



**Acta Botanica
Mexicana**

Diversidad de arbustos a lo largo de gradientes de elevación y perturbación en el centro de Veracruz, México

Diversity of shrubs along gradients of elevation and disturbance in central Veracruz, Mexico

Alma P. Bautista-Bello¹ , Juan Carlos López-Acosta¹ , Gonzalo Castillo-Campos² , Jorge A. Gómez-Díaz³ ,
Thorsten Krömer^{1,4} 

Resumen:

Antecedentes y Objetivos: Los arbustos son un elemento florístico importante de los bosques tropicales; sin embargo, la investigación sobre plantas con esta forma de crecimiento aún es escasa. El objetivo principal de este estudio consistió en analizar la influencia de la elevación y la perturbación en los patrones de distribución y diversidad de los arbustos en la región central de Veracruz, México.

Métodos: Se estableció un gradiente elevacional (20-3500 m s.n.m) en la ladera este del Cofre de Perote, donde se realizó un muestreo florístico en ocho pisos elevacionales separados por 500 m cada uno. Registramos la abundancia de arbustos dentro de 120 parcelas de 20 × 20 m, distribuidas en tres hábitats: bosque conservado, perturbado y secundario. Se analizó la riqueza, diversidad y composición florística; además, se compararon los datos resultantes entre los diferentes pisos elevacionales y los grados de perturbación del bosque.

Resultados clave: Se registraron 118 especies y 14 morfoespecies de arbustos, lo que representa 8.6% de los reportados para Veracruz. Los fragmentos de bosque en las elevaciones de 500 y 1000 m son los más ricos en número de especies, pero también son los más susceptibles a las perturbaciones humanas. La influencia antrópica sobre estos bosques puede incrementar la diversidad de especies a nivel local, pero al mismo tiempo modifica la composición florística de un hábitat conservado a uno secundario.

Conclusiones: El presente estudio es el primero en el Neotrópico en considerar y analizar los arbustos como un grupo individual a lo largo de un gradiente completo utilizando un método de muestreo uniforme y comparable. Esto permitió detectar aquellos fragmentos de bosque conservado, perturbado o secundario que son altamente diversos y susceptibles a los disturbios antrópicos. Estos sitios sirven como zonas estratégicas de amortiguación y refugio de este grupo de plantas, ya que independientemente de la intensidad de su uso, estos podrían y deberían considerarse en futuros planes de conservación en esta región amenazada por la degradación ambiental.

Palabras clave: altitud, composición florística, conservación, encinar tropical, influencia antrópica, neotrópico.

Abstract:

Background and Aims: Shrubs are an important floristic element of tropical forests; however, research on plants with this growth form is still scarce. The main objective of this study was to analyze the influence of elevation and disturbance on shrub richness and distribution patterns in the central region of Veracruz, Mexico.

Methods: An elevational gradient (20-3500 m a.s.l.) was established along the eastern slopes of the Cofre de Perote, where floristic sampling was conducted at eight study sites within elevational belts of approximately 500 m each. We recorded the abundance of shrubs within 120 plots of 20 × 20 m, distributed in three habitats: conserved, disturbed and secondary forest. The species richness and floristic composition were analyzed, and the resulting data were compared between the different elevational belts and degrees of forest disturbance.

Key results: We recorded 118 species and 14 morphospecies of shrubs, representing 8.6% of the shrubs reported for Veracruz. The forest fragments at elevations of 500 and 1000 m are the most species-rich; however, these are the most susceptible to human activities. The anthropogenic disturbance of these forests can increase species richness locally, but at the same time modifies the floristic composition from a conserved habitat to a secondary one.

Conclusions: The present study is the first in the Neotropics that considers and analyzes shrubs as an individual group along a complete gradient using a uniform and comparable sampling method. This enabled us to detect which fragments of conserved, disturbed or secondary forest are highly diverse and at the same time susceptible to human disturbance. These sites can serve as strategic buffer zones and refuge of this group of plants, since regardless of their use intensity, they could and should be considered in future conservation plans in this region threatened by environmental degradation.

Key words: altitude, anthropogenic disturbance, conservation, floristic composition, Neotropics, tropical oak forest.

1 Universidad Veracruzana, Centro de Investigaciones Tropicales, José María Morelos 44 y 46, Zona Centro, 91000 Xalapa, Veracruz, México.

2 Instituto de Ecología, A.C., Red de Biodiversidad y Sistemática, km 2.5 Carretera antigua a Coatepec, 91070 Xalapa, Veracruz, México.

3 Instituto de Ecología, A.C., Red de Biología Evolutiva, Laboratorio de Macroecología Evolutiva, km 2.5 Carretera antigua a Coatepec, 91070 Xalapa, Veracruz, México.

4 Autor para la correspondencia: tkromer@uv.mx

Recibido: 2 de abril de 2018.

Revisado: 28 de mayo de 2018.

Aceptado por Marie-Stéphanie Samain: 20 de agosto de 2018.

Publicado Primero en línea: 10 de octubre de 2018.

Publicado: Acta Botanica Mexicana 126 (2019).

Citar como:

Bautista-Bello, A. P., J. C. López-Acosta, G. Castillo-Campos, J. A. Gómez-Díaz y T. Krömer. 2018(2019). Diversidad de arbustos a lo largo de gradientes de elevación y perturbación en el centro de Veracruz, México. Acta Botanica Mexicana 126: e1369. DOI: 10.21829/abm126.2019.1369



Este es un artículo de acceso abierto bajo la licencia Creative Commons 4.0 Atribución-No Comercial (CC BY-NC 4.0 International).

e-ISSN: 2448-7589

Introducción

La mayoría de los ecosistemas están continuamente influenciados por perturbaciones de origen natural y antrópica, lo que ha ocasionado que alrededor de un tercio de los hábitats del planeta se encuentren severamente degradados (Fernández et al., 2010). Para México se ha reportado que aún existe 71.3% de vegetación original (alrededor de 139.1 millones de hectáreas) (SEMARNAT, 2013), mientras que para el estado de Veracruz la vegetación original ha reducido su superficie en más de 85% (Castillo-Campos et al., 2011). Sin embargo, Ellis et al. (2011) reportan que aún queda 26% de cobertura de vegetación, incluyendo sitios perturbados, del cual sólo 8.6% es vegetación original. Veracruz ocupa el primer lugar en pérdida y fragmentación de vegetación natural a nivel nacional debido a los cambios de uso de suelo provocados por la expansión agropecuaria y urbana o por la apertura de carreteras (Ellis et al., 2011). Este deterioro ecológico es grave ya que Veracruz es reconocido por su alta diversidad florística, posicionándose como el tercer estado con mayor número de plantas vasculares del país, sólo superado por Chiapas y Oaxaca (SEMARNAT, 2013; Villaseñor y Ortiz, 2014).

Las características del estado de Veracruz permiten la presencia de diferentes tipos de vegetación en distancias relativamente cortas con una amplia heterogeneidad ambiental y topográfica, que va desde el nivel del mar hasta más de 5000 metros de altitud (Gómez-Pompa et al., 2010). Ejemplo de lo anterior es la región central donde se ubica el gradiente altitudinal que inicia en la llanura costera del centro del estado y termina en las partes altas del Cofre de Perote en su porción este (Carvajal-Hernández y Krömer, 2015; Gómez-Díaz et al., 2017a). La importancia de esta región radica en su ubicación, ya que es donde convergen dos regiones biogeográficas, la neártica y la neotropical, las cuales permiten la presencia de especies templadas y tropicales en un área relativamente pequeña (Carvajal-Hernández et al., 2017). A lo largo del gradiente se encuentran tipos de vegetación que por su reducida extensión están considerados dentro de los 25 focos rojos para el estado, por la reducción de su superficie (Ellis et al., 2011); tal es el caso de la selva mediana subcaducifolia, el bosque mesófilo de montaña, bosque de pino (*Pinus* L.), bosque de oyamel

(*Abies* Mill.), bosque de pino-encino (*Pinus-Quercus* L.) y encinar tropical (INEGI, 2005). Por lo anterior, dicha región se considera prioritaria para la conservación de la biodiversidad (*hotspot*) por la Organización Internacional de Conservación (Mittermeier et al., 2004) y por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO, 2011).

Se estima que para Veracruz la riqueza florística oscila entre 7855 (Castillo-Campos et al., 2011) y 8497 especies vegetales (Villaseñor, 2016), donde la forma de vida predominante es el estrato herbáceo (4601 especies), seguido de los arbustos (1527) y árboles (1177) (Castillo-Campos et al., 2011). Los arbustos representan casi 20% del total de las especies, lo cual los convierte en un grupo importante no sólo en términos florísticos, sino también ecológicos y estructurales. De acuerdo con estudios que incluyen este grupo, las familias más ricas en especies a nivel nacional son Asteraceae, Boraginaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae y Rubiaceae (Trejo, 1998; Salas-Morales, 2002; Castillo-Campos et al., 2011; Villaseñor y Ortiz, 2012).

Morfológicamente, los arbustos son similares a los árboles; sin embargo, difieren en que en los primeros la ramificación crece cerca o por debajo del nivel del suelo, mientras que los árboles normalmente presentan un tronco principal y la ramificación empieza más arriba del nivel del suelo (Moreno, 1984). Los arbustos cumplen funciones importantes dentro de los ecosistemas como son el frenar el desgaste del relieve al reducir el impacto de las gotas de lluvia, el levantamiento hidráulico en ecosistemas áridos, y participan como nodrizas en el establecimiento de otras plantas (Espinoza et al., 1988; Gutiérrez y Squeo, 2004).

Estudios de gradientes altitudinales realizados en México sugieren que la mayor riqueza de arbustos se encuentra en la zona de transición entre los ecosistemas templado-húmedos y templado-secos (Granados-Sánchez y Sánchez-González, 2003; De León-Mata et al., 2013). Por otro lado, para Costa Rica, Veintimilla-Ramos (2013) reportó que las especies de arbustos tienden a crecer en las partes planas y de pendientes suaves, debido a que hay mayor acumulación de materia orgánica y humedad.

Respecto al impacto humano, se tiene registrado que a medida que disminuye el tamaño de los fragmentos de vegetación, el aislamiento de las especies se incrementa,

reduciendo la riqueza y presencia de especies primarias (Arroyo-Rodríguez et al., 2011), lo que da paso a especies pioneras de vida corta (menos de uno a cuatro años) (Gómez-Pompa, 1971).

Entre las familias que tienen mayor riqueza de arbustos y que caracterizan las comunidades de vegetación secundaria en México están Fabaceae, Asteraceae, Euphorbiaceae y Convolvulaceae (Castillo-Campos et al., 2011; García et al., 2012).

Desde las primeras exploraciones botánicas hasta años recientes se han realizado múltiples trabajos florísticos en diferentes regiones de Veracruz (Márquez et al., 1981; Castillo-Campos, 1985, 2003; Castillo-Campos y Medina-Abreo, 1996; Arroyo-Rodríguez et al., 2009; Krömer et al., 2013), los cuales han permitido inventariar las especies presentes y generar más de 170 fascículos de la Flora de Veracruz. Sin embargo, se sabe muy poco sobre cómo varía la riqueza de los grupos vegetales a lo largo de gradientes de elevación y perturbación en una zona transicional entre las regiones tropical y subtropical. A la fecha, pocos trabajos en grupos específicos han estudiado los patrones de riqueza y distribución de especies en dichos gradientes. Entre los más relevantes se encuentran los estudios de Carvajal-Hernández et al. (2017) y Gómez-Díaz et al. (2017b), quienes estudiaron los helechos y licófitos, así como las herbáceas angiospermas en el mismo gradiente del Cofre de Perote, encontrando que la mayor riqueza de ambos grupos se concentra en elevaciones intermedias.

