

Conservación

Patrones de diversidad alfa y estructura vertical de especies leñosas en un gradiente altitudinal de la sierra de Juárez, Oaxaca

Alpha diversity patterns and vertical structure of woody species along an altitudinal gradient in the Sierra de Juárez, Oaxaca

Evelia Antonio-Hernández, Cecilia Alfonso-Corrado, Pablo Antúnez,
Victor Aguirre-Hidalgo, Elizabeth González-Terreros y Ricardo Clark-Tapia *

Universidad de la Sierra Juárez, Instituto de Estudios Ambientales, Av. Universidad s/n, 68725 Ixtlán de Juárez, Oaxaca, México

*Autor para correspondencia: rclark@unsij.edu.mx (R. Clark-Tapia)

Recibido: 30 enero 2026; Aceptado: 21 mayo 2026

Resumen

La diversidad florística de México se explica por su ubicación entre las regiones Neártica y Neotropical, y por su complejidad fisiográfica y heterogeneidad ambiental, particularmente en la sierra de Juárez de Oaxaca, donde predominan bosques templados con transiciones hacia comunidades subtropicales. El objetivo fue analizar los patrones de diversidad y estructura del componente leñoso a lo largo de un gradiente altitudinal regional. Se establecieron 53 parcelas circulares de 1,000 m² entre 1,500 y 3,000 m snm. La diversidad alfa se evaluó mediante los números de Hill y la estructura comunitaria mediante los índices de valor de importancia, valor forestal y perfiles verticales. Se emplearon modelos lineales y polinomiales para evaluar la relación entre riqueza y altitud. Se registraron 97 especies del componente leñoso pertenecientes a 26 familias. La riqueza mostró una relación cuadrática significativa con la altitud (R^2 ajustado = 0.29; AIC = 281). La ladera norte presentó un patrón unimodal, mientras que la ladera sur mostró una estructura más abierta con transición hacia elementos xerófilos. Estos patrones evidencian la interacción entre altitud, orientación de ladera y heterogeneidad ambiental, destacando las altitudes intermedias como zonas de elevada heterogeneidad florística y estructural.

Palabras clave: Gradiente altitudinal; Heterogeneidad estructural; Números de Hill; Orientación de ladera

Abstract

Mexico's floristic diversity is largely determined by its location between the Nearctic and Neotropical regions, together with its physiographic complexity and environmental heterogeneity, particularly in the Sierra de Juárez,

Oaxaca, where temperate forests transition into subtropical communities. This study aimed to analyze patterns of diversity and community structure of the woody component along a regional elevational gradient. Fifty-three circular plots (1,000 m² each) were established between 1,500 and 3,000 m asl. Alpha diversity was assessed using Hill numbers, whereas community structure was evaluated through the Importance Value Index, Forest Value Index, and vertical vegetation profiles. Linear and polynomial models were used to evaluate the relationship between species richness and elevation. A total of 97 woody species belonging to 26 families were recorded. Species richness showed a significant quadratic relationship with elevation (adjusted $R^2 = 0.29$; AIC = 281). The north-facing slope exhibited a unimodal pattern, whereas the south-facing slope displayed a more open vegetation structure with a transition toward xerophytic elements. These patterns indicate that elevation, slope aspect, and environmental heterogeneity jointly shape community organization, with intermediate elevations representing areas of high floristic and structural heterogeneity.

Keywords: Elevational gradient; Structural heterogeneity; Hill numbers; Slope orientation

Introducción

La diversidad florística de México se explica por su ubicación entre las regiones Neártica y Neotropical, así como por la complejidad fisiográfica y climática del país. Esta combinación genera un mosaico ambiental con una alta diversidad de ecosistemas (Rzedowski, 2006; Villaseñor y Meave, 2022). En este mosaico, las regiones montañosas juegan un rol central ya que su alta heterogeneidad topográfica genera fuertes gradientes ambientales a corta distancia, lo que promueve variaciones de temperatura, humedad y radiación solar. Estas condiciones modifican la disponibilidad hídrica e imponen limitaciones térmicas asociadas con la elevación, condicionando la distribución y composición de las comunidades vegetales, así como su productividad primaria (Brulheide et al., 2018; Körner, 2021; Rahbek, 1995). En este contexto, México presenta una elevada diversidad florística, particularmente en ecosistemas templados y tropicales con altos niveles de endemismo (Sarukhán et al., 2017). El análisis de la diversidad alfa y la configuración forestal de estos sistemas no solo permite comprender y reconocer los patrones de sustitución de especies, cambios de dominancia y organización de los ensamblajes leñosos ante estas variables (Sánchez-Gutiérrez et al., 2021; Velasco-Luis et al., 2023), sino que también aporta elementos ecológicos cuantitativos necesarios para fundamentar programas de manejo forestal (Benítez y Bellot, 2003; Körner, 2021; Sarukhán et al., 2017).

Además de la altitud, la orientación de la ladera es otro factor determinante en la organización de la vegetación debido a su relación directa con la radiación solar y la retención de humedad. En regiones montañosas, las laderas de barlovento suelen presentar mayores niveles de humedad y heterogeneidad estructural que las de sotavento, lo que favorece diferencias significativas en la composición florística y la diversidad local (Homeier

et al., 2010; Olthoff et al., 2016). En la sierra de Juárez de Oaxaca, estos contrastes se hacen notar por la influencia de masas de aire húmedas procedentes del golfo de México, en oposición a la vertiente más seca del Pacífico. A pesar de la importancia biológica de la región y de la existencia de inventarios florísticos previos (e.g., Meave et al., 2017; Suárez-Mota et al., 2018), los estudios que integran la estructura vertical con los patrones de diversidad en este complejo gradiente orográfico son aún limitados.

