



**UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN
NICOLÁS DE HIDALGO**

FACULTAD DE BIOLOGÍA

PROGRAMA INSTITUCIONAL DE MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

TESIS:

**ESTRUCTURA, COMPOSICIÓN FLORÍSTICA Y FILOGENÉTICA DE LA
VEGETACIÓN ALPINA DEL NEVADO DE TOLUCA A LO LARGO DE UN
GRADIENTE ALTITUDINAL.**

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**PRESENTA
MILCA YULET WALLE GUZMÁN**

ASESORES:

DIRECTOR: DR. LEONEL LÓPEZ TOLEDO

CO DIRECTOR: DRA. SUSANA MAZA VILLALOBOS MÉNDEZ

MORELIA MICHOACÁN, MAYO 2019.

U.M.S.N.H



**FACULTAD
DE
BIOLOGÍA**

AGRADECIMIENTOS

A mi director Leonel López Toledo y Co directora Susana Maza-Villalobos por su apoyo, confianza y tiempo en la realización de esta tesis.

A mis sinodales, a la Dr. Arnulfo Blanco, Dr. Juan Carlos Montero y Víctor W. Steinmann por sus consejos y aportaciones en la presente tesis.

A la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo por albergarme y darme la oportunidad de desarrollarme académicamente.

DEDICATORIA

A mis padres, ustedes son todo. Gracias por hacerme fuerte.

TABLA DE CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS	2
DEDICATORIA	2
TABLA DE CONTENIDO	3
RESUMEN	5
ABSTRACT	6
CAPÍTULO I.- INTRODUCCIÓN Y MARCO TEÓRICO	7
I.1.- INTRODUCCIÓN GENERAL	7
I.2.- MARCO TEÓRICO	11
PATRONES DE RIQUEZA DE ESPECIES EN GRADIENTES Y FACTORES	11
ESTUDIOS DE GRADIENTES EN ZONAS ALPINAS	14
ENSAMBLAJE DE COMUNIDADES	14
TEORÍAS PRINCIPALES DEL ENSAMBLAJE DE COMUNIDADES	15
USO DE MÉTODOS FILOGENÉTICOS	16
I.3.- OBJETIVOS	18
I.4.- PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN, HIPÓTESIS Y PREDICCIONES	19
I.5.- LITERATURA CITADA	21
CAPITULO II. - ARTICULO CIENTÍFICO	25
II. 1.-INTRODUCCIÓN	26
II.2.- MATERIALES Y MÉTODOS	29
Sitio de estudio	29
Muestreo	30
Estructura filogenética	31
Estructura florística	32
Análisis estadísticos	33
II.3.- RESULTADOS	34
Estructura de la comunidad	34
Composición	35
Estructura filogenética	37

II.4.-DISCUSIONES	38
Estructura y composición florística	38
Estructura filogenética.....	40
II.5.-CONCLUSIONES	41
II.6.-TABLAS	43
II.7.- LEYENDA DE LA FIGURAS.....	46
II.8.-FIGURAS	48
II.9.- LITERATURA CITADA	51

RESUMEN

Introducción. - El estudio de los gradientes altitudinales nos ha ayudado a comprender como los factores abióticos determinan los patrones de distribución de las especies y los factores subyacentes, es decir, el ensamblaje de comunidades. Recientemente se ha propuesto que, a través de la estructura filogenética de las comunidades, es posible inferir los mecanismos subyacentes en el ensamblaje de éstas.

Objetivo general. - Describir la composición y la estructura florística y filogenética de la vegetación alpina en el Nevado de Toluca, para dilucidar los procesos y mecanismos implicados en el ensamblaje de especies de comunidades vegetales a lo largo de un gradiente altitudinal.

Métodos. - El área de estudio se ubica dentro del ANP “El Nevado de Toluca”. Dentro del área de estudio se delimitaron cuatro pisos altitudinales, cada 100 msnm (4000-4300 msnm). Se utilizaron *data loggers* para registrar datos ambientales en cada una de las parcelas. Para describir la estructura se utilizaron los atributos de densidad de individuos, riqueza y densidad de especies. Para explorar los patrones filogenéticos se construyó un súper árbol filogenético. Se calculó el grado de dispersión filogenética y con esta información se determinó la existencia o no, de patrones filogenéticos.

Resultados y discusión. La composición se relacionó con las características ambientales, tal y como lo esperábamos en nuestra predicción. Nuestros resultados mostraron que existen patrones de agrupamiento sobre los pisos más altos del gradiente, lo que indica que el ensamblaje está influenciado por procesos de filtrado ambiental. En pisos de menor altitud encontramos patrones filogenéticos de dispersión, lo que consideramos evidencia de que, en altitudes bajas con temperaturas menos extremas, el filtrado por características ambientales es reemplazado por factores bióticos como la competencia y se convierte en el factor determinante para el ensamblaje de las comunidades.

Palabras clave: gradientes, sobredispersión, agrupamiento, ensamblaje, NTI, NRI

ABSTRACT

Introduction. - The study of altitudinal gradients has helped us to understand how abiotic factors determine the distribution patterns of the species and the underlying factors, that is, the assembly of communities. Recently it has been proposed that, through the phylogenetic structure of the communities, it is possible to infer the underlying mechanisms in the assembly of these.

Overall objective. - Describe the composition and floristic and phylogenetic structure of the alpine vegetation in the Nevado de Toluca, to elucidate the processes and mechanisms involved in the assembly of species of plant communities along an altitudinal gradient.

Methods. - The study area is located within the ANP "El Nevado de Toluca". Within the study area, four altitudinal floors were delimited, each 100 meters above sea level (4000-4300 meters above sea level). Data loggers were used to record environmental data in each of the plots. Attributes of density of individuals, richness and density of species were used to describe the structure. To explore the phylogenetic patterns, a phylogenetic super tree was built. The degree of phylogenetic dispersion was calculated and with this information the existence or not of phylogenetic patterns was determined.

Results and Discussion. - The composition was related to the environmental characteristics, as we expected in our prediction. Our results showed that there are grouping patterns on the higher floors of the gradient, which indicates that the assembly is influenced by environmental filtering processes. In lower altitude flats we find phylogenetic patterns of dispersion, which we consider evidence that, at low altitudes with less extreme temperatures, the filtering by environmental characteristics is replaced by biotic factors such as competition and becomes the determining factor for the assembly of the communities.

CAPÍTULO I.- INTRODUCCIÓN Y MARCO TEÓRICO

I.1.- INTRODUCCIÓN GENERAL

La biodiversidad no se distribuye homogéneamente en el ambiente, y uno de los objetivos de la ecología de comunidades es comprender los factores subyacentes de la distribución de ésta. Diferentes estudios en ecología de comunidades, nos han llevado a comprender que tanto los factores abióticos (e.g., temperatura, altitud, suelo, humedad, nutrientes), como los bióticos (e.g., interacciones bióticas) determinan la distribución de las especies (Bascompte, 2009; Guisan y Thuiller, 2005; Van Dam, 2009). Esta idea se basa en la afirmación de que cada especie tiene un rango de condiciones ambientales específicas bajo las cuales puede sobrevivir, crecer y reproducirse, es decir, un nicho fundamental (Hutchinson 1957); dicho rango no es el mismo para todos los organismos, puesto que es el resultado de un proceso de adaptación individual donde los organismos están sujetos a cambios fisiológicos y morfológicos, que además de especializarlos para sobrevivir bajo ciertas condiciones específicas, los limita para funcionar en condiciones distintas. De esta manera conforme cambian las condiciones ambientales en un gradiente, cambiará también la estructura de las comunidades (Hutchinson 1957).

Las interacciones bióticas también varían en el espacio y dependen de las condiciones ambientales y la disponibilidad de recursos. Darwin, en el estudio de sus pinzones, observó que especies parecidas morfológicamente, y además parientes cercanos, tendían a competir por el mismo recurso (Darwin 1859). El principio de exclusión competitiva (Gause 1934) afirma que dos especies cercanas evolutivamente compartirán rasgos y necesidades similares, lo que las llevará a una competencia entre ellas, en la que una de las especies terminará por desplazar a la otra o menguar su abundancia, modificando de esta manera la estructura de la comunidad (Gause 1934).

Los gradientes altitudinales son considerados buenos modelos para estudiar esta relación entre las condiciones ambientales y la estructura de la comunidad ya que la altitud está ligada directamente con algunas variables ambientales como temperatura y humedad en general (Beck, Altermatt, Hagemann, y Lang, 2010; D., 2007); además, en cinturones altitudinales elevados es posible marcar relaciones de la altitud con la disponibilidad de suelo (Rahbek 1996).

De manera general, existen dos patrones que han sido planteados acerca de la riqueza de especies en gradientes altitudinales: i) una disminución de la riqueza de especies (i.e., número de especies totales) con el incremento de la altitud, y ii) una distribución unimodal con un pico en la parte altitudinal media (Rahbek 2005; Hodkinson 2007; Nogués-Bravo *et al.* 2008; Field *et al.* 2009; Hoiss *et al.* 2013). El primer patrón es explicado por la relación que hay entre la productividad, la altitud y la temperatura. A menudo la altitud se utiliza como un sustituto de la productividad, ya que en altitudes mayores las temperaturas son más frías encontrando menos productividad y, por lo tanto, menor número de especies (Rahbek 2005; Nogués-Bravo *et al.* 2008; Hoiss *et al.* 2013). Por otro lado, un pico de elevación intermedio en el número de especies a lo largo de un gradiente, se explica porque en este punto hay una convergencia de dos ambientes extremos (i.e., límites extremos), que como resultado dan un ambiente con condiciones menos extremas y una mayor disponibilidad de recursos, esto permitiría la presencia de una mayor cantidad de especies (Figura 1) (Rahbek 2005; Nogués-Bravo *et al.* 2008). Por el contrario, en extremos ambientales solo pocas especies adaptadas a ese ambiente, existirían.

La ecología de comunidades no solo se enfoca en estudiar patrones de riqueza y distribución de especies, sino también de entender cuáles son los factores subyacentes a éstos. De manera general existen dos teorías sobre el ensamblaje de especies en las comunidades. Una de ellas, la teoría del Nicho ecológico, postulada por Diamond (1975), menciona que factores bióticos y abióticos actúan como filtros ambientales pues sólo permiten el ingreso de aquellas especies que cumplan con los requerimientos necesarios para responder a las características ambientales dictadas por dichos factores. En contra parte, está la Teoría Neutral (Hubbell, 2001), la cual establece que el ensamblaje de especies en una comunidad está basado en la capacidad que éstas tienen para colonizar nuevos hábitats, excluyendo sus relaciones ecológicas con otros organismos y el ambiente. De acuerdo con esta teoría, las especies son ecológicamente equivalentes y las comunidades son el resultado de procesos de ausencia y presencia de especies determinadas por sus abundancias y procesos de especiación, extinción aleatoria y reclutamiento de individuos (Rahbek 2005).

Una manera de intuir qué factores dirigen el ensamblaje de especies de una comunidad, es a través de la estructura y composición filogenética de éstas (Webb *et al.* 2002). Para lo anterior, es indispensable considerar y usar características evolutivamente conservadas (i.e., que se hayan mantenido sin cambios a través del tiempo evolutivo (Pyron, Costa, Patten, y Burbrink, 2015);

como el nicho ecológico (Pyron *et al.* 2015). De esta manera, cuando una comunidad despliega una estructura de agrupamiento filogenético (i.e., las especies que conforman la comunidad son evolutivamente muy cercanas), se puede inferir la acción de filtros abióticos (e.g., condiciones ambientales estresantes) (Webb *et al.* 2002). Si el patrón observado es sobre-disperso filogenéticamente (i.e., las especies de la comunidad son evolutivamente distantes), se infiere la presencia de filtros bióticos como competencia, facilitación (Webb *et al.* 2002). Finalmente, si el patrón observado es aleatorio, pueden inferirse la acción de factores neutrales.

En los estudios realizados sobre los procesos detrás del ensamblaje de comunidades en gradientes ambientales, se ha demostrado que para algunos grupos, como las abejas (600-2000msnm, (Hoiss *et al.* 2012)), los colibrís (Bryson *et al.* 2014) y las bacterias (2,460 – 3380msnm,(Bryant *et al.* 2008)), hay un aumento consistente en los patrones de agrupamiento filogenético con el aumento en la altitud. Esto indica que el ensamblaje a mayores altitudes está influenciado por el filtrado ambiental, ya que en estas zonas solo se presentan especies con características adaptadas a ambientes de baja temperatura y fuerte estacionalidad (Bryant *et al.* 2008). En estudios realizados en comunidades vegetales los patrones encontrados han variado; en un estudio realizado con robles (*Quercus*, Fagaceae) en un gradiente hídrico se encontró una fuerte dispersión a lo largo de todo el gradiente(Cavender-Bares *et al.* 2004). Por otro lado, en un estudio realizado con plantas en vegetación alpina a lo largo de un gradiente altitudinal (2460 a 3380 msnm), se encontró una creciente sobre-dispersión filogenética con el aumento en la altitud, lo que ha sido explicado argumentando que las plantas distribuidas en rangos altitudinales mayores tienden a involucrarse en procesos de facilitación (Bryant *et al.* 2008), el cual se establece entre especies lejanas evolutivamente que tienen requerimientos ambientales diferentes (Verdú *et al.* 2009). En otro estudio realizado de plantas alpinas en las montañas de Qinghaie Tibetan en China, se encontró que la estructura filogenética tendió a agruparse con el aumento en latitud y longitud. La estructura filogenética tendió hacia la dispersión excesiva, donde prevalecen buenas condiciones climáticas de mayor temperatura media anual y más precipitación media anual. Por el contrario, con las condiciones climáticas adversas de una temperatura media anual más baja y una precipitación media anual menor, el estrés ambiental cada vez más en aumento llevó a una agrupación filogenética(Li y Sun, 2017).