Debido a la heterogeneidad espacial que se presenta en Veracruz y a la fuerte presión antrópica sobre los ecosistemas naturales, es importante realizar inventarios, con la misma metodología, que permitan analizar cómo los arbustos se comportan a nivel regional frente a factores bióticos y abióticos, así como ante las perturbaciones antrópicas.

Las preguntas sustanciales que se abordan en este estudio son: 1) ¿cómo influyen la elevación y la perturbación en los patrones de riqueza y distribución de los arbustos en el gradiente del Cofre de Perote? y 2) ¿cómo varía la riqueza y composición de especies de arbustos en diferentes grados de perturbación a diferentes elevaciones? Esto nos ayudará a proporcionar información detallada sobre los patrones de riqueza y distribución de especies, como un paso más concreto y aproximado hacia la definición de

áreas prioritarias para la conservación de este complejo mosaico de vegetación.

Materiales y Métodos

Área de estudio

El gradiente altitudinal se ubica en la región central del estado de Veracruz y se extiende en dirección este desde el nivel del mar, en la zona de La Mancha, hasta la parte alta del volcán Cofre de Perote a 3500 m s.n.m. (Fig. 1). La zona superior a 1500 m forma parte del Cinturón Volcánico Transmexicano, mientras que en las partes bajas se encuentran pequeños lomeríos, así como la Sierra de Manuel Díaz, una formación montañosa ubicada frente al mar. Finalmente, a nivel del mar se encuentran las lagunas costeras “La Mancha-El Llano”, que forman parte de la zona decretada como sitio Ramsar (Geissert y Enríquez, 2011; Carvajal-Hernández y Krömer, 2015).

Las variadas características fisiográficas y climáticas que se presentan a lo largo del gradiente dan origen a diferentes ambientes, desde los secos con altas temperaturas en altitudes bajas, hasta los climas templados y fríos en la parte alta (Castillo-Campos et al., 2011). De acuerdo con datos de la Comisión Nacional del Agua (CONAGUA, 2010), la temperatura promedio anual muestra una disminución lineal con el aumento de la altitud, mientras que la precipitación promedio anual varía de acuerdo con la elevación, siendo mayor (aprox. 1800 mm) en las partes medias y menor (800 mm) en los extremos del gradiente (Cuadro 1). De acuerdo con la clasificación de INEGI (2005) pueden distinguirse dentro del gradiente (20-3500 m s.n.m) seis tipos de vegetación presentes en cada piso elevacional: i) selva mediana subcaducifolia (20 y 500 m), ii) encinar tropical (500 y 1000 m), iii) bosque mesófilo de montaña (1500 y 2000 m), iv) bosque de *Pinus-Quercus* (2500 m), v) bosque de *Pinus* (3000 m), y vi) bosque de *Abies* (3500 m) (Carvajal-Hernández y Krömer, 2015; Gómez-Díaz et al., 2017a).

Trabajo de campo

El muestreo de los arbustos se realizó entre junio de 2015 y octubre de 2016. A lo largo del gradiente (20-3500 m), se seleccionaron ocho sitios de estudio a distintas altitudes, en intervalos de aproximadamente 500 m de altitud entre cada uno (a partir de aquí se referirán como pisos eleva-

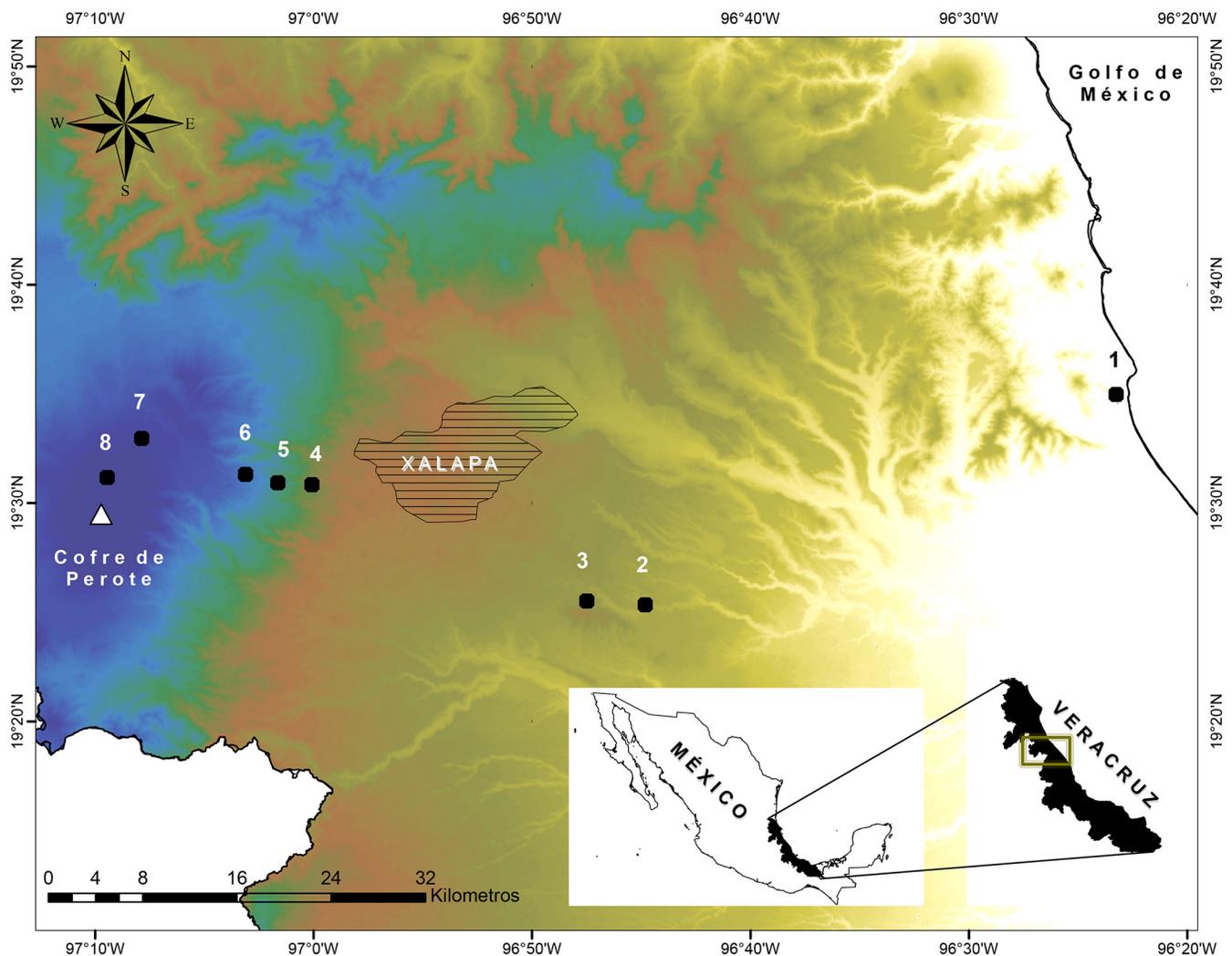


Figura 1: Ubicación de los ocho sitios de estudio a lo largo de un gradiente elevacional en la región central del estado de Veracruz, México. Los números corresponden a cada uno de los pisos elevacionales (m): 1=20 (La Mancha), 2=500 (Palmarejo), 3=1000 (Chavarrillo), 4=1500 (Los Capulines), 5=2000 (El Zapotal), 6=2500 (Encinal), 7=3000 (Los Pescados), 8=3500 (El Conejo).

cionales) (Fig. 1). En cada piso se buscaron tres diferentes ambientes boscosos con distintos grados de perturbación (a partir de aquí se referirán como tipos de hábitats).

Se muestreó un total de 120 parcelas de 20 m × 20 m (4.8 ha), 15 en cada uno de los ocho pisos elevacionales; divididas, a su vez, en tres hábitats (Carvajal-Hernández y Krömer, 2015; Gómez-Díaz et al., 2017a): 1) bosque conservado (BC), que son bosques con más de 50 años de no ser sometidos a algún tipo de perturbación, 2) bosque perturbado (BP), aquellos que aún mantienen la estructura de un bosque conservado con árboles remanentes, pero que están sometidos a una influencia antrópica moderada y 3) bosque secundario (BS), aquellos donde se taló por com-

pleto la vegetación original y ha sido regenerada por un periodo de 20 años. Los hábitats se seleccionaron con base en los criterios descritos por Newbold et al. (2015), tomando en cuenta el grado de intensidad de actividades humanas dentro de los bosques.

En cada parcela se registró el número de individuos de las especies presentes, así como su altura y área basal ($AB \geq 1$ cm) (Mostacedo y Fredericksen, 2000). Se consideró como arbusto toda planta que se ramificara desde la base y cumpliera con las características descritas por Moreno (1984). Se recolectaron especímenes en triplicado de cada especie en cada piso elevacional en los tres hábitats y se herborizaron siguiendo las recomendaciones de Sánchez-

Cuadro 1: Riqueza de especies de arbustos por piso elevacional y tipo de vegetación: selva mediana subcaducifolia (SMS), encinar tropical (ET), bosque mesófilo de montaña (BMM), bosque de *Pinus-Quercus* (BPQ), bosque de *Pinus* (BP) y bosque de *Abies* (BA), en diferentes ambientes naturales y derivados de la acción antrópica: bosque conservado (conservado), bosque perturbado (perturbado) y bosque secundario (secundario), en donde el número antes del paréntesis corresponde al número de especies totales, el primero dentro del paréntesis al número de familias y el tercero al de géneros. Además, se muestra la riqueza estimada por Chao1 y el déficit de las especies observadas con respecto a las estimadas (%), la riqueza estimada por el modelo de Clench, así como el número de cuadros para alcanzar la asíntota predicha (cuadros). Se presentan datos de temperatura (°C) y precipitación anual (mm).

Sitio	Elevación (m)	Tipo de vegetación	Temperatura °C	Precipitación mm	Conservado	Perturbado	Secundario	Total	Chao1 (déficit %)	Clench (cuadros)
La Mancha	20	SMS	25	800	20(12/16)	16(11/16)	12(9/11)	26	28(10)	35(230)
Palmarejo	500	SMS/ET	21	900	11(10/10)	13(11/12)	24(16/24)	38	39(2)	59(729)
Chavarrillo	1000	ET	21	900	24(13/18)	21(15/19)	32(18/27)	49	62(22)	70(778)
Los Capulines	1500	BMM	19	1800	9(8/9)	13(11/11)	8(5/5)	20	20(0)	27(795)
El Zapotal	2000	BMM	18	1800	15(11/15)	20(7/12)	16(6/8)	32	37(14)	50(715)
Encinal	2500	BPQ	12	1900	17(11/15)	14(7/12)	8(6/8)	25	26(7)	36(291)
Los Pescados	3000	BP	10	800	7(4/7)	11(6/9)	9(6/8)	14	14(0)	17(310)
El Conejo	3500	BA	9	800	8(5/8)	3(2/3)	6(4/5)	10	10(0)	13(449)

González y González (2007). Los ejemplares fueron depositados en el herbario del Centro de Investigaciones Tropicales (CITRO) de la Universidad Veracruzana y parcialmente en el Herbario Nacional (MEXU) del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Para la determinación de los ejemplares colectados se usó literatura botánica especializada (p. ej. el manual para la identificación de los géneros y familias de plantas leñosas de Gentry (1996), Flora del Bajío (Rzedowski y Calderón de Rzedowski, 1989-2018) y Flora de Veracruz (Fay, 1980; Fernández-Nava, 1986; Hernández, 1987; Sánchez-Vindas, 1990; Fryxell, 1992; Durán-Espinosa, 2001, 2006; Molina-Paniagua y Lorea-Hernández, 2001) el cotejo de ejemplares en los herbarios MEXU y/o XAL, del Instituto de Ecología, A.C., y la consulta a especialistas de las familias Asteraceae y Rubiaceae. Una vez realizada la identificación, se elaboró un listado de especies, el cual se actualizó siguiendo la clasificación del Angiosperm Phylogeny Group (Stevens, 2001 onwards; APG IV, 2016). Para la correcta nomenclatura de las mismas y sus autores se consultó la base de datos del Jardín Botánico de Missouri (TROPICOS, 2017), como la base del International Plant Names Index (IPNI, 2017). Posteriormente, se realizó una búsqueda exhaustiva de literatura para estar seguros de incluir solamente arbustos, ya que las especies que resultaron no serlo se excluyeron

del listado final. Se determinó el estatus de protección legal de las especies de acuerdo con la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT, 2010) y su estatus de conservación con base en las categorías de la Lista Roja de Especies Amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, 2017). Finalmente, con apoyo de distintas floras mencionadas arriba se analizó la distribución geográfica para poder determinar las especies endémicas de Veracruz y/o México.

