

Diversity and distribution patterns of ferns and lycophytes in a cloud forest in Mexico

Patrones de diversidad y distribución de helechos y licopodios en un bosque mesófilo de montaña de México

Arturo Sánchez-González^{1*}; Erika Álvarez-Zúñiga²; Lauro López-Mata³.

¹Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo (UAEH), Centro de Investigaciones Biológicas. Ciudad Universitaria, Carretera Pachuca-Tulancingo km 4.5. C. P. 42184. Mineral de la Reforma, Hidalgo, México. arturos@uaeh.edu.mx Tel.: +52 (771) 7172000 (*Corresponding author).

²Comisión Nacional Forestal (CONAFOR), Plutarco Elías Calles 2a Sección. C. P. 42035. Pachuca, Hidalgo, México.

³Colegio de Postgraduados, Postgrado en Botánica. Carretera México-Texcoco km 36.5. C. P. 56230. Montecillo, Texcoco, Estado de México, México.

Abstract

The relationship between the richness, diversity and distribution of fern and lycophyte species and some climatic and soil variables in the mountain cloud forest of the municipality of Tlanchinol, Hidalgo, Mexico, was analyzed. Twenty-four sampling plots of 400 m² each were established in three elevational ranges between 1,107 and 1,903 m. In each plot, alpha and beta diversity, and the relative importance value (RIV) of the species were estimated. The relationship between richness, diversity, RIV and environmental variables was established by redundancy, linear regression and regression tree analysis. Few species showed high RIV per plot; richness and diversity values showed no statistically significant differences ($P < 0.05$) with respect to elevation, but did with respect to the minimum temperature of coldest month, precipitation of warmest quarter, orientation and slope. Beta diversity increased with elevation, was low between nearby elevational ranges and was high at the ends of the gradient. Species distribution was positively related to organic matter, isothermality and sodium content, and negatively with precipitation of driest month, annual actual evapotranspiration and actual evapotranspiration in the rainy season.

Keywords: Elevation, regression trees, temperate forests, ordination, pteridophytes.

Resumen

La relación de la riqueza, diversidad y distribución de especies de helechos y licopodios con algunas variables climáticas y edáficas se analizó en el bosque mesófilo de montaña del municipio de Tlanchinol, Hidalgo. Se establecieron 24 parcelas de muestreo de 400 m² cada una, en tres pisos altitudinales situados entre 1,107 y 1,903 m. La diversidad alfa y beta, y el valor de importancia relativa (VIR) de las especies se estimaron en cada parcela. La relación entre la riqueza, diversidad, VIR y las variables ambientales se estableció mediante análisis de redundancia, regresión lineal y árboles de regresión. Pocas especies presentaron VIR altos por parcela; los valores de riqueza y diversidad no mostraron diferencias estadísticamente significativas ($P < 0.05$) con respecto a la altitud, pero sí con la temperatura mínima del mes más frío, precipitación del trimestre más cálido, orientación y pendiente. La diversidad beta incrementó con la altitud; esta diversidad fue baja entre pisos cercanos y alta en los extremos del gradiente. La distribución de las especies se relacionó positivamente con la materia orgánica, isothermalidad y contenido de sodio; y negativamente con la precipitación del mes más seco, evapotranspiración real anual y evapotranspiración real en la temporada de lluvias.

Palabras clave: Altitud, árboles de regresión, bosques templados, ordenación, pteridofitas.

Introduction

It is widely accepted that the diversity of plant species decreases as elevation increases; however, such a decline is not necessarily linear, since there are more species at intermediate elevations (Rahbek, 2005; Sánchez-González & López-Mata, 2005). In the specific case of ferns and lycophytes (Pteridophytes), some studies confirm the unimodal response in species diversity (Kluge, Kessler, & Dunn, 2006; Watkins, Cardelu, Colwell, & Moran, 2006). As elevation is an environmental variable that has no direct effect on plants (Körner, 2007), it has been proposed that the diversity of pteridophyte species is greater at intermediate elevations, because that is where the favorable conditions of high humidity and moderate temperature occur (Kluge et al., 2006).

Ferns and lycophytes represent an important structural component in forests, they are actively involved in forest regeneration, and they influence the light conditions in the understory and the availability of nutrients and water in the soil; therefore, both groups of plants are considered indicators of environmental quality (Karst, Gilbert, & Lechowics, 2005; Tejero-Díez, Torres-Díaz, & Gual-Díaz, 2014). Recent studies have focused on determining the richness, diversity and distribution patterns of ferns and lycophytes along environmental gradients in different regions and types of vegetation. The results of these studies indicate that regardless of the spatial scale analyzed, the diversity and distribution in both groups of plants are closely related to environmental humidity and topography (Jones et al., 2008; Karst et al., 2005; Sánchez-González, Álvarez-Zúñiga, & Tejero-Díez, 2010), and that at local scale, soil factors take on increased importance (Jones et al., 2008; Karst et al., 2005).

The mountain cloud forest (MCF) of Mexico is the type of vegetation with the greatest species richness per unit area (Rzedowski, 1978; Villaseñor, 2010). The distribution of MCF is discontinuous and fragmented into the form of archipelagos (Vázquez-García, 1995) and restricted to mountainous areas with very rugged terrain, where high humidity and moderate temperature conditions, ideal for the development of ferns and lycophytes, predominate (Tejero-Díez et al., 2014). The state of Hidalgo ranks third nationally in terms of area occupied by MCF. This type of vegetation is at serious risk of disappearing due to the increasing fragmentation resulting from land-use change and the lack of management and conservation plans (González-Espinosa et al., 2012; Villaseñor, 2010).

No studies on richness, diversity and distribution patterns of ferns and lycophytes at local or regional level in Mexico's MCF fragments are known. In this context,

Introducción

Es aceptado ampliamente que la diversidad de especies de plantas decrece conforme la altitud incrementa; sin embargo, tal disminución no es lineal necesariamente, puesto que hay mayor número de especies en altitudes intermedias (Rahbek, 2005; Sánchez-González & López-Mata, 2005). En el caso específico de los helechos y licopodios (Pteridofitas), algunos estudios confirman la respuesta unimodal en la diversidad de especies (Kluge, Kessler, & Dunn, 2006; Watkins, Cardelu, Colwell, & Moran, 2006). Como la altitud es una variable ambiental que no tiene efecto directo sobre las plantas (Körner, 2007), se ha propuesto que la diversidad de especies de pteridofitas es mayor en altitudes intermedias, porque es ahí donde las condiciones propicias de humedad elevada y temperatura moderada se presentan (Kluge et al., 2006).

Los helechos y licopodios representan un componente estructural importante en los bosques, participan activamente en la regeneración de éstos, influyen en las condiciones de luz en el sotobosque y en la disponibilidad de nutrimentos y contenido de agua del suelo; por ello, ambos grupos de plantas se consideran indicadores de la calidad del ambiente (Karst, Gilbert, & Lechowics, 2005; Tejero-Díez, Torres-Díaz, & Gual-Díaz, 2014). Estudios recientes se han enfocado en conocer los patrones de riqueza, diversidad y distribución de los helechos y licopodios a lo largo de gradientes ambientales en diferentes regiones y tipos de vegetación. Los resultados de estas investigaciones indican que, independientemente de la escala espacial analizada, la diversidad y distribución en ambos grupos de plantas están relacionadas estrechamente con la humedad ambiental y la topografía (Jones et al., 2008; Karst et al., 2005; Sánchez-González, Álvarez-Zúñiga, & Tejero-Díez, 2010), y que a escala local, los factores edáficos adquieren relevancia (Jones et al., 2008; Karst et al., 2005).

El bosque mesófilo de montaña (BMM) de México es el tipo de vegetación con mayor riqueza de especies por unidad de área (Rzedowski, 1978; Villaseñor, 2010). La distribución del BMM es discontinua y fragmentada en forma de archipiélagos (Vázquez-García, 1995) y restringida a zonas montañosas con topografía muy accidentada, en donde predominan condiciones de humedad elevada y temperatura moderada, ideales para el desarrollo de los helechos y licopodios (Tejero-Díez et al., 2014). El estado de Hidalgo ocupa el tercer lugar nacional en cuanto a superficie ocupada por BMM. Este tipo de vegetación se encuentra en grave riesgo de desaparecer, debido a la creciente fragmentación que resulta del cambio en el uso del suelo, y a la falta de planes para el manejo y conservación (González-Espinosa et al., 2012; Villaseñor, 2010).

the following objectives were set out: 1) to provide information on these patterns, along an elevational gradient in the MCF of Tlanchinol, Hidalgo, and 2) to establish the relationship of richness, diversity and structural importance values of both groups of plants, with respect to climatic and soil variables. It also proposes that climatic conditions characteristic of MCF represent an ideal natural model for testing whether: a) the soil and topographical factors are more important than climatic ones (temperature and humidity) to explain the diversity and distribution of ferns and lycophytes at local level, as suggested by Jones et al. (2008) and Karst et al. (2005), and b) the ecological preferences of both groups of plants are so specific as to be reflected in changes in the structural parameters between spatially nearby sites, as reported in other habitats and ecosystems (Cárdenas, Halme, & Tuomisto, 2007; Cuevas, Sánchez-González, & Tejero-Díez, 2013; Jones et al., 2008; Karst et al., 2005; Sánchez-González et al., 2010).

Materials and methods

Study area

Tlanchinol is located in the northern portion of the state of Hidalgo; the municipality is bordered to the north by the state of San Luis Potosí, to the south by the municipality of Calnali, to the west by the municipality of Lolotla and to the east by the municipalities of Huazalingo and Huejutla (Figure 1). Tlanchinol covers an area of close to 380 km² and accounts for 1.9 % of the state area; it is geographically located between parallels 21° 00' - 21° 10' NL and 98° 30' - 98° 35' WL, at an average elevation of 1,590 m (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática [INEGI], 1996). The terrain is rugged in much of the municipality with many canyons, in addition to plateaus and valleys; to the east there is a plain and to the west some other plains 90 % constituted by slopes greater than 10 % (INEGI, 1996). A temperate climate predominates with an average temperature of 17.2 °C and annual rainfall of 2,156 mm, with rainfall mainly in summer (May to September) and to a lesser extent in winter (INEGI, 2004; Pavón & Meza, 2009). The MCF of Tlanchinol is characterized by the presence of evergreen and some deciduous trees. One of the characteristic species is *Liquidambar macrophylla* Oerst., *Alnus acuminata* Kunth, *Bejaria aestuans* Mutis ex L., *Clethra mexicana* DC., *Dalbergia palo-escrito* Rzed. & Guridi-Gómez and *Quercus* spp. L. are also present; the shrub layer consists of *Bocconia frutescens* L. and *Decatropis bicolor* (Zucc.) Radlk. (Luna, Ocegueda, & Alcántara, 1994; Ponce-Vargas, Luna-Vega, Alcántara-Ayala, & Ruiz-Jiménez, 2006).

