), 499–509. <https://doi.org/10.1111/btp.12535>
- Montoya, E., Matthews-Bird, F., Brooks, S. J., & Gosling, W. D. (2021). Forests protect aquatic communities from detrimental impact by volcanic deposits in the tropical Andes (Ecuador). *Regional Environmental Change*, 21(2), 53. <https://doi.org/10.1007/s10113-021-01783-1>
- Moreira, B., Villa, P. M., Alvez-Valles, C. M., & Carvalho, F. A. (2021). Species composition and diversity of woody communities along an elevational gradient in tropical Dwarf Cloud Forest. *Journal of Mountain Science*, 18(6), 1489–1503. <https://doi.org/10.1007/s11629-020-6055-x>
- Müllerried, F. K. (1957). *Geología de Chiapas*. Gobierno del Estado de Chiapas.
- Myster, R. W. (2017). Gradient (elevation) vs. disturbance (agriculture) effects on primary cloud forest in Ecuador: floristics and physical structure. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 47(1), 3. <https://doi.org/10.1186/s40490-016-0085-8>
- Myster, R. W. (2021). Introduction. In R. W. Myster (Ed.), *The Andean Cloud Forest* (pp. 1–24). Springer Nature. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-57344-7>
- Navarrete, D., Méndez, D., Flamenco, A., & Alba, P. (2010). Situación actual, fragmentación, áreas prioritarias de conservación y principales amenazas del bosque mesófilo de Chiapas. En M. A. Pérez-Farrera, C. Tejeda-Cruz, & E. Silva-Rivera (Eds.), *Los bosques mesófilos de montaña en Chiapas: Situación actual, diversidad y conservación* (pp. 295–326). Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., & Wagner, H. (2019). *Vegan: Community ecology package. R package version 2.5-2*. <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/vegan.pdf>
- R Core Team. (2021). R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing*, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org>
- Rahbek, C. (1995). The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography*, 18(2), 200–205. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1995.tb00341.x>
- Rahbek, C. (2005). The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters*, 8(2), 224–239. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00701.x>
- Rahbek, C., Borregaard, M. K., Antonelli, A., Colwell, R. K., Holt, B. G., Noguez-Bravo, D., Rasmussen, C. M. Ø., Richardson, K., Rosing, M. T., Whittaker, R. J., & Fjeldså, J. (2019). Building mountain biodiversity: Geological and evolutionary processes. *Science*, 365(6458), 1114–1119. <https://doi.org/10.1126/science.aax0151>
- Ramírez-Marcial, N., González-Espinosa, M., & Williams-Linera, G. (2001). Anthropogenic disturbance and tree diversity in montane rain forests in Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management*, 154(1–2), 311–326. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00639-3](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00639-3)
- Scatena, F. N., Bruijnzeel, L. A., Bubb, P., & Das, S. (2010). Setting the stage. In L. A. Bruijnzeel, F. N. Scatena, & L. S. Hamilton (Eds.), *Tropical montane cloud forests science for conservation and management* (pp. 38–63). Cambridge University Press.
- Schwarzkopf, T., Riha, S. J., Fahey, T. J., & Degloria, S. (2011). Are cloud forest tree structure and environment related in the Venezuelan Andes? *Austral Ecology*, 36(3), 280–289. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2010.02160.x>
- Toledo-Aceves, T., Meave, J. A., González-Espinosa, M., & Ramírez-Marcial, N. (2011). Tropical montane cloud forests: Current threats and opportunities for their conservation and sustainable management in Mexico. *Journal of Environmental Management*, 92(3). <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2010.11.007>

- Toledo-Garibaldi, M., & Williams-Linera, G. (2014). Tree diversity patterns in successive vegetation types along an elevation gradient in the Mountains of Eastern Mexico. *Ecological Research*, 29(6), 1097–1104. <https://doi.org/10.1007/s11284-014-1196-4>
- Velázquez-Muñoz, F. A., Martínez, J. A., Chavanne, C., Durazo, R., & Flament, P. (2011). Circulación costera forzada por el viento en el golfo de Tehuantepec, México. *Ciencias Marinas*, 37(4), 443–456. <https://doi.org/10.7773/cm.v37i4A.1920>
- Villaseñor, J. L. (2010). *El bosque húmedo de montaña en México y sus plantas vasculares: catálogo florístico-taxonómico*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad - Universidad Nacional Autónoma de México.
- Williams-Linera, G. (2002). Tree species richness complementarity, disturbance and fragmentation in a Mexican tropical montane cloud forest. *Biodiversity and Conservation*, 11(10), 1825–1843. <https://doi.org/10.1023/A:1020346519085>
- Williams-Linera, G., Toledo-Garibaldi, M., & Hernández, C. G. (2013). How heterogeneous are the cloud forest communities in the mountains of central Veracruz, Mexico? *Plant Ecology*, 214(5), 685–701. <https://doi.org/10.1007/s11258-013-0199-5>
- Wilson, S. J., & Rhemtulla, J. M. (2018). Small montane cloud forest fragments are important for conserving tree diversity in the Ecuadorian Andes. *Biotropica*, 50(4), 586–597. <https://doi.org/10.1111/btp.12542>
- Witt, C., Rangin, C., Andreani, L., Olaz, N., & Martínez, J. (2012). The transpressive left-lateral Sierra Madre de Chiapas and its buried front in the Tabasco plain (southern Mexico). *Journal of the Geological Society*, 169(2), 143–155. <https://doi.org/10.1144/0016-76492011-024>
- Worthy, S. J., Jiménez-Paz, R. A., Pérez, Á. J., Reynolds, A., Cruse-Sanders, J., Valencia, R., Barone, J. A., & Burgess, K. S. (2019). Distribution and community assembly of trees along an andean elevational gradient. *Plants*, 8(9), 7–10. <https://doi.org/10.3390/plants8090326>
- Yirdaw, E., Starr, M., Negash, M., & Yimer, F. (2015). Influence of topographic aspect on floristic diversity, structure and treeline of afro-montane cloud forests in the Bale Mountains, Ethiopia. *Journal of Forestry Research*, 26(4), 919–931. <https://doi.org/10.1007/s11676-015-0155-4>