La mayoría de los estudios en gradientes ambientales se han realizado en vegetación tropical (Rahbek 2005). A nivel mundial, el ecosistema alpino es uno de los más frágiles ante el calentamiento global y el cambio de uso del suelo (Sala et al 2000). Esta comunidad se encuentra distribuida en un gradiente altitudinal que va de los 3900 msnm a los 4600 msnm, donde la disponibilidad de recursos ambientales es fuertemente marcado y las condiciones ambientales extremas, por lo que la estructura de la comunidad podría responder a factores ambientales cambiantes. Por lo anterior, consideramos al ecosistema alpino como un buen modelo estudio para proporcionar un análisis exhaustivo de los cambios en las comunidades en los gradientes.

I.2.- MARCO TEÓRICO

PATRONES DE RIQUEZA DE ESPECIES EN GRADIENTES Y FACTORES

El estudio de los patrones de riqueza de especies, nos ha llevado a entender que la distribución de los organismos en la tierra no es aleatoria. Dado que en los gradientes altitudinales se pueden observar grandes variaciones ambientales en distancias cortas, estos son considerados buenos sistemas de estudio para analizar los patrones de riqueza, composición de especies y sus causales (Rahbek, 1996). Dentro de los gradientes altitudinales, los patrones de riqueza y composición pueden ser resultado de diversos factores, tanto bióticos como abióticos. Dentro de los primeros se incluyen la temperatura, la precipitación, la topografía, el viento, el suelo, el tamaño del área disponible, mientras que para los segundos se incluyen la competencia y otras interacciones bióticas (cita). Sin embargo, muchos estudios indican que los principales determinantes son la temperatura, la altitud y la precipitación (Kluge et al. 2006; Grytnes y McCain 2007; McCain y Grytnes 2010). El estudio de los patrones en gradientes altitudinales han arrojado diferentes resultados, y actualmente no se ha llegado a un consenso acerca de un patrón dominante. De acuerdo con Rahbek (Rahbek, 1996) son cuatro los modelos más documentados y desarrollados:

1. Modelo monotónico de riqueza-productividad-especies. Es descrito como un modelo monotónico en el que la riqueza de especies se correlaciona y depende directamente de la productividad, que a su vez se relaciona con la altitud. Dicho modelo expresa que existe una relación negativa entre la altitud y la productividad (a mayor altitud menos productividad), y que como resultado del aumento de la productividad hay un aumento en el número de especies (Rahbek, 1996). Este modelo ha sido descrito ampliamente en trabajos con aves en zonas tropicales (Gottfried-blackmore et al., 2010) (Figura 1A).

2. Regla de Rapoport. Este modelo describe una relación monotónica y negativa, entre el área geográfica y la altitud, es decir que el área geográfica disminuye conforme aumenta la altitud. Debido a la reducción de área, también disminuye la riqueza de especies; en contraparte, un área más grande debería albergar más especies debido a una mayor heterogeneidad del hábitat (Preston,

1992), el patrón monótonamente decreciente área que se encuentra en los transectos de elevación a veces puede atribuirse a la disminución elevada en el área terrestres (Rahbek 1996) (Figura 1B).

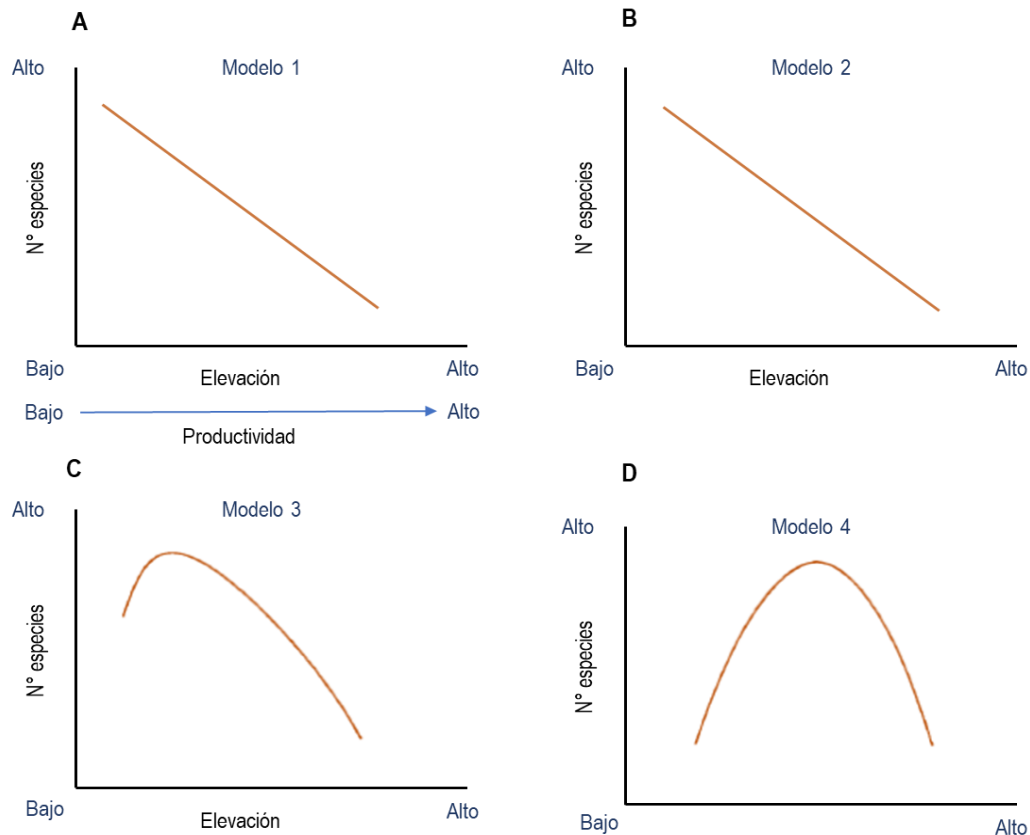


Figura 1.- Modelos de patrones de riqueza de especies.

3. Forma de joroba. De acuerdo a este modelo, al igual que en el modelo 1, la productividad disminuye con la altitud, sin embargo, la riqueza de especies es mayor en un punto cerca del extremo inferior de la elevación y no en el punto de menor altitud., Las hipótesis acerca de porque hay una fase de disminución de especies en el nivel más alto de productividad son diversas, la más argumentada indica que la en las zonas de mayor productividad existen una mayor competencia por los recursos lo que provoca una disminución en el número de especies(Rahbek 1996) (Figura 1C).

4. Límites extremos. Este modelo asume que existen dos límites duros en los extremos del gradiente, donde las condiciones ambientales son precarias, y el pico de riqueza se sitúa en medio del gradiente. De acuerdo a este modelo, las condiciones ambientales duras logran la disminución de especies en los extremos, y en medio del gradiente donde las condiciones son más afables, promueven la riqueza de especies (Rahbek 1996) (Figura 1D).

PROBLEMAS DE ESCALA Y ACTIVIDADES HUMANAS

Además de los patrones descritos anteriormente existen otros patrones documentados, que a pesar de los múltiples estudios no han llegado a un consenso, por lo que recientemente se ha sugerido que la no generalidad en los patrones de riqueza de especies altitudinales puede ser el resultado de otros factores, como la extensión del gradiente (escala) empleado y la presencia de disturbios (e.g., actividades humanas).

En una recopilación realizada recientemente de los trabajos en gradientes altitudinales con diferentes grupos de organismos, se demostró que en ~50% los patrones resultaban de tipo joroba, un 25% mostró una disminución monótona. El resto seguía otras distribuciones, lo que demostró que no hay un consenso general. (Rahbek 2005),

En otro estudio con 400,000 registros de 3,046 especies de plantas vasculares de los Pirineos, se hizo un estudio para verificar el efecto del uso de diferentes escalas. Como resultado se observó que, conforme se amplía la escala, el patrón de riqueza de especies cambia progresivamente de forma monótona a patrón de joroba (Nogués-Bravo *et al.* 2008).

Los patrones de riqueza, además de ser afectados por la escala, en algunas ocasiones suelen ser modificados por las actividades humanas. En las zonas montañosas, las regiones más bajas se ven afectadas por los asentamientos y la explotación de los recursos forestales, y las zonas por encima de la línea de los árboles donde se encuentran los ecosistemas alpinos, suelen estar sujetas a prácticas de pastoreo. ya que los ecosistemas de montaña y las actividades humanas están siempre ligadas (Nogués-Bravo *et al.* 2008). Además, el cambio de uso de suelo para agricultura, ganadería, industria y la extensión de las ciudades ha provocado una reducción global de los hábitats, a diferentes alturas lo que dificulta nuestra capacidad para detectar los mecanismos que determinan la distribución de la diversidad biológica y es posible que el impacto humano ya haya afectado de

manera permanente nuestra capacidad para detectar los procesos que generan patrones de diversidad(Nogués-Bravo *et al.* 2008).

ESTUDIOS DE GRADIENTES EN ZONAS ALPINAS

Los estudios realizados en comunidades acerca de la riqueza en gradientes alpinos han arrojado patrones variados. En un estudio llevado a cabo en un gradiente altitudinal (3200–5200 msnm) en diferentes lugares de la meseta Qinghai-Tibetana, se describieron los patrones de biodiversidad de las plantas a estas altitudes y obtuvieron una relación débil entre la altitud y la riqueza, el patrón encontrado fue monótonamente creciente(Shimono *et al.* 2010). En otro estudio realizado en dos montañas con diferente orientación (norte y oeste) en una provincia del Tibet, se observó que la composición de especies tuvo una clara variación con la altitud; en términos de la riqueza de especies una montaña (Monte Lamu, orientación norte) mostró un patrón de aumento monotónico de riqueza con la altitud, y la otra montaña (Monte Kaya, orientación oeste) mostro un patrón en forma de joroba, las diferencias fueron atribuidas a la influencia negativa de la alta cobertura de arbustos sobre la riqueza de especies(Qiong *et al.* 2010). En otro estudio se evaluó el impacto de otras variables ambientales relacionadas directamente con la altitud (temperatura, precipitación y evapotranspiración potencial) sobre los patrones de riqueza, los resultados mostraron que la temperatura y la evapotranspiración potencial fueron los predictores más importantes en la riqueza de especies, lo cual sugiere que las condiciones estresantes disminuyen el número de especies, pero la presencia de hábitats favorables lo aumentan (Qiong *et al.* 2010).

ENSAMBLAJE DE COMUNIDADES

La diversidad no se distribuye heterogéneamente en el ambiente, lo cual es explicado por diferentes factores (Dirzo y Raven, 2003; Helmus, Bland, Williams, y Ives, 2007) tanto ambientales, como históricos y biológicos. Uno de los intereses de la ecología de comunidades es explicar qué mecanismos son los que conducen a las comunidades a poseer determinada composición (Webb *et al.* 2002; Cavender-Bares *et al.* 2009). La teoría sobre el ensamblaje de comunidades se encarga

de explicar cuáles son los mecanismos que determinan la distribución de especies dentro de una comunidad (Webb *et al.* 2002; Helmus *et al.* 2007; Cavender-Bares *et al.* 2009).

TEORÍAS PRINCIPALES DEL ENSAMBLAJE DE COMUNIDADES

Existen tres perspectivas importantes sobre el ensamblaje de comunidades. La primera dice que la composición de las comunidades es el resultado de procesos relacionados con el nicho ecológico (Diamond 1975), es decir que las especies son filtradas por factores ambientales tanto abióticos (e.g., temperatura, humedad, radiación) como bióticos (i.e., interacciones bióticas) para que puedan establecerse en una determinada comunidad (Cavender-Bares *et al.* 2009; Hutchinson 2016). De acuerdo a la teoría del Nicho Ecológico (Gause 1934; Hutchinson 2016), de manera general, se establece que: i) las especies presentan características que hacen que éstas respondan diferencialmente a un mismo ambiente, ii) algunas características del ambiente (e.g., altos niveles de radiación, altas tasas de depredación) representan filtros que sólo permiten el paso de aquellas especies con las características necesarias para atravesarlos (e.g., alta tolerancia a la radiación, defensas químicas). En este punto, también debe considerarse que la explotación de recursos limitados por parte de especies diferentes, determina que exista un límite de similitud entre especies que pueden coexistir según el principio de exclusión competitiva (Gause 1934), por lo tanto las especies estrechamente relacionadas compiten y limitan su coexistencia. Otros factores, como la presencia de barreras biogeográficas y la presencia de agentes dispersores, también son considerados en esta teoría (Helmus *et al.* 2007; Cavender-Bares *et al.* 2009).

Otra perspectiva es la de la teoría de ensamblaje por dispersión o Teoría Neutral (Hubbell 2001), la cual contradice la perspectiva anterior, afirmando que, el ensamblaje de especies se basa en la capacidad que éstas tienen para colonizar nuevos hábitats, excluyendo sus relaciones ecológicas con otros organismos y el ambiente. La Teoría Neutral afirma que las especies de la comunidad son ecológicamente equivalentes y que las comunidades son el resultado de procesos de ausencia y presencia de especies, los cuales están determinados por sus abundancias y los procesos de especiación, extinción aleatoria y reclutamiento de individuos. De acuerdo a este punto de vista, las diferencias entre especies no predicen los resultados de la competencia, las especies no se

especializan para hábitats específicos, y las interacciones entre las especies y con el entorno no son relevantes para la conformación de la comunidad (Gause 1934; Cavender-Bares *et al.* 2009).