La sierra de Juárez de Oaxaca es un escenario idóneo para evaluar estas dinámicas, ya que posee una elevada riqueza florística y altos niveles de endemismo asociados con su heterogeneidad ambiental y topográfica (Suárez-Mota et al., 2018). En esta región, las transiciones ambientales generadas por la elevación y la humedad orográfica interactúan con factores edáficos, microclimas locales y, de manera crucial, con la historia del uso del suelo (Clark-Tapia et al., 2018; Medrano-Meraz et al., 2017). Si bien estudios en gradientes altitudinales han demostrado que la diversidad de especies vegetales responde a cambios ambientales mediante patrones decrecientes, crecientes, unimodales o bimodales (Ávila-Sánchez et al., 2018; Rahbek, 1995), la presencia de estos patrones varía según la extensión del gradiente, la productividad primaria neta y la disponibilidad hídrica local. Estos patrones pueden interpretarse como resultado de restricciones climáticas, heterogeneidad ambiental y limitaciones fisiológicas asociadas con la elevación (Körner, 2021; Wang et al., 2007). A pesar de ello, los análisis regionales que relacionen simultáneamente la diversidad alfa con la estructura vertical, bajo un enfoque que considere el manejo forestal comunitario siguen siendo escasos. Integrar estos aspectos es fundamental, puesto que el manejo forestal en la región constituye la condición predominante del paisaje e influye en la composición y la estructura de los ecosistemas templados regionales.

Este trabajo tuvo como objetivos estimar la diversidad alfa de especies leñosas a lo largo de un gradiente altitudinal regional, complementado con inventarios forestales a escala municipal en la sierra de Juárez y caracterizar la estructura vertical de las comunidades mediante los índices de valor de importancia (IVI) y valor forestal (IVF), para construir perfiles estructurales asociados a distintos rangos altitudinales y exposiciones de ladera.

Materiales y métodos

El área de estudio se ubica en la sierra de Juárez, dentro de la subcuenca Quiotepec, que corresponde a la región hidrológica 28 de la cuenca del Papaloapan, en Oaxaca. Para caracterizar la variación ambiental y la vegetación en la región, se estableció en el área un transecto altitudinal de 54 km a lo largo de la carretera federal Núm. 175 (Oaxaca-Tuxtepec), que abarca un rango altitudinal de 1,500 a 3,000 m snm (fig. 1a, b).

El transecto incluyó 2 exposiciones de ladera con condiciones ambientales contrastantes. La exposición norte, influenciada por masas de aire provenientes del golfo de México, incluyó áreas de los municipios de Santiago Comaltepec, San Juan Atepec, Santa María Jaltianguis e Ixtlán de Juárez. La exposición sur, con condiciones relativamente más secas y asociadas a la vertiente del Pacífico, abarcó áreas de los municipios de Santa Catarina Ixtepeji, San Miguel del Río y San Juan Chicomezúchil. Esta configuración permitió comparar patrones de diversidad y de estructura vegetal en distintas áreas topográficas y microclimáticas (fig. 1b).

El límite norte del transecto se ubicó en las inmediaciones del cerro Mirador-cerro Pelón (17°35'5.537" N, 96°30'51.835" O), mientras que el extremo sur se situó en la cumbre de Santa Catarina Ixtepeji (17°11'2.13" N, 96°37'5.40" O). En la región predominan bosques templados de pino, encino-pino y pino-encino, así como comunidades de selva baja caducifolia y matorral xerófilo en altitudes inferiores.

El estudio se estructuró en 2 escalas de análisis complementarias: un análisis regional basado en parcelas establecidas directamente a lo largo del transecto altitudinal y otro complementario a escala municipal sustentado en inventarios forestales comunitarios previamente existentes.

La estratificación altitudinal del transecto regional se realizó usando intervalos de 300 m a partir de un modelo digital de elevación (MDE) con resolución espacial de 15 m obtenido de INEGI (www.inegi.gob.mx). En regiones montañosas mexicanas, la temperatura disminuye cerca de 1 °C por cada 277 m de ascenso (Antúnez, 2023), por

Tabla 1

Rangos altitudinales y códigos empleados para las exposiciones norte y sur del gradiente regional.

Exposición de la ladera	Rango altitudinal (m snm)	Código (acrónimo)
Sur	3,000-2,700	G1
Sur	2,700-2,400	G2
Sur	2,400-2,100	G3
Sur	2,100-1,800	G4
Sur	1,800-1,500	G5
Norte	1,500-1,800	G6
Norte	1,800-2,100	G7
Norte	2,100-2,400	G8
Norte	2,400-2,700	G9
Norte	2,700-3,000	G10

lo que este intervalo permitió representar la variación climática asociada con la altitud. Intervalos similares han sido utilizados en estudios de gradientes montañosos y zonación ecológica (Körner, 2007; Núñez-Mendoza, 2023).