Field work

Sampling and collection of pteridophyte samples from the MCF in Tlanchinol, Hidalgo, were carried out

No se conocen estudios sobre los patrones de riqueza, diversidad y distribución de los helechos y licopodios a nivel local o regional en los fragmentos de BMM de México. En tal contexto, se plantearon los siguientes objetivos: 1) aportar información sobre dichos patrones, a lo largo de un gradiente altitudinal en el BMM de Tlanchinol, Hidalgo, y 2) establecer la relación de la riqueza, diversidad y valores de importancia estructural de ambos grupos de plantas, con respecto a las variables climáticas y edáficas. Se plantea además, que las condiciones climáticas características del BMM representan un modelo natural ideal para probar: a) si los factores edáficos y topográficos son más relevantes que los climáticos (temperatura y humedad), para explicar la diversidad y distribución de helechos y licopodios a escala local, como lo sugieren Jones et al. (2008) y Karst et al. (2005), y b) si las preferencias ecológicas de ambos grupos de plantas son tan específicas como para reflejarse en cambios en los parámetros estructurales entre sitios cercanos espacialmente, como se reporta en otros hábitats y ecosistemas (Cárdenas, Halme, & Tuomisto, 2007; Cuevas, Sánchez-González, & Tejero-Díez, 2013; Jones et al., 2008; Karst et al., 2005; Sánchez-González et al., 2010).

Materiales y métodos

Zona de estudio

Tlanchinol se localiza en la porción norte del estado de Hidalgo; el municipio limita al norte con el estado de San Luis Potosí, al sur con el municipio de Calnali, al oeste con el municipio de Lolotla y al este con los municipios de Huazalingo y Huejutla (Figura 1). Tlanchinol ocupa una superficie cercana a 380 km² y representa 1.9 % de la superficie estatal; geográficamente se encuentra entre los paralelos 21° 00' - 21° 10' LN y 98° 30' - 98° 35' LO, a una altitud promedio de 1,590 m (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática [INEGI], 1996). La topografía es abrupta en gran parte del municipio, con muchas barrancas, además de tener mesetas y valles; al este presenta una planicie y al oeste algunos llanos constituidos en 90 % por pendientes mayores de 10 % (INEGI, 1996). El clima templado predomina con temperatura promedio de 17.2 °C y precipitación pluvial anual de 2,156 mm, con lluvias principalmente en verano (mayo a septiembre) y en menor proporción en invierno (INEGI, 2004; Pavón & Meza, 2009). El BMM de Tlanchinol se caracteriza por la presencia de árboles perennifolios y algunos caducifolios. Una de las especies características es *Liquidambar macrophylla* Oerst., también se observan *Alnus acuminata* Kunth, *Bejaria aestuans* Mutis ex L., *Clethra mexicana* DC., *Dalbergia palo-escrito* Rzed. & Guridi-Gómez y *Quercus* spp. L.; en el estrato arbustivo se encuentran *Bocconia frutescens* L. y *Decatropis bicolor* (Zucc.) Radlk. (Luna, Ocegueda, & Alcántara, 1994; Ponce-Vargas, Luna-Vega, Alcántara-Ayala, & Ruiz-Jiménez, 2006).

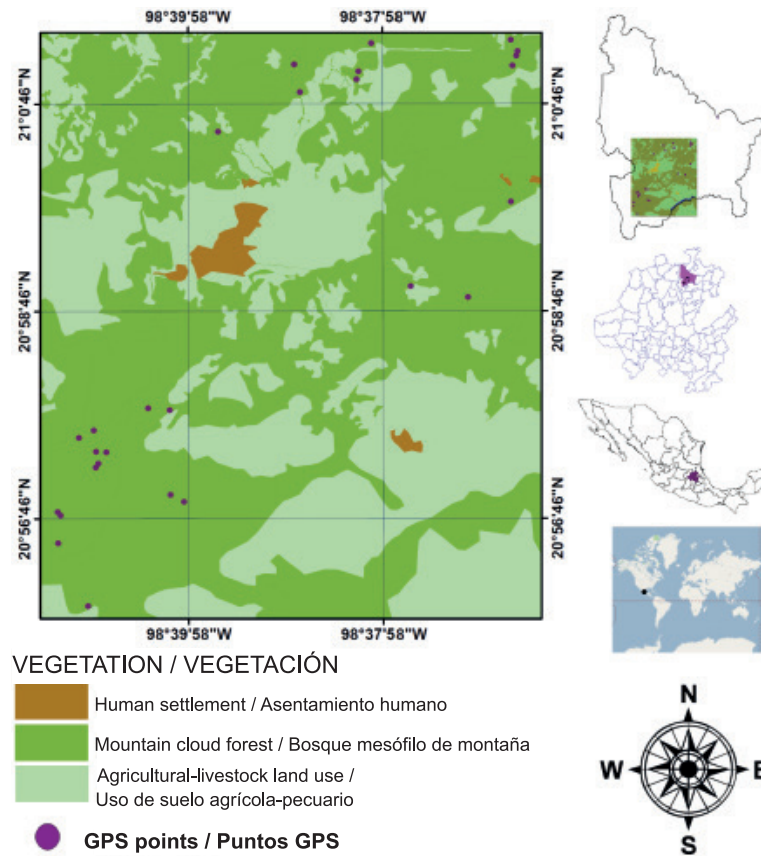


Figure 1. Geographical location of the mountain cloud forest in the municipality of Tlanchinol, Hidalgo. GPS points indicate the collection sites of the species.

Figura 1. Localización geográfica del bosque mesófilo de montaña en el municipio de Tlanchinol, Hidalgo. Los puntos GPS indican los sitios de recolección de las especies.

during seven field trips made between March 2009 and February 2010. The sampling sites were selected based on three basic criteria: 1) elevation, determined with a geopositioner (Garmin, GPSMAP 60CS, Kansas, USA), 2) absence or lack of signs of disturbance by human activities or natural phenomena and 3) canopy cover $\geq 50\%$, verified with a Spherical densitometer (Model A, Bartlesville, Oklahoma, USA). The last two criteria are considered indirect indicators of the presence of preserved primary vegetation (Pérez-Paredes, Sánchez-González, & Tejero-Díez, 2014).

The richness, diversity, structural values and distribution of fern and lycophyte species were determined based on the establishment of 24 sampling plots (one per selected locality) of 400 m² each, in three different elevational ranges; the first stratum ranged from 1,100 to 1,400 m, the second from 1,401 to 1,700 m and the third from 1,701 to 2,000 m. The plot size chosen was the minimum area used in ecological studies with ferns and lycophytes in neotropical forests (Pérez-Paredes et al., 2014; Watkins et al., 2006). In each plot, standard coverage and density data were obtained for each species (Matteucci & Colma, 1982), considering

Trabajo en campo

El muestreo y recolección de ejemplares de pteridofitas del BMM de Tlanchinol, Hidalgo, se hicieron durante siete recorridos de campo realizados entre marzo de 2009 y febrero de 2010. Las localidades de muestreo se seleccionaron con base en tres criterios básicos: 1) altitud (determinada con geoposicionador Garmin, GPSmap 60CS, Kansas, EUA), 2) ausencia o escasez de señales de disturbio por actividades humanas o fenómenos naturales y 3) cobertura del dosel $\geq 50\%$ (verificado con un densitómetro esférico (Model A, Bartlesville, Oklahoma, EUA). Los últimos dos criterios se consideraron indicadores indirectos de la presencia de vegetación primaria conservada (Pérez-Paredes, Sánchez-González, & Tejero-Díez, 2014).

La riqueza, diversidad, valores estructurales y distribución de las especies de helechos y licopodios se determinaron con base en el establecimiento de 24 parcelas de muestreo (una por localidad seleccionada) de 400 m² cada una, en tres diferentes pisos altitudinales; el primer piso fluctuó de 1,100 a 1,400 m; el segundo de 1,401 a 1,700 m y el tercero de 1,701

three growth substrates: epiphyte, epipetric and terrestrial (Álvarez-Zúñiga, Sánchez-González, López-Mata, & Tejero-Díez, 2012).

Laboratory work

Determination of species. The species were determined based on the work of Mickel and Smith (2004), and for some genera recent literature was consulted (Ebihara, Dubuisson, Iwatsuki, Hennequin, & Ito, 2006; Labiak, 2011). A specimen of each species was mounted for integration into the HGOM herbarium collection, housed in the Biological Research Center at the Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. A duplicate of each specimen was deposited in the MEXU National Herbarium at the Universidad Nacional Autónoma de México.

Structural values. The structural importance along the elevational gradient was estimated based on the relative importance value (RIV) of each species, from coverage and relative density values (Matteucci & Colma, 1982).

Species richness and diversity. Species richness was defined as the number of species at each sampling location. Species diversity was estimated with the index proposed by Jost (2006), from the transformation of Shannon-Wiener index values obtained with the PAST 2.01 calculation program (Hammer, Harper, & Ryan, 2009).

Beta diversity. The species replacement rate between elevational ranges was estimated as the inverse of the Sørensen similarity index (Koleff, Gaston, & Lennon, 2003). The number of species shared between elevational ranges was also calculated using EstimateS 8.2 calculation software (Colwell, 2015).

Environmental variables. Based on the location (latitude and longitude) of each sampling plot, 19 climatic variables were estimated with the DIVA-GIS 7.3.0.1 program (Hijmans, Guarino, Jarvis, & O'Brien, 2007) using climate information for the years 1950-2000, available on the WorldClim-Global Climate Database website (2015): annual mean temperature (AMT), mean diurnal range (MDR = max temp – min temp), isothermality [$I = (\text{BIO2}/\text{BIO7}) \times 100$], temperature seasonality (TS = standard deviation \times 100), maximum temperature of warmest month (MTWM), minimum temperature of coldest month (MTCM), temperature annual range (TAR = BIO5–BIO6), mean temperature of wettest quarter (MTWQ), mean temperature of driest quarter (MTDQ), mean temperature of warmest quarter (MTWQ), mean temperature of coldest quarter (MTCQ), annual precipitation (AP), precipitation of wettest month (PWM), precipitation of driest month

a 2,000 m. El tamaño de parcela elegido fue el área mínima utilizada en estudios ecológicos con helechos y licopodios en bosques neotropicales (Pérez-Paredes et al., 2014; Watkins et al., 2006). En cada parcela se obtuvieron datos estándar de cobertura y densidad de cada especie (Matteucci & Colma, 1982), considerando tres hábitos de crecimiento: epifitas, epipétricas y terrestres (Álvarez-Zúñiga, Sánchez-González, López-Mata, & Tejero-Díez, 2012).