Una tercera perspectiva, resalta que los factores históricos de especiación y dispersión, importan más para explicar cómo se ensamblan las comunidades, argumentando que eventos históricos, como las glaciaciones, la deriva continental y procesos biogeográficos, influyen a gran escala en las concentraciones de poblaciones en las distintas áreas geográficas (Cavender-Bares *et al.* 2009). Estas tres perspectivas han sido ampliamente debatidas y algunos autores han propuesto que el análisis de la estructura filogenética de comunidades puede aclarar conjeturas acerca de esto (Helmus *et al.*, 2007; C. O. Webb *et al.*, 2002; C. O. Webb y Donoghue, 2005).

Es importante señalar que la escala espacial es un punto determinante para definir los procesos que influyen en la distribución de especies (Cavender-Bares *et al.* 2009). Es de esperarse que en escalas amplias sean los factores biogeográficos e históricos los que se encuentren operando (tercera perspectiva). A escalas espaciales más pequeñas se espera que los factores ambientales sean los que estén activos, filtrando aquellas especies que carecen de las tolerancias fisiológicas para sobrevivir en dicho ambiente (primera perspectiva). Finalmente, a escalas aún menores, es probable que actúen los procesos neutrales que estén más relacionados con la pérdida y ganancia de especies (segunda perspectiva)(Webb 2000; Helmus *et al.* 2007; Cavender-Bares *et al.* 2009).

USO DE MÉTODOS FILOGENÉTICOS

Los enfoques filogenéticos se han utilizado para explorar los factores ecológicos y evolutivos que subyacen en el ensamblaje de las comunidades. Por ejemplo, cuando en una comunidad la composición filogenética revela patrones lejanamente relacionados (i.e., sobredispersión filogenética), se puede inferir que esto es resultado de una competencia previa, dado que el principio de exclusión competitiva argumenta que hay un límite de similitud en las especies que pueden coexistir en un determinado sitio, esto resultaría en la exclusión de las especies más cercanas y generaría un patrón de mayor distancia entre ellas, esto representaría un filtrado ambiental por factores bióticos (teoría de Nicho) (Cavender-Bares *et al.* 2009). Ahora bien, si se presenta un patrón de agrupamiento filogenético, se puede suponer que los mecanismos que dirigen el ensamblaje estén también relacionados con el filtrado ambiental, pero que sean las condiciones

abióticas las que representan el filtro. Por ejemplo, la resistencia o tolerancia a bajas temperaturas, a las que solo pocas especies que mantengan las mismas características y atributos puedan ser filtradas, dado que el nicho ecológico es un atributo conservado (Cavender-Bares *et al.* 2009) se espera que al tener características y respuestas similares al ambiente estén más cerca evolutivamente. Finalmente, un patrón aleatorio, destacaría los mecanismos de ensamblaje neutros como la deriva ecológica, o un balance en los efectos de las interacciones inter-específicas y los filtros ambientales (Cavender-Bares *et al.* 2009).

ECOSISTEMA ALPINO COMO MODELO DE ESTUDIO

Las comunidades alpinas, o también llamados páramos de altura, son ecosistemas que se establecen por encima del límite altitudinal de la vegetación arbórea, en México se distribuyen en el norte del país a partir de 3 600 msnm y en el centro y sur por lo general entre 3800 y 4000 msnm) y el límite superior del desarrollo de plantas vasculares (~4700 msnm) (Steinmann *et al.*, 2019). Está compuesto principalmente por herbáceas amacolladas, en su mayoría gramíneas de hasta un metro de altura, en los límites con la vegetación arbórea se encuentra la franja baja alpina donde dominan principalmente matorrales y arbustos pequeños. En el piso medio dominan gramíneas y otras plantas herbáceas, y finalmente en el piso alto-alpino dominan musgos y líquenes (Almeida-leñero, Escamilla, y Azcárate, 2007).

El área alpina es una de las zonas más extremas del planeta como resultado de las bajas temperaturas, las precipitaciones limitadas, la escasez de polinizadores, el clima extremadamente fluctuante, los fuertes vientos y los cortos períodos de crecimiento (McDonald 1990). Debido a esto, las especies alpinas, a lo largo de su historia evolutiva, han experimentado grandes cambios para adaptarse a estas condiciones, además de que el ecosistema alpino es actualmente uno de lo más frágiles frente al calentamiento global, por eso y porque se distribuye en un gradiente particularmente corto con cambios ambientales grandes, lo consideramos un buen modelo estudio para analizar los patrones de riqueza y diversidad filogenética.

I.3.- OBJETIVOS

Contribuir al conocimiento de la biodiversidad de la vegetación alpina, que favorezca las acciones para la conservación a largo plazo en la vegetación en el Nevado de Toluca.

Objetivos Particulares

- Determinar la estructura y composición florística de la vegetación alpina en un gradiente altitudinal.
- Describir la estructura filogenética de la vegetación alpina en un gradiente altitudinal.
- Inferir, de acuerdo a los patrones filogenéticos encontrados, los mecanismos que dirigen el ensamblaje de las comunidades alpinas a lo largo de un gradiente altitudinal.

A continuación, se describen, siguiendo el orden de los objetivos particulares, las preguntas de investigación, sus hipótesis y predicciones.

I.4.- PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN, HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

¿Cómo es la estructura y composición florística de las comunidades alpinas a lo largo de su gradiente altitudinal de distribución?

De acuerdo a la Ley de Tolerancia (Shelford 2016), y considerando que las condiciones ambientales y la disponibilidad recursos varían altitudinalmente (Tanner, Vitousek, Cuevas, y Jan, 1998), se establece que el ambiente es óptimo en el punto intermedio de la distribución altitudinal de la vegetación y no en los extremos superior e inferior que limitan con otros ecosistemas (Figura 2). En este caso, esperaríamos, que en la parte media de la distribución altitudinal la abundancia de individuos y especies, sea mayor que en los extremos (Figura 2), presentando un patrón en forma de joroba (Modelo 4). Alternativamente esperaríamos un patrón monotónico decreciente con la altitud, debido a que las condiciones en el punto más alto del gradiente son extremas y limitantes, esperaríamos entonces que pocas especies logaran colonizar este ambiente, como se ha demostrado en otros trabajos (Qiong *et al.* 2010; Shimono *et al.* 2010)

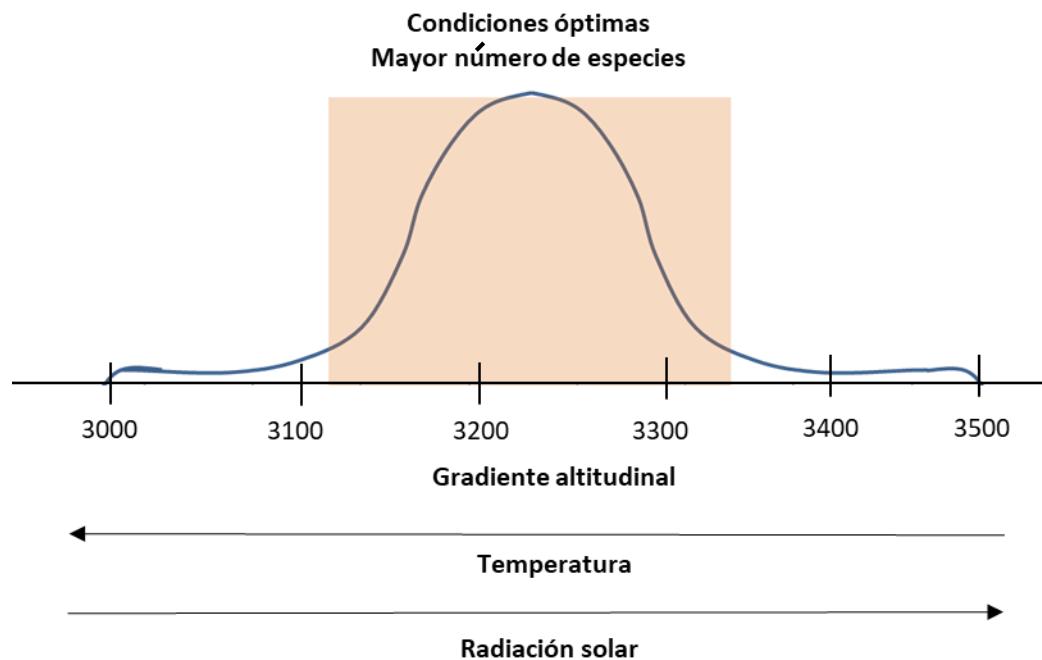


Figura 2.-Muestra que donde se encuentran las condiciones óptimas es donde se encontrará la mayor abundancia de especies de una comunidad específica.

¿Cómo son los patrones filogenéticos en esta comunidad?

Considerando que el nicho ecológico es un atributo conservado evolutivamente (Cavender-Bares *et al.* 2009) y que las condiciones ambientales en el gradiente estudiado son extremas, esperamos que nuestros resultados muestren que existen patrones de agrupamiento sobre los pisos más altos del gradiente. Y que en los pisos de menor altitud donde las existen mayor competencia por los recursos ambientales (ya que en este punto más bajo de la vegetación alpina y se mezcla con especies de otro ecosistema), encontremos patrones de dispersión filogenética.

¿De acuerdo al arreglo filogenético, cuáles son los mecanismos que influyen en el ensamblaje de las comunidades alpinas?

El nicho ecológico es un atributo evolutivamente fijo, el arreglo filogenético (agrupado o agregado) de una comunidad infiere la existencia de filtros ambientales como modeladores de ésta (Cavender-Bares *et al.* 2009), tomando en cuenta lo anterior y que las condiciones ambientales en donde se establece la vegetación son muy restringidas (e.g., altitud, temperatura, etc.) (Rzedowski 2006; Almeida-leñero *et al.* 2007) se espera que estas comunidades muestren un patrón filogenético que indique la acción de filtros ambientales abióticos en el ensamblaje de éstas y no un patrón al azar que apoyaría la presencia de mecanismos neutrales.

I.5.- LITERATURA CITADA

- Almeida-leñero, L., Escamilla, M., y Azcárate, J. G. D. E. (2007). Vegetación alpina de los volcanes Popocatepetl , Iztaccíhuatl y Nevado de Toluca, 179–198.
- Bascompte, J. (2009). Mutualistic networks. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(8), 429–436. <https://doi.org/10.1890/080026>
- Beck, J., Altermatt, F., Haggmann, R., y Lang, S. (2010). Seasonality in the altitude–diversity pattern of Alpine moths. *Basic and Applied Ecology*, 11(8), 714–722. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.baae.2010.08.009>
- Bryant, J. A., Lamanna, C., Morlon, H., Kerkhoff, A. J., Enquist, B. J., y Green, J. L. (2008). Microbes on mountainsides: Contrasting elevational patterns of bacterial and plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(Supplement 1), 11505–11511. <https://doi.org/10.1073/pnas.0801920105>
- Bryson, R. W., Chaves, J., Smith, B. T., Miller, M. J., Winker, K., Pérez-Emán, J. L., y Klicka, J. (2014). Diversification across the New World within the “blue” cardinalids (Aves: Cardinalidae). *Journal of Biogeography*, 41(3), 587–599. <https://doi.org/10.1111/jbi.12218>
- Cavender-Bares, J., Ackerly, D. D., Baum, D. A., y Bazzaz, F. A. (2004). Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *The American Naturalist*, 163(6), 823–843. <https://doi.org/10.1086/386375>
- Cavender-Bares, J., Kozak, K. H., Fine, P. V. A., y Kembel, S. W. (2009). The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 12(7), 693–715. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x>
- D., H. I. (2007). Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude. *Biological Reviews*, 80(3), 489–513. <https://doi.org/doi:10.1017/S1464793105006767>
- Darwin, C. (1859). The origin of species by means of natural selection: Or, the preservation of favoured races in the struggle for life.
- Diamond, J. M. (1975). *Assembly of species communities. Ecology and evolution of communities*. <https://doi.org/10.2307/3072040>
- Dirzo, R., y Raven, P. H. (2003). Global state of biodiversity and loss. *Annual Review of Environment and Resources*, 28(1), 137–167. <https://doi.org/10.1146/annurev.energy.28.050302.105532>