A partir de esta estratificación se definieron 10 intervalos altitudinales distribuidos entre ambas exposiciones de ladera (tabla 1). En total, se establecieron 53 parcelas circulares de 1,000 m² a lo largo del gradiente regional. El número de parcelas por intervalo dependió de la extensión y accesibilidad de cada unidad altitudinal. Las parcelas se ubicaron al inicio, parte media y al final de cada intervalo para representar la variación estructural y composicional del gradiente.

En cada parcela se registraron todos los individuos leñosos con altura ≥ 3 m, incluidos árboles y arbustos altos. Este criterio permitió incluir tanto el estrato arbóreo joven como especies arbustivas de porte alto presentes en la estructura vertical de las comunidades. Aunque el estudio se centró en el componente leñoso dominante, también se incorporaron algunas especies arbustivas altas debido a su importancia estructural en los distintos intervalos altitudinales (Rzedowski, 2006).

La altura de los individuos se estimó mediante clinómetro e inspección directa en campo. El área basal se calculó a partir del diámetro normal (DAP, 1.3 m). La cobertura relativa se estimó mediante la proyección horizontal de la copa registrada durante el muestreo forestal. Además, se incorporaron inventarios forestales comunitarios previamente establecidos en Santiago Comaltepec (513 parcelas), Ixtlán de Juárez (1,096 parcelas) y Santa María Jaltianguis (319 parcelas) para evaluar la

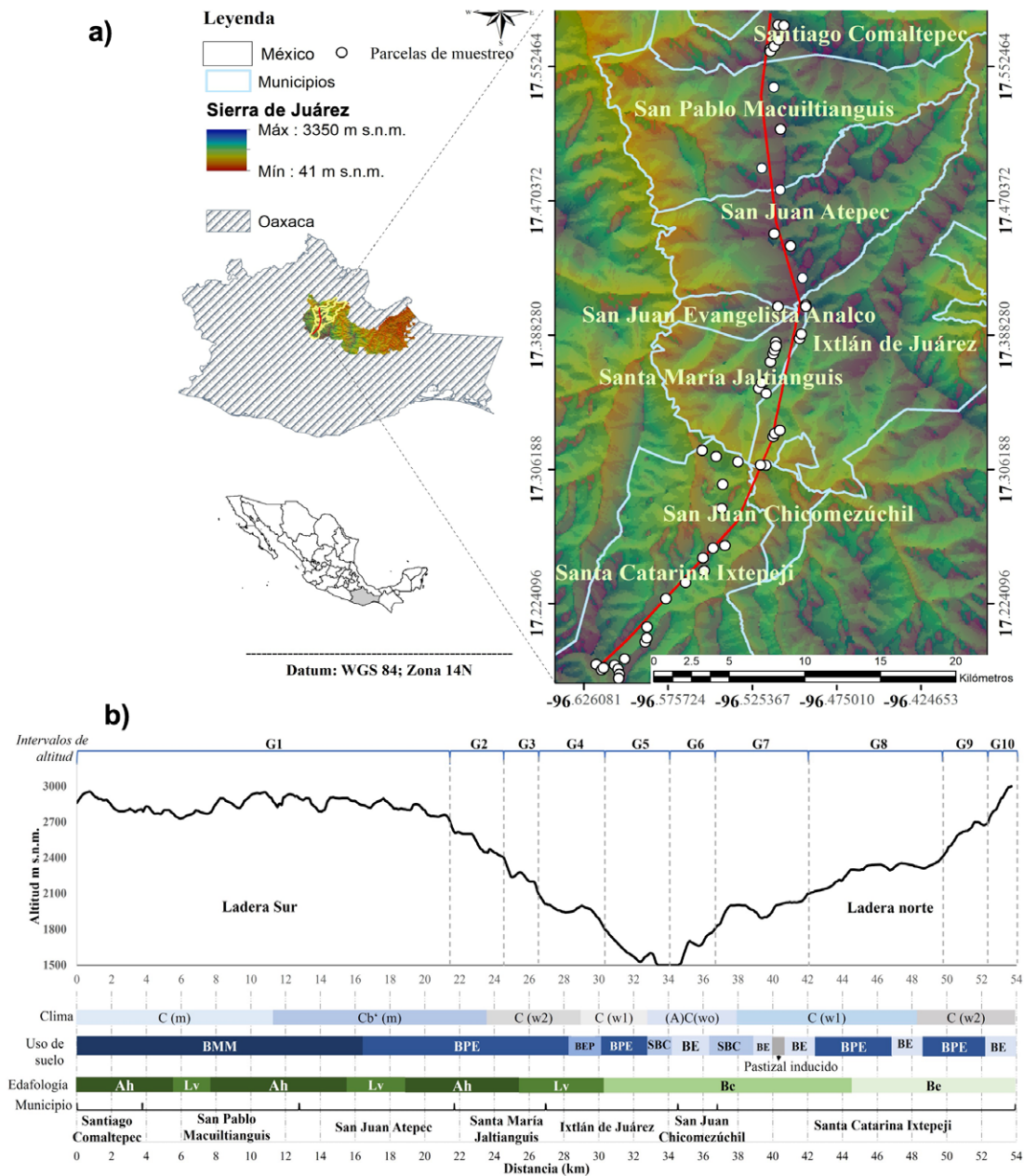


Figura 1. a) Área de estudio y ubicación de parcelas a lo largo del transecto altitudinal en la sierra de Juárez, Oaxaca; b) perfil altitudinal y distribución de variables climáticas, edáficas y de uso de suelo, y vegetación a lo largo del gradiente y de los municipios que convergen en el transecto. Los intervalos G1-G10 representan rangos altitudinales sucesivos de 300 m entre 1,500 y 3,000 m snm. Véase la tabla 1 para la distribución de sitios en cada intervalo altitudinal. BMM = Bosque mesófilo de montaña; BPE = bosque de pino-encino; BEP = bosque de encino-pino; BE = bosque de encino; SBC = selva baja caducifolia; Ah = acrisol húmico; Lv = luvisol vértico; Bc = cambisol crómico; Be = cambisol eútrico. Clasificación climática basada en García (1964) y cartografía de INEGI, INIFAP y Conabio.