Análisis de datos

Se utilizó el programa EstimateS 9.1.0 (Colwell, 2009) para obtener los valores del estimador no paramétrico de riqueza Chao1, el cual está basado en la abundancia de las especies, además de ser sensible a la presencia de especies únicas (*singletons*) y especies representadas por dos individuos (*doubletons*) (Colwell, 2009). Así mismo, se utilizó un modelo paramétrico de Clench, que predice que la probabilidad de encontrar una nueva especie aumentará (hasta un máximo) conforme mayor sea el esfuerzo de muestreo; es decir, la probabilidad de añadir especies nuevas eventualmente disminuye, pero el trabajo de campo la aumenta (Soberón y Llorente, 1993). La ecuación de Clench utilizada fue:

$$S(t) = (at)/(1+b*t)$$

donde:

S =riqueza de especies

t =esfuerzo de muestreo (tamaño de la muestra)

a y b =constantes

Utilizamos modelos lineales generalizados (MLGs) para examinar la relación entre la riqueza de especies con la elevación y el hábitat. Los MLGs son una extensión de los modelos lineales simples que permiten modelar los datos usando otras distribuciones distintas a la Normal. La elección de la distribución afecta las suposiciones que se hacen respecto a las variaciones, ya que la relación entre la varianza y la media es conocida para muchas distribuciones (Guisan et al., 2002). Debido a que la variable dependiente no siguió una distribución normal, se eligió una estructura de error adecuada a la naturaleza de esta variable. Elegimos la estructura de error binomial negativo para el MLG con la función “descdist” del paquete R “fitdistrplus” versión 1.0-7 (Delignette-Muller et al., 2017). Para incluir una relación no lineal de la variable dependiente con la altitud, se incluyó un término cuadrático. Utilizamos como variables independientes elevación, elevación², hábitat y sus interacciones de dos y tres vías en estos modelos. Se construyeron seis MLGs con diferentes combinaciones de las variables independientes. Usando el criterio de información de Akaike corregido por sesgos (AICc), se identificó el MLG que mejor explicase la riqueza de especies. Finalmente, se calculó el D^2 del mejor modelo. Todos los análisis se realizaron en R versión 3.3 (R Core Team, 2017).

Para explorar los patrones de la distribución de la diversidad de especies entre los pisos elevacionales y hábitats, se realizó un escalamiento multidimensional no-métrico (NMDS, por sus siglas en inglés), utilizando la matriz de distancia euclidiana de la abundancia de las especies. Este método de ordenación multivariante se basa en la proximidad entre objetos y permite reducir la dimensionalidad de los datos sin una transformación a priori (Clarke, 1993). El método NMDS es reconocido por los ecólogos como un método no paramétrico robusto para la representación de los valores globales de rotación dentro de una matriz en un espacio de baja dimensión (Faith et al., 1987). Se produjeron gráficos de NMDS para cada piso elevacional utilizando las matrices de distancia. Los ejes de las figuras resultantes

están en unidades arbitrarias donde los hábitats similares se encuentran uno cerca del otro en el espacio bidimensional y los hábitats menos similares se encuentran más separados.

La similitud de la composición de especies de arbustos se comparó mediante el análisis multivariado permutacional de la varianza (ADONIS2), que es una función para el análisis y la partición de sumas de cuadrados utilizando matrices de distancias semimétricas y métricas. En la medida en que divide las sumas de cuadrados de un conjunto de datos multivariados, es directamente análoga a MANOVA (análisis de varianza multivariado), es decir, además de identificar si los cambios en las variables independientes tienen efectos significativos en las dependientes, la técnica también intenta identificar las interacciones entre las variables independientes y su grado de asociación con las dependientes. Esta prueba divide matrices de distancia entre fuentes de variación y ajusta modelos lineales (p. ej. factores, regresión polinomial) a matrices de distancia; usando una prueba de permutación con relaciones pseudo-F del paquete de R “vegan”.

Para identificar cómo contribuye cada especie a la disimilitud de las elevaciones y hábitats se utilizó el análisis no-paramétrico SIMPER, que usa generalmente el valor de Bray-Curtis como medida de similitud (Clarke, 1993).

Resultados

Riqueza de especies

En las 120 parcelas de muestreo se registraron 118 especies y 14 morfoespecies de arbustos, agrupadas en 88 géneros y 41 familias (Apéndice). Los géneros con mayor número de especies fueron *Miconia* Ruiz & Pav. y *Psychotria* L. (cinco cada uno). La familia Rubiaceae es la más rica con 16 especies, seguida de Asteraceae (13) y Euphorbiaceae (nueve). Se registraron seis especies endémicas para México, de las cuales *Acalypha schlechtendaliana* Müll. Arg., *Myrcia aromatica* Schlttdl. y *Eugenia rhombea* (O. Berg) Krug & Urb se encontraron en la selva mediana subcaducifolia de la elevación de 500 m y el encinar tropical de 1000 m, *Salix paradoxa* Kunth en el bosque de *Pinus* y *Abies* en elevaciones de 3000 y 3500 m, mientras que *Rubus humistratus* Steud. y *Ribes affine* Kunth se registraron únicamente en el bosque de *Abies* a los 3000 m.

De la lista total de especies, ninguna se encuentra en la NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT, 2010) y únicamente *Oreopanax echinops* (Schltdl. & Cham.) Decne. & Planch. está en categoría Vulnerable según la Lista Roja de la IUCN (2017), registrándose en el bosque mesófilo de montaña en una elevación de 2000 m. Los valores de Chao1 muestran que se tiene entre 80 y 100% de las especies estimadas en cada uno de los pisos elevacionales; sin embargo, en el piso de 1000 m se tuvo un déficit de 22%. Por otro lado, los resultados del modelo de Clench reflejan que el número de especies estimadas para cada piso oscilan entre 13 y 70, teniendo el déficit más alto entre el número de cuadros y los cuadros estimados para alcanzar la asíntota en los pisos de 500 y 1000 m respectivamente (Cuadro 1).

Patrones de riqueza y distribución a lo largo de los gradientes

El mejor modelo para estimar la riqueza fue el que incluyó las interacciones entre elevación, elevación² y hábitat, con un valor de AICc=541 y un D² de 0.42 ($p=0.001$). La ele-

vación tiene efecto importante en la riqueza de arbustos ($p=0.001$). El modelo siguió un patrón no lineal con un pico de riqueza de especies en el encinar tropical de la elevación de 1000 m (49 especies) y la selva mediana subcaducifolia a 500 m (38), decreciendo a partir de 1500 m en el bosque mesófilo de montaña (20 y 32) hasta el extremo superior en bosque de *Pinus-Quercus* (25), bosque de *Pinus* (14) y *Abies* (10) (Cuadro 1, Fig. 2). El hábitat por sí solo explica muy poco la distribución de las especies (BP: $p=0.421$ BS: $p=0.188$); sin embargo, la interacción entre hábitat y elevación es más significativa ($p<0.001$), principalmente en el bosque secundario del encinar tropical de la elevación de 1000 m (Cuadro 2, Fig. 2).

El escalamiento multidimensional no-métrico (NMDS) de la abundancia de las especies por elevación y hábitat muestra que la distribución de los arbustos está explicada por la elevación con un R² de 0.26 ($p=0.001$), observándose una separación entre las elevaciones bajas (20-1000 m), medias (1500-2000 m) y altas (2500-3500 m) (stress=0.157), mientras que la influencia del hábitat por sí

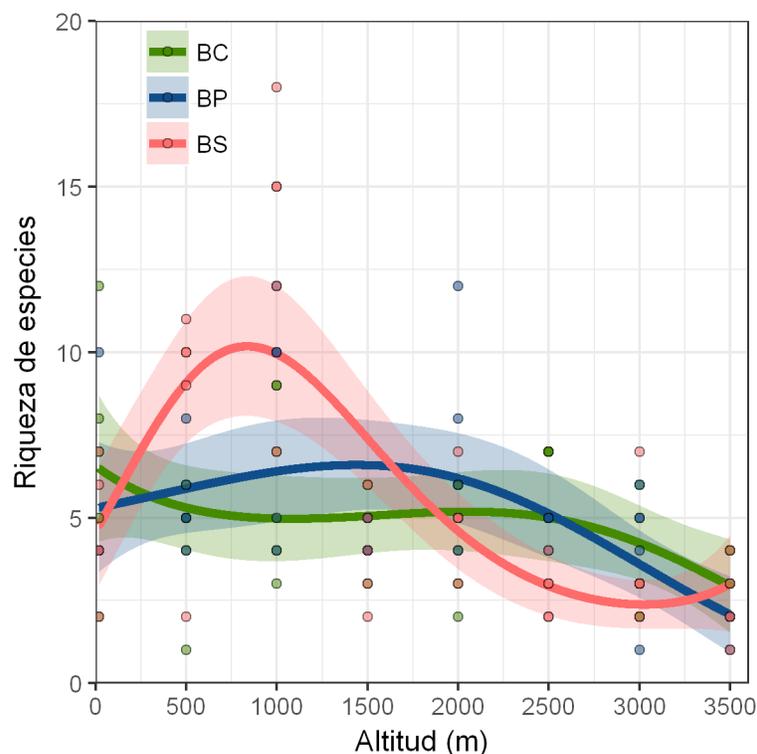


Figura 2: Patrones de riqueza de arbustos a lo largo de gradientes de elevación y perturbación en la vertiente este de Cofre de Perote, centro de Veracruz, México. Se ajustaron las líneas a un modelo lineal generalizado con error binomial negativo (MLG), donde las siglas y los colores corresponden a los hábitats establecidos en cada piso elevacional: bosque conservado (BC=verde), bosque perturbado (BP=azul) y bosque secundario (BS=rojo).

Cuadro 2: Estimaciones de parámetros a partir del modelo lineal generalizado. Los parámetros vinculan la diversidad α de arbustos a variables explicativas ambientales, a lo largo de un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México. Los términos altitud^2 y altitud : altitud^2 , fueron incluidos para representar la relación no lineal encontrada en esta variable. Las estimaciones están en la escala estandarizada \pm error estándar. Marcamos estimaciones significativas con asteriscos (***) <0.001 .