Trabajo en laboratorio

Determinación de las especies. Las especies se determinaron con base en la obra de Mickel y Smith (2004) y para algunos géneros se consultó literatura reciente (Ebihara, Dubuisson, Iwatsuki, Hennequin, & Ito, 2006; Labiak, 2011). Un ejemplar de cada especie fue montado para su integración en la colección del herbario HGOM del Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Un duplicado de cada ejemplar se depositó en el Herbario Nacional MEXU de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Valores estructurales. La importancia estructural a lo largo del gradiente altitudinal se estimó con base en el valor de importancia relativa (VIR) de cada especie, a partir de los valores de cobertura y densidad relativa (Matteucci & Colma, 1982).

Riqueza y diversidad de especies. La riqueza de especies se definió como el número de especies en cada localidad de muestreo. La diversidad de especies se estimó con el índice propuesto por Jost (2006), a partir de la transformación de los valores del índice de Shannon-Wiener obtenidos con el programa de cálculo PAST 2.01 (Hammer, Harper, & Ryan, 2009).

Diversidad beta. La tasa de reemplazo de especies entre pisos de altitud se estimó como el inverso del índice de semejanza de Sørensen (Koleff, Gaston, & Lennon, 2003), también se calculó el número de especies compartidas entre pisos altitudinales, utilizando el programa de cálculo EstimateS 8.2 (Colwell, 2015).

Variables ambientales. Con base en la localización (latitud y longitud) de cada parcela de muestreo, se estimaron 19 variables climáticas con el programa DIVA-GIS 7.3.0.1 (Hijmans, Guarino, Jarvis, & O'Brien, 2007), a partir de la información climática de los años 1950-2000, incluida en la página web de WorldClim-Global Climate Data (2015): temperatura media anual (TMA), rango promedio de temperaturas diarias ($\text{RPTD} = T_{\text{max}} - T_{\text{min}}$), isothermality [$I = (\text{BIO2}/\text{BIO7}) \times 100$], estacionalidad de la temperatura (ET = desviación estándar \times 100), temperatura máxima del mes más cálido (TMMC), temperatura mínima del

(PDM), precipitation seasonality (PS), precipitation of wettest quarter (PWQ), precipitation of driest quarter (PDQ), precipitation of warmest quarter (PWQ), and precipitation of coldest quarter (PCQ). Soil and topographic variables were: calcium (Ca), electrical conductivity (EC), organic carbon (OC), potassium (K), magnesium (Mg), organic matter (OM), sodium (Na), potential of hydrogen (pH), elevation (E), orientation (Or) and slope (Sl).

Relationship between structure, soil, and climatic variables. The relationship was established through redundancy analysis (RDA), a direct ordination technique (a special case of multiple regression) where the structural values of species are directly related to environmental variables (Palmer, 2015). The *forward selection* option, included in the CANOCO program (Ter Braak & Šmilauer, 1998), allowed choosing the variables that best explained the variation in the data. Based on the Monte Carlo test, it was determined whether the values of the ordination axes and the values of correlation between the species and the environmental variables obtained with RDA were statistically significant ($P < 0.05$).

Relationship of richness and diversity with climatic and soil variables. The relationship was estimated using parametric (linear regression analysis) and nonparametric (regression trees) methods with the STATISTICA version 7 data analysis software system (StatSoft Inc., 2004). Regression trees do not make *a priori* assumptions about some sort of association between the variables studied and facilitate the interpretation of their relationships, which is not achieved if linear statistical models are used (Sánchez-González & López-Mata, 2005).

Results and discussion

Species richness and diversity

The most conspicuous changes in the composition and diversity of plant species in mountainous regions are related to differences in elevation (Rahbek, 2005; Slik et al., 2009). In the present study, the total richness along the elevational gradient was 78 species of ferns and lycophytes; however, the richness and diversity values of both taxonomic groups showed no significant relationship ($P < 0.05$) with respect to elevation (Figure 2). This contrasts with the results of other investigations that refer to a unimodal response (Rahbek, 2005; Sánchez-González & López-Mata, 2005; Sang, 2008; Zhu, Jiang, Liu, Xiong, & Kang, 2007) or, less commonly, positive or negative responses between elevation and species richness, for different groups of plants and ecosystems (Rahbek, 2005; Slik et al., 2009). It is important to note that elevation is an environmental

mes más frío (TMMF), rango anual de la temperatura (RAT = BIO5–BIO6), temperatura media del trimestre más húmedo (TMTH), temperatura media del trimestre más seco (TMTS), temperatura media del trimestre más cálido (TMTC), temperatura media del trimestre más frío (TMTF), precipitación anual (PA), precipitación del mes más húmedo (PMH), precipitación del mes más seco (PMS), estacionalidad de la precipitación (EP), precipitación del trimestre más húmedo (PTH), precipitación del trimestre más seco (PTS), precipitación del trimestre más cálido (PTC), precipitación del trimestre más frío (PTF). Las variables edáficas y topográficas fueron las siguientes: Calcio (Ca), conductividad eléctrica (CE), carbono orgánico (CO), potasio (K), magnesio (Mg), materia orgánica (MO), sodio (Na), potencial de hidrógeno (pH), altitud (Al), orientación (Or) y pendiente (Pe).

Relación entre la estructura y las variables climáticas y edáficas. La relación se estableció mediante un análisis de redundancia (RDA), una técnica de ordenación directa (un caso especial de regresión múltiple) donde los valores estructurales de las especies se relacionan directamente con las variables ambientales (Palmer, 2015). La opción selección hacia adelante (*forward*), incluida en el programa CANOCO (Ter Braak & Šmilauer, 1998), permitió elegir las variables que mejor explicaron la variación en los datos. Con base en la prueba de Monte Carlo, se determinó si los valores de los ejes de la ordenación y los valores de correlación entre las especies y las variables ambientales obtenidas con el RDA fueron estadísticamente significativos ($P < 0.05$).

Relación de la riqueza y diversidad con las variables climáticas y edáficas. La relación se estimó mediante el uso de métodos paramétricos (análisis de regresión lineal) y no paramétricos (árboles de regresión) con el programa de cálculo STATISTICA versión 7 (StatSoft Inc., 2004). Los árboles de regresión no hacen suposiciones *a priori* sobre algún tipo de asociación entre las variables estudiadas y facilitan la interpretación de sus relaciones, lo que no se logra si se emplean modelos estadísticos lineales (Sánchez-González & López-Mata, 2005).

Resultados y discusión

Riqueza y diversidad de especies

Los cambios más conspicuos en la composición y diversidad de especies vegetales en regiones montañosas están relacionados con diferencias en altitud (Rahbek, 2005; Slik et al., 2009). En el presente estudio, la riqueza total a lo largo del gradiente altitudinal fue de 78 especies de helechos y licopodios; no obstante, los valores de riqueza y diversidad de ambos grupos taxonómicos no mostraron relación significativa ($P < 0.05$) con respecto a la altitud (Figura

variable that affects the composition and structure of communities in an indirect and complex way, as species respond to an intricate combination of climatic (temperature, precipitation), soil and topographic variables (Pinokiyo, Singh, & Singh, 2008; Sang, 2008; Slik et al., 2009). In the case of ferns and lycophytes, it is common for richness and diversity to increase at intermediate elevations where humidity is suitable for reproduction and development (Kluge et al., 2006; Watkins et al., 2006), and to decrease at both low elevations, due to water shortages resulting from the increase in temperature, and at high altitudes due to low temperatures (Cuevas et al., 2013; Kluge et al., 2006; Sánchez-González et al., 2010). According to Whittaker, Willis, and Field (2001), it can be difficult to define a number of specific variables responsible for changes in species diversity, as these may differ significantly between ecological systems and across spatial and temporal scales. Sang (2008) mentions that in the Tianshan mountain area of China, water had the greatest influence on the diversity of plant species at low elevations, temperature at high elevations and soil physical and chemical characteristics at intermediate elevations.

2). Esto contrasta con los resultados obtenidos en otras investigaciones que se refieren a una respuesta unimodal (Rahbek, 2005; Sánchez-González & López-Mata, 2005; Sang, 2008; Zhu, Jiang, Liu, Xiong, & Kang, 2007) o lo menos común, respuestas positivas o negativas entre la altitud y la riqueza de especies, para diferentes grupos de plantas y ecosistemas (Rahbek, 2005; Slik et al., 2009). Es importante recalcar que la altitud es una variable ambiental que afecta la composición y estructura de las comunidades de manera indirecta y compleja, pues las especies responden a una combinación intrincada de variables climáticas (temperatura, precipitación), edáficas y topográficas (Pinokiyo, Singh, & Singh, 2008; Sang, 2008; Slik et al., 2009). En el caso de los helechos y licopodios, es frecuente que la riqueza y diversidad se incrementen en altitudes intermedias, donde la humedad es idónea para su reproducción y desarrollo (Kluge et al., 2006; Watkins et al., 2006), y que disminuyan tanto en altitudes bajas, debido a la escasez de agua por el aumento de la temperatura, como en altitudes elevadas por las bajas temperaturas (Cuevas et al., 2013; Kluge et al., 2006; Sánchez-González et al., 2010). De acuerdo con Whittaker, Willis, y Field (2001) puede ser complejo definir una serie de variables específicas

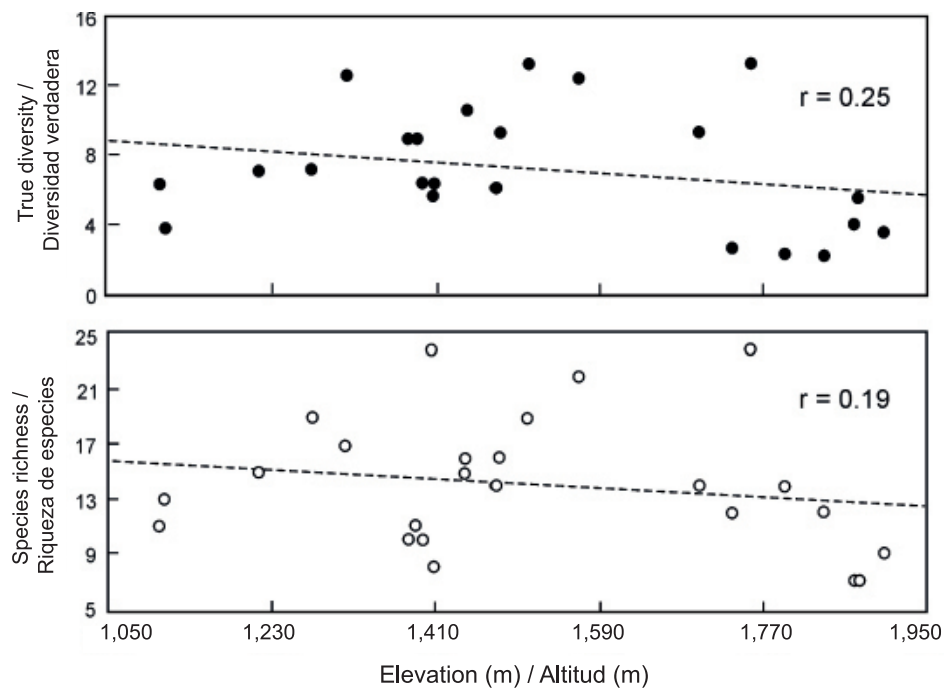


Figure 2. Richness and diversity of fern and lycophyte species along the elevational gradient studied (1,107 m - 1,903 m) in Tlanchinol, Hidalgo. The relationship with elevation was not statistically significant ($P < 0.05$).
Figura 2. Riqueza y diversidad de especies de helechos y licopodios a lo largo del gradiente altitudinal estudiado (1,107 m - 1,903 m) en Tlanchinol, Hidalgo. La relación con la altitud no fue estadísticamente significativa ($P < 0.05$).