consistencia de los patrones altitudinales observados a escala regional. Estos inventarios son derivados de programas de manejo forestal comunitario desarrollados bajo metodologías estandarizadas de muestreo forestal y que utilizan parcelas de 1,000 m² y criterios de inclusión para especies leñosas con diámetro ≥ 5 cm.

Las parcelas de los inventarios comunitarios abarcan distintos gradientes altitudinales, pendientes y orientaciones dentro de las áreas seleccionadas por cada comunidad. Aunque los criterios de inclusión difirieron parcialmente respecto del muestreo regional basado en altura, ambos enfoques estuvieron orientados a caracterizar el componente leñoso dominante de la vegetación. En consecuencia, los análisis derivados fueron considerados complementarios y analizados por separado del transecto regional principal.

En los análisis preliminares se consideraron tanto la altitud como la exposición de ladera. No obstante, la altitud mostró mayor capacidad explicativa de la riqueza de especies a escala regional, por lo que se utilizó como variable explicativa principal en los análisis finales. Aun así, la exposición de ladera también se incorporó como factor complementario debido a su relevancia ecológica en sistemas montañosos y a su posible influencia sobre las condiciones microambientales del gradiente.

La validación taxonómica se apoyó en revisiones florísticas previamente desarrolladas en la región, consultas en el herbario de la Universidad de la Sierra de Juárez, literatura especializada (Rzedowski, 2006) y bases taxonómicas actualizadas, como Flora Mesoamericana (Missouri Botanical Garden, 2021) y World Flora Online (WFO, 2021). En el caso de los inventarios forestales comunitarios, la nomenclatura taxonómica se basó en determinaciones realizadas previamente por personal técnico forestal especializado, en el marco de programas autorizados de manejo forestal comunitario. Los taxones cuya determinación específica no pudo corroborarse con suficiente certeza fueron conservadoramente mantenidos a nivel de género.

La diversidad alfa se estimó mediante el enfoque de números de Hill, considerando riqueza de especies (q_0), diversidad efectiva asociada a equidad (q_1) y dominancia (q_2) (Hill, 1973; Jost, 2006). La completitud del muestreo se evaluó mediante curvas de rarefacción y de extrapolación, utilizando la cobertura de muestra (Hsieh et al., 2016). Además, se ajustaron modelos lineales y polinomiales utilizando la altitud de cada parcela como variable explicativa y la riqueza de especies (q_0) como variable de respuesta, esto con el fin de describir los patrones altitudinales de diversidad observados en el gradiente regional y entre exposiciones de ladera. Se evaluaron modelos lineales, cuadráticos y cúbicos tanto para el

gradiente regional completo como para las exposiciones norte y sur de manera independiente. Los modelos se compararon mediante el criterio de información de Akaike (AIC), el coeficiente de determinación ajustado (R^2 ajustado) y comparaciones entre modelos anidados mediante análisis de varianza. Los análisis se realizaron en R v4.3.3 utilizando los paquetes iNEXT v3.0.0 (Hsieh et al., 2016), vegan v2.6-4 (Oksanen et al., 2022), ggplot2 v3.5.1 (Wickham, 2016) y MuMIn v1.47.5 (Bartoń, 2023).

La estructura vertical de las comunidades se caracterizó mediante el índice de valor de importancia (IVI) y el índice de valor forestal (IVF). El IVI se calculó integrando abundancia relativa, área basal relativa y frecuencia relativa, según Curtis y McIntosh (1951) y Mueller-Dombois y Ellenberg (1974). El IVF integró altura relativa, área basal relativa y cobertura relativa conforme al enfoque propuesto por Corella-Justavino et al. (2001).

A partir de los percentiles de altura, se delimitaron estratos estructurales para construir diagramas de perfil vertical por intervalos altitudinales, manteniendo una escala horizontal constante y ajustando la vertical según la altura observada. Los diagramas de perfil vertical se elaboraron mediante la representación gráfica de las especies con los mayores valores de IVI y IVF, categorizadas en cuartiles de importancia para representar la dominancia estructural.

Dado que se integraron inventarios comunitarios y parcelas regionales con diferentes historias de manejo, los patrones observados deben interpretarse como tendencias estructurales regionales y no como trayectorias sucesionales controladas. No obstante, el diseño empleado permitió mantener la comparabilidad estructural y taxonómica entre las unidades de análisis consideradas.