Término	Coefficiente	Valor p
Intercepto	6.563 \pm 0.101	<0.001***
Altitud	0.999 \pm 0.001	0.231
Altitud ²	1.000 \pm 0.001	0.238
Bosque perturbado	0.807 \pm 0.181	0.421
Bosque secundario	0.700 \pm 0.181	0.188
Altitud: Altitud ²	1.000 \pm 0.001	0.191
Altitud: Bosque perturbado	1.001 \pm 0.001	0.261
Altitud: Bosque secundario	1.003 \pm 0.001	<0.001***
Altitud ² : Bosque perturbado	1.000 \pm 0.001	0.438
Altitud ² : Bosque secundario	1.000 \pm 0.001	<0.001***
Altitud: Altitud ² : Bosque perturbado	1.000 \pm 0.001	0.652
Altitud: Altitud ² : Bosque secundario	1.000 \pm 0.001	<0.001***

sola no explica una gran proporción de la varianza con un R^2 de 0.03 ($p=0.001$) (Fig. 3). Sin embargo, la interacción elevación y hábitat con un R^2 de 0.19 ($p=0.001$) refleja que el hábitat secundario es diferente al conservado y perturbado en el piso de 1000 m (Fig. 4).

Los valores del análisis SIMPER muestran que, de las 132 especies de arbustos registradas, únicamente 21 contribuyen con 50% a la disimilitud y agrupamiento de las elevaciones según el origen de las especies y tipo de vegetación (Cuadro 3). Las elevaciones bajas (20, 500 y 1000 m) están separadas principalmente por ocho especies exclusivas de la selva mediana subcaducifolia y encinar tropical. Entre las principales están *Piper amalago* L. con la mayor contribución de 4.53 en la selva mediana subcaducifolia del piso de 20 m, seguido de *Eugenia capuli* (Schltdl. & Cham.) Hook. & Arn. y *Randia laetevirens* Standl., quienes tienen mayor contribución en el encinar tropical de 1000 m. Las elevaciones intermedias (1500-2000 m) se separan principalmente por seis especies exclusivas de bosque mesófilo de montaña, donde *Moussonia deppeana* (Schltdl. & Cham.) Hanst.,

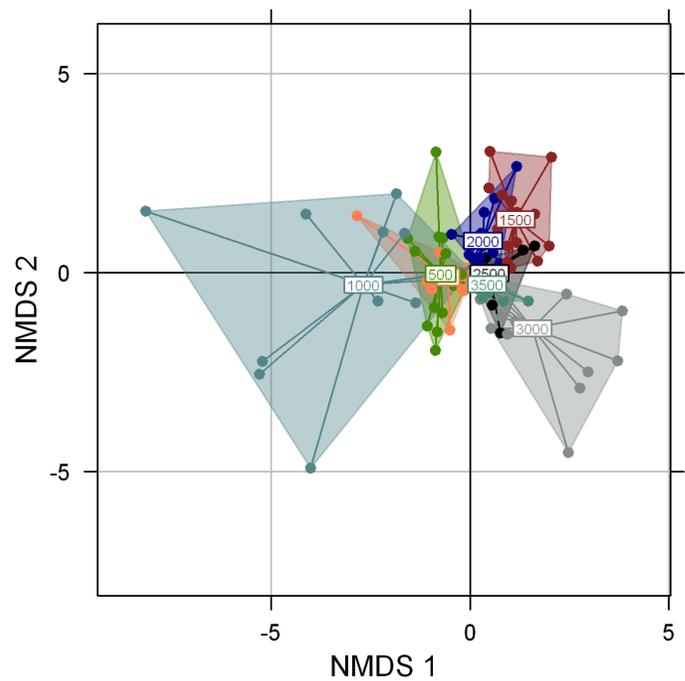


Figura 3: Escalamiento multidimensional no-métrico (NMDS) de cada piso elevacional de un gradiente en la vertiente este de Cofre de Perote, centro de Veracruz, México. La posición de cada sitio de muestreo en la ordenación está indicada por las altitudes: 0-3500 m (stress: 0.157, $p=0.001$), los ejes (NMDS-1 y 2) corresponden a las dimensiones que contienen la mayor cantidad de varianza de las variables.

Hoffmannia excelsa (Kunth) K. Schum., *Roldana schaffneri* (Sch. Bip. ex Klatt) H. Rob. & Brettell y *Piper lapathifolium* (Kunth) Steud. tienen su mayor contribución en el bosque mesófilo de 1500 m. Por otro lado, se encuentran las especies exclusivas de bosques templados de las elevaciones de 2500, 3000 y 3500 m (bosque de *Pinus-Quercus*, *Pinus* y *Abies*), de las cuales *Baccharis conferta* Kunth, *Acaena elongata* L. y *Ribes ciliatum* Humb. & Bonpl. ex Roem. & Schult. son las que contribuyen más a la disimilitud de estos bosques teniendo su mayor aporte en el bosque de *Abies* de 3000 m (Cuadro 3).

Discusión

Riqueza de especies

La riqueza estimada de especies de arbustos para Veracruz es de 1527 (Castillo-Campos et al., 2011), por lo tanto, las 118 especies y 14 morfoespecies registradas en este estudio representan aproximadamente 8.6% de la riqueza total del estado. Los valores de las especies observadas son cercanos a los estimados por Chao1 (en general más de 80%),

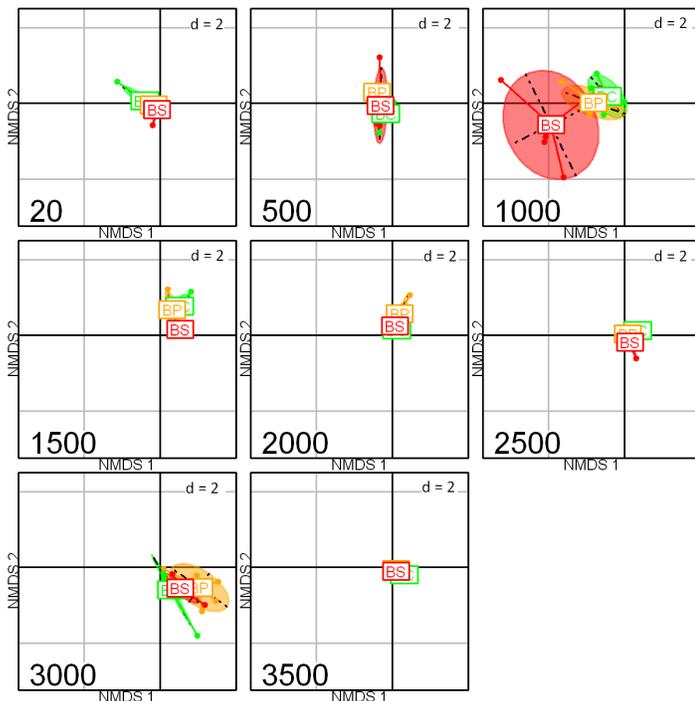


Figura 4: Escalamiento multidimensional no-métrico (NMDS) de los tres hábitats por cada piso elevacional de un gradiente en la vertiente este de Cofre de Perote, centro de Veracruz, México. La posición de los hábitats está indicada por las siglas BC: bosque conservado en color verde, BP: bosque perturbado en color amarillo, BS: bosque secundario en color rojo (stress: 0.157, $p=0.001$), los ejes (NMDS-1 y 2) corresponden a las dimensiones que contienen la mayor cantidad de varianza de las variables.

lo cual indica un muestreo satisfactorio. El déficit observado en el piso elevacional de 1000 m se debe al alto número de taxa únicos y duplicados; sin embargo, los valores del modelo de Clench sugieren que para alcanzar la asíntota se necesitaría incrementar entre 15 y 50 veces más el número de cuadrantes (Cuadro 1). Por lo tanto, se considera que, a pesar del número de muestras reducido, el muestreo es satisfactorio ya que las especies registradas por piso elevacional representan entre 64 y 82% de las especies estimadas por el modelo.

El número de especies de arbustos registrado en este estudio resulta alto (132 especies) si se compara con los resultados de otros gradientes elevacionales realizados en algunos estados de México y otros países (p. ej. Vázquez-García y Givnish, 1998; Chawla et al., 2008; Mazzola et al., 2008; De León-Mata et al., 2013; Ramos et al., 2015) (Cuadro 4). La baja riqueza de los otros estudios se debe a la corta longitud de sus gradientes, menor superficie y menos tipos de vegetación muestreados. Al contrario, en este estudio se muestreó mayor superficie (4.8 ha) y un gradiente completo, es decir, desde el nivel del mar hasta las partes altas de las montañas, además de

Cuadro 3: Valores del análisis de SIMPER, se presentan las especies que contribuyen 50% en la diferenciación de los sitios a lo largo del gradiente elevacional de Cofre de Perote, centro de Veracruz, México. Los números corresponden a cada uno de los pisos elevacionales (m): 1=20, 2=500, 3=1000, 4=1500, 5=2000, 6=2500, 7=3000, 8=3500.

Especie	Contribución (%)	Acumulado (%)	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Baccharis conferta</i> Kunth	5.08	5.08	0	0	0	0	0	1.2	3.53	2
<i>Piper amalago</i> L.	4.38	9.46	4.53	0.47	0.47	1.13	0	0	0	0
<i>Acaena elongata</i> L.	3.86	13.32	0	0	0	0	0	1	4.4	0.4
<i>Moussonia deppeana</i> (Schltdl. & Cham.) Hanst.	3.80	17.12	0	0	0	5.53	0.67	0	0	0
<i>Ribes ciliatum</i> Humb. & Bonpl. ex Roem. & Schult.	2.68	19.80	0	0	0	0	0	0	2.33	1.87
<i>Hoffmannia excelsa</i> (Kunth) K. Schum.	2.65	22.44	0	0	0	2.13	1.6	0	0	0
<i>Fuchsia microphylla</i> Kunth	2.48	24.92	0	0	0	0	0.47	2.53	0	0.2
<i>Ribes microphyllum</i> Kunth	2.24	27.16	0	0	0	0	0	0	1.67	1.33
<i>Eugenia capuli</i> (Schltdl. & Cham.) Hook. & Arn.	2.19	29.34	0.73	0.47	3.67	0	0	0	0	0
<i>Ardisia compressa</i> Kunth	2.03	31.37	0	2.2	0	0.46	1	0	0	0
<i>Roldana schaffneri</i> (Sch. Bip. ex Klatt) H. Rob. & Brettell	1.99	33.36	0	0	0	3.4	0	0	0	0
<i>Randia laetevirens</i> Standl.	1.97	35.33	0.33	0.6	2.93	0	0	0	0	0
<i>Xylosma flexuosa</i> (Kunth) Hemsl.	1.92	37.25	0.2	0	0.07	3	0	0	0	0

Cuadro 3: Continuación.

Especie	Contribución (%)	Acumulado (%)	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Eugenia rhombea</i> (O. Berg) Krug & Urb.	1.83	39.08	0	0.2	4.13	0	0	0	0	0
<i>Piper lapathifolium</i> (Kunth) Steud.	1.81	40.88	0	0	0	3.07	0	0	0	0
<i>Ageratina glabrata</i> (Kunth) R.M. King & H. Rob.	1.80	42.68	0	0	0	0	0	0	3.13	0
<i>Barkleyanthus salicifolius</i> (Kunth) H. Rob. & Brettell	1.76	44.44	0	0	0	0	0	0	2.6	0.47
<i>Casearia corymbosa</i> Kunth	1.71	46.14	0.47	0.67	0.2	0.87	0	0	0	0
<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth	1.58	47.72	0	0	0	0	0	0	3.07	0
<i>Bonellia macrocarpa</i> subsp. <i>pungens</i> (A. Gray) B. Ståhl & Källersjö	1.53	49.25	0.93	0.13	0.87	0	0	0	0	0
<i>Acalypha schlehtendaliana</i> Müll. Arg.	1.52	50.76	0	1.6	0.53	0	0	0	0	0

incluir más tipos de vegetación y heterogeneidad ambiental. Sin embargo, si contrastamos la riqueza de arbustos con las 155 especies de helechos y licófitos reportadas por Carvajal-Hernández y Krömer (2015) y sobre todo las 264 especies de herbáceas angiospermas registradas por Gómez-Díaz et al. (2017a) en el mismo gradiente, esta resulta baja. Estos últimos grupos tienen más disponibilidad de nichos por su menor tamaño, además de crecer sobre el suelo, rocas y, en el caso de muchos helechos epífitos, sobre los árboles. Así, estos dos grupos se ven favorecidos por las temperaturas templadas y altos niveles de precipitación y humedad ambiental que brinda el bosque mesófilo, razón por la cual la mayor riqueza de ambos grupos se registró en elevaciones intermedias, contrario a lo observado en arbustos, los cuales se benefician por la estacionalidad que actúa sobre la fenología de la vegetación y los climas cálidos-secos que propician su crecimiento (Rzedowski, 2006; Challenger y Soberón, 2008).