In the municipality of Tlanchinol, humidity and temperature conditions showed no significant change trend as elevation increased, perhaps because the range studied was small (less than 1,000 m). For the same reason it was not possible to discern any pattern of change in species richness and diversity values along the elevational gradient. In addition, it is likely that factors such as slope, exposure, the area of the hills, gullies, canyons and mountains, or the soil factors (with more direct physiological impact) of the sampling plots, are more related than elevation with local variation in humidity and temperature and, therefore, with the richness and diversity of fern and lycopphyte species (Pausas & Austin, 2001).

Table 1 shows the number of species per collection range. The number of species shared between contiguous elevational ranges was high (low beta diversity); by contrast, the number of shared species was low (high beta diversity) in the farthest elevational ranges, located at the ends of the gradient (1,107-1,903 m). The change in species composition is more evident as the geographical distance between sites increases and, therefore, when local environmental differences become more pronounced (Sánchez-González & López-Mata, 2005; Sang, 2008; Wana & Beierkuhnlein, 2011).

Relationship between species richness and environmental variables

Based on the significant correlation ($r = 0.56$, $P < 0.01$) between richness and the estimated diversity indices, only species richness was used as a response variable in the simple regression analysis and regression tree. The linear relationship between richness and environmental variables was not statistically significant

responsables del cambio en la diversidad de especies, ya que éstas pueden diferir significativamente entre sistemas ecológicos y a través de escalas espaciales y temporales. Sang (2008) menciona que en las montañas Tianshan, China, el agua influyó más en la diversidad de especies de plantas en altitudes bajas, la temperatura en altitudes elevadas y las características físicas y químicas del suelo en altitudes intermedias.

En el municipio de Tlanchinol, las condiciones de humedad y temperatura no mostraron alguna tendencia significativa de cambio conforme la altitud incrementó, tal vez porque el intervalo estudiado fue pequeño (menos de 1,000 m). Por esta misma razón no fue posible discernir algún patrón de cambio en los valores de riqueza y diversidad de especies a lo largo del gradiente de altitud. Además, es probable que factores como la pendiente, la exposición, el área de los cerros, cañadas, barrancas y montañas, o los factores edáficos (con impacto fisiológico más directo) de las parcelas de muestreo, estén más relacionados que la altitud con la variación local de humedad y temperatura y, por ende, con la riqueza y diversidad de especies de helechos y licopodios (Pausas & Austin, 2001).

El Cuadro 1 muestra el número de especies por piso de recolección. El número de especies compartidas entre pisos de altitud contiguos fue alto (baja diversidad beta), en cambio, el número de especies compartidas fue bajo (alta diversidad beta) en los pisos de altitud más lejanos, situados en los extremos del gradiente (1,107-1,903 m). El cambio en la composición de especies es más evidente conforme aumenta la distancia geográfica entre sitios y, por lo tanto, cuando las diferencias ambientales locales se vuelven más profundas (Sánchez-González & López-Mata, 2005; Sang, 2008; Wana & Beierkuhnlein, 2011).

Table 1. Number of fern and lycopphyte species per collection range (diagonal), number of shared species (upper diagonal) and beta diversity (lower diagonal) between elevational ranges of the mountain cloud forest in Tlanchinol, Hidalgo.

Cuadro 1. Número de especies de helechos y licopodios por piso de recolección (diagonal), número de especies compartidas (diagonal superior) y diversidad beta (diagonal inferior) entre pisos altitudinales del bosque mesófilo de montaña de Tlanchinol, Hidalgo.

Elevational ranges (m)/ Pisos de altitud (m)	1,100-1,400	1,401-1,700	1,701-2,000
	Number of shared species / Número de especies compartidas		
1,100-1,400	44	36	23
1,401-1,700	0.33	63	31
1,701-2,000	0.45	0.39	39
	Beta diversity / Diversidad beta		

($P < 0.05$), so the correlation matrix is not shown. The statistical analysis methods that assume some kind of relationship between variables (linear, unimodal) are not entirely adequate to study the association between richness, species diversity and environmental variables, because the most common relationships in nature are nonlinear (Kallimanis, Ragia, Sgardelis, & Pantis, 2007; Sánchez-González & López-Mata, 2005).

In the present study, the regression tree facilitated and simplified the interpretation of the results. Figure 3 shows the tree structure, which has two related options with lower or higher species richness: the first option suggests that species richness was low (arrows with

Relación entre la riqueza de especies y las variables ambientales

Con base en la correlación significativa ($r = 0.56$, $P < 0.01$) entre la riqueza y los índices de diversidad estimados, se utilizó sólo la riqueza de especies como variable de respuesta en el análisis de regresión simple y en el árbol de regresión. La relación lineal entre la riqueza y las variables ambientales no fue estadísticamente significativa ($P < 0.05$), por lo que no se muestra la matriz de correlación. Los métodos de análisis estadístico que suponen algún tipo de relación entre variables (lineal, unimodal), no son del todo adecuados para estudiar la asociación entre riqueza,

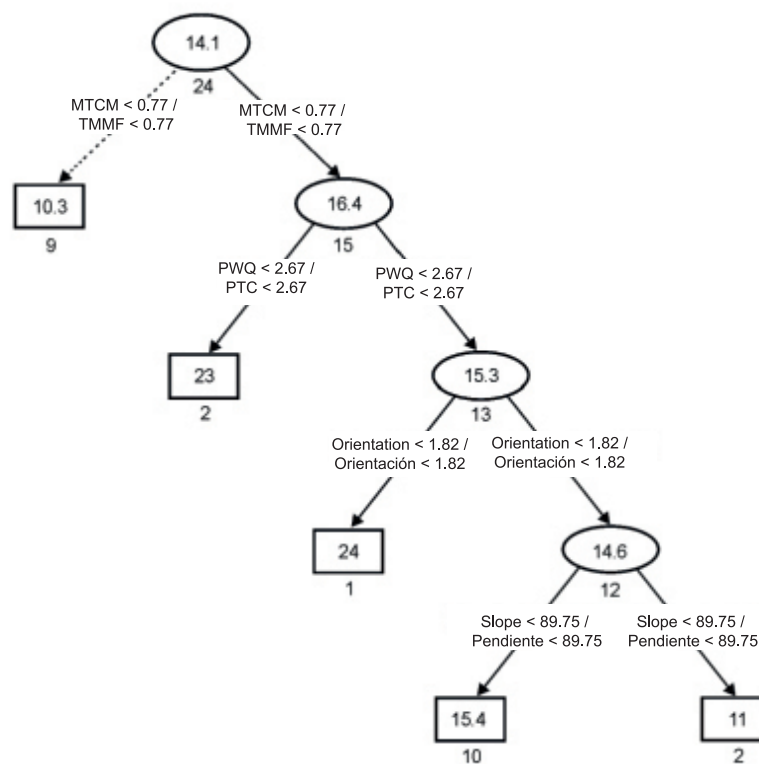


Figure 3. Regression tree outlining species richness in the mountain cloud forest of Tlanchinol, Hidalgo. Rectangles and ellipses represent terminal and non-terminal nodes, respectively. Numbers in each ellipse or rectangle indicate average species richness. Numbers under each ellipse or rectangle are the sum of squares associated with the arithmetic average of the samples. Values in the connections between nodes represent decision criteria. Vectors with solid lines show the path with higher species richness and vectors with dotted lines indicate the path with lower species richness. MTCM: minimum temperature of coldest month, PWQ: precipitation of warmest quarter.

Figura 3. Árbol de regresión que esquematiza la riqueza de especies en el bosque mesófilo de montaña de Tlanchinol, Hidalgo. Los rectángulos y elipses representan los nodos terminales y no terminales, respectivamente. Los números en cada elipse o rectángulo indican el promedio de riqueza de especies. Los números bajo cada elipse o rectángulo son la suma de cuadrados asociados con el promedio aritmético de las muestras. Los valores en las conexiones entre nodos representan los criterios de decisión. Los vectores con líneas continuas muestran la vía con riqueza de especies más alta y los vectores con líneas discontinuas indican la vía con riqueza de especies más baja. TMMF: temperatura mínima del mes más frío, PTC: precipitación del trimestre más cálido.

dashed lines) at sites where minimum temperature of coldest month (MTCM) was less than 0.77 %. The second option suggests that species richness was higher at sites with MTCM above 0.77 % and precipitation of warmest quarter (PWQ) below 2.67 %. By contrast, species richness was low at sites where PWQ was greater than 2.67 %, the orientation (Or) greater than 1.82 % and the slope (Sl) greater than 89.75 %. All selected variables are directly or indirectly related to the temperature and water availability conditions for ferns and lycophytes. Richness values differed little with respect to the slope of the terrain. This is consistent with the view that only when the slope is closely related to other environmental variables is the impact of this factor evident on the composition and structure of the vegetation of Mexico (Rzedowski, 1978).