Resultados

La completitud de muestreo fue alta, tanto en el transecto regional como en los inventarios municipales complementarios. Se encontró que el gradiente regional alcanzó coberturas entre 0.9 y 1, mientras que a escala municipal se registraron valores entre 0.97 y 1, con un valor máximo de 1 en Santa María Jaltianguis. En total, para el gradiente regional se identificaron 97 especies pertenecientes a 26 familias taxonómicas; las familias con mayor número de especies fueron Fabaceae (25.2%), Asteraceae (18.1%) y Pinaceae (13.1%).

La riqueza de especies leñosas (q_0) mostró una relación no lineal significativa con la altitud a lo largo del gradiente regional de la sierra de Juárez (figs. 2, 3). Al comparar los modelos, se encontró que el ajuste cuadrático presentó un mejor ajuste al patrón observado que el lineal, con valores de AIC menores (281.0 vs. 285.7) y un mayor R^2

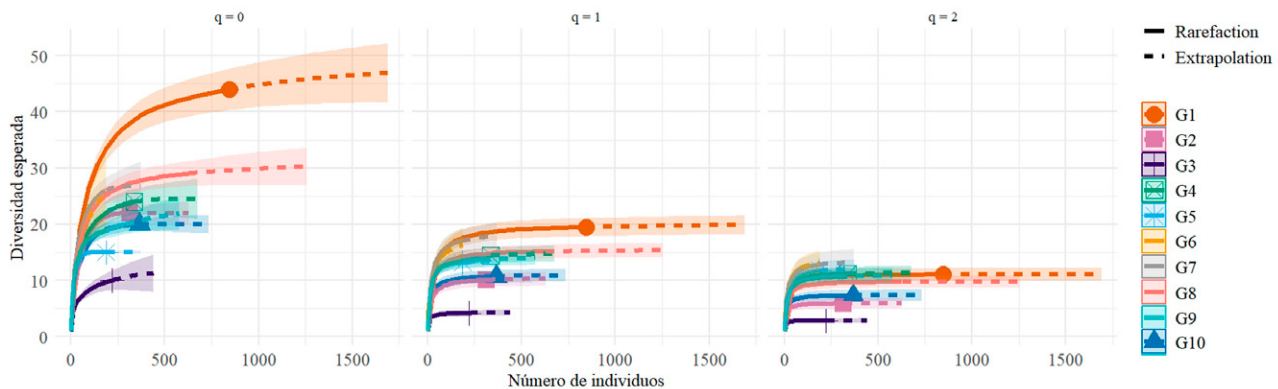


Figura 2. Curvas de rarefacción e interpolación/extrapolación de la diversidad de especies a lo largo del gradiente altitudinal, basadas en los números de Hill. $q = 0$ Corresponde a la riqueza de especies, $q = 1$ a la diversidad de Shannon y $q = 2$ a la diversidad de Simpson. Las líneas continuas representan rarefacción, las líneas punteadas extrapolación y las bandas sombreadas los intervalos de confianza a 95%.

ajustado (0.29 vs. 0.21). La comparación mediante Anova indicó que la incorporación del término cuadrático mejoró significativamente la capacidad explicativa, mientras que el modelo cúbico no incrementó sustancialmente dicha capacidad (AIC = 281.5; R^2 ajustado = 0.30).

A escala regional, la riqueza mostró una tendencia general de disminución desde las altitudes bajas hacia sectores intermedios y altos del gradiente, alcanzando sus valores mínimos entre aproximadamente 2,400 y 2,700 m snm, para luego mostrar una ligera recuperación en los sectores superiores (> 2,800 m snm). La separación de las parcelas por exposición mostró tendencias generales similares entre vertientes, aunque la exposición sur presentó una mayor dispersión de los valores de riqueza, particularmente en los sectores altitudinales intermedios y altos. Los valores registrados mostraron una elevada heterogeneidad local en la distribución de la riqueza a lo largo del gradiente altitudinal (fig. 3a).

A escala municipal, los patrones de riqueza obtenidos a partir de los inventarios forestales mostraron respuestas variables a lo largo del gradiente regional (fig. 3b-d). En Santiago Comaltepec e Ixtlán de Juárez, los modelos polinomiales presentaron bajos valores de ajuste (R^2 ajustado < 0.10), lo que indica una relación débil entre riqueza y altitud en las áreas evaluadas. En contraste, Santa María Jaltianguis mostró una respuesta altitudinal más estructurada, en la que el modelo cúbico presentó el mejor ajuste (R^2 ajustado = 0.40). Estas diferencias sugieren una marcada heterogeneidad local en los inventarios forestales comunitarios y que los patrones regionales no se replican de forma idéntica a escala municipal.

El análisis de equidad ($q1$) indicó una distribución relativamente homogénea de especies en los rangos de

3,000-2,700 y 1,800-2,100 m snm, mientras que en la exposición sur el intervalo de 2,400-2,100 m snm mostró una mayor dominancia de pocas especies. En términos de dominancia ($q2$), los rangos intermedios (2,700-2,400 y 2,400-2,100 m snm) presentaron una mayor dominancia de especies, a diferencia de los extremos del gradiente, donde se registró una menor dominancia (fig. 2).

A escala local o municipal, los 3 municipios mostraron tendencias parcialmente consistentes con el gradiente regional, con mayores valores de riqueza en sectores altitudinales intermedios (figs. 4-6). Santiago Comaltepec presentó la mayor riqueza entre 2,400 y 2,700 m snm (31 especies). Ixtlán de Juárez registró 34 especies en el mismo intervalo altitudinal, con una disminución hacia los extremos del gradiente. Santa María Jaltianguis mostró igualmente mayores valores de riqueza en altitudes intermedias y altas, con una reducción progresiva hacia los sectores superiores del gradiente.