Patrones de riqueza y distribución a lo largo de los gradientes

El decremento de especies a partir de los 1500 m, así como la agrupación y restricción de las especies por elevación y tipo de vegetación observada en el MSD y SIMPER (Cuadro 3, Fig. 3), se deben al recambio de especies neotropicales a neárticas, ya que a partir de la franja media del gradiente (1500 m) hacia el extremo superior (3500 m) pertenece al Cinturón Volcánico Transmexicano. En este

dominan especies de origen neártico como *Fuchsia microphylla* Kunth, *Acaena elongata*, *Ribes ciliatum*, *Baccharis conferta* y *Moussonia deppeana*, que son capaces de crecer en bosques templados con temperaturas bajas como el bosque de *Pinus* y *Abies*, así como en el bosque mesófilo de montaña con alta humedad y precipitación (Whittaker, 1956; Palmer y Cowling, 1994; Rzedowski, 2006; Espinosa et al., 2008). La agrupación y separación de especies en elevaciones bajas (20, 500 y 1000 m) se debe a que más de 50% de las taxa registrados pertenecen a familias de origen neotropical y pantropical, las cuales suelen limitar su distribución a bosques situados en elevaciones bajas. Lo mismo ha sido reportado por Vázquez-García y Givnish (1998), quienes observaron que 17 familias restringen su distribución a elevaciones bajas de la Sierra de Manantlán, Jalisco. Por otro lado, el pico de riqueza observado en el encinar tropical situado a 1000 m se debe a la fenología de este tipo de vegetación. De acuerdo con Challenger y Soberón (2008), estos encinares son caducifolios y de corta estatura formando bosques semiabiertos en las áreas de transición de clima más seco y cálido. Esto permite la germinación y rápido crecimiento del estrato arbustivo, así como la convergencia de especies de distintas comunidades vegetales como *Achatocarpus nigricans* Triana, *Sapranthus microcarpus* (Donn. Sm.) R.E. Fr., *Wimmeria concolor* Schltdl. & Cham. y *Myrcia aromatica* presentes en la selva mediana subcaducifolia y encinar tropical (Chazdon, 2003).

Cuadro 4: Riqueza de arbustos y otros grupos registrada en gradientes elevacionales ubicados en otros países y estados de México, indicando su rango elevacional y superficie muestreada.

Región, País	Elevación (m)	Superficie (ha)	Grupo	Número de especies	Referencia
Este estudio	20-3500	4.8	Arbustos	132	-----
Durango, México	2131-2556	0.282	Arbustos	21	De León-Mata et al., 2013
Jalisco, México	1500-2500	2.8	Arbustos	76	Vázquez-García y Givnish, 1998
Sierras de Lihue Calel, Argentina	380-547	11.25	Arbustos	26	Mazzola et al., 2008
Valle interandino, Perú	1720-2957	0.016	Arbustos	18	Ramos et al., 2015
Himalaya, India	1500-5600	-	Arbustos	29	Chawla et al., 2008
Veracruz, México	20-3500	4.8	Helechos y licófitos	155	Carvajal-Hernández y Krömer, 2015
Veracruz, México	20-3500	4.8	Herbáceas angiospermas	264	Gómez-Díaz et al., 2017a

Efecto de la perturbación sobre el hábitat

Los hábitats secundarios de la selva mediana subcaducifolia de 500 m y del encinar tropical de 1000 m contienen la mayor cantidad de especies, mientras que el hábitat conservado y perturbado muestran valores más bajos (Fig. 4). Lo anterior indica que cambios en la estructura del bosque, causados por la acción humana, pueden incrementar la riqueza total de estos fragmentos de bosque, pero al mismo tiempo modificar la composición florística de arbustos al haber una pérdida de especies de 7 a 26% pasando de un hábitat conservado a uno secundario. Esto explica la clara separación de los hábitats en la elevación de 1000 m observada en el MDS entre hábitats de cada elevación (Fig. 4). Esta pérdida puede deberse a la vulnerabilidad de especies humbrófilas con requerimientos microclimáticos específicos que brinda un hábitat conservado. Sin embargo, la alteración del hábitat conservado propicia las condiciones necesarias para la llegada y crecimiento de especies secundarias mayormente heliófilas, las cuales suelen verse favorecidas por la mayor entrada de luz en hábitats antropizados (p. ej. *Chileroanthemum trifidum* Oerst., *Verbesina persicifolia* D.C., *Adelia barbinervis* Schlttdl. & Cham. y *Euphorbia schlechtendalii* Boiss.).

El efecto de la perturbación y fragmentación sobre la riqueza de especies en bosques de tierras bajas está ampliamente documentado (p. ej. Magrath et al., 2014; Leicht-Young y Pavlovic, 2015). En el sur de Veracruz y en la zona costera del centro del estado, Zambrano et al. (2014)

y Mesa-Sierra y Laborde (2017) encontraron que las semillas y plántulas del sotobosque podrían verse afectadas por condiciones microclimáticas alteradas en un paisaje fragmentado, ya que estas especies parecen estar adaptadas a condiciones moderadas de humedad y temperatura que, respectivamente, disminuyen y aumentan con la intensidad de uso del bosque (Dale et al., 2001). Como ejemplos de lo anterior destacan *Perrottetia ovata* Hemsl., *Piper nudum* C. DC., *Psychotria graciliflora* Benth. y *Randia* sp., las cuales fueron registradas únicamente en los hábitats conservados de las elevaciones de 500 y 1000 m.

Un patrón similar ha sido reportado por Carvajal-Hernández y Krömer (2015) y Gómez-Díaz et al. (2017a) en la parte media de este gradiente, donde cambios en la estructura del bosque mesófilo de montaña, debido a la perturbación, pueden ocasionar la pérdida de especies con requerimientos microambientales específicos. Esto mismo, pero en menor proporción, se hace evidente en arbustos ya que especies como *Oreopanax capitatus* (Jacq.) Decne. & Planch. y *Oreopanax echinops* se registraron únicamente en el bosque mesófilo conservado. Esto amenaza sobre todo a la última, ya que es una especie en categoría de riesgo y es posible que la continua perturbación y fragmentación de su hábitat ocasione su extinción local.

La protección de las especies detona un tema importante reflejando la escasa información florística y ecológica sobre este y otros grupos. Es importante mencionar que ninguna especie de arbusto registrada en este estudio apa-

rece en la NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT, 2010), que protege a especies nativas de flora y fauna. Esto se puede deber a que dicho listado de plantas está incompleto o desactualizado. Hay especies nuevas, raras o endémicas como *Hoffmannia arqueonervosa* Cast.-Campos y *Psychotria perotensis* Cast.-Campos (Castillo-Campos et al., 2009; 2013), que han sido descubiertas recientemente en fragmentos cercanos al gradiente y por lo tanto deberían ser consideradas como amenazadas. Igualmente, hay especies de otros grupos que son endémicas de la región central de Veracruz como, por ejemplo, *Monstera florescanoana* Croat, T. Krömer & Acebey, *Peperomia chazaroi* G. Mathieu & T. Krömer y *Resinanthus aromaticus* (Cast.-Campos & Lorence) Borhidi (Croat et al., 2010; Gómez-Pompa, 2010; Mathieu et al., 2015), que están en riesgo por la reducción de sus poblaciones y presión antrópica ejercida sobre las comunidades vegetales donde habitan. Por lo anterior, es importante estudiar los patrones ecológicos de las especies en conjunto, ya que estos no están distribuidos de manera puntual, sino que responden de manera diferente a factores bióticos y abióticos.

Conclusión

De acuerdo con la búsqueda exhaustiva de literatura se puede decir que este estudio es el primero en el Neotrópico en considerar y analizar los arbustos como un grupo individual a lo largo de un gradiente completo, con distintos grados de perturbación, utilizando un método de muestreo uniforme y comparable. Este hecho nos permite tener una idea aproximada de la resiliencia de las especies frente a los disturbios antrópicos, ya que determinados cambios dentro de la estructura de los bosques podrían ocasionar la pérdida de especies con requerimientos microclimáticos específicos y, en consecuencia, alterar procesos dentro de los ecosistemas.

Por otro lado, la implementación de una metodología estandarizada ha permitido detectar que existen fragmentos de bosque conservado hasta secundario son altamente ricos en especies y al mismo tiempo susceptibles. Por lo tanto, sirven como zonas estratégicas de amortiguación y refugio de plantas, y así podrían y deberían considerarse en futuros planes de conservación en esta región amenazada por la degradación ambiental, independientemente de la

intensidad de su uso. Tomando en cuenta la riqueza de arbustos reportada en este estudio junto con la de helechos, angiospermas herbáceas y lianas leñosas de este mismo gradiente, se puede decir que los bosques de la ladera este del Cofre de Perote resguarda una considerable riqueza florística equivalente a 8% de las 7800 especies estimadas para Veracruz (Castillo-Campos et al., 2011; Bautista-Bello, 2018).

Por esta razón, es necesario plantear iniciativas de preservación, ya que sólo 2% de la extensión superficial de esta área está bajo protección federal y 0.8% está bajo protección estatal debido a la nueva Reserva del Archipiélago (Gómez-Díaz et al., 2018). Además, esta es un área que alberga varias comunidades vegetales como la selva mediana subcaducifolia, el encinar tropical y el bosque mesófilo de montaña, que están consideradas entre los tipos de vegetación con mayor amenaza por el cambio de uso de suelo a nivel nacional y estatal. Por lo anterior, es necesario detectar los tipos de perturbación predominantes para su control y restricción a nivel regional, así como frenar la expansión agrícola y evaluar la viabilidad e implementación de programas de pago por servicios ambientales que promuevan la permanencia y el mantenimiento de estos ecosistemas.

Contribución de autores

APBB, GCC y TK diseñaron el estudio y escribieron el protocolo. APBB realizó el trabajo de campo, adquisición de datos, interpretación y escritura del manuscrito. GCC validó a la identificación de ejemplares botánicos. JAGD y JCLA colaboraron con el análisis estadístico. Todos los autores contribuyeron a la discusión, revisión y aprobación del manuscrito final.

Financiamiento

Este estudio fue apoyado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) con la beca otorgada (No. 605892) al primer autor por sus estudios de posgrado a nivel de Maestría.

Agradecimientos

Agradecemos a Valeria Guzmán-Jacob y Martina Alrutz por su apoyo en campo. A Samaria Armenta-Montero por el apoyo en la realización del mapa. A José Luis Villaseñor Ríos

por su apoyo en la identificación de la familia Asteraceae. Al Instituto de Ecología, A.C. por su autorización para realizar el muestreo en “La Mancha”.