Richter (2008) mentions that a complex topography is essential to explain the petrographic, soil and climatic structure, and species diversity. He adds that, in many tropical mountains, there is an extraordinary variety of humid, sub-humid and dry habitats in close proximity, due to the presence of extremely heterogeneous terrain with slopes of different exposure. The MCF in Tlanchinol is an example of this; because of its intricate orography, rainfall and temperature may differ significantly in relatively close sites, only a few kilometers away, having an impact on the changes in richness and diversity of fern and lycophyte species.

Relative importance value of the species

Table 2 presents the RIV of the species studied in the MCF in Tlanchinol, Hidalgo. Species with a RIV greater than 10 % (dominant species) in the lower elevational range (1,100 to 1,400 m) were: *Alsophila firma* (Baker) D. S. Conant, *Asplenium sessilifolium* Desv. var. *sessilifolium*, *Ctenitis melanosticta* (Kunze) Copel., *Cyathea fulva* (M. Martens & Galeotti) Fée, *Dennstaedtia bipinnata* (Cav.) Maxon and *Lophosoria quadripinnata* (J. F. Gmel.) C. Chr.; in the middle elevational range (1,401-1,700 m): *A. firma*, *Asplenium cuspidatum* Lam., *Blechnum appendiculatum* Willd., *C. fulva*, *Elaphoglossum sartorii* (Liebm.) Mickel, *Hypolepis repens* (L.) C. Presl., *L. quadripinnata*, *Phanerophlebia juglandifolia* (Humb. Onpl. ex Willd.) J. Sm. and *Plagiogyria pectinata* (Liebm.) Lellinger; and in the upper elevational range (1,701-2,000 m): *E. obscurum* (E. Fourn.) C. Chr., *E. sartorii*, *L. quadripinnata*, *P. pectinata* and *Polystichum ordinatum* Liebm. Species with a high RIV are distributed over the first two elevational ranges of the gradient analyzed, which influences the physiognomy of the vegetation, since they are the most important from a structural point of view. The remaining species with a low RIV were variably distributed along the elevational gradient, including some restricted to a single range and others present throughout the gradient studied. In

diversidad de especies y las variables ambientales, porque las relaciones más comunes en la naturaleza son de tipo no lineal (Kallimanis, Ragia, Sgardelis, & Pantis, 2007; Sánchez-González & López-Mata, 2005).

En el presente estudio, el árbol de regresión facilitó y simplificó la interpretación de los resultados. La Figura 3 muestra la estructura del árbol, el cual presenta dos opciones relacionadas con una menor o mayor riqueza de especies: la primera opción sugiere que la riqueza de especies fue baja (flechas con líneas discontinuas) en los sitios donde la temperatura mínima del mes más frío (TMMF) fue menor de 0.77 %. La segunda opción sugiere que la riqueza de especies fue mayor en sitios con TMMF mayor de 0.77 % y precipitación del trimestre más cálido del año (PTC) menor de 2.67 %. En cambio, la riqueza de especies fue baja en los sitios donde la PTC fue mayor de 2.67 %, la orientación (Or) mayor de 1.82 % y la pendiente del terreno (Pe) mayor de 89.75 %. Todas las variables seleccionadas se relacionan directa o indirectamente con las condiciones de temperatura y disponibilidad de agua para los helechos y licopodios. Los valores de riqueza difirieron poco con respecto a la pendiente del terreno. Esto concuerda con la opinión de que solo cuando la pendiente está estrechamente relacionada con otras variables ambientales, el impacto de dicho factor es evidente sobre la composición y estructura de la vegetación de México (Rzedowski, 1978).

Richter (2008) menciona que una topografía compleja es fundamental para explicar la estructura petrográfica, edáfica y climática, y la diversidad de especies. Agrega que, en muchas montañas tropicales, existe una variedad extraordinaria de hábitats húmedos, subhúmedos y secos en estrecha proximidad, debido a la presencia de terrenos extremadamente heterogéneos con pendientes de diferente exposición. El BMM de Tlanchinol es un ejemplo de ello; debido a su intrincada orografía, la precipitación pluvial y la temperatura pueden diferir significativamente en sitios relativamente cercanos, de tan solo unos kilómetros de distancia, influyendo en los cambios de riqueza y diversidad de especies de helechos y licopodios.

Valor de importancia relativa de las especies

El Cuadro 2 presenta el VIR de las especies estudiadas en el BMM de Tlanchinol, Hidalgo. Las especies con VIR mayor de 10 % (especies dominantes) en el piso de menor altitud (1,100-1,400 m) fueron: *Alsophila firma* (Baker) D. S. Conant, *Asplenium sessilifolium* Desv. var. *sessilifolium*, *Ctenitis melanosticta* (Kunze) Copel., *Cyathea fulva* (M. Martens & Galeotti) Fée, *Dennstaedtia bipinnata* (Cav.) Maxon y *Lophosoria quadripinnata* (J. F. Gmel.) C. Chr.; en el piso altitudinal medio (1,401-1,700 m); *A. firma*, *Asplenium cuspidatum* Lam., *Blechnum appendiculatum* Willd., *C. fulva*, *Elaphoglossum sartorii* (Liebm.)

Table 2. Relative importance value of fern and lycophyte species in the mountain cloud forest in Tlachinol in three different elevational ranges. Elevational ranges: A = 1,100-1,400 m, B = 1,401-1,700 m, C = 1,701-2,000 m.

Cuadro 2. Valor de importancia relativa de las especies de helechos y licopodios del bosque mesófilo de montaña de Tlachinol en tres diferentes pisos altitudinales. Pisos de altitud: A = 1,100-1,400 m, B = 1,401-1,700 m, C = 1,701-2,000 m.

Species / Especies	Relative importance value / Valor de importancia relativa		
	A	B	C
<i>Adiantum andicola</i> Liebm.	-	1.8	1.7
<i>Adiantum braunii</i> Mett. ex Kuhn	8.2	-	-
<i>Alsophila firma</i> (Baker) D. S. Conant	25.3	10.5	-
<i>Arachniodes denticulada</i> (Sw.) Ching	-	8.9	-
<i>Asplenium abscissum</i> Willd.	7.5	2.1	-
<i>Asplenium auriculatum</i> Sw.	1.7	8.6	3.2
<i>Asplenium cuspidatum</i> Lam.	-	10.5	-
<i>Asplenium monanthes</i> L.	-	5.6	3.8
<i>Asplenium serra</i> Langsd. & Fisch.	3.5	-	-
<i>Asplenium sessilifolium</i> Desv. var. <i>sessilifolium</i>	11.7	1.5	4.5
<i>Asplenium tuerckheimii</i> Maxon	-	1.5	-
<i>Blechnum appendiculatum</i> Willd.	-	11.6	-
<i>Blechnum occidentale</i> L.	6.3	3.4	3
<i>Blechnum schiedeanum</i> Hieron.	0.9	-	-
<i>Botrychium decompositum</i> M. Martens & Galeotti	-	6.2	-
<i>Campyloneurum angustifolium</i> (Sw.) Fée	3.4	2.1	0.2
<i>Campyloneurum xalapense</i> Fée	5.2	3.5	-
<i>Ctenitis equestris</i> (Kunze) Ching var. <i>equestris</i>	6.8	1.9	-
<i>Ctenitis erinacea</i> A.R. Sm.	9.6	-	-
<i>Ctenitis melanosticta</i> (Kunze) Copel.	13.9	6.3	-
<i>Cyathea fulva</i> (M. Martens & Galeotti) Fée	37.3	25.2	-
<i>Cystopteris fragilis</i> (L.) Bernh.	1	-	-
<i>Dennstaedtia bipinnata</i> (Cav.) Maxon	12.1	3.7	-
<i>Dennstaedtia cicutaria</i> (Poir) Hieron.	1	8	-
<i>Didymoglossum reptans</i> (Sw.) C. Presl	-	0.6	-
<i>Diplazium franconis</i> Liebm.	0.3	2.2	-
<i>Diplazium lonchophyllum</i> Kunze	6.7	2.8	5.7
<i>Diplazium ternatum</i> Liebm.	5.2	0.7	-
<i>Diplopterygium bancroftii</i> (Hook.) A.R. Sm.	-	1.8	-
<i>Elaphoglossum erinaceum</i> T. Moore	-	-	5.2
<i>Elaphoglossum glaucum</i> T. Moore	-	5.6	0.3
<i>Elaphoglossum obscurum</i> (E. Fourn.) C. Chr.	1.7	0.3	17.5
<i>Elaphoglossum peltatum</i> (Sw.) Urb.	-	1.3	-
<i>Elaphoglossum potosianum</i> Christ.	-	-	2.1
<i>Elaphoglossum sartorii</i> (Liebm.) Mickel	-	16.9	18.5
<i>Hymenophyllum polyanthos</i> Sw.	0.3	4.3	-

<i>Hypolepis repens</i> (L.) C. Presl	2.6	13.2	-
<i>Lophosoria quadripinnata</i> (J. F. Gmel.) C. Chr.	70.2	17.7	37
<i>Lycopodiella cernua</i> (L.) Pic. Serm.	-	0.2	-
<i>Marattia weinmanniifolia</i> Liebm.	1.8	4.2	3.7
<i>Melpomene leptostoma</i> Fée	-	-	0.2
<i>Pecluma alfredii</i> (Rosents.) M. G. Price	6.6	4.6	3.1
<i>Phanerophlebia gastonyi</i> Yatsk.	5.4	5	-
<i>Phanerophlebia juglandifolia</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) J. Sm.	1	10.6	8.4
<i>Phlebodium pseudoaureum</i> (Cav.) Lellinger	9.1	0.5	3.4
<i>Pityrogramma ebenea</i> (L.) Proctor	-	1.2	-
<i>Plagiogyria pectinata</i> (Liebm.) Lellinger	-	13.3	39.9
<i>Pleopeltis crassinervata</i> (Fée) T. Moore	1.1	2	0.7
<i>Pleopeltis lepidotricha</i> (Fée) A. R. Sm. & Tejero	3.6	2.1	1.9
<i>Pleopeltis mexicana</i> Feé	-	7.6	2.9
<i>Pleopeltis plebeia</i> (Schltdl. & Cham.) A.R.Sm. & Tejero	9.1	4	4.2
<i>Pleopeltis polylepis</i> (Roem. ex Kunze) T. Moore var. <i>polypepis</i>	1.4	-	0.9
<i>Pleopeltis polypodioides</i> (L.) E. G. Andrews & Windham	-	3.2	-
<i>Polyphlebium hymenophylloides</i> (L.) Ebihara & Dubuisson	-	0.3	-
<i>Polypodium fraternum</i> Schltdl. & Cham.	-	4.6	1.3
<i>Polypodium longepinnulatum</i> E. Fourn.	3.7	2	2.7
<i>Polypodium plesiosorum</i> Kunze	3.9	1.4	2.4
<i>Polypodium rhodopleuron</i> Kunze	1.7	3.3	3.6
<i>Polystichum ordinatum</i> Liebm.	-	-	11.9
<i>Psilotum complanatum</i> Sw.	1.7	3.2	-
<i>Pteridium arachnoideum</i> (Kaulf.) Maxon	-	7.1	-
<i>Pteridium caudatum</i> (L.) Maxon	-	-	4.2
<i>Pteris orizabae</i> M. Martens & Galeotti	4.8	6	6.8
<i>Selaginella arsenei</i> Weath.	-	5.9	-
<i>Selaginella hoffmannii</i> Hieron.	2.6	-	-
<i>Selaginella lineolata</i> Mickel & Beitel	-	-	0.3
<i>Selaginella pallescens</i> (C. Presl) Spring in Martius	4.3	0.4	-
<i>Selaginella silvestris</i> Aspl.	-	3.5	-
<i>Selaginella stellata</i> Spring	7.1	-	-
<i>Stenogrammitis prionodes</i> (Mickel & Beitel) Labiak	-	0.6	0.1
<i>Thelypteris atrovirens</i> (C.Chr.) C.F. Reed	3.4	1.2	2.8
<i>Thelypteris dentata</i> (Forssk.) E. P. St. John	-	0.3	-
<i>Thelypteris kunthii</i> (Desv.) C. V. Morton	-	-	1.5
<i>Thelypteris oligocarpa</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Ching	4.1	-	-
<i>Vandesboschia radicans</i> (Sw.) Copel.	4.1	5.2	1.1
<i>Vittaria graminifolia</i> Kaulf.	-	2.3	0.15
<i>Woodwardia semicordata</i> Mickel & Beitel	2.8	4.3	2.9
<i>Woodwardia spinulosa</i> M. Martens & Galeotti	-	1.2	-