La organización vertical del componente leñoso mostró contrastes consistentes entre ambas vertientes a lo largo del gradiente altitudinal (fig. 7; tabla 2). En términos generales, las laderas de barlovento (norte) presentaron una mayor heterogeneidad estructural en altitudes intermedias, mientras que las laderas de sotavento (sur) mostraron configuraciones más simplificadas y una transición progresiva hacia elementos xerófilos en los sectores inferiores del gradiente.

En la ladera sur o de sotavento (fig. 7a-e), los intervalos superiores se sitúan entre 3,000 y 2,400 m snm (fig. 7a, b), y estuvieron dominados principalmente por *Quercus laurina*, *Pinus patula*, *Pinus pseudostrobus* y *Arbutus xalapensis*, especies que presentaron algunos de los valores más elevados de IVI e IVF (tabla 2). En estos sectores se

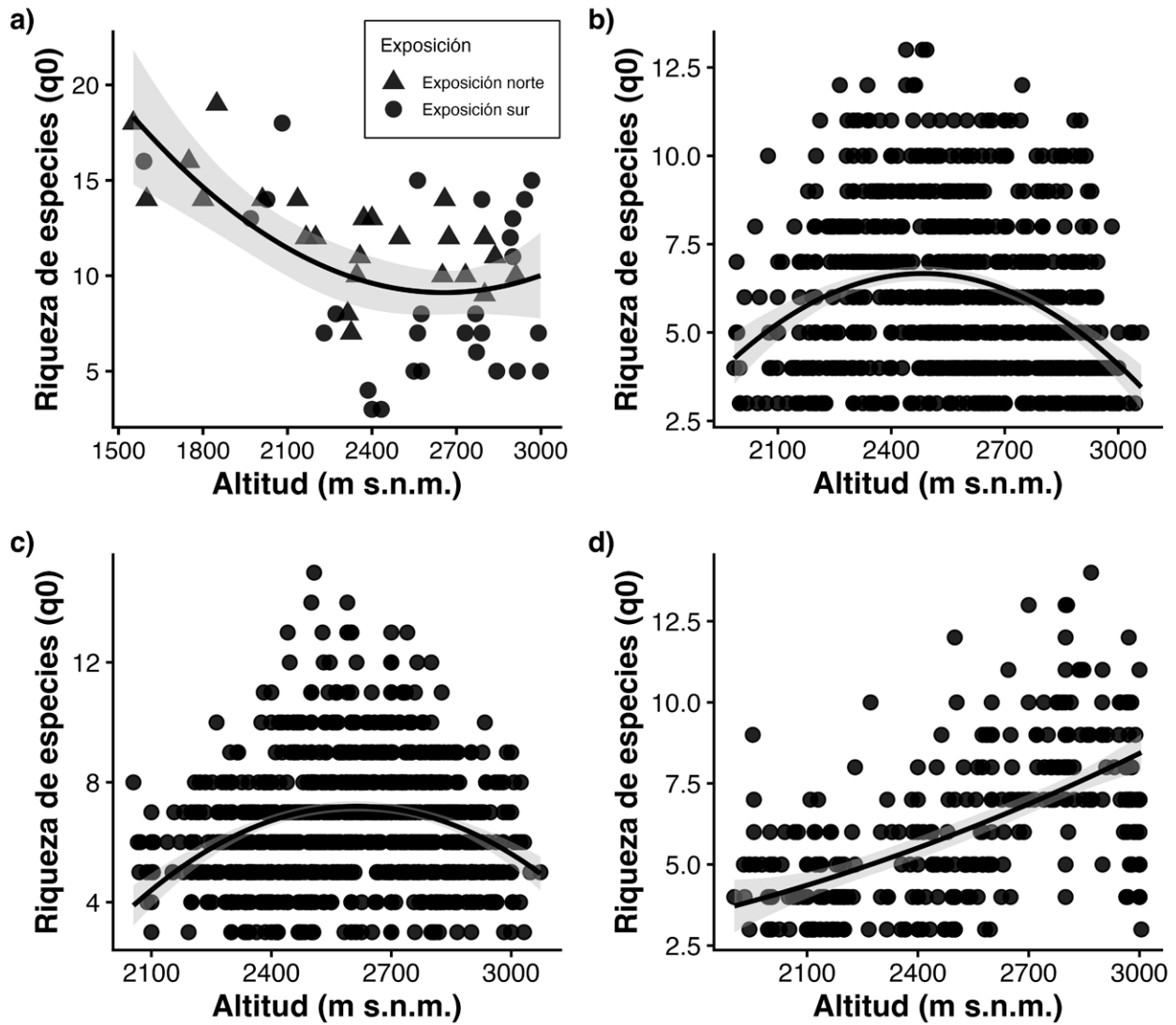


Figura 3. Variación regional y local de la riqueza de especies leñosas (q_0) a lo largo del gradiente altitudinal en la sierra de Juárez de Oaxaca. a) Relación regional entre riqueza de especies y altitud diferenciando parcelas con exposición de ladera norte y sur; b) Santiago Comaltepec; c) Ixtlán de Juárez; d) Santa María Jaltianguis. Las líneas continuas corresponden a ajustes polinomiales de los modelos de riqueza-altitud.

observó un dosel relativamente continuo, con individuos emergentes superiores a 20 m y una estratificación vertical típica de bosques templados dominados por coníferas y encinos. En algunos sitios, también se registraron especies acompañantes de encinos y pinos, lo que incrementó la variación estructural entre parcelas.