Literatura citada

- APG IV. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181(1): 1-20. DOI: <https://dx.doi.org/10.1111/boj.12385>
- Arroyo-Rodríguez, V., J. C. Dunn, J. Benítez-Malvido y S. Mandujano. 2009. Angiosperms, Los Tuxtlas Biosphere Reserve, Veracruz, Mexico. Check List, *Journal of Species Lists and Distribution* 5(4): 787-799. DOI: <https://doi.org/10.15560/5.4.787>
- Arroyo-Rodríguez, V., S. Mandujano y J. Benítez-Malvido. 2011. Diversidad y estructura de la vegetación en fragmentos de selva de Los Tuxtlas. In: CONABIO (ed.): La biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A.C. México, D.F., México. Pp. 239-246.
- Bautista-Bello, A. P. 2018. Diversidad de arbustos y lianas leñosas en gradientes de altitud e influencia antrópica en el centro de Veracruz, México. Tesis de maestría. Centro de Investigaciones Tropicales, Universidad Veracruzana. Xalapa, Veracruz, México. 114 pp.
- Carvajal-Hernández, C. I. y T. Krömer. 2015. Riqueza y distribución de helechos y licófitos en el gradiente altitudinal del Cofre de Perote, centro de Veracruz, México. *Botanical Sciences* 93(3): 601-614. DOI: <https://dx.doi.org/10.17129/botsci.165>
- Carvajal-Hernández, C. I., T. Krömer, J. C. López-Acosta, J. A. Gómez-Díaz y M. Kessler. 2017. Conservation value of disturbed and secondary forests for ferns and lycophytes along an elevational gradient in México. *Applied Vegetation Science* 20(4): 662-672. DOI: <https://dx.doi.org/10.1111/avsc.12321>
- Castillo-Campos, G. 1985. Integración de paisajes en la región de Jalcomulco, Veracruz. Tesis de licenciatura. Facultad de Biología, Universidad Veracruzana. Xalapa, Veracruz, México. 110 pp.
- Castillo-Campos, G. 2003. Biodiversidad de la selva baja caducifolia en un sustrato rocoso de origen volcánico en el centro del estado de Veracruz, México. Tesis de doctorado. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. México, D.F., México. 204 pp.
- Castillo-Campos, G. y M. E. Medina Abreo. 1996. La vegetación de la Sierra de Tantima-Otontepec, Veracruz, México. *La Ciencia y El Hombre* 24: 45-67.
- Castillo-Campos, G., S. Avendaño y M. E. Medina-Abreo. 2011. Flora y vegetación. In: CONABIO (ed.): La biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Gobierno del Estado de Veracruz (CONABIO), Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A.C. México, D.F., México. Pp. 163-179.
- Castillo-Campos, G., K. Mehlreter, J. G. García-Franco y M. L. Martínez. 2009. *Psychotria perotensis* (Rubiaceae, Psychotriaceae), a new species from the montane cloud forest in Veracruz, Mexico. *Novon* 19(4): 426-431. DOI: <https://doi.org/10.3417/2007179>
- Castillo-Campos, G., A. P. Bautista-Bello, M. E. Medina-Abreo, J. G. García-Franco y M. L. Martínez. 2013. *Hoffmannia arqueonervosa* (Rubiaceae), una especie nueva del centro de Veracruz, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84(3): 751-755. DOI: <https://dx.doi.org/10.7550/rmb.34433>
- Challenger, A. y J. Soberón. 2008. Los ecosistemas terrestres. In: CONABIO (ed.) Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). México, D.F., México. Pp. 87-108.
- Chawla, A., S. Rajkumar, K. N. Singh, B. Lal, R. D. Singh y A. K. Thukral. 2008. Plant species diversity along an altitudinal gradient of Bhabha Valley in western Himalaya. *Journal of Mountain Science* 5(2): 157-177. DOI: <https://dx.doi.org/10.1007/s11629-008-0079-y>
- Chazdon, R. L. 2003. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6(1-2): 51-71. DOI: <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00042>
- Clarke, K. R. 1993. Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Austral Ecology* 18(1): 117-143. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x>
- Colwell, R. K. 2009. EstimateS: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples. EstimateS, Version 9.1.0. (consultado julio de 2017).
- CONAGUA. 2010. Normales climatológicas por estación. Comisión Nacional del Agua. México. <http://smn.cna.gob.mx/>

- [index.php?option=com_content&view=article&id=42&Itemid=75](#)> (consultado agosto de 2016).
- CONABIO (ed). 2011. La biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A.C. México, D.F., México. 540 pp.
- Croat, T. B., T. Krömer y A. Acebey. 2010. *Monstera florescanoana* (Araceae), a new species from central Veracruz, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81(2): 225-228. DOI: <https://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2010.002.249>
- Dale, V. H., L. A. Joyce, S. McNulty, R. P. Neilson, M. P. Ayres, M. D. Flannigan, P. J. Hanson, L. C. Irland, A. E. Lugo, C. J. Peterson, D. Simberloff, F. J. Swanson, B. J. Stocks y B. M. Wotton. 2001. Climate change and forest disturbances. *BioScience* 51(9): 723-734. DOI: [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0723:CCAFD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0723:CCAFD]2.0.CO;2)
- De León-Mata, G. D., A. García-Arévalo, S. Andrade-Herrera y A. Ruiz-Marín. 2013. Distribución de la vegetación a través de un transecto sobre la Sierra Madre Occidental de Durango, México. *Revista Latinoamericana de Recursos Naturales* 9(1): 30-40.
- Delignette-Muller, M. L., C. Dutang, R. Pouillot, J. B. Denis, A. Siberchicot y M. A. Siberchicot. 2017. Package 'fitdistrplus'. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation. Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/> (consultado julio de 2017).
- Durán-Espinosa, C. 2001. Grossulariaceae. In: Sosa, V. (ed.). *Flora de Veracruz* 122. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, México. 19 pp.
- Durán-Espinosa, C. 2006. Scrophulariaceae. In: Castillo-Campos, C. y M. Escamilla (eds.). *Flora de Veracruz* 139. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, México. 49 pp.
- Ellis, A. E., M. M. Bello y R. B. Ibarra. 2011. Focos rojos para la conservación. In: CONABIO (ed.). *La biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A.C. México, D.F., México. Pp. 351-367.
- Espinosa, D., S. Ocegueda, C. Aguilar-Zuñiga, O. Flores-Villela, J. Llorente-Bousquets, S. Ocegueda-Cruz, B. Vázquez Benítez, O. Espinosa, O. A. Challenger, F. González Medrano y J. J. Morrone-Lupi. 2008. El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural. In: CONABIO (ed.). *Capital Natural de México*, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). México, D.F., México. Pp. 33-65.
- Espinoza, G. A., E. R. Fuentes y J. D. Molina. 1988. La erosión: fenómenos naturales y acción del hombre. In: Fuentes, E. R. y S. Prenafeta (eds.). *Ecología del Paisaje en Chile Central*. Universidad Católica de Chile. Santiago, Chile. Pp. 53-64.
- Faith, D. P., P. R. Minchin y L. Belbin. 1987. Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. *Vegetatio* 69: 57-68. DOI: <https://doi.org/10.1007/bf00038687>
- Fay, J. J. 1980. Nyctaginaceae. In: Gómez-Pompa, A. y V. Sosa (eds.). *Flora de Veracruz* 13. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, México. 57 pp.
- Fernández, I., N. Morales, L. Olivares, J. Salvatierra, M. Gómez y G. Montenegro. 2010. Restauración ecológica para ecosistemas nativos afectados por incendios forestales. *Facultad de Ciencias, Universidad de Chile*. Santiago, Chile. 149 pp.
- Fernández-Nava, R. 1986. Rhamnaceae. In: Gómez-Pompa, A. y L. Gama-Campillo (eds.). *Flora de Veracruz* 50. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, México. 66 pp.
- Fryxell, P. A. 1992. Malvaceae. In: Sosa, V. (ed.). *Flora de Veracruz* 68. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, México. 52 pp.
- García, A. R., R. A. Fuentes y A. Pauchard. 2012. Effects of two nitrogen-fixing invasive plants species on soil chemical properties in south-central Chile. *Gayana Botánica* 69(1): 189-192. DOI: <https://doi.org/10.4067/s0717-66432012000100020>
- Geissert, K. D. y E. Enríquez. 2011. Geomorfología. In: CONABIO (ed.). *La biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A.C. México, D.F., México. Pp. 53-68.
- Gentry, A. H. 1996. A field guide to the families and genera of woody plants of Northwest South America (Colombia, Ecuador, Perú). The University of Chicago Press. Chicago, USA. 895 pp.
- Gómez-Pompa, A. 1971. Posible papel de la vegetación secundaria en la evolución de la flora tropical. *Biotropica* 3(2): 125-135. DOI: <https://doi.org/10.2307/2989816>
- Gómez-Pompa, A. 2010. Programa Flora de Veracruz. In: Gómez-Pompa, A., T. Krömer y R. Castro-Cortés (eds.). *Atlas de la*

- Flora de Veracruz: Un Patrimonio Natural en Peligro. Comisión del Estado de Veracruz para la Conmemoración de la Independencia Nacional y la Revolución Mexicana. Xalapa, México. Pp. 43-56.
- Gómez-Díaz, J. A., T. Krömer, C. I. Carvajal-Hernández, G. Gerold y F. Heitkamp. 2017a. Richness and distribution of herbaceous angiosperms along gradients of elevation and forest disturbance in central Veracruz, Mexico. *Botanical Sciences* 95(2): 307-328. DOI: <https://dx.doi.org/10.17129/bots-ci.859>
- Gómez-Díaz, J. A., T. Krömer, C. I. Carvajal-Hernández, G. Gerold, H. Kreft y F. Heitkamp. 2017b. Diversity and composition of herbaceous angiosperms along gradients of elevation and forest use intensity. *PLoS ONE* 12(8): e0182893. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0182893>
- Gómez-Díaz, J. A., K. Brast, J. Degener, T. Krömer, E. A. Ellis, F. Heitkamp y G. Gerold. 2018. Long-term changes in forest cover in Central Veracruz, Mexico (1993-2014). *Tropical Conservation Science* 11: 1-12. DOI: <https://dx.doi.org/10.1177/1940082918771089>
- Granados-Sánchez, D. y A. Sánchez-González. 2003. Clasificación fisonómica de la vegetación de la Sierra de Catorce, San Luis Potosí, a lo largo de un gradiente altitudinal. *Terra Latinoamericana* 21: 321-332.
- Guisan, A., T. C. Edwards Jr. y T. Hastie. 2002. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological Modelling* 157(2-3): 89-100. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(02\)00204-1](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00204-1)
- Gutiérrez, J. R. y F. A. Squeo. 2004. Importancia de los arbustos en los ecosistemas semiáridos de Chile. *Ecosistemas* 13: 36-45.
- Hernández A., S. 1987. Primulaceae. In: Gómez-Pompa, A. y L. Gama-Campillo (eds.). *Flora de Veracruz* 54. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, México. 21 pp.
- INEGI. 2005. Guía para la interpretación de cartografía: uso del suelo y vegetación, escala 1: 250,000, serie V. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. México, D.F., México. 195 pp.
- IPNI. 2017. The International Plant Names Index. Version 2012. <http://www.ipni.org> (consultado julio de 2017).
- IUCN. 2017. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2017. <http://www.iucnredlist.org> (consultado julio de 2017).
- Krömer, T., A. R. Acebey, J. Kluge y M. Kessler. 2013. Effects of altitude and climate in determining elevational plant species richness patterns: a case study from Los Tuxtlas Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden, Mexico. *Flora* 208(3): 197-210. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2013.03.003>
- Leicht-Young, S. A y N. B. Pavlovic. 2015. Lianas as invasive species in North America. In: Schnitzer, S. A., F. Bongers, R. J. Burnham y F. E. Putz (eds.). *Ecology of lianas*. Ed. JohnWiley Sons, Ltd. Companion. London, UK. Pp. 427-442.
- Magrach, A., J. Rodríguez-Pérez, M. Campbell y W. F. Laurance. 2014. Edge effects shape the spatial distribution of lianas and epiphytic ferns in Australian tropical rain forest fragments. *Applied Vegetation Science* 17(4): 754-764. DOI: <https://dx.doi.org/10.1111/avsc.12104>
- Márquez, R. W., A. Gómez-Pompa y M. Vázquez-Torres. 1981. Estudio botánico y ecológico de la región del Río Uxpanapa, Veracruz. *La vegetación y la flora*. *Biótica* 6: 181-217.
- Mathieu, G., D. Vergara-Rodríguez, T. Krömer y D. N. Karger. 2015. *Peperomia* (Piperaceae) novelties from Veracruz State, Mexico. *Phytotaxa* 205(4): 268-276. DOI: <https://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.205.4.6>
- Mazzola, B. M., G. A. Kin, F. E. Morici, J. F. Babinec y G. Tamborini. 2008. Efecto del gradiente altitudinal sobre la vegetación de las sierras de Lihue Calel (La Pampa, Argentina). *Sociedad Argentina de Botánica* 43(1-2): 103-119.
- Mesa-Sierra, M. y J. Laborde. 2017. Insights for the conservation of native tree species gleaned from the advance regeneration community in a seasonally dry tropical landscape. *Tropical Conservation Science* 10: 1-15. DOI: <https://doi.org/10.1177/1940082917714228>
- Mittermeier, R. A., P. Robles-Gil, M. Hoffmann, J. Pilgrim, T. Brooks, C. G. Mittermeier, J. Lamoreux y G. A. B. Da Fonseca. 2004. Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions. CEMEX/Agrupación Sierra Madre. México, D.F., Mexico. 392 pp.
- Molina-Paniagua, M. E. y F. G. Lorea-Hernández. 2011. Celastraceae. In: Rzedowski, J. y G. Calderón de Rzedowski (eds.). *Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes* 171. Instituto de Ecología, A.C. Pátzcuaro, México. 42 pp.
- Moreno, N. P. 1984. *Glosario Botánico Ilustrado*. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Ed. Continental S.A de C.V. Xalapa, México. 300 pp.