- Field, R., Hawkins, B. A., Cornell, H. V., Currie, D. J., Diniz-Filho, J. A. F., Guégan, J. F., ... Turner, J. R. G. (2009). Spatial species-richness gradients across scales: A meta-analysis. *Journal of Biogeography*, 36(1), 132–147. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01963.x>
- Gause, F. (1934). The Struggle for Existence. *The Yale Journal of Biology and Medicine*, 7(6), 609. <https://doi.org/10.1097/00010694-193602000-00018>
- Gottfried-blackmore, A., Kaunzner, U. W., Gottfried-blackmore, A., Kaunzner, U. W., Felger, J. C., Mcewen, B. S., ... Mcguire, J. A. (2010). Correction for Graham et al., Phylogenetic structure in tropical hummingbird communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(1), 513–513. <https://doi.org/10.1073/pnas.0912879107>
- Guisan, A., y Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8(9), 993–1009. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x>
- Helmus, M. R., Bland, T. J., Williams, C. K., y Ives, A. R. (2007). Phylogenetic measures of biodiversity. *The American Naturalist*, 169(3), E68–E83. <https://doi.org/10.1086/511334>
- Hoiss, B., Gaviria, J., Leingärtner, A., Krauss, J., y Steffan-Dewenter, I. (2013). Combined effects of climate and management on plant diversity and pollination type in alpine grasslands. *Diversity and Distributions*, 19(4), 386–395. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2012.00941.x>
- Hoiss, B., Krauss, J., Potts, S. G., Roberts, S., y Steffan-Dewenter, I. (2012). Altitude acts as an environmental filter on phylogenetic composition, traits and diversity in bee communities. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1746), 4447–4456. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.1581>
- Hubbell, S. P. (2001). MacArthur and Wilson's radical theory. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*, 3–29.
- Hutchinson, A. G. E. (2016). Homage to Santa Rosalia or Why Are There So Many Kinds of Animals?, 93(870), 145–159.
- Hutchinson, G. E. (1957). Animal Ecology And Demography - Concluding Remarks.
- La Qiong, Grytnes, J. A., y Birks, H. J. B. (2010). Alpine vegetation and species-richness patterns along two altitudinal gradients in the Gyama Valley, south-central Tibet, China. *Plant Ecology and Diversity*, 3(3), 235–247. <https://doi.org/10.1080/17550874.2010.542782>

- Li, X., y Sun, H. (2017). Phylogenetic pattern of alpine plants along latitude and longitude in Hengduan Mountains Region. *Plant Diversity*, 39(1), 37–43. <https://doi.org/10.1016/j.pld.2016.11.007>
- McDonald, A. (1990). The alpine-subalpine flora of northeastern Mexico. *BRIT Press*, 14(1), 21–28.
- Nogués-Bravo, D., Araújo, M. B., Romdal, T., y Rahbek, C. (2008). Scale effects and human impact on the elevational species richness gradients. *Nature*, 453(7192), 216–219. <https://doi.org/10.1038/nature06812>
- Preston, F. W. (1992). The canonical distribution of commonness and rarity: Part I.
- Pyron, R. A., Costa, G. C., Patten, M. A., y Burbrink, F. T. (2015). Phylogenetic niche conservatism and the evolutionary basis of ecological speciation. *Biological Reviews*, 90(4), 1248–1262. <https://doi.org/10.1111/brv.12154>
- Rahbek, C. (1996). The relationship among area, elevation, and regional species richness in neotropical birds Carsten. *The American Naturalist*, 149(5), 875–902.
- Rahbek, C. (2005). The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters*, 8(2), 224–239. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00701.x>
- Ramírez-Amezcuca, Y., Steinmann, V. W., Ruiz-Sanchez, E., y Rojas-Soto, O. R. (2016). Mexican alpine plants in the face of global warming: potential extinction within a specialized assemblage of narrow endemics. *Biodiversity and Conservation*, 25(5), 865–885. <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1094-x>
- Rzedowski, J. (2006). *Vegetación de México. Resumen histórico sobre la vegetación en México* (4ra Edición). Mexico. <https://doi.org/10.1016/B978-84-8174-844-4.50015-7>
- Shelford. (2016). Animal Communities in Temperate America, 1(4), 419–426.
- Shimono, A., Zhou, H., Shen, H., Hirota, M., Ohtsuka, T., y Tang, Y. (2010). Patterns of plant diversity at high altitudes on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Journal of Plant Ecology*, 3(1), 1–7. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtq002>
- Steinmann, V. W., Arredondo Amezcua, L., Ramírez Amezcua, Y., Maza-Villalobos Méndez, S., Hernández Cárdenas, R. A., y Mastretta Yanes, A. (2019). LA VEGETACIÓN ALPINA MEXICANA : islas frías sobre las nubes.

- Tanner, E. V. J., Vitousek, P. M., Cuevas, E., y Jan, N. (1998). Experimental Investigation of Nutrient Limitation of Forest Growth on Wet Tropical Mountains, *79*(1), 10–22.
- Van Dam, N. M. (2009). How plants cope with biotic interactions. *Plant Biology*, *11*(1), 1–5. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2008.00179.x>
- Verdú, M., Rey, P. J., Alcántara, J. M., Siles, G., y Valiente-Banuet, A. (2009). Phylogenetic signatures of facilitation and competition in successional communities. *Journal of Ecology*, *97*(6), 1171–1180. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01565.x>
- Webb, C. (2000). Exploring the Phylogenetic Structure of Ecological Communities: An Example for Rain Forest Trees. *The American Naturalist*, *156*(2), 145–155. <https://doi.org/10.1086/303378>
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. a., y Donoghue, M. J. (2002). Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *33*(1), 475–505. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448>
- Webb, C. O., y Donoghue, M. J. (2005). Phylomatic: Tree assembly for applied phylogenetics. *Molecular Ecology Notes*, *5*(1), 181–183. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2004.00829.x>

CAPITULO II. - ARTICULO CIENTÍFICO

ESTRUCTURA, COMPOSICIÓN FLORÍSTICA Y FILOGENÉTICA DE LA VEGETACIÓN ALPINA DEL NEVADO DE TOLUCA A LO LARGO DE UN GRADIENTE ALTITUDINAL.

¹Milca Yulet Walle Guzmán, ²Susana Maza-Villalobos Méndez y ¹Leonel López Toledo

¹Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo,

² CONACyT-El Colegio de la Frontera Sur.

⁴Corresponding author: Susana Maza-Villalobos Méndez

Email addresses: smazavm@gmail.com

Word count:

The number of tables: 2

The number of figures: 5

The number of references:

Key words: Alpine vegetation; altitudinal gradient;

1 II. 1.-INTRODUCCIÓN

2

3 El estudio de los patrones de riqueza de especies y estructura de la comunidad, y sus mecanismos
4 subyacentes, son clave en la ecología. Los gradientes altitudinales, al estar relacionados
5 directamente con otras variables (e.g., temperatura, humedad, suelo) son considerados buenos
6 modelos para estudiar la relación entre factores bióticos/abióticos y los patrones de las
7 comunidades y sus mecanismos subyacentes ((Hodkinson 2007; Beck *et al.* 2010b)

8 En términos de diversidad de especies vegetales, se han observado dos patrones: i) disminución de
9 riqueza de especies con el incremento altitudinal, y ii) una distribución unimodal con un pico en la
10 parte altitudinal media (Rahbek 2005; D. 2007; Nogués-Bravo *et al.* 2008; Field *et al.* 2009; Hoiss
11 *et al.* 2013). El primer patrón es explicado por la relación que hay entre la productividad y la altura;
12 en altitudes mayores las temperaturas son más extremas, y provoca baja productividad (producción
13 de hojarasca) por lo tanto, menor número de especies (Rahbek 2005; Nogués-Bravo *et al.* 2008;
14 Hoiss *et al.* 2013). Por otro lado, en los límites extremos en el gradiente altitudinal (i.e., dunas
15 costeras-zona alpina), las condiciones ambientales son extremas (e.g., altas temperaturas, fuertes
16 vientos) y los recursos limitados (e.g., baja disponibilidad de nutrientes y agua en el suelo) y solo
17 algunas especies están adaptadas para sobrevivir ahí. Hacia el centro de este gradiente, los recursos
18 y condiciones ambientales son más variados y menos extremos, generando una mayor diversidad
19 de nichos que pueden ser ocupados por una mayor cantidad de especies (Rahbek 2005; Nogués-
20 Bravo *et al.* 2008). En estudios realizados en gradientes altitudinales específicamente en
21 ecosistemas alpinos, se han encontrado diferentes patrones, riqueza monotónica decreciente, patrón
22 de riqueza en forma de joroba e incluso otros estudios en los que no se encontró patrón (Xin-Hui
23 *et al.* 2014; Qian *et al.* 2018), esta variación de patrones es adjudicada posiblemente a un gradiente

24 altitudinal relativamente corto y a la escala de muestreo ya que se ha llegado a la conclusión de que
25 esta influye directamente en los patrones de distribución (Qiong *et al.* 2010)

26 Acerca de los mecanismos subyacentes en el ensamblaje de comunidades, existen diferentes
27 opiniones en el tema que han sido ampliamente debatidos (Webb *et al.* 2002) (Cavender-Bares *et*
28 *al.* 2009). Las dos teorías principales acerca de esto nos dicen que i) los factores bióticos y abióticos
29 filtran las comunidades, y no todas las especies pueden existir en las condiciones específicas que
30 se crean en una comunidad, solo especies que cumplan con los requerimientos necesarios podrían
31 formar parte de esa dicha comunidad, de esta manera y considerando un nicho conservado, estas
32 especies serían evolutivamente más cercanas y por lo tanto, sus patrones filogenéticos serían
33 agrupados, (Cavender-Bares *et al.* 2009)(Webb 2000)(Webb *et al.* 2002; O. Webb y J. Donoghue
34 2005). La misma teoría nos dice también, que tomando en cuenta el principio de exclusión
35 competitiva, si dos especies cercanas evolutivamente cohabitan en una comunidad una desplazaría
36 a otra y encontraríamos entonces un patrón filogenético de dispersión (Webb *et al.* 2002)
37 (Cavender-Bares *et al.* 2009). Alternativamente existe ii) la teoría Neutral (Hubbell, 2001) que
38 contradice la perspectiva anterior, afirmando que el ensamblaje de especies se basa en la capacidad
39 que tienen para colonizar nuevos hábitats, excluyendo sus relaciones ecológicas con otros
40 organismos y el ambiente, en ese sentido afirma que las especies son ecológicamente equivalentes
41 y las comunidades son el resultado de procesos de ausencia y presencia de especies determinadas
42 por sus abundancias y procesos de especiación, extinción aleatoria y reclutamiento de individuos.
43 Bajo esta perspectiva, la comunidad desplegaría un patrón filogenético al azar (Cavender-Bares *et*
44 *al.* 2009) (Webb 2000)(Webb *et al.* 2002; O. Webb y J. Donoghue 2005).

45 En los estudios realizados sobre los procesos detrás del ensamblaje de comunidades en gradientes
46 ambientales, se ha demostrado que para algunos grupos, como las abejas, los colibrís y las bacterias

47 hay un aumento consistente en los patrones de agrupamiento filogenético con el aumento en la
48 altitud (Bryant *et al.* 2008; Hoiss *et al.* 2012; Bryson *et al.* 2014). Esto indica que el ensamblaje a
49 mayores altitudes está influenciado por el filtrado ambiental, ya que en estas zonas solo se filtran
50 especies relacionadas con características adaptativas a bajas temperaturas y fuerte estacionalidad
51 (Bryant *et al.* 2008). En estudios realizados en comunidades vegetales los patrones encontrados
52 han variado, en un estudio realizado con robles en un gradiente hídrico se encontró una fuerte
53 dispersión a lo largo de todo el gradiente (Cavender-Bares *et al.* 2004) y en otro estudio realizado
54 en Colorado sobre un gradiente altitudinal (2,460 a 3380 msnm) en plantas alpinas se encontró una
55 creciente sobre-dispersión filogenética con el aumento en la altitud, lo que ha sido explicado
56 argumentando que esto se debe a que las plantas distribuidas en rangos altitudinales mayores poseen
57 características relacionadas con la facilitación (Bryant *et al.* 2008). En otro estudio realizado de
58 plantas alpinas en las montañas de Qinghaie Tibetan en China, se encontró que la estructura
59 filogenética tendió a agruparse con latitud y longitud en aumento. La estructura filogenética tendió
60 hacia la dispersión excesiva, donde prevalecen buenas condiciones climáticas de mayor
61 temperatura media anual y más precipitación media anual. Por el contrario, con las condiciones
62 climáticas adversas de una temperatura media anual más baja y una precipitación media anual
63 menor, el estrés ambiental cada vez más en aumento llevó a una agrupación filogenética (Li y Sun
64 2017).

65 La mayoría de los estudios realizados en gradientes ambientales se han realizado en zonas
66 tropicales (Rahbek 2005). A nivel mundial el ecosistema alpino es uno de los más frágiles ante el
67 calentamiento global y los cambios del uso de suelo (Sala *et al.* 2000). En el centro de México esta
68 comunidad se encuentra distribuida en un gradiente altitudinal que va de los 3900 msnm a los 4600
69 msnm, donde la disponibilidad de recursos ambientales es fuertemente marcada, existen altos

70 niveles de radiación y fuertes fluctuaciones de temperatura a lo largo del día desde menos cero
71 hasta más de 40°C, por lo que la estructura de la comunidad podría responder a factores ambientales
72 cambiantes. Por lo anterior, consideramos el ecosistema alpino un buen modelo estudio para
73 proporcionar un análisis exhaustivo de los cambios en las comunidades en los gradientes.
74 Específicamente: i) analizaremos la estructura y composición florística de la comunidad a lo largo
75 de un gradiente altitudinal y ii) la estructura filogenética para explorar los procesos impulsores del
76 ensamblaje de la comunidad utilizando a los pastizales alpinos, como un modelo de estudio. Para
77 esto, desarrollamos y probamos las siguientes predicciones: i) la riqueza de especies muestra una
78 disminución lineal, o una distribución en forma de joroba, con el incremento de la altitud; ii) la
79 composición florística varía a lo largo del gradiente altitudinal, y está asociada a variables
80 ambientales y iii) dadas las condiciones extremas ambientales, las comunidades muestran un patrón
81 filogenético que indica la acción de filtros abióticos y bióticos.