Entre 2,400 y 1,800 m snm (fig. 7c, d), la estructura mostró una mayor mezcla de especies templadas, con predominancia de *Pinus oaxacana*, *Quercus crassifolia*, *Q. castanea* y *Pinus teocote*. En comparación con los

intervalos superiores, el dosel presentó menor continuidad y una diferenciación más evidente entre estratos arbóreos y arbustivos. Los perfiles verticales también mostraron variación en altura y cobertura entre parcelas, particularmente en sectores donde coexistieron elementos templados y especies tolerantes a condiciones más secas.

En el intervalo inferior de esta vertiente, entre 1,800 y 1,500 m snm (fig. 7e), se registró una reducción importante de la altura del dosel y un incremento de especies asociadas con ambientes más secos, incluyendo

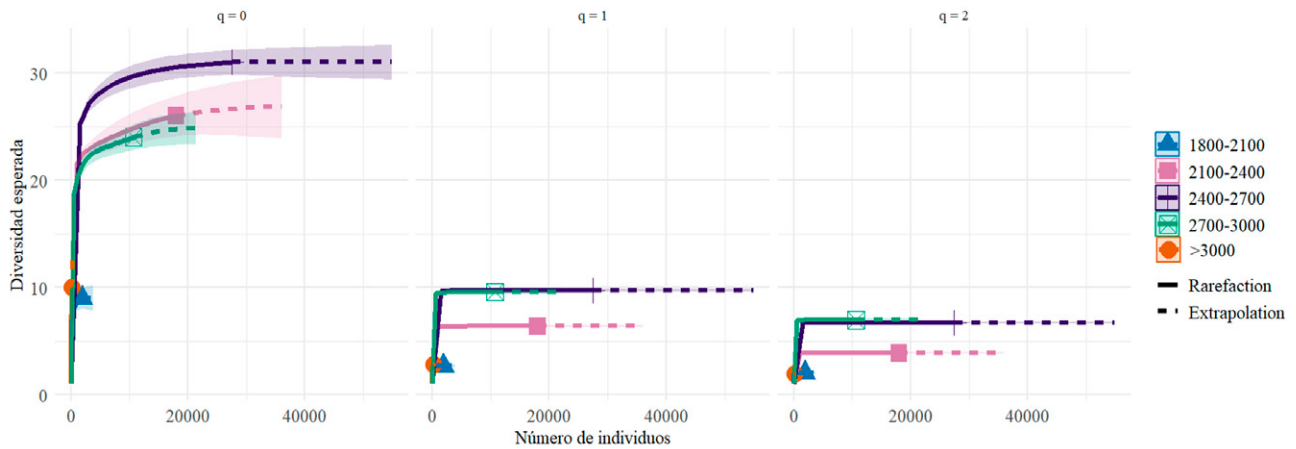


Figura 4. Curvas de rarefacción e interpolación/extrapolación de la diversidad de especies a lo largo del gradiente altitudinal en Santiago Comaltepec, Oaxaca, basadas en números de Hill (q_0 , q_1 y q_2). Las líneas continuas representan rarefacción, las líneas punteadas extrapolación y las bandas sombreadas los intervalos de confianza a 95%.

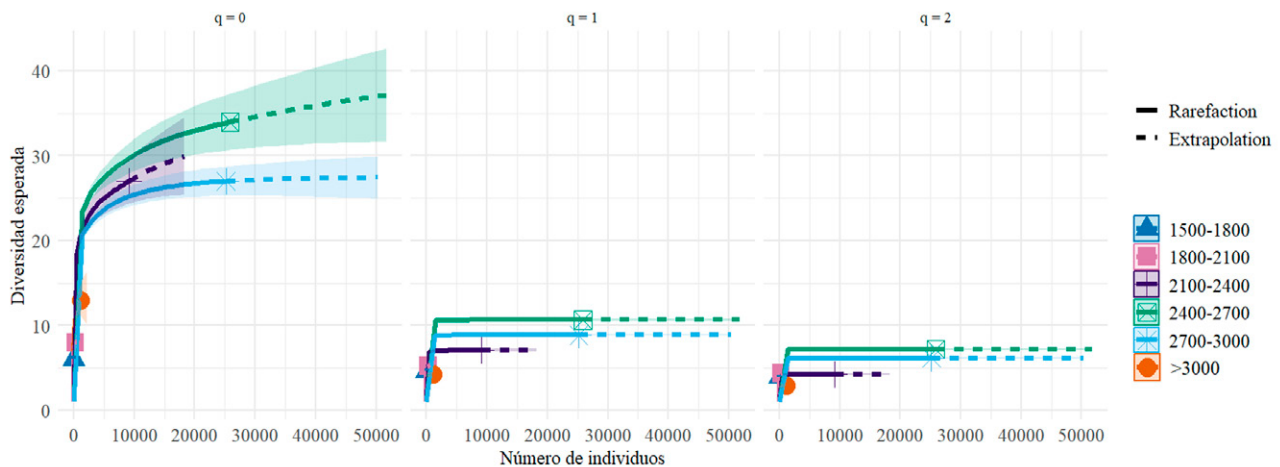


Figura 5. Curvas de rarefacción e interpolación/extrapolación de la diversidad de especies a lo largo del gradiente altitudinal en Ixtlán de Juárez, Oaxaca, basadas en números de Hill (q_0 , q_1 y q_2). Las líneas continuas representan rarefacción, las líneas punteadas extrapolación y las bandas sombreadas los intervalos de confianza a 95%.