- Mostacedo, B. y T. S. Fredericksen. 2000. Manual de métodos básicos de muestreo y análisis en ecología vegetal. Ed. El País. Santa Cruz, Bolivia. 87 pp.
- Newbold, T., L. N. Hudson, S. L. L. Hill, S. Contu, I. Lysenko, R. A. Senior, L. Börger, D. J. Bennett, A. Choimes, B. Collen, J. Day, A. De Palma, S. Díaz, S. Echeverría-Londoño, M. J. Edgar, A. Feldman, M. Garon, M. L. K. Harrison, T. Alhusseini, D. J. Ingram, Y. Itescu, J. Kattge, V. Kemp, L. Kirkpatrick, M. Kleyer, D. L. P. Correia, C. D. Martin, S. Meiri, M. Novosolov, Y. Pan, H. R. P. Phillips, D. W. Purves, A. Robinson, J. Simpson, S. L. Tuck, E. Weiher, H. J. White, R. M. Ewers, G. M. Mace, J. P. W. Scharlemann y A. Purvis. 2015. Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature* 520: 45-50. DOI: <https://dx.doi.org/10.1038/nature14324>
- Palmer, A. R. y R. M. Cowling. 1994. An investigation of topomosture gradients in the eastern Karoo, South Africa, and the identification of factors responsible for species turnover. *Journal of Arid Environments* 26(2): 135-147. DOI: <https://doi.org/10.1006/jare.1994.1018>
- R Core Team. 2017. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Ramos, D., V. Castro y E. Sánchez. 2015. Caracterización de la vegetación a lo largo de una gradiente altitudinal en la comunidad de Cochahuayco, cuenca media del río Lurín, Lima. *Ecología Aplicada* 14(1-2): 11-25. DOI: <https://doi.org/10.21704/rea.v14i1-2.78>
- Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México. Limusa, versión digital. México, D.F., México. 432 pp. https://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/VegetacionMx_Cont.pdf
- Rzedowski, J. y G. Calderón de Rzedowski (eds.). 1989-2018. Flora del Bajío y de regiones adyacentes. Instituto de Ecología, A.C. Pátzcuaro, México.
- Salas-Morales, S. H. 2002. Relaciones entre la heterogeneidad ambiental y la variabilidad estructural de las selvas tropicales secas de la costa de Oaxaca, México. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. 101 pp.
- Sánchez-González, A. y L. M. González. 2007. Técnicas de recolección y herborización de plantas. In: Contreras, R. A., I. Goyenechea, C. C. Cuevas y U. Iturbe (eds.). *La Sistemática, base del conocimiento de la biodiversidad*. Ciencia al Día 5. Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. México, D.F., México. Pp. 177-193.
- Sánchez-Vindas, P. E. 1990. Myrtaceae. In: Gómez-Pompa, A. y V. Sosa (eds.). *Flora de Veracruz* 62. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, México. 49 pp.
- SEMARNAT. 2010. NORMA Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. Diario Oficial de la Federación. Cd. Mx., México. http://dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5173091&fecha=30/12/2010.
- SEMARNAT. 2013. Informe de la Situación del Medio Ambiente en México. Compendio de Estadísticas Ambientales. Indicadores Clave y de Desempeño Ambiental. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. Diario Oficial de la Federación. México, D.F., México. 382 pp.
- Soberón, J. y J. Llorente. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology* 7(3): 480-488. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1993.07030480.x>
- Stevens, P. F. 2001 onwards. Angiosperm Phylogeny Website. Version 14, July 2017. [http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/\(consultado julio de 2017\)](http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/(consultado julio de 2017)).
- Trejo, I. 1998. Distribución y diversidad de selvas bajas de México: relaciones con el clima y el suelo. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. 206 pp.
- TROPICOS. 2017. Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. <http://www.tropicos.org> (consultado julio de 2017).
- Vázquez-García, J. A. y T. J. Givnish. 1998. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure and diversity in the Sierra de Manantlán. *Journal of Ecology* 86(6): 999-1020. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00325.x>
- Veintimilla-Ramos, D. A. 2013. Identificación y caracterización de tipos de bosque tropical sobre un gradiente altitudinal en Costa Rica: el caso "Caribe-Villa Mills". Tesis de maestría. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE). Turrialba, Costa Rica. 144 pp.
- Villaseñor, J. L. 2016. Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87(3): 559-902. DOI: <https://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2016.3.1638>

- Villaseñor, J. L. y E. Ortiz. 2012. La familia Asteraceae en la flora del Bajío y de regiones adyacentes. *Acta Botanica Mexicana* 100: 259-291. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm100.2012.37>
- Villaseñor, J. L. y E. Ortiz. 2014. Biodiversidad de las plantas con flores (División Magnoliophyta) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85(1): S134-S142. DOI: <https://dx.doi.org/10.7550/rmb.31987>
- Whittaker, R. H. 1956. Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecological Monographs* 26(1): 1-80. DOI: <https://doi.org/10.2307/1943577>
- Zambrano, J., R. Coates y H. F. Howe. 2014. Effects of forest fragmentation on the recruitment success of the tropical tree *Poulsenia armata* at Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 30(3): 209-218. DOI: <https://dx.doi.org/10.1017/S0266467414000108>

Apéndice: Lista de especies de arbustos registradas a lo largo de un gradiente elevacional de Cofre de Perote, centro de Veracruz, México. Se indican: Tipo de vegetación (BA: bosque de *Abies*; BP: bosque de *Pinus*; BPQ: bosque de *Pinus-Quercus*; BMM: bosque mesófilo de montaña; ET: encinar tropical; SMS: selva mediana subcaducifolia); Pisos elevacionales en los cuales la especie está presente; Observaciones (Obs.) sobre endemismo (E: endémica de Veracruz o México) y estatus de protección con base en las categorías de la Lista Roja de especies amenazadas de la IUCN (VU: Vulnerable, EN: En peligro, CR: En peligro crítico (IUCN, 2017). Colector: Alma Patricia Bautista Bello (APBB). Los ejemplares fueron depositados en el herbario del Centro de Investigaciones Tropicales (CITRO) de la Universidad Veracruzana y parcialmente en el Herbario Nacional (MEXU) del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Familia	Especie	Obs.	Elevación (m)	Vegetación
Acanthaceae	<i>Aphelandra scabra</i> (Vahl) Sm. (APBB 520)		500	SMS
	<i>Chilanthum trifidum</i> Oerst. (APBB 388)		1000	ET
Achatocarpaceae	<i>Achatocarpus nigricans</i> Triana (APBB 1003)		20, 500, 1000	SMS, ET
Adoxaceae	<i>Viburnum microcarpum</i> Schltld. & Cham. (APBB 428)		2000, 2500	BMM, BPQ
	<i>Viburnum tiliifolium</i> (Oerst.) Hemsl. (APBB 773)		2000, 2500, 3000	BMM, BPQ, BA
Annonaceae	<i>Desmopsis</i> sp. (APBB 418)		1000	ET
	<i>Sapranthus microcarpus</i> (Donn. Sm.) R.E. Fr. (APBB 670)		20, 1000	SMS, ET
	Sp. 1 (APBB 1005)		500	SMS
Apocynaceae	<i>Tabernaemontana alba</i> Mill. (APBB 485)		500	SMS
Aquifoliaceae	<i>Ilex discolor</i> Hemsl. (APBB 321)		2000, 2500	SMS, BPQ
Araliaceae	<i>Oreopanax capitatus</i> (Jacq.) Decne. & Planch. (APBB 355)		2000	BMM
	<i>Oreopanax echinops</i> (Schltld. & Cham.) Decne. & Planch. (APBB 354)	VU	2000	BMM
Asteraceae	<i>Ageratina glabrata</i> (Kunth) R.M. King & H. Rob. (APBB 616)		3000	BA
	<i>Ageratina ligustrina</i> (DC.) R.M. King & H. Rob. (APBB 335)		2000, 2500	BMM, BPQ
	<i>Ageratina</i> sp. (APBB 743)		2500	BPQ
	<i>Baccharis conferta</i> Kunth (APBB 638)		2500, 3000, 3500	BPQ, BA
	<i>Bartlettina oresbia</i> (B.L. Rob.) R.M. King & H. Rob. (APBB 367)		2000, 2500	BMM, BPQ
	<i>Barkleyanthus salicifolius</i> (Kunth) H. Rob. & Brettell (APBB 630)		3000, 3500	BA
	<i>Calea manicata</i> (Schltld.) Benth. & Hook. ex Hemsl. (APBB 508)		2000, 2500	BMM
	<i>Critonia morifolia</i> (Mill.) R.M. King & H. Rob. (APBB 608)		20	SMS
	<i>Eupatorium</i> sp. (APBB 612)		3500	BA
	<i>Roldana schaffneri</i> (Sch. Bip. ex Klatt) H. Rob. & Brettell (APBB 593)		1500	BMM
	<i>Senecio mairetianus</i> DC. (APBB 608)		3000, 3500	BA
	<i>Telanthophora andrieuxii</i> (DC.) H. Rob. & Brettell (APBB 309)		2000, 2500	BMM, MPQ
	<i>Verbesina persicifolia</i> DC. (APBB 614)		500	SMS
Cannabaceae	<i>Celtis iguanaea</i> (Jacq.) Sarg. (653)		20	SMS
Campanulaceae	<i>Centropogon grandidentatus</i> (Schltld.) Zahlbr. (APBB 317)		2500	BPQ
Capparaceae	<i>Capparis baducca</i> L. (APBB 679)		20	SMS
Celastraceae	<i>Crossopetalum uragoga</i> (Jacq.) Kuntze (APBB 760)		20	SMS
	<i>Maytenus repanda</i> Turcz. (APBB 730)		20, 500, 1000	SMS, ET
	<i>Schaefferia frutescens</i> Jacq. (APBB 531)		20, 500, 1000	SMS, ET
	<i>Schaefferia</i> sp. (APBB 664)		20, 1000	SMS, ET
	Sp. 2 (APBB 484)		1500, 2000, 2500	BMM, BPQ
<i>Wimmeria concolor</i> Schltld. & Cham. (APBB 566)		500, 1000	SMS, ET	
Dipentodontaceae	<i>Perrottetia longistylis</i> Rose (APBB 114)		500, 1000	SMS, ET
	<i>Perrottetia ovata</i> Hemsl. (APBB 374)		1000	ET
Ebenaceae	<i>Diospyros oaxacana</i> Standl. (APBB 1008)		500	SMS
	<i>Diospyros verae-crucis</i> (Standl.) Standl. (APBB 710)		20	SMS

Apéndice: Continuación.