82

83 **II.2.- MATERIALES Y MÉTODOS**

84

85 **Sitio de estudio**

86

87 El área de estudio se ubica dentro del Área de protección de flora y fauna “Volcán del Nevado de
88 Toluca” (19°05 -19°08 latitud norte, 99°43 -99°47 longitud oeste) ubicado en el Estado de México,
89 al sur del Valle de Toluca. Con una altitud de 4660 msnm es la cuarta cima más alta del país y se
90 encuentra en el centro de la Faja Volcánica Transversal (Aguilar-Zamora 2007). La temperatura
91 va de -2 °C a 5 °C, con temperatura del mes más frío inferior a 0°C y la temperatura del mes más
92 cálido entre 0 °C y 6.5 °C. el régimen de lluvias es de verano y nevadas en invierno(García 1973).

93 La vegetación alpina en esta región se encuentra a partir de los 4000 msnm hasta la cima
94 (Steinmann et al., 2019).

95

96 **Muestreo**

97

98 Dentro del área de estudio se delimitaron cuatro pisos altitudinales, cada ~ 100 m en altitud para
99 cubrir la distribución vertical de la vegetación alpina de esta zona: 4000 msnm, 4100, 4200 y 4300;
100 cada piso con dos réplicas distanciadas a 700 ~ 1600 m. En cada réplica, se estableció una parcela
101 permanente de muestreo conformadas por 10 líneas de 15 m de largo, separadas paralelamente cada
102 5 m.

103 Sobre cada línea, y siguiendo el método de conteo por contacto modificado (Coulloudon 2010), se
104 registraron todas las plantas enraizadas cada 10 cm, haciendo un total de 150 puntos de muestreo
105 por línea y 1500 por piso altitudinal. Para todas las plantas registradas se tomaron datos de identidad
106 taxonómica, forma de crecimiento (árbol, arbusto, hierba, rastrera, almohadilla; (Hedberg y
107 Hedberg, 1979), altura (desde el suelo hasta la altura de la copa u hojas), diámetro (i.e., al nivel del
108 suelo para los arbustos y a 130cm para árboles[DAP]) y tipo sustrato sobre el que se encontró:
109 arena (partículas ≤ 0.2 cm de diámetro), grava (partículas 0.3-3 cm de diámetro), roca, musgo,
110 materia orgánica (mezcla de hojarasca y tierra).

111 Para controlar los efectos de ladera, todos los sitios se ubicaron en laderas con orientación norte y
112 con pendientes similares (20-30°). En cada una de las parcelas de tomaron datos de temperatura
113 atmosférica y humedad relativa atmosférica, utilizando Data Logger's (HOBO Pendant®
114 Temperature/Light 8K) durante tres días y dos noches, con lecturas cada 60 minutos. La ubicación
115 geográfica de todas las líneas de muestreo se registró con un posicionador geográfico (gps).

116 **Estructura filogenética**

117

118 La filogenia fue generada mediante Phylomatic (Webb & Donoghue 2005), con la base de Zanne
 119 et al.(Zanne *et al.* 2014).Para que la filogenia tuviera todo el pool genético posible a encontrar en
 120 el sitio, y al medir las distancias filogenéticas no existiera sesgo, construimos el árbol con nuestro
 121 listado y agregamos el listado general de todas las especies registradas alguna vez en la vegetación
 122 alpina del Volcán Nevado de Toluca, el listado fue tomado de la base general de plantas alpinas
 123 del proyecto “Flora Alpina del Centro de México” (Steinmann et al.). La filogenia se conforma por
 124 un total de 98 especies. Todos los nombres de las especies fueron revisados para evitar sinonimias
 125 y ajustarlos a los nombres aceptados en “Plant List”(“The Plant List” 2013). El árbol fue procesado
 126 y redibujado en Mesquite 3.31(Maddison 2017) y los nodos fueron asignados en el software R
 127 3.4.3 para Windows(R Core Team 2018), por medio de la función “makeNodeLabel” de la librería
 128 “APE”(Paradis E. 2004). Las edades de los nodos fueron obtenidas de la página web
 129 TIMETREE(Paradis E. 2004) y lo largos de las ramas fueron ajustados utilizando el algoritmo
 130 BLADJ implementado en Phylocom 3.40(Webb *et al.* 2008).

131 Las distancias filogenéticas se transformaron en raíz cuadrada para adaptarse mejor a las
 132 suposiciones del movimiento browniano (Letten y Cornwell, 2015). Con el súper árbol ajustado y
 133 utilizando los datos de incidencia de especies, calculamos el índice de relación neta (NRI) y el
 134 índice de taxón más cercano (NTI) para cada gráfico usando las siguientes fórmulas basadas en la
 135 distancia filogenética (MPD) y la distancia de taxón más cercana (MNTD)) (Webb et al. 2002):

136

$$137 \quad NRI = (MPD_{randomized} - MPD_{observed}) / (sdMPD_{randomized})$$

$$138 \quad NTI = (MNTD_{randomized} - MNTD_{observed}) / (sdMNTD_{randomized})$$

139

140 Donde “MPDobserved” y “MNTDobserved” son los valores de MPD y MNTD observados,
141 respectivamente; “MPDrandomized” y “MNTDrandomized” son los promedios del MPD y MNTD
142 esperados de los conjuntos aleatorizados ($n = 999$), y los valores “sdMPDrandomized” y
143 “sdMNTDrandomized” las desviaciones estándar los MPD Y MNTD respectivamente. (Kembel *et*
144 *al.* 2010)(Swenson 2014). La estructura filogenética de la comunidad observada (NRI Y NTI) se
145 comparó con la esperada de un modelo nulo, utilizamos un modelo que mezcla las etiquetas o los
146 nombres de todas las especies en las puntas de la filogenia y genera expectativas nulas, ya que este
147 método mantiene la estructura espacial de las especies en el sistema(Swenson 2014). Se usó una
148 prueba significativa de dos colas para evaluar si los valores de NRI / NTI observados diferían
149 significativamente de cero a $P = 0,05$. Un valor positivo de NRI o NTI indica que las especies están
150 más estrechamente relacionadas de lo esperado por casualidad, por lo que indica un agrupamiento
151 filogenético. A la inversa, un valor NRI o NTI negativo indica que las especies están más
152 relacionadas de lo que se esperaba por casualidad y, por lo tanto, indica la uniformidad filogenética
153 o la sobredispersión. Todos los análisis filogenéticos se realizaron utilizando el paquete PICANTE
154 (Kembel *et al.*, 2010) del software estadístico R (RStudio, 2017).

155

156 **Estructura florística**

157

158 Para cada piso altitudinal altitudinal, calculamos: densidad de plantas (registros totales por parcela),
159 densidad de especies (especies totales por parcela), diversidad de especies (índice de Simpson y
160 Chao 1), altura (altura promedio, considerando todos los registros por parcela) y cobertura vegetal
161 (PCI ; obtenido a partir de las mediciones de D_{max} y D_{min} de cada planta registrada i , asumiendo

162 una forma elipsoidal como $PC_i = \pi \times (D_{min}/2) \times (D_{max}/2)$, cobertura promedio de todos los
163 individuos.

164

165 **Análisis estadísticos**

166

167 Con los datos obtenidos en campo calculamos la estructura de la comunidad en cada piso altitudinal
168 en términos de densidad, cobertura, altura y diversidad de especies que incluye como primer
169 parámetro a la riqueza local de especies o número de especies realizamos pruebas de ANOVA (un
170 factor: altitud, con tres niveles) a estas variables para evaluar cómo responden la comunidad a los
171 cambios ambientales propios del gradiente. Además, exploramos la dominancia que presentan las
172 especies en los diferentes pisos altitudinales, utilizando curvas de rango-abundancia y un análisis
173 de covarianza (ANCOVA) para explorar las pendientes de estas curvas. Estas pendientes son
174 consideradas como un indicativo de la diversidad y dominancia en los sitios. Así curvas con una
175 pendiente pronunciada indican dominancia de algunas especies, mientras que curvas con pendiente
176 cercana a cero indican mayor equitatividad. Se esperaría que los pisos donde dominan los pastos,
177 encontremos una alta dominancia, ya que los pastos suelen ser muy invasivos. Por lo tanto en estos
178 pisos se espera encontrar curvas con pendientes más pronunciadas, y en pisos con dominancia de
179 herbáceas una mayor equitatividad (pendientes cercanas a cero). Además utilizamos una medida
180 de diversidad beta, el índice de similitud de Jaccard que analiza la composición florística, con base
181 al porcentaje de similitud/disimilitud que existe entre las muestras respecto a las especies.

182 Por otra parte analizamos la composición florística y su relación con las variables ambientales,
183 empleando datos de abundancia en un ordenamiento no-métrico de escalamiento multidimensional
184 (NMDS), utilizando el paquete de *vegan* (Oksanen *et al.* 2013) del programa estadístico R. La

185 similitud de la composición de especies entre los pisos se comparó mediante el análisis no-
186 paramétrico de similitudes ANOSIM(R. n.d.), cuya prueba para determinar las diferencias
187 significativas se basó en el índice de Bray como una medida de distancia, este índice es
188 comúnmente utilizado en análisis ecológicos con datos de abundancia(Legendre *et al.* 2012). Para
189 identificar cómo cada especie contribuye a la disimilitud se utilizó el análisis no-paramétrico
190 SIMPER, que usa generalmente el valor de Bray-Curtis como medida de similitud.

191 Utilizando los valores del NRI y NTI realizamos un análisis de ANOVA para explorar como estas
192 dos métricas varían sistemáticamente en los pisos altitudinales y una prueba de Tukey para explorar
193 estas diferencias a posteriori.

194 Además, utilizamos modelos lineales con las variables ambientales como predictoras y los NRI de
195 los sitios como variables de respuesta para conocer la relación entre la estructura filogenética y las
196 condiciones ambientales cambiantes que presenta el gradiente.

197

198 **II.3.- RESULTADOS**

199

200 **Estructura de la comunidad**

201

202 Se registraron un total de 2184 individuos, ubicados en cinco súper órdenes, 10 órdenes, 13
203 familias, 28 géneros y 29 especies. El orden más abundante por su número de especies fue Poales
204 (siete especies), la familia mejor representada por número de especies fue Poaceae (seis), las
205 especies más abundantes de acuerdo al número de registros fueron *Calamagrostis toluensis* y
206 *Festuca toluensis*.

207 Respecto a los atributos estructurales evaluados solo hubo diferencias significativas ($F_{3+7} = 1.43$,
208 $P = 0.035$) entre los extremos del gradiente altitudinal para la cobertura (Figura 1), siendo inferior

209 en los extremos, el valor más alto se presentó en el piso 4200 (4932.2 cm² promedio + 124.7), en
210 este piso las especies dominantes son pastos amacollados que llegan a medir hasta 3 m de diámetro.
211 De manera general, las especies de la familia Poaceae dominaron en todos los pisos altitudinales.
212 En los primeros tres pisos altitudinales dominó *Calamagrostis toluensis*, representado, en
213 promedio, 63% del total de registros en cada piso altitudinal (Figura 2). El análisis de covarianza
214 mostró que las pendientes de las curvas son estadísticamente diferentes en cada sitio ($F= 63.27$,
215 $gl=5+3$ y $p= 2.2e-16$). La pendiente más pronunciada ($b= -0.42$), pertenece al piso 4200, indicando
216 que esta comunidad tiene la mayor dominancia de especies (*Calamagrostis toluensis* y *Festuca*
217 *toluensis*; Figura 2). La pendiente menos pronunciada fue para el piso extremo superior, 4300 ($b=$
218 -0.23), indicando mayor equitatividad en la abundancia de las especies, así como el mayor número
219 de especies registradas (20); en este piso *Agrostis toluensis* fue la especie más dominante (70%),
220 seguida de *C. toluensis* (40%). Las pendientes de los pisos 4000 y 4100 fueron $b=-0.33$ y -0.35
221 respectivamente (Figura 2).

222

223 **Composición**

224

225

226 La composición de especies varió claramente a lo largo del gradiente altitudinal, como se observa
227 en el análisis de ordenación NMDS (Figura 3). El primer eje de este ordenamiento explicó el 65 %
228 de la variación de los datos, mientras que el eje dos sólo explicó el 35 % de la variación. Los sitios
229 de muestreo se aglutinaron en dos grupos de pisos altitudinales que correspondieron a los dos
230 primeros pisos de menor elevación y el segundo grupo los dos de mayor elevación. Al agregar las
231 variables ambientales al análisis de NMDS se observó fueron significativas en el ordenamiento la

232 temperatura promedio, temperatura mínima, temperatura máxima, altitud, en la composición del
233 suelo: grava/roca y hojas (Tabla 1). Los pisos altitudinales más bajos están asociados a
234 temperaturas más bajas, a suelos terregosos y con valores más altos de materia orgánica en su
235 composición. El grupo de pisos a mayor altura, se asocia a las temperaturas más altas y a suelos
236 integrados por rocas y arenas sueltas. Este agrupamiento de las parcelas y su disposición respecto
237 a las variables ambientales sugiere que la composición de especies responde marcadamente a
238 factores ambientales que cambian con la elevación.