the three elevational ranges, larger-sized fern species had the highest RIV, highlighted by *L. quadripinnata* due to its wide distribution along the gradient (1,100 to 1,950 m).

It is likely that the variation in the structural values of the ferns and lycophytes lies in the characteristics of the MCF, where there are several plant associations that differ in terms of height, phenology and dominant species (Rzedowski, 1978). Environmental heterogeneity in the Tlanchinol MCF is expressed in such a way that in each locality or sampling plot there are particular environmental conditions, regardless of the elevation, which affect or favor the dominance and relative importance (RIV) of one or more species. However, not all the environmental variables analyzed have the same influence on the density and coverage of the individuals of the fern and lycophyte species (Álvarez-Zúñiga et al., 2012). It has been documented that in the high parts of the mountains, the composition and structure of the plant communities are often related to temperature or other climatic parameters, whereas in the lower parts they may be determined by other biotic and abiotic factors (Ohmann & Spies, 1998; Sánchez-González & López-Mata, 2005; Sang, 2008).

Relationship between structural values and environmental variables

Figure 4 shows the ordination of the sites and environmental factors obtained by Redundancy Analysis (RDA). According to Table 3, the eigenvalues indicate that there is good separation between sites (each site marked with a symbol in Figure 4 represents the centroid of the distribution of a set of species) along the two first axes of variation, associated with environmental gradients. In the ordination diagram, a group consisting of sampling plots 1, 2, 7, 11, 13, 14 and 15, another group comprising plots 5, 12, 16, 17, 18 and 24, and a third group formed by plots 4, 8, 9, 10, 20, 21, 22 and 23 stand out. Sampling plots 3, 6 and 19 are seen separated from each other and from the others, too, so they are not constituted as a group.

The environmental variables that had a higher positive correlation with the first ordination axis were, in order of importance: organic matter, isothermality and sodium content (Table 4, Figure 4). The variables with the highest negative correlation for the same axis were: precipitation of driest month, annual actual evapotranspiration and actual evapotranspiration during the rainy season. As to the second ordination axis, the variable with the greatest negative correlation was elevation and the variables with the greatest positive correlation were slope and annual mean temperature (Table 4, Figure 4). According to the variance inflation factor (VIF) value, three of the selected variables contributed significantly and

Mickel, *Hypolepis repens* (L.) C. Presl., *L. quadripinnata*, *Phanerophlebia juglandifolia* (Humb. Onpl. ex Willd.) J. Sm. y *Plagiogyria pectinata* (Liemb.) Lellinger; y en el piso altitudinal superior (1,701-2,000 m): *E. obscurum* (E. Fourn.) C. Chr., *E. sartorii*, *L. quadripinnata*, *P. pectinata* y *Polystichum ordinatum* Liebm. Las especies con VIR alto se distribuyen en los dos primeros pisos de altitud del gradiente analizado, lo cual influye en la fisonomía de la vegetación, pues son las más importantes desde el punto de vista estructural. Las especies restantes con VIR bajos se distribuyen de manera variable a lo largo del gradiente de altitud e incluyen desde las restringidas a un solo piso, hasta las presentes en todo el gradiente estudiado. En los tres pisos de altitud, las especies de helechos de mayor talla presentaron los VIR más altos, destacando *L. quadripinnata* por su amplia distribución a lo largo del gradiente (1,100 a 1,950 m).

Es probable que la variación en los valores estructurales de los helechos y licopodios radique en las características del BMM, donde hay diversas asociaciones vegetales que difieren entre sí en cuanto a la altura, fenología y especies dominantes (Rzedowski, 1978). La heterogeneidad ambiental en el BMM de Tlanchinol se expresa en tal forma que, en cada localidad o parcela de muestreo existen condiciones ambientales particulares, independientes de la altitud, que afectan o favorecen la dominancia e importancia relativa (VIR) de una o más especies. Sin embargo, no todas las variables ambientales analizadas tienen la misma influencia sobre la densidad y la cobertura de los individuos de las especies de helechos y licopodios (Álvarez-Zúñiga et al., 2012). Se ha documentado que en las partes altas de las montañas, la composición y estructura de las comunidades vegetales frecuentemente se relacionan con la temperatura o con otros parámetros climáticos, mientras que en las partes bajas pueden estar determinadas por otros factores bióticos y abióticos (Ohmann & Spies, 1998; Sánchez-González & López-Mata, 2005; Sang, 2008).

Relación entre los valores estructurales y las variables ambientales

La Figura 4 muestra la ordenación de los sitios y los factores ambientales obtenida mediante el análisis de redundancia (RDA). De acuerdo con el Cuadro 3, los valores de las raíces características indican que hay buena separación entre los sitios (cada sitio marcado con un símbolo en la Figura 4 representa el centroide de la distribución de un conjunto de especies) a lo largo de los dos primeros ejes de variación, asociada a los gradientes ambientales. En el diagrama de ordenación se distingue un grupo constituido por las parcelas de muestreo 1, 2, 7, 11, 13, 14 y 15; otro grupo integrado por las parcelas 5, 12, 16, 17, 18 y 24; y un tercer grupo formado por las parcelas 4, 8, 9, 10, 20, 21, 22 y 23. Las parcelas de muestreo 3, 6 y 19 se observan separadas

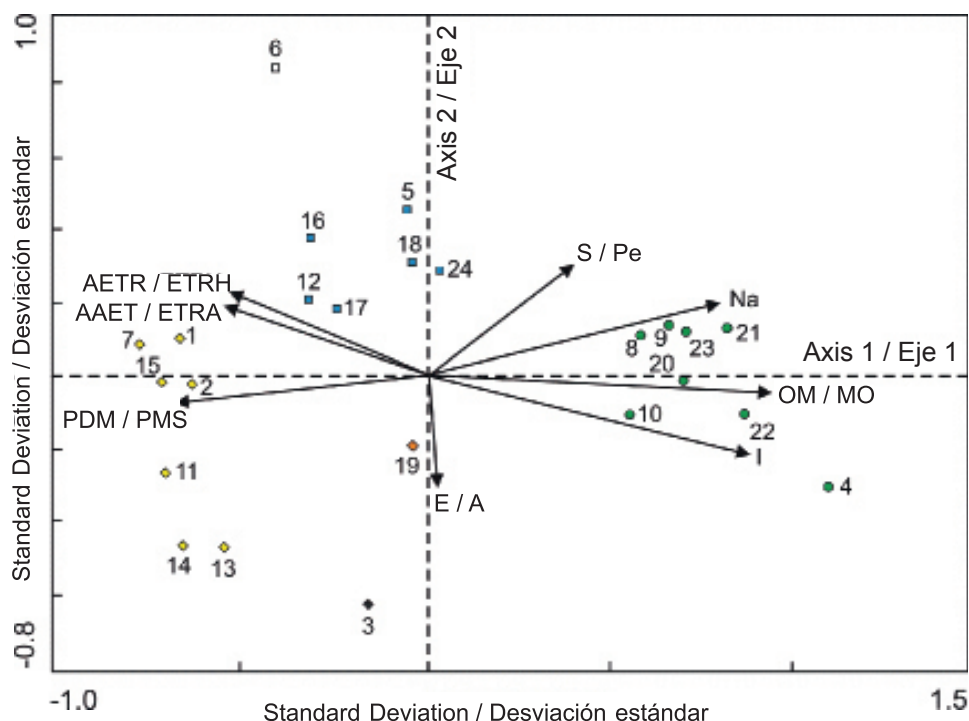


Figure 4. Ordination diagram of the 24 sampling sites and the eight environmental variables that showed the highest correlation values with respect to the first two axes of variation in the mountain cloud forest of Tlanchinol, Hidalgo. E: Elevation, AAET: Annual actual evapotranspiration, AETR: Actual evapotranspiration in the rainy season of the year; I: Isothermality, OM: Organic matter, Na: Sodium, S: Slope, PDM: Precipitation of driest month.

Figura 4. Diagrama de ordenación de los 24 sitios de muestreo y de las ocho variables ambientales que presentaron los valores de correlación más altos con respecto a los dos primeros ejes de variación en el bosque mesófilo de montaña de Tlanchinol, Hidalgo. A: Altitud, ETRA: Evapotranspiración real anual, ETRH: Evapotranspiración real en la temporada lluviosa del año, I: Isothermalidad, MO: Materia Orgánica, Na: Sodio, Pe: Pendiente, PMS: Precipitación del mes más seco.

Table 3. Redundancy analysis conducted with data from structural values of fern and lycophyte species from 24 sampling sites and 12 environmental variables in the mountain cloud forest in Tlanchinol, Hidalgo.
Cuadro 3. Análisis de redundancia realizado con datos de valores estructurales de las especies de helechos y licopodios de 24 sitios muestreados y 12 variables ambientales del bosque mesófilo de montaña de Tlanchinol, Hidalgo.