Familia	Especie	Obs.	Elevación (m)	Vegetación
Ericaceae	<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth (APBB 765)		3000	BA
	<i>Gaultheria ciliata</i> Schltld. & Cham. (APBB 334)		2500	BPQ
	<i>Gaultheria erecta</i> Vent. (APBB 319)		2000, 2500	BMM, BPQ
	<i>Vaccinium cordifolium</i> (M. Martens & Galeotti) Hemsl. (APBB 348)		2000, 2500	BMM, BPQ
	<i>Vaccinium leucanthum</i> Schltld. (APBB 598)		2000	BMM
Euphorbiaceae	<i>Acalypha leptopoda</i> Müll. Arg. (APBB 1006)		1000	ET
	<i>Acalypha schlechtendaliana</i> Müll. Arg. (APBB 381)	E	500, 1000	SMS, ET
	<i>Adelia barbinervis</i> Schltld. & Cham. (APBB 753)		1000	ET
	<i>Bernardia dodecandra</i> (Sessé ex Cav.) McVaugh (APBB 493)		2000	BMM
	<i>Croton cortesianus</i> Kunth (APBB 392)		1000	ET
	<i>Croton</i> aff. <i>soliman</i> Cham. & Schltld. (APBB 751)		20	SMS
	<i>Euphorbia schlechtendalii</i> Boiss. (APBB 696)		1000	ET
	<i>Gymnanthes lucida</i> Sw. (APBB 493)		500	SMS
	Sp. 3 (APBB 352)		2000	BMM
Fabaceae	<i>Acacia cornigera</i> (L.) Willd. (APBB 642)		500	SMS
	<i>Chamaecrista nictitans</i> (L.) Moench. (APBB 517)		500	SMS
	<i>Cracca caribaea</i> (Jacq.) Benth. (APBB 519)		500	SMS
	<i>Mimosa albida</i> Humb. & Bonpl. ex Willd. (APBB 515)		500	SMS
	Sp. 4 (APBB 503)		20	SMS
Gesneriaceae	<i>Moussonia deppeana</i> (Schltld. & Cham.) Hanst. (APBB 578)		1500, 2000	BMM
Grossulariaceae	<i>Ribes affine</i> Kunth (APBB 522)	E	3500	BA
	<i>Ribes ciliatum</i> Humb. & Bonpl. ex Roem. & Schult. (APBB 640)		3000, 3500	BA
	<i>Ribes microphyllum</i> Kunth (APBB 1004)		3000, 3500	BA
Lamiaceae	<i>Callicarpa acuminata</i> Kunth (APBB 662)		20	SMS
Lauraceae	<i>Damburneya nitida</i> (Mez) Trofimov & Rohwer (APBB 682)		2500	BPQ
	<i>Persea</i> sp. (APBB 366)		1500, 2000	BMM
Malpighiaceae	<i>Malpighia glabra</i> L. (APBB 650)		20, 1000	SMS
Malvaceae	<i>Hibiscus arboreus</i> Desv. ex Ham. (APBB 652)		500, 1000	SMS, ET
	<i>Triumfetta semitriloba</i> Jacq. (APBB 587)		500, 1500	SMS, ET
Melastomataceae	<i>Clidemia petiolaris</i> (Schltld. & Cham.) Schltld. ex Triana (APBB 513)		500	SMS
	<i>Miconia anisotricha</i> (Schltld.) Triana (APBB 316)		1500, 2000, 2500	BMM, BPQ
	<i>Miconia barbinervis</i> (Benth.) Triana (APBB 349)		1000, 2000	ET, BMM
	<i>Miconia hemenostigma</i> Naudin (APBB 729)		1500, 2500	BMM, BPQ
	<i>Miconia</i> aff. <i>ibaguensis</i> (Bonpl.) Triana (APBB 722)		1500	BMM
	<i>Miconia laevigata</i> (L.) D. Don (APBB 543)		1000	ET
Moraceae	<i>Ficus</i> sp. (APBB 761)		1000	ET
Myrtaceae	<i>Eugenia capuli</i> (Schltld. & Cham.) Hook. & Arn. (APBB 750)		20,500, 1000	SMS, ET
	<i>Eugenia rhombea</i> (O. Berg) Krug & Urb. (APBB 425)	E	500, 1000	SMS, ET
	<i>Myrcia aromatica</i> Schltld. (APBB 1025)	E	500, 1000	SMS, ET
Nyctaginaceae	<i>Pisonia aculeata</i> L. (APBB 527)		2000	BMM
Onagraceae	<i>Fuchsia microphylla</i> Kunth (APBB 311)		2000, 2500, 3000	BMM, BPQ, BA
	<i>Fuchsia paniculata</i> Lindl. (APBB 353)		1500, 2000	BMM
Phyllonomaceae	<i>Phyllonoma laticuspis</i> (Turcz.) Engl. (APBB 359)		2000	BMM

Apéndice: Continuación.

Familia	Especie	Obs.	Elevación (m)	Vegetación
Picramniaceae	<i>Picramnia antidesma</i> Sw. (APBB 432)		1000	ET
Piperaceae	<i>Piper amalago</i> L. (APBB 429)		20, 500, 1000, 1500	SMS, ET, BMM
	<i>Piper auritum</i> Kunth (APBB 575)		1500	BMM
	<i>Piper lapathifolium</i> (Kunth) Steud. (APBB 595)		1500	BMM
	<i>Piper nudum</i> C. DC. (APBB 422)		500, 1000	SMS, ET
Primulaceae	<i>Ardisia compressa</i> Kunth (APBB 370)		500, 1500, 2000	SMS, BMM
	<i>Ardisia escallonioides</i> Schltldl. & Cham. (APBB 323)		1000	ET
	<i>Bonellia macrocarpa</i> subsp. <i>pungens</i> (A. Gray) B. Ståhl & Källersjö (APBB 672)		20, 500, 1000	SMS, ET
Rhamnaceae	<i>Sageretia elegans</i> (Kunth) Brongn. (APBB 491)		500, 1000	SMS, ET
	<i>Karwinskia humboldtiana</i> (Schult.) Zucc. (APBB 559)		1000	ET
Rosaceae	<i>Acaena elongata</i> L. (APBB 605)		2500, 3000, 3500	BPQ, BA
	<i>Rubus adenotrichus</i> Schltldl. (APBB 777)		1500, 2000, 3000	BMM, BA
	<i>Rubus eriocarpus</i> Liebm. (APBB 305)		2000, 2500	BMM, BPQ
	<i>Rubus humistratus</i> Steud. (APBB 373)	E	3000	BA
Rubiaceae	<i>Bouvardia ternifolia</i> (Cav.) Schltldl. (APBB 518)		500	SMS
	<i>Chiococca alba</i> (L.) Hitchc. (APBB 407)		20, 500, 1000	SMS, ET
	<i>Chiococca pachyphylla</i> Wernham. (APBB 420)		1000	ET
	<i>Deppea grandiflora</i> Schltldl. (APBB 304)		2000, 2500	BMM, BPQ
	<i>Guettarda elliptica</i> Sw. (APBB 387)		1000	ET
	<i>Hoffmannia excelsa</i> (Kunth) K. Schum. (APBB 345)		1500, 2000	BMM
	<i>Palicourea gardenioides</i> (Scheidw.) Hemsl. (APBB 624)		1000	ET
	<i>Psychotria erythrocarpa</i> Schltldl. (APBB 654)		20, 500, 1000	SMS, ET
	<i>Psychotria graciliflora</i> Benth. (APBB 431)		1000	ET
	<i>Psychotria marginata</i> Sw. (APBB 724)		2000	BMM
	<i>Psychotria perotensis</i> Cast.-Campos (APBB 365)		2000	BMM
	<i>Psychotria</i> sp. (APBB 320)		2500	BPQ
	<i>Randia laetevirens</i> Standl. (APBB 744)		20, 500, 1000	SMS, ET
	<i>Randia monantha</i> Benth. (APBB 667)		20, 500, 1000	SMS, ET
	<i>Randia</i> sp. (APBB 324)		20, 1000	SMS, ET
<i>Randia xalapensis</i> M. Martens & Galeotti (APBB 746)		1000	ET	
Rutaceae	<i>Citrus limon</i> (L.) Osbeck (APBB 1013)		500, 1000	SMS, ET
	<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg. (APBB 372)		1000	ET
Salicaceae	<i>Casearia aculeata</i> Jacq. (APBB 384)		20	SMS
	<i>Casearia corymbosa</i> Kunth (APBB 663)		20, 500, 1000, 1500	SMS, ET, BMM
	<i>Salix paradoxa</i> Kunth (APBB 634)	E	3000, 3500	BA,
	<i>Xylosma flexuosa</i> (Kunth) Hemsl. (APBB 394)		20, 1000, 1500	SMS, ET, BMM
	<i>Xylosma quichensis</i> Donn. Sm. (APBB 1030)		500, 1000	SMS, ET
Sapotaceae	<i>Sideroxylon persimile</i> (Hemsl.) T.D. Penn. (APBB 1012)		1000	ET
Scrophulariaceae	<i>Buddleja cordata</i> Kunth (APBB 719)		2000	BMM
Solanaceae	<i>Cestrum elegans</i> (Brongn.) Schltldl. (APBB 322)		2000, 2500	BMM, BPQ
	<i>Cestrum</i> aff. <i>lanatum</i> M. Martens & Galeotti (APBB 489)		500	SMS
	<i>Cestrum</i> sp. (APBB 341)		2500, 3000	BPQ, BA
	<i>Solanum aligerum</i> Schltldl. (APBB 375)		2500, 3000	BPQ, BA

Apéndice: Continuación.

Familia	Especie	Obs.	Elevación (m)	Vegetación
	<i>Solanum americanum</i> Mill. (APBB 594)		2000	BMM
	<i>Solanum diphyllum</i> L. (APBB 656)		20	SMS
	<i>Witheringia solanacea</i> L'Hér. (APBB 438)		500, 1000	SMS, ET
Verbenaceae	<i>Citharexylum caudatum</i> L. (APBB 739)		1000	ET
	<i>Duranta repens</i> L. (APBB 591)		1000, 1500	ET, BMM
	<i>Lantana achyranthifolia</i> Desf. (APBB 569)		1500	BMM
	<i>Lantana camara</i> L. (APBB 511)		500	SMS
	<i>Verbena</i> sp. (APBB 665)		1000	ET