239 Esta separación en dos grupos fue confirmada por el análisis ANOSIM, donde se indica una
240 diferencia significativa entre los dos grupos del gradiente ($R = 0.239$ global, $p < 0.03$). El análisis
241 de similitud (SIMPER) mostró una disimilitud total entre las dos áreas agrupadas del 23.0 %. Estos
242 valores están dados por la contribución de especies con frecuencias muy distintas y algunas
243 exclusivas de cada área (Tabla 2). El 72.48 % por ciento de la diferenciación de los grupos fue
244 explicado por la contribución porcentual de siete especies, entre ellas dos especies exclusivas de
245 los pisos de mayor altura, *Agrostis tolucensis* y *Tauschia alpina*. Otras especies exclusivas de un
246 grupo fueron *Agrostis tolucensis*, *Tauhal alpina*, *Lupinus montanus*, *Nasella mexicana*, *Plantago*
247 *tolucensis*, *Trisetum spicatum*. De los dos grupos formados por el análisis de NMDS, el Grupo 1
248 conformado por los pisos altitudinales de 4000 y 4100 msnm tuvo siete especies exclusivas y el
249 Grupo 2 (4200 y 4300 msnm) 11 especies exclusivas; los dos grupos compartieron 11 especies
250 (Tabla 2). El coeficiente de similitud de Jaccard mostro que las comunidades que comparten más
251 especies y se muestran más similares son la 4000 y 4100 y las que más difieren fueron la 4300
252 mostrando valores menores a 0.21 en relación con el resto de las comunidades (Tabla 3, Figura 4).

253

254

255 **Estructura filogenética**

256

257 De los indicadores de la estructura filogenética en las comunidades que evaluamos, solo uno fue
258 significativamente diferente a lo largo del gradiente altitudinal. Los resultados del ANOVA para
259 el NRI mostraron que hay diferencias en el gradiente ($F_{5,4} = 51.30$, $P = .001$) y la prueba de
260 Tukey, determinó que el piso altitudinal a menor altura (4000msnm) es diferente del resto (Figura
261 5). Este piso mostró valores negativos, indicativo de sobredispersión, y el resto de los pisos (4100,
262 4200 y 4300) valores positivos. Solo en las elevaciones de 4300, el piso más alto encontramos que
263 las especies tienen una tendencia a agruparse filogenéticamente más de lo esperado por el azar (P
264 $< .05$), y en el piso 4000 se encontraron con una tendencia a dispersión más de lo esperado por el
265 azar. Los valores de NRI reflejan valores de agrupamiento en todo el árbol, mientras que los
266 valores de NTI son más sensibles a los patrones de uniformidad cerca de las puntas de la filogenia,
267 por lo que depende más de resolución de árbol.

268 Los modelos lineales para conocer la relación entre los índices filogenéticos y las condiciones
269 ambientales del gradiente (altitud, temperatura y humedad) ambos índices fueron significativos
270 para la altura y la temperatura, mostrando una relación lineal creciente con la altitud y decreciente
271 con la temperatura (Figura 6), los valores más altos de NRI/NTI sucedieron en las altitudes más
272 altas y en las temperaturas más bajas, los valores de NRI/NTI más bajos se encontraron en zonas
273 bajas de altitud y a temperaturas más altas.

274

275 **II.4.-DISCUSIONES**

276

277 **Estructura y composición florística**

278

279 De acuerdo a nuestros resultados, a excepción de la cobertura promedio de las plantas no
280 encontramos ninguna respuesta significativa de los atributos estructurales de la comunidad a en
281 función del gradiente altitudinal, incluyendo la riqueza de especies. Es probable que la ausencia
282 de los patrones comúnmente reportados y esperados en este estudio acerca de la riqueza de
283 especies, puede ser adjudicada principalmente a dos situaciones: i) la primera podría ser la escala
284 estudiada, y la segunda ii) que los patrones de riqueza en los estudios actuales pueden verse
285 afectados por las actividades humanas

286 Acerca de la escala estudiada, se ha encontrado en otros estudios que esta puede tener un fuerte
287 impacto en el patrón derivado de la riqueza de especies. Sin embargo, el requisito mínimo para
288 evaluar un conjunto de datos en un gradiente ambiental, es que incluya datos que abarquen todo el
289 gradiente donde se pretende que ocurra un patrón de riqueza. En nuestro estudio evaluamos los
290 ecosistemas alpinos, que en el Volcán del Nevado de Toluca se distribuyen en una gradiente de los
291 4000 a los aproximadamente los 4660msnm (cima del volcán), nuestro esfuerzo de muestreo abarco
292 todo el gradiente, excepto el piso 4400 en adelante donde no existió el tamaño de área suficiente
293 para realizar el muestreo correspondiente. Es necesario mencionar que, aunque en estudios
294 realizados en este tema se encontrado que los patrones de riqueza principalmente en estudios de
295 grupos taxonómicos específicos, son sensibles a los efectos del área (p. Ej. Rahbek 1997; Bachman
296 et al., 2004), en estudios de riqueza de especies en general se ha encontrado que en un esfuerzo de
297 muestreo acortado donde faltan puntos de muestreo, no parecen cambiar los patrones de riqueza de
298 especies (Nogués-Bravo *et al.* 2008).

299 El otro punto importante a considerar es que los patrones de riqueza en los estudios actuales pueden
300 verse afectados por las actividades humanas, porque los ecosistemas montañosos y las actividades
301 humanas están íntimamente conectadas. Además, una reducción global de los hábitats naturales de
302 las tierras bajas, ha obstaculizado nuestra capacidad de detectar patrones, dado que la perturbación
303 altera la distribución original de las especies.

304 En los pastizales alpinos del nevado de Toluca, respecto a la dominancia de las especies, se observó
305 en las curvas de rango abundancia que los pisos a menores altitudes tuvieron pendientes más
306 pronunciadas, indicando que existen de dos a tres especies que dominan fuertemente la comunidad,
307 especies como *Calamagrostis tolucensis*, *Festuca tolucensis*, *Eryngium proteiflorum* y *Lupinus*
308 *montanus*. La fuerte dominancia de *Calamagrostis tolucensis*, provoca zonas florísticamente más
309 pobres como consecuencia de ubicarse sobre suelos arenosos y pedregosos, algunas de las
310 asociaciones más dominantes en el gradiente están relacionadas a algún tipo de disturbio por
311 ejemplo *Eryngium proteiflorum* que está relaciona directamente con el sobrepastoreo y al fuego.
312 Es probable que este disturbio modifique el patrón original de la riqueza de especies.

313 Acerca de la composición de especies, y de acuerdo a el análisis de NMDS y ANOSIM,
314 encontramos dos grupos claramente diferenciados los pisos a menor (4000 y 4100) y mayor (4200
315 y 4300) altitud. Esta diferenciación de grupos se encontró relacionada con las características
316 ambientales, tal y como lo esperábamos en nuestra predicción. El grupo de menor altitud se
317 relacionó con las temperaturas más altas y con suelos más terregosos, mientras el grupo de mayor
318 altura con temperaturas bajas y suelos más abiertos arenosos y rocosos. La variable ambiental más
319 importante según nuestro análisis NMDS fue la temperatura, la cual en el gradiente la temperatura
320 promedio varió de los 2 °C en el piso de mayor altitud, a 7.4 en el de menor altitud, una diferencia
321 de 5°C que se ven reflejados en la composición de las especies. De acuerdo al análisis de SIMPER

322 de las el total de las especies que registramos 18 fueron exclusivas de uno de los dos grupos
323 formados en el NMDS, estas especies exclusivas aportaron el mayor porcentaje de diferenciación
324 entre los grupos, al grupo uno lo diferenciaron especies como *Lupinus montanus* y *Nassella*
325 *mexicana* y *Ageratina prunelofolia* especies que no encontramos más allá de los 4300 msnm
326 debido a que en esa altitud los suelos son afloramientos de roca con mínimas cantidades de
327 suelo(Almeida-leñero *et al.* 2007). Las especies exclusivas de los pisos en altitudes más altas son
328 en su mayoría herbáceas que no miden más de 20 cm, especies como *Tauchia alpina*, *Plantago*
329 *tolucensis*, son propias de suelos pedregosos con baja cantidad de suelo, como los que encontramos
330 en la parte de mayor altitud del gradiente. En esta zona también se pudo apreciar que hubo una
331 mayor equitatividad en las especies, y una cobertura más baja, ya que como lo menciona Almedia
332 *et al.*(Almeida-leñero *et al.* 2007)en esta zona existen menos macollos por unidad de superficie y
333 menor cobertura de las hierbas, lo que también encontramos de acuerdo al ANOVA.

334

335 **Estructura filogenética**

336

337 Los valores mostrados por el índice de diversidad filogenética de NRI revelaron la existencia de
338 dos tipos de estructura filogenética (agrupamiento y sobredispersión) a lo largo del gradiente de
339 elevación en las comunidades alpinas del nevado de Toluca. En el piso de menor elevación, a los
340 4000 msnm donde ocurre la transición con el bosque de *Pinus hartewii*, el NRI mostró valores
341 negativos indicando una sobredispersión filogenética. Y en los pisos superiores 4100, 4200 y 4300
342 donde el ambiente es extremadamente severo, por ejemplo, con las temperaturas anuales más bajas,
343 obtuvimos valores que revelaron un agrupamiento filogenético. Estos patrones filogenéticos
344 encontrados respecto a dispersión filogenética en alturas bajas y temperaturas favorables, y

345 agrupamiento filogenético en zonas altas con temperaturas severas, ha sido observado antes en
346 otros estudios realizados en plantas alpinas y en otros grupos como abejas, colibrís y
347 microorganismos, por lo que es posible que sea un patrón general.

348 La sobredispersión filogenética que se detectó en la elevación más baja del gradiente, (4000 msnm)
349 podría indicar que las interacciones bióticas (p. ej., la competencia) son importantes en el
350 ensamblaje de comunidades (Graves y Gotelli, 1993; Webb et al., 2002). Por lo tanto, se sugiere
351 que la competencia pueda estar estructurando el ensamblaje de las plantas alpinas en sitios bajos
352 con climas relativamente estables (Choler *et al.* 2001). Sin embargo, esto no quiere decir que las
353 condiciones abióticas no se encuentran influyendo en el ensamblaje del sitio, sino que, no son las
354 fuerzas más importantes para el ensamblaje de esta zona.

355 El agrupamiento filogenético observado en elevaciones de los 4100-4300 m, sugiere que el filtrado
356 de hábitat puede jugar un papel vital en el ensamblaje de las plantas a esta altitud. Interpretamos
357 que en estos sitios se filtran especies con características adaptativas a bajas temperaturas y alta
358 estacionalidad. Es probable que después de la formación de volcán Nevado de Toluca en el
359 Mioceno, plantas de bajas alturas hayan emigrado a estas zonas, siendo filtradas por los factores
360 abióticos y de existir el conservadurismo de nicho, habrían formado la estructura solo especies
361 relacionadas con rasgos similares para sobrevivir en el clima severo, lo que resultó en un
362 agrupamiento filogenético.

363

364 **II.5.-CONCLUSIONES**

365

366 Nuestros análisis ecológicos y filogenéticos combinados muestran que las condiciones ambientales
367 juegan un papel importante para definir la distribución y el ensamblaje de las comunidades,

368 especialmente las temperaturas. Confirmamos que los procesos impulsados por el filtrado
369 ambiental son más importantes en altitudes altas para determinar el ensamblaje y la estructura
370 filogenética de las comunidades y que en temperaturas más cálidas y altitudes bajas, se reduce la
371 importancia de los procesos de filtrado abiótico y se puede asumir que los procesos impulsados por
372 la competencia aumentan su importancia. Esto podría llevar a una amenaza para los especialistas
373 alpinos con alta tolerancia ambiental pero baja capacidad competitiva.

374 El incremento de estudios que integren las herramientas filogenéticas para interpretaciones de
375 procesos ecológicos en gradientes ambientales para diferentes grupos biológicos, traerán claridad
376 para entender más a fondo estos procesos y los factores que implica el ensamblaje de comunidades.

377 **II.6.-TABLAS**

378

379 **Tabla 1.-** Valores de las variables en el análisis de NDMS. Se presentan todas las variables ambientales
 380 contempladas en análisis de NDMS para la composición de especies y los valores de significancia (*p*).

381

	NMDS1	NMDS2	r2	Pr(<i>p</i>)
Altitud	0.96419	0.2652	0.8225	0.0203 *
Temp.Pro	-0.912	-0.4102	0.911	0.004 **
Humedad	-0.43934	0.89832	0.2787	0.451
Hoja	-0.58119	-0.81377	0.7038	0.039 *
Grava.Roca	1	0.00038	0.8381	0.007 **
Musgo	0.02277	0.99974	0.3562	0.353
Tierra	-0.98934	-0.14559	0.6775	0.068

390 **Tabla 2.-** Resultado del análisis SIMPER para la contribución a la diferenciación de los grupos. El análisis
 391 muestra las especies que más contribuyen a la disimilaridad entre el grupo uno formado por los pisos
 392 altitudinales 4000 y 4100, y el grupo 2 que engloba los pisos 4200 y 4300. La contribución corresponde al
 393 porcentaje que cada especie aporta a la diferenciación, y acumulativo la sumatoria continúa del porcentaje.