Estimated values / Valores estimados	Ordination axes / Ejes de ordenación	
	1	2
Eigenvalues / Raíces características	0.31	0.08
Species-environmental factors correlation / Correlación especies-factores ambientales	0.87	0.80
Cumulative variance (%) / Varianza acumulada (%)		
Of the species / De las especies	31.60	40.20
Of the species-environment relationship / De la relación especie-ambiente	54.30	69.10

Table 4. Correlation between the first two ordination axes and eleven environmental variables chosen with the CANOCO software “forward selection” option, to evaluate the relationship between the structural values of fern and lycophyte species and climatic and soil variables in Tlanchinol, Hidalgo.

Cuadro 4. Correlación entre los dos primeros ejes de la ordenación y las once variables ambientales elegidas con la opción “selección hacia adelante” del programa CANOCO, para evaluar la relación entre los valores estructurales de las especies de helechos y licopodios y las variables climáticas y edáficas de Tlanchinol, Hidalgo.

Environmental variable / Variable ambiental	Axis 1 / Eje 1	Axis 2 / Eje 2
Organic matter / Materia orgánica	0.61	-0.05
Slope / Pendiente	0.26	0.36
Annual actual evapotranspiration / Evapotranspiración real anual	-0.36	0.22
Actual evapotranspiration of the rainy season / Evapotranspiración real de la temporada lluviosa del año	-0.36	0.22
Orientation / Orientación	-0.13	0.14
Isothermality / Isothermalidad	0.57	-0.25
Sodium / Sodio	0.52	0.24
Precipitation of warmest quarter / Precipitación del trimestre más cálido	-0.31	0.08
Elevation / Altitud	0.01	-0.34
Precipitation of driest month / Precipitación del mes más seco	-0.44	-0.09
Annual mean temperature / Temperatura media anual	-0.14	0.27

independently to ordination ($VIF < 12$): organic matter, slope and isothermality. The values of the remaining variables showed high autocorrelation.

Randomized data generated with Monte Carlo permutations indicate that the eigenvalue of the first ordination axis was statistically significant ($P < 0.05$). This suggests that the values obtained with RDA are not due to chance and that the ordination diagram provides a significant representation of the distribution of fern and lycophyte assemblages in the sampling plots (Table 4). While there is a gradual change in the composition of species along the elevational gradient examined by ordination analysis, it was possible to distinguish groups formed by assemblages of fern and lycophyte species, separated from other groups likely because they have different environmental requirements and tolerances (Rodríguez, Pacheco, & Zavala, 2008).

Elevational gradients are considered among the most powerful “natural experiments” for testing ecological and evolutionary responses of biota to environmental influences. However, it is appropriate that the results are interpreted considering factors that are not necessarily elevation specific, such as humidity, hours of sunshine, wind, season length, geology (Körner, 2007) and even human activities (Rodríguez et al., 2008).

In the Tlanchinol MCF, the richness, distribution and abundance of fern and lycophyte species are primarily

entre sí y con respecto a las demás, por lo que no constituyen algún grupo.

Las variables ambientales que presentaron mayor correlación positiva con el primer eje de ordenación fueron, en orden de importancia: materia orgánica, isothermalidad y contenido de sodio (Cuadro 4, Figura 4). Las variables con mayor correlación negativa para el mismo eje fueron: precipitación del mes más seco, evapotranspiración real anual y evapotranspiración real en la temporada lluviosa del año. En cuanto al segundo eje de ordenación, la variable con mayor correlación negativa fue la altitud y las variables con mayor correlación positiva fueron la pendiente y la temperatura media anual (Cuadro 4, Figura 4). De acuerdo con el valor del factor de inflación de la varianza (FIV), tres de las variables seleccionadas contribuyeron significativa e independientemente a la ordenación ($FIV < 12$): materia orgánica, pendiente e isothermalidad. Los valores de las variables restantes presentaron autocorrelación alta.

Los datos aleatorizados generados con permutaciones Monte Carlo indican que el valor de la raíz característica del primer eje de la ordenación fue estadísticamente significativo ($P < 0.05$). Esto sugiere que los valores obtenidos con el RDA no se deben al azar y que el diagrama de ordenación proporciona una representación significativa de la distribución de los ensambles de helechos y licopodios en las parcelas de muestreo (Cuadro 4). Si bien existe un cambio gradual

defined by the organic matter, isothermality, sodium content, precipitation of driest month, annual actual evapotranspiration and actual evapotranspiration in the rainy season; these variables were not dependent on elevation or correlated with it. In the MCF, in particular, the role of climate should be highlighted as an element that not only acts directly on the plants, but also influences, often decisively, the soil formation and topography-shaping processes (González-Espinosa et al., 2012; Rzedowski, 1978).

The influence of soil factors on the distribution and abundance of different plant groups at local level has been confirmed in several studies (Jones et al., 2008; Karst et al., 2005; Sánchez-González & López-Mata, 2005). Organic matter is very important for the stability of soil aggregates, has an impact on the porosity and, therefore, the gas and water exchange, and by being a reservoir of nutrients it is related to the availability thereof (Schoenholtz, Van Miegroet, & Burger, 2000). The other variables (precipitation of driest month, annual actual evapotranspiration and actual evapotranspiration in the rainy season of the year), which were important in explaining the structure and distribution of the species, are directly related to moisture retention in both the soil and plants. Differences in the composition and dominance (RIV) of the species in each sampling plot are probably the result of the combined effect of multiple environmental variables, with the organic matter, sodium content, precipitation and temperature being of special relevance for both groups of plants (Kluge et al., 2006).

Conclusions

The results of this study confirm that ferns and lycophytes are excellent indicators of environmental conditions at local and landscape scale. Species richness and diversity values were mainly related to changes in humidity and temperature conditions at landscape scale, but changes in the structural values of the species were more informative of ecological preferences at local level. Species composition differed more noticeably as the geographical distance between sites increased, probably due to more pronounced environmental differences at the ends of the elevational gradient. Ordination showed that soil factors, humidity and temperature are the environmental variables that best relate to the composition and degree of synecological importance of species along the elevational gradient studied (1,107-1,903 m).

Acknowledgments

This study was partially supported by the FOMIX-HGO-2012-C01-191908 project: Biodiversity of the state of Hidalgo (third stage). The authors are grateful for

en la composición de especies a lo largo del gradiente altitudinal examinado mediante el análisis de ordenación, fue posible distinguir grupos conformados por ensambles de especies de helechos y licopodios, separados de otros grupos probablemente por tener requerimientos y tolerancias ambientales diferentes (Rodríguez, Pacheco, & Zavala, 2008).

Los gradientes de altitud se consideran entre los "experimentos naturales" más poderosos para probar respuestas ecológicas y evolutivas de la biota a influencias del medio. Sin embargo, es conveniente que los resultados se interpreten considerando factores que no necesariamente son específicos de la altitud, tales como la humedad, las horas de insolación, el viento, la duración de la temporada, la geología (Körner, 2007) e incluso las actividades humanas (Rodríguez et al., 2008).

En el BMM de Tlachinol, la riqueza, distribución y abundancia de las especies de helechos y licopodios están definidas principalmente por la materia orgánica, isothermality, contenido de sodio, precipitación del mes más seco, evapotranspiración real anual y evapotranspiración real en la temporada lluviosa del año; dichas variables no fueron dependientes de la altitud ni correlacionadas con ésta. En los BMM, de manera particular, la función del clima debe resaltarse como un elemento que no solo actúa de forma directa sobre las plantas, sino que también tiene influencia, a menudo decisiva, en los procesos de formación del suelo y en la conformación de la topografía (González-Espinosa et al., 2012; Rzedowski, 1978).

La influencia de los factores edáficos sobre la distribución y abundancia de distintos grupos de plantas a escala local ha sido corroborada en varias investigaciones (Jones et al., 2008; Karst et al., 2005; Sánchez-González & López-Mata, 2005). La materia orgánica es muy importante en la estabilidad de los agregados del suelo, influye sobre la porosidad y, por lo tanto, sobre el intercambio gaseoso e hídrico, y al ser un reservorio de nutrientes se relaciona con la disponibilidad de los mismos (Schoenholtz, Van Miegroet, & Burger, 2000). Las otras variables (precipitación del mes más seco, evapotranspiración real anual y evapotranspiración real en la temporada lluviosa del año), que resultaron importantes en la explicación de la estructura y distribución de las especies, están directamente relacionadas con la retención de humedad en el suelo y en las plantas. Las diferencias en la composición y en la dominancia (VIR) de las especies en cada parcela de muestreo son, probablemente, resultado del efecto combinado de múltiples variables ambientales; siendo la materia orgánica, el contenido de sodio, la precipitación y la temperatura de especial relevancia para ambos grupos de plantas (Kluge et al., 2006).

the suggestions and comments of two anonymous reviewers who helped improve this article.

End of English version

References / Referencias

- Álvarez-Zúñiga, E., Sánchez-González, A., López-Mata, L., & Tejero-Díez, J. D. (2012). Composición y abundancia de las pteridofitas en el bosque mesófilo de montaña del municipio de Tlanchinol, Hidalgo, México. *Botanical Sciences*, 90, 163–177. doi: 10.17129/botsci.481
- Cárdenas, G. G., Halme, J. K., Tuomisto, H. (2007). Riqueza y distribución ecológica de especies de pteridofitas en la zona del río Yavarí-Mirín, Amazonía Peruana. *Biotropica*, 39, 637–646. doi: 10.1111/j.1744-7429.2007.00308.x
- Colwell, R. K. (2015). EstimateS. Statistical estimation of species richness and shared species from samples version 8.2. Connecticut, USA: University of Connecticut. Retrieved from <http://viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateS/>
- Cuevas, H. A. L., Sánchez-González, A., & Tejero-Díez, J. D. (2013). Pteridophytes of a semiarid natural protected area in Central Mexico. *Natural Areas Journal*, 33, 177–188. doi: 10.3375/043.033.0208
- Ebihara, A., Dubuisson, J. Y., Iwatsuki, K., Hennequin, S., & Ito, M. (2006). A taxonomic revision of the Hymenophyllaceae. *Blumea*, 51, 221–280. doi: 10.3767/000651906X622210
- González-Espinosa, M., Meave, J. A., Ramírez-Marcial, N., Toledo-Acevedes, T., Lorea-Hernández, F. G., & Ibarra-Manríquez, G. (2012). Los bosques de niebla de México: conservación y restauración de su componente arbóreo. *Ecosistemas*, 21, 36–52. Retrieved from <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=54026849004>
- Hammer, O., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2009). PAST-Palaeontological Statistics, ver. 1.89. Retrieved from <http://vanguardia.udea.edu.co/cursos/PAST/past.pdf>
- Hijmans, R., Guarino, L., Jarvis, A., & O'Brien, R. (2007). DIVA-GIS free, simple & effective v.7.3.0.1. CA, USA: LizardTech, Inc. Retrieved from <http://www.diva-gis.org/>
- Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática (INEGI). (1996). *Tlanchinol, estado de Hidalgo*. Aguascalientes, México: Autor.
- Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática (INEGI). (2004). *Anuario estadístico. Hidalgo. I, II*. Aguascalientes, México. Autor.
- Jones, M. M., Tuomisto, H., Borcard, D., Legendre, P., Clark, D. B., & Olivas, P. C. (2008). Explaining variation in tropical plant community composition: Influence of environmental and spatial data quality. *Oecologia*, 155, 593–604. doi: 10.1007/s00442-007-0923-8
- Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 9, 363–375. doi: 10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x