394

Especies	Prom. disimilitud	Contribución %	Acumulativo %	Grupo 1	Grupo 2
<i>Calamagrostis tolucensis</i>	14.67	25.37	25.37	170	88.3
<i>Vaccinium caespitosum</i>	6.412	11.08	36.45	35.8	1
<i>Festuca tolucensis</i>	6.333	10.95	47.4	12.5	36
<i>Agrostis tolucensis</i>	4.942	8.543	55.94		32.5
<i>Eryngium proteiflorum</i>	4.113	7.109	63.05	23.5	3.5

<i>Tauschia alpina</i>	2.836	4.903	67.95		19
<i>Luzula racemosa</i>	2.62	4.529	72.48	3.5	17.5
<i>Erigeron galeottii</i>	2.232	3.858	76.34	4.75	9.5
<i>Lupinus montanus</i>	2.173	3.756	80.09	12.3	
<i>Arenaria bryoides</i>	1.579	2.73	82.82	1.5	9.75
<i>Draba jorullensis</i>	1.447	2.502	85.33	6.25	4.5
<i>Nassella mexicana</i>	1.364	2.358	87.68	7.25	
<i>Cirsium nivale</i>	1.007	1.74	89.42	0.5	6.75
<i>Plantago toluensis</i>	0.8487	1.467	90.89		4
<i>Cerastium purpureum</i>	0.8018	1.386	92.28	1.75	4
<i>Trisetum spicatum</i>	0.7091	1.226	93.5		4.75
<i>Castilleja toluensis</i>	0.6109	1.056	94.56		3.25
<i>Ageratina prunellifolia</i>	0.5933	1.026	95.59	3.25	
<i>Lupinus aschenbornii</i>	0.5685	0.9827	96.57	0.75	3.25
<i>Gamochaeta americana</i>	0.5169	0.8936	97.46	2.75	
<i>Pinus hartwegii</i>	0.2848	0.4923	98.6	1.5	
<i>Senecio procumbens</i>	0.2338	0.4041	99		1.25
<i>Alchemilla procumbens</i>	0.1387	0.2398	99.24	0.75	
<i>Potentilla richardii</i>	0.112	0.1935	99.44		0.75
<i>Poa calycina var mathewsii</i>	0.112	0.1935	99.63		0.75
<i>Laennecia schiedeana</i>	0.1023	0.1768	99.81	0.5	
<i>Sibbaldia procumbens</i>	0.07464	0.129	99.94		0.5
<i>Calandrinia megarhiza</i>	0.03732	0.06451	100		0.25

395

396

397

398

399

400 **Tabla 3.-** Coeficiente de similitud de Jaccard para los pisos 4000, 4200, 4300 y 4400, el análisis muestra
 401 la cercanía respecto a la **4000 4100 4200** composición de especies en
 402 los pisos altitudinales.

	4000	4100	4200
4100	0.5308636		
4200	0.4820434	0.4969381	
4300	0.1922596	0.2133036	0.2048952

404

405

406

407

408

409

410

411

412

413

414

415

416

417 **II.7.- LEYENDA DE LA FIGURAS**

418

419 **Figure 1.-** Promedios de las coberturas presentadas en las especies por piso altitudinales. Las líneas sobre
420 las barras indican 1 error estándar. Letras diferentes, señalan diferencias significas entre categorías (≤ 0.05).

421 **Figura 2.-** Curvas de rango abundancia por piso altitudinal de la comunidad alpina en el volcán “Nevado
422 de Toluca”. El eje X representa el rango de especies en orden de mayor a menor abundancia, el eje Y
423 representa la abundancia de las especies en una escala logarítmica (ln). Se etiqueta una clave para el nombre
424 de las cinco especies más abundantes en cada curva, compuesto por las tres primeras letras del género y
425 tres primeras letras de la especie que se registraron para este piso. Caltol: *Calamagrostis tolucensis*, Vaccae:
426 *Vaccinium caespitosum*, Lupmon: *Lupinus montanus*, Erypro: *Eryngium prtaeflorum*, Nasmex: *Nasella*
427 *mexicana*. Cada símbolo representa una especie y su abundancia. Los círculos en negro representan la
428 comunidad del piso 4000, los grises fuertes al piso 4100, los grises opacos a 4200 y los blancos al 4300.

429 **Figura 3.-** Gráfico de análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) de la composición de
430 los pisos altitudinales 4000, 4100 4200 y 4300. La disimilitud de la comunidad se basa en el índice Bray-
431 Curtis, que incluye la abundancia relativa de todas las especies. Los polígonos representan los dos grupos
432 formados. Las flechas indican los vectores de correlación de las variables ambientales, la longitud de las
433 flechas representa cuan fuerte es la relación con los sitios

434 **Figura 4.-** Cluster calculado en base al coeficiente de similitud de Jaccard para los pisos altitudinales, los
435 pisos más cercanos, comparten más especies.

436 **Figura 5.-** Análisis de ANOVA de los índices de diversidad filogenética de NTI Y NRI en el gradiente
437 altitudinal en el volcán “Nevado de Toluca”. Las barras representan en promedio del índice en cada piso.
438 Las líneas sobre las barras indican \pm un error estándar. Las letras diferentes indican diferencias significativas
439 entre pisos altitudinales ($<.05$)

440

441 **Figura 6.-** Resultados de los modelos lineales entre los índices filogenéticos y las variables de altitud y
442 temperatura. **A:** NRI/altitud $y = -27.99 + 0.0067x$, $R\text{-cuad} = 52.6$. **B:** NRI/Temperatura promedio $y = 1.554 -$
443 $0.388x$, $R\text{-cuad} = 52.0$. **D:** NTI/Temperatura promedio, $y = 1.460 - 0.276x$ $R\text{-cuad} = 33.3$.