Conclusiones

Los resultados del presente estudio confirman que los helechos y licopodios son excelentes indicadores de las condiciones ambientales a escala local y de paisaje. Los valores de riqueza y diversidad de las especies se relacionaron principalmente con cambios en las condiciones de humedad y temperatura a escala de paisaje, pero los cambios en los valores estructurales de las especies fueron más informativos de las preferencias ecológicas a escala local. La composición de especies difirió en forma más evidente conforme la distancia geográfica entre sitios aumentó, debido probablemente a diferencias ambientales más profundas en los extremos del gradiente de altitud. La ordenación mostró que los factores edáficos, la humedad y la temperatura son las variables ambientales que mejor se relacionan con la composición y grado de importancia sin ecológica de las especies a lo largo del gradiente altitudinal estudiado (1,107-1,903 m).

Agradecimientos

El presente estudio fue apoyado parcialmente por el proyecto FOMIX-HGO-2012-C01-191908: Diversidad biológica del estado de Hidalgo (tercera etapa). Los autores agradecen ampliamente las sugerencias y comentarios de dos revisores anónimos que contribuyeron a mejorar este artículo.

Fin de la versión en español

- Kallimanis, A. S., Ragia, V., Sgardelis, S. P., & Pantis, J. D. (2007). Using regression trees to predict alpha diversity based upon geographical and habitat characteristics. *Biodiversity and Conservation*, 16, 3863–3876. doi: 10.1007/s10531-007-9186-2
- Karst, J., Gilbert, T. B., & Lechowics, M. J. (2005). Fern community assembly: The roles of chance and the environment at local and intermediate scales. *Ecology*, 86, 2473–2486. doi: 10.1890/04-1420
- Kluge, J., Kessler, M., & Dunn, R. R. (2006). What drives elevational patterns of diversity? A test of geometric constraints, climate and species pool effects for pteridophytes on an elevational gradient in Costa Rica. *Global Ecology and Biogeography*, 15, 358–371. doi: 10.1111/j.1466-822X.2006.00223.x
- Koleff, P., Gaston, K. J., & Lennon, J. J. (2003). Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology*, 72, 367–382. doi: 10.1046/j.1365-2656.2003.00710.x
- Körner, C. (2007). The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution*, 22, 569–574. doi: 10.1016/j.tree.2007.09.006

- Labiak, P. H. (2011). *Stenogrammitis*, a new genus of grammitid ferns segregated from *Lellingeria* (Polypodiaceae). *Brittonia*, 63(1), 139–149. doi: 10.1007/s12228-010-9148-y
- Luna, V. I., Ocegueda, C. S. & Alcántara, A. O. (1994). Florística y notas biogeográficas del bosque mesófilo de montaña del municipio de Tlanchinol, Hidalgo, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Autónoma de México, Serie Botánica*, 65, 31–62. Retrieved from www.ejournal.unam.mx/bot/065-01/BOT65104.pdf
- Matteucci, S. D., & Colma, A. (1982). *Metodología para el estudio de la vegetación*. Washington, DC, USA: Secretaria General de la Organización de los Estados Americanos-Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico.
- Mickel, J. T., & Smith, A. R. (2004). *The Pteridophytes of Mexico (Memoirs of the New York botanical garden)*. New York, USA: NYBG press.
- Ohmann, L. J., & Spies, A. T. (1998). Regional gradient analysis and spatial pattern of woody plant communities of Oregon forest. *Ecological Monographs*, 68, 151–182. doi: 10.1890/0012-9615(1998)068[0151:RGAASP]2.0.CO;2
- Palmer, W. M. (2015). *Ordination methods for ecologists*. Consultado 12-03-2014 en <http://ordination.okstate.edu/>
- Pausas, J. G., & Austin, M. P. (2001). Patterns of plant species richness in relation to different environments: an appraisal. *Journal of Vegetation Science*, 12, 153–166. doi: 10.2307/3236601
- Pavón, N. P., & Meza, M. (2009). *Cambio climático en el estado de Hidalgo: clasificación y tendencias climáticas*. Hidalgo, México. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.
- Pérez-Paredes, M. G., Sánchez-González, A., & Tejero-Díez, J. D. (2014). Estructura poblacional y características del hábitat de dos especies de Cyatheaceae del estado de Hidalgo. *Botanical Sciences*, 92, 259–271. doi: 10.17129/botsci.48
- Pinokiy, A., Singh, K. P., & Singh, J. S. (2008). Diversity and distribution of lichens in relation to altitude within a protected biodiversity hot spot, north-east India. *The Lichenologist*, 40, 47–62. doi: 10.1017/S0024282908007214
- Ponce-Vargas, A., Luna-Vega, I., Alcántara-Ayala, O., & Ruiz-Jiménez, C. A. (2006). Florística del bosque mesófilo de montaña de Monte Grande, Lolotla, Hidalgo, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 77, 177–190. www.ejournal.unam.mx/bio/BIOD77-02/BIOS770204.pdf
- Rahbek, C. (2005). The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters*, 8, 224–239. doi: 10.1111/j.1461-0248.2004.00701.x
- Richter, M. (2008). Tropical mountain forests - distribution and general features. In R. S. Gradstein, J. Homeier, & D. Gansert (Eds.). *The tropical mountain forest patterns and processes in a biodiversity hotspot* (pp. 7–24). Germany: The Biodiversity and Ecology Series.
- Rodríguez, R. L., Pacheco, L., & Zavala, H. J. A. (2008). Pteridofitas indicadoras de alteración ambiental en el bosque templado de San Jerónimo Amanalco, Texcoco, México. *Revista de Biología Tropical*, 56, 641–656. doi: 10.15517/rbt.v56i2.5614
- Rzedowski, J. (1978). *Vegetación de México*. México, D. F.: Limusa.
- Sánchez-González, A., & López-Mata, L. (2005). Plant species richness and diversity along an altitudinal gradient in the Sierra Nevada, Mexico. *Diversity and Distribution*, 11, 567–575. doi: 10.1111/j.1366-9516.2005.00186.x
- Sánchez-González, A., Álvarez-Zúñiga, E., & Tejero-Díez, J. D. (2010). Richness and distribution patterns of ferns and lycophytes in Los Mármoles National Park, Hidalgo, Mexico. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 137, 373–379. doi: 10.3159/10-RA-002
- Sang, W. (2008). Plant diversity patterns and their relationships with soil and climatic factors along an altitudinal gradient in the middle Tianshan Mountain area, Xinjiang, China. *The Ecological Society of Japan*, 24, 303–314. doi:10.1007/s11284-008-0507-z
- Schoenholtz, S. H., Van Miegroet, H., & Burger, J. A. (2000). A review of chemical and physical properties as indicators of forest soil quality: Challenges and opportunities. *Forest Ecology and Management*, 138, 335–356. doi: 10.1016/S0378-1127(00)00423-0
- Slik, J. W. F., Raes, N., Shin-Ichiro, A., Brearley, Q. F., Cannon, H. C., Meijaard, E., & Wulffraat, S. (2009). Environmental correlates for tropical tree diversity and distribution patterns in Borneo. *Diversity and Distributions*, 15, 523–532. doi: 10.1111/j.1472-4642.2009.00557.x
- StatSoft Inc. (2004). *STATISTICA (data analysis software system), version 7*. Tulsa, OK, USA: Author.
- Tejero-Díez, J. D., Torres-Díaz, A. N., & Gual-Díaz, M. (2014). Licopodios y helechos en el bosque mesófilo de montaña de México. En M. Gual-Díaz & A. Rendón-Correa (Eds.), *Bosques mesófilos de montaña de México, diversidad, ecología y manejo* (pp. 197–220). México, D. F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Ter Braak, C. J. F., & Šmilauer, T. (1998). *CANOCO Reference manual and user's guide to Canoco for Windows: Software for canonical community ordination (version 4)*. New York, USA: Microcomputer Power.
- Vázquez-García, J. A. (1995). Cloud forest archipelagos: Preservation of fragmented montane ecosystems in tropical America. In L. S. Hamilton, J. O. Juvik & F. N. Scatena (Eds.), *Tropical montane cloud forests* (pp. 315–332). New York, USA: Springer-Verlag.
- Villaseñor, J. L. (2010). *El bosque húmedo de montaña en México y sus plantas vasculares: catálogo florístico-taxonomico*. México, D.F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad-Universidad Nacional Autónoma de México. Retrieved from <http://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/Bosque%20humedo%20de%20montana.pdf>
- Wana, D., & Beierkuhnlein, C. (2011). Responses of plant functional types to environmental gradients in the south-west Ethiopian highlands. *Journal of Tropical Ecology*, 27, 289–304. doi: 10.1017/S0266467410000799

- Watkins, J. E., Cardelu, C., Colwell, R. K., & Moran, R. C. (2006). Species richness and distribution of ferns along an elevational gradient in Costa Rica. *American Journal of Botany*, 93, 73–83. doi: 10.3732/ajb.93.1.73
- Whittaker, R. J., Willis, K. J., & Field, R. (2001). Scale and species richness: Towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, 28, 453–470. doi: 10.1046/j.1365-2699.2001.00563.x
- WorldClim-Global Climate Data (2015). WorldClim-Global Climate Data. Free climate data for ecological modeling and GIS. Consultado 20-08-2014 en <http://worldclim.org/bioclim>
- Zhu, Y., Jiang, Y., Liu, Q., Xiong, M., & Kang, M. (2007). Altitudinal pattern of vascular plant species richness based on equal-area belts in Mt. Helan. *Biodiversity Science*, 15, 408–418. doi: 10.1360/biodiv.060307