444

445

446

447

448

449

450

451

452

453

454

455

456

457

458

459

460

461

462

463

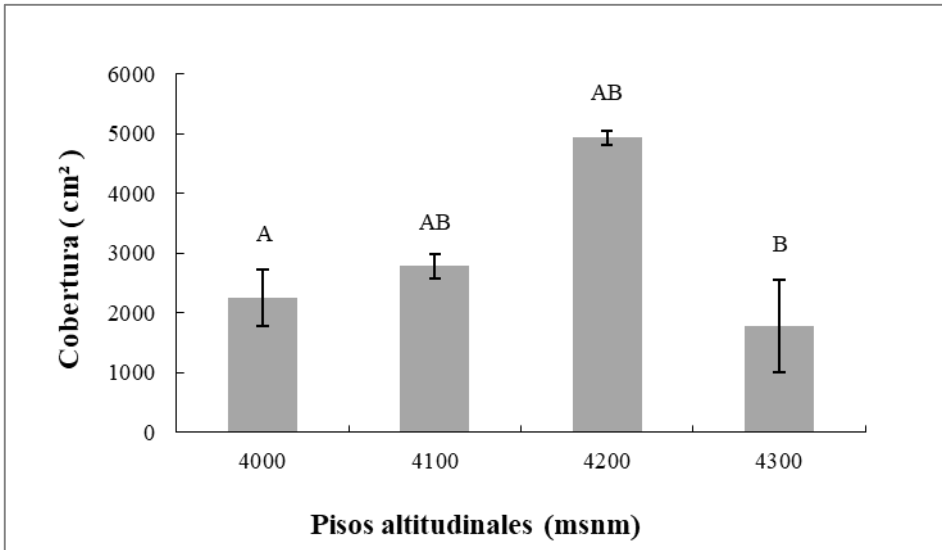
464

465

466 **II.8.-FIGURAS**

467

468



469

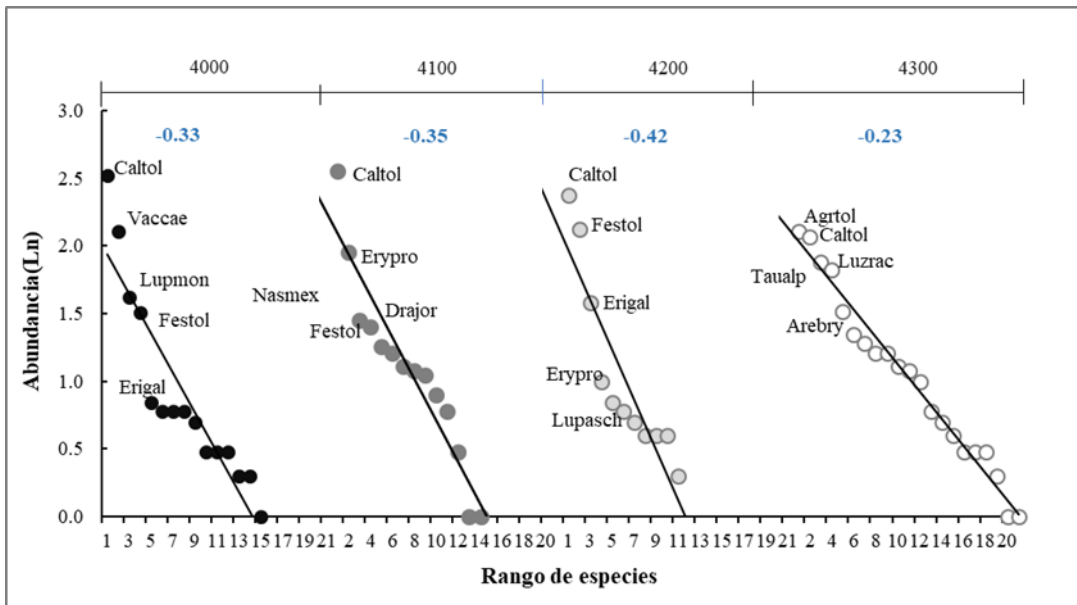
470

Figura 1

471

472

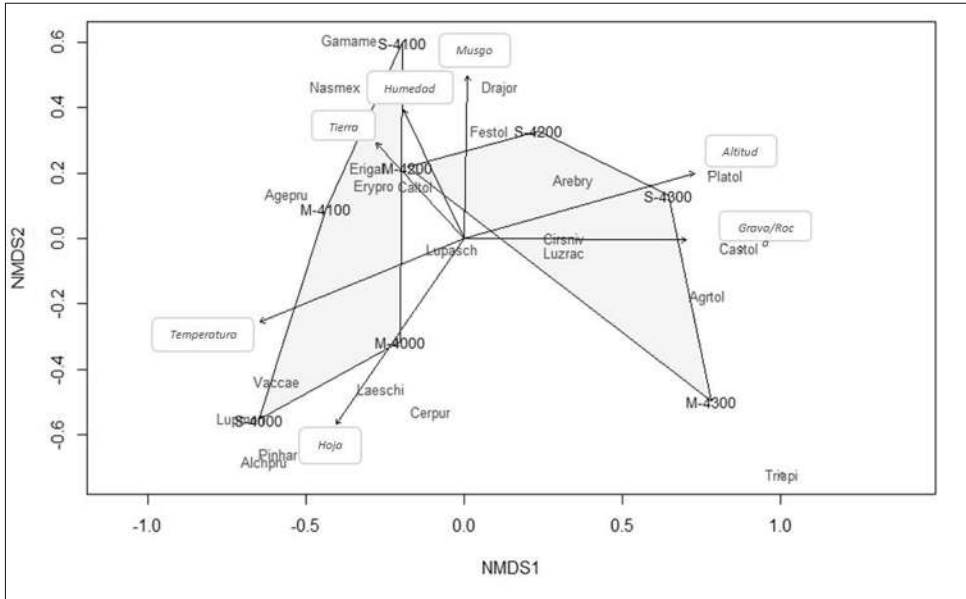
473



474

475

Figura 2



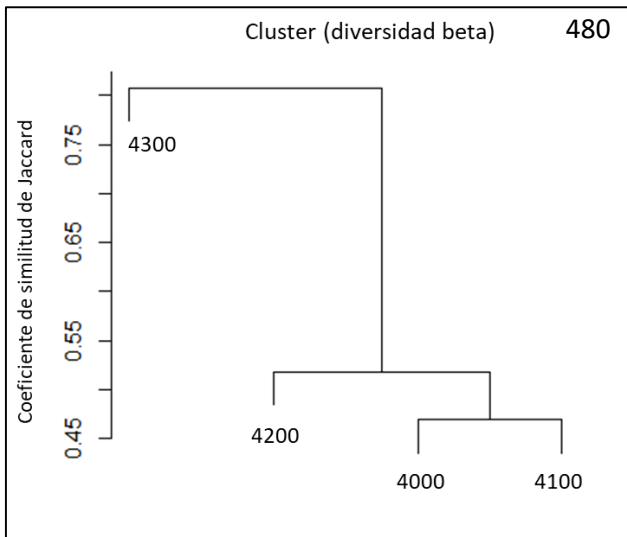
476

477

Figura 3

478

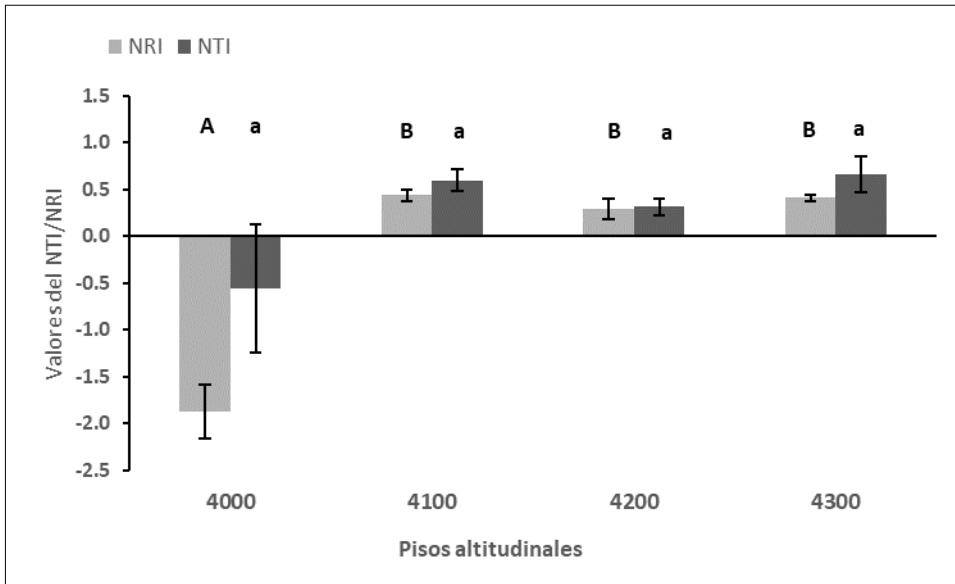
479



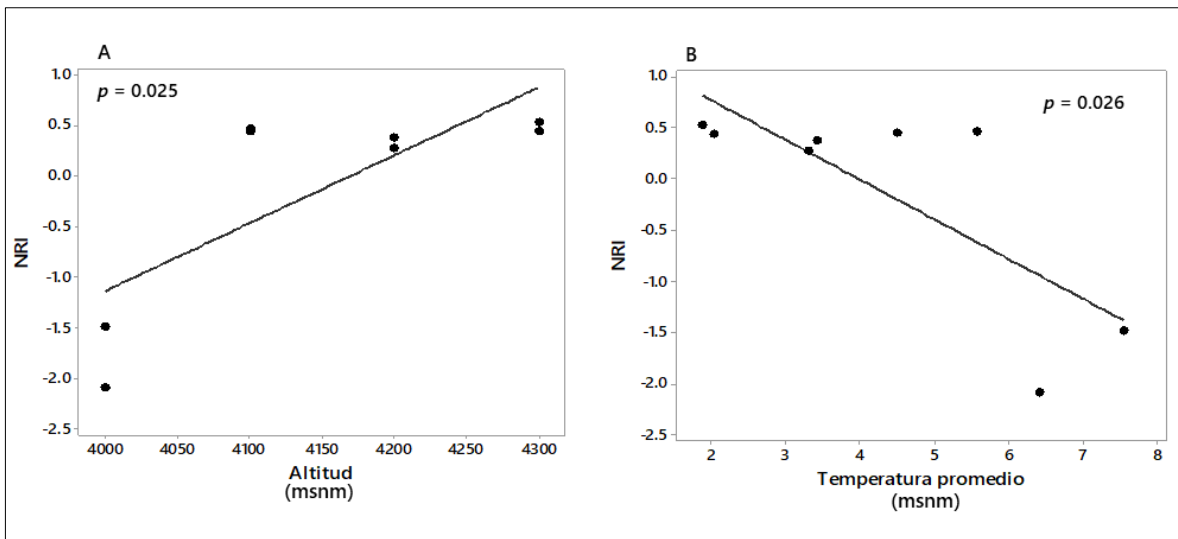
493

Figura 4

494



495
496 **Figura 5**
497
498
499



500
501 **Figura 6**
502
503

504 **II.9.- LITERATURA CITADA**

505

- 506 Aguilar-Zamora, V. (2007). Diagnóstico del Parque Nacional Nevado de Toluca con base en
507 unidades de paisaje. Universidad Autonoma de Mexico.
- 508 Almeida-leñero, L., Escamilla, M. & Azcárate, J.G.D.E. (2007). Vegetación alpina de los volcanes
509 Popocatepetl , Iztaccíhuatl y Nevado de Toluca, 179–198.
- 510 Bascompte, J. (2009). Mutualistic networks. *Front. Ecol. Environ.*, 7, 429–436.
- 511 Beck, J., Altermatt, F., Haggmann, R. & Lang, S. (2010a). Seasonality in the altitude–diversity
512 pattern of Alpine moths. *Basic Appl. Ecol.*, 11, 714–722.
- 513 Beck, J., Altermatt, F., Haggmann, R. & Lang, S. (2010b). Seasonality in the altitude–diversity
514 pattern of Alpine moths. *Basic Appl. Ecol.*, 11, 714–722.
- 515 Bryant, J.A., Lamanna, C., Morlon, H., Kerkhoff, A.J., Enquist, B.J. & Green, J.L. (2008).
516 Microbes on mountainsides: Contrasting elevational patterns of bacterial and plant diversity.
517 *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 105, 11505–11511.
- 518 Bryson, R.W., Chaves, J., Smith, B.T., Miller, M.J., Winker, K., Pérez-Emán, J.L., *et al.* (2014).
519 Diversification across the New World within the “blue” cardinalids (Aves: Cardinalidae). *J.*
520 *Biogeogr.*, 41, 587–599.
- 521 Cavender-Bares, J., Ackerly, D.D., Baum, D.A. & Bazzaz, F.A. (2004). Phylogenetic
522 overdispersion in Floridian oak communities. *Am. Nat.*, 163, 823–843.
- 523 Cavender-Bares, J., Kozak, K.H., Fine, P.V.A. & Kembel, S.W. (2009). The merging of
524 community ecology and phylogenetic biology. *Ecol. Lett.*, 12, 693–715.
- 525 Choler, P., Michalet, R. & Callaway, R.M. (2001). Facilitation and competition on gradients in
526 alpine plant communities. *Ecology*, 82, 3295–3308.
- 527 Coulloudon, B. (2010). *Sampling vegetation attributes. Teaching.* Bureau of Land Management,
528 Denver, Colorado.
- 529 Van Dam, N.M. (2009). How plants cope with biotic interactions. *Plant Biol.*, 11, 1–5.
- 530 Darwin, C. (1859). The origin of species by means of natural selection: Or, the preservation of
531 favoured races in the struggle for life.
- 532 Diamond, J.M. (1975). *Assembly of species communities. Ecol. Evol. communities.*
- 533 Dirzo, R. & Raven, P.H. (2003). Global state of biodiversity and loss. *Annu. Rev. Environ. Resour.*,
534 28, 137–167.
- 535 Field, R., Hawkins, B.A., Cornell, H. V., Currie, D.J., Diniz-Filho, J.A.F., Guégan, J.F., *et al.*
536 (2009). Spatial species-richness gradients across scales: A meta-analysis. *J. Biogeogr.*, 36,

- 537 132–147.
- 538 García, E. (1973). Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo
539 a las condiciones de la República Mexicana). Universidad Nacional Autónoma de México.
- 540 Gause, F. (1934). The Struggle for Existence. *Yale J. Biol. Med.*, 7, 609.
- 541 Gottfried-blackmore, A., Kaunzner, U.W., Gottfried-blackmore, A., Kaunzner, U.W., Felger, J.C.,
542 Mcewen, B.S., *et al.* (2010). Correction for Graham et al., Phylogenetic structure in tropical
543 hummingbird communities. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 107, 513–513.
- 544 Guisan, A. & Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat
545 models. *Ecol. Lett.*, 8, 993–1009.
- 546 Hedberg, I. & Hedberg, O. (2017). Nordic Society Oikos Tropical-Alpine Life-Forms of Vascular
547 Plants Author (s): Inga Hedberg and Olov Hedberg Published by : Wiley on behalf of Nordic
548 Society Oikos Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/3544006> JSTOR is a not-for-profit
549 service that h, 33, 297–307.
- 550 Helmus, M.R., Bland, T.J., Williams, C.K. & Ives, A.R. (2007). Phylogenetic measures of
551 biodiversity. *Am. Nat.*, 169, E68–E83.
- 552 Hodkinson, I.D. (2007). Terrestrial insects along elevation gradients: species and community
553 responses to altitude. *Biol. Rev.*, 80, 489–513.
- 554 Hoiss, B., Gaviria, J., Leingärtner, A., Krauss, J. & Steffan-Dewenter, I. (2013). Combined effects
555 of climate and management on plant diversity and pollination type in alpine grasslands.
556 *Divers. Distrib.*, 19, 386–395.
- 557 Hoiss, B., Krauss, J., Potts, S.G., Roberts, S. & Steffan-Dewenter, I. (2012). Altitude acts as an
558 environmental filter on phylogenetic composition, traits and diversity in bee communities.
559 *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.*, 279, 4447–4456.
- 560 Hubbell, S.P. (2001). MacArthur and Wilson’s radical theory. *Unified Neutral Theory Biodivers.*
561 *Biogeogr.*, 3–29.
- 562 Hutchinson, A.G.E. (2016). Homage to Santa Rosalia or Why Are There So Many Kinds of
563 Animals?, 93, 145–159.
- 564 Hutchinson, G.E. (1957). Animal ecology and demography - concluding remarks.
- 565 Kembel, S.W., Cowan, P.D., Helmus, M.R., Cornwell, W.K., Morlon, H., Ackerly, D.D., *et al.*
566 (2010). Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 26, 1463–
567 1464.
- 568 Legendre, P., Legendre, L., Legendre, L. & Legendre, P. (2012). Numerical ecology.
- 569 Li, X. & Sun, H. (2017). Phylogenetic pattern of alpine plants along latitude and longitude in
570 Hengduan Mountains Region. *Plant Divers.*, 39, 37–43.

- 571 Maddison, W.P. (2017). *Mesquite - How to Cite Mesquite. Mesquite a Modul. Syst. Evol. Anal.*
572 Available at: <http://mesquiteproject.org>. Last accessed 18 January 2018.
- 573 McDonald, A. (1990). The alpine-subalpine flora of northeastern Mexico. *BRIT Press*, 14, 21–28.
- 574 Nogués-Bravo, D., Araújo, M.B., Romdal, T. & Rahbek, C. (2008). Scale effects and human impact
575 on the elevational species richness gradients. *Nature*, 453, 216–219.
- 576 Oksanen, A.J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., Hara, R.B.O., *et al.* (2013).
577 Package ‘vegan.’
- 578 Paradis E., C.J. & S.K. (2004). APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language.
- 579 Preston, F.W. (1992). The canonical distribution of commonness and rarity: Part I.
- 580 Pyron, R.A., Costa, G.C., Patten, M.A. & Burbrink, F.T. (2015). Phylogenetic niche conservatism
581 and the evolutionary basis of ecological speciation. *Biol. Rev.*, 90, 1248–1262.
- 582 Qiong, L., Grytnes, J.-A. & Birks, H.J.B. (2010). Alpine vegetation and species-richness patterns
583 along two altitudinal gradients in the Gyama Valley, south-central Tibet, China. *Plant Ecol.*
584 *Divers.*, 3, 235–247.
- 585 R., C.K. (n.d.). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Aust. J.*
586 *Ecol.*, 18, 117–143.
- 587 R Core Team. (2018). *R: The R Project for Statistical Computing. R A Lang. Environ. Stat.*
588 *Comput. R Found. Stat. Comput. Vienna, Austria.* Available at: <https://www.r-project.org/>.
589 Last accessed 18 January 2018.
- 590 Rahbek, C. (1996). THE RELATIONSHIP AMONG AREA, ELEVATION, AND REGIONAL
591 SPECIES RICHNESS IN NEOTROPICAL BIRDS Carsten. *Am. Nat.*, 149, 875–902.
- 592 Rahbek, C. (2005). The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness
593 patterns. *Ecol. Lett.*, 8, 224–239.
- 594 Ramírez-Amezcu, Y., Steinmann, V.W., Ruiz-Sanchez, E. & Rojas-Soto, O.R. (2016). Mexican
595 alpine plants in the face of global warming: potential extinction within a specialized
596 assemblage of narrow endemics. *Biodivers. Conserv.*, 25, 865–885.
- 597 Rzedowski, J. (2006). *Vegetación de México. Resum. Hist. sobre la Veg. en México.* 4ra Edició.
598 Mexico.
- 599 Sala, O.E., Chapin, S., Armesto, J.J., Berlow, E., Blomfield, J. & Rodolfo, D. (2000). Global
600 Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science*, 287, 1770–1772.
- 601 Shelford. (2016). *Animal Communities in Temperate America*, 1, 419–426.
- 602 Shimono, A., Zhou, H., Shen, H., Hirota, M., Ohtsuka, T. & Tang, Y. (2010). Patterns of plant
603 diversity at high altitudes on the Qinghai-Tibetan Plateau. *J. Plant Ecol.*, 3, 1–7.

- 604 Swenson, N.G. (2014). *Functional and Phylogenetic Ecology in R*.
- 605 Tanner, E.V.J., Vitousek, P.M., Cuevas, E. & Jan, N. (1998). Experimental Investigation of
606 Nutrient Limitation of Forest Growth on Wet Tropical Mountains, 79, 10–22.
- 607 *The Plant List*. (2013). *Version 1.1*. Available at: <http://www.theplantlist.org/1.1/cite/>. Last
608 accessed 18 January 2018.
- 609 Verdú, M., Rey, P.J., Alcántara, J.M., Siles, G. & Valiente-Banuet, A. (2009). Phylogenetic
610 signatures of facilitation and competition in successional communities. *J. Ecol.*, 97, 1171–
611 1180.
- 612 Webb, C. (2000). Exploring the Phylogenetic Structure of Ecological Communities: An Example
613 for Rain Forest Trees. *Am. Nat.*, 156, 145–155.
- 614 Webb, C.O., Ackerly, D.D. & Kembel, S.W. (2008). Phylocom: software for the analysis of
615 phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics*, 24, 2098–2100.
- 616 Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M. a. & Donoghue, M.J. (2002). Phylogenies and
617 Community Ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 33, 475–505.
- 618 Webb, C.O. & Donoghue, M.J. (2005). Phylomatic: Tree assembly for applied phylogenetics. *Mol.*
619 *Ecol. Notes*, 5, 181–183.
- 620 Zanne, A.E., Tank, D.C., Cornwell, W.K., Eastman, J.M., Smith, S.A., Fitzjohn, R.G., *et al.* (2014).
621 Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments. *Nature*, 506, 89–92.
- 622