Stenocereus pruinosus, *Acacia farnesiana*, *Dodonaea viscosa* y *Leucaena* spp. La cobertura leñosa continuó disminuyendo y la vegetación adquirió una fisonomía más abierta, con predominio de elementos arbustivos y xerófilos.

Por su parte, la ladera norte o de barlovento (fig. 7f-j) presentó cambios estructurales distintos a lo largo del gradiente. En los sectores superiores entre 3,000 y 2,400 m snm (fig. 7f, g), dominaron nuevamente *P. pseudostrobus*, *Q. laurina*, *Quercus rugosa* y, de forma más localizada, *Abies religiosa*, formando doseles relativamente continuos. No obstante, en comparación

con la vertiente sur, se observó una mayor mezcla de especies acompañantes y una diferenciación más marcada entre estratos arbóreos y arbustivos.

Entre 2,400 y 1,800 m snm (fig. 7h-i), la estructura presentó la mayor heterogeneidad del gradiente. En estos sectores coexistieron especies templadas, tropicales y xerófilas, entre ellas *Quercus liebmannii*, *P. pseudostrobus*, *Lysiloma divaricatum*, *Opuntia tomentosa* y *Bursera bipinnata*. Los perfiles verticales mostraron discontinuidades del dosel, cambios notorios en altura entre individuos dominantes y una mezcla evidente de formas arbóreas y arbustivas. En varios sitios intermedios

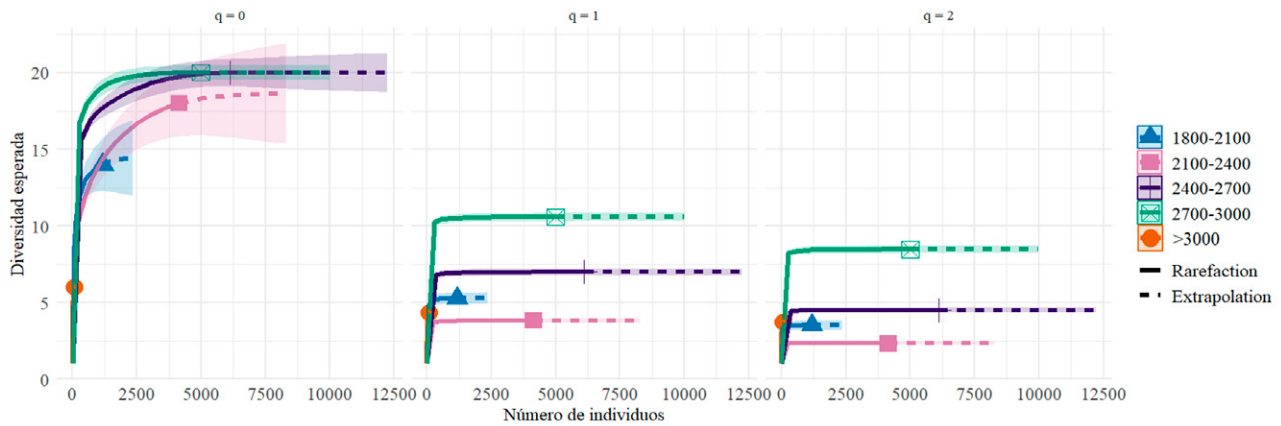


Figura 6. Curvas de rarefacción e interpolación/extrapolación de la diversidad de especies a lo largo del gradiente altitudinal en Santa María Jaltianguis, Oaxaca, basadas en números de Hill (q_0 , q_1 y q_2). Las líneas continuas representan rarefacción, las líneas punteadas extrapolación y las bandas sombreadas los intervalos de confianza a 95%.

Tabla 2

Especies leñosas estructuralmente dominantes (IVI e $IVF \geq 20\%$) en los rangos altitudinales del gradiente regional de la sierra de Juárez, Oaxaca.

Rango altitudinal	Acrónimo	Especie	IVF	IVI
Ladera sur (sotavento)				
3,000-2,700	Sp89	<i>Quercus laurina</i> Bonpl.	92.9	126.3
	Sp71	<i>Pinus patula</i> Schiede ex Schltdl. et Cham.	71.4	122.5
	Sp62	<i>Pinus ayacahuite</i> Ehrenb. ex Schltdl.	57.1	73.7
	Sp12	<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth	64.3	69.1
	Sp72	<i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl.	42.9	50.2
	Sp51	<i>Litsea glaucescens</i> Kunth	42.9	46.9
	Sp87	<i>Quercus glabrescens</i> Benth.	35.7	41.5
	Sp94	<i>Quercus rugosa</i> Née	28.6	39.4
	Sp85	<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl.	28.6	37.3
	Sp66	<i>Pinus hartwegii</i> Lindl.	28.6	36.3
	Sp41	<i>Gaultheria acuminata</i> Schltdl. et Cham.	28.6	33.1
	Sp42	<i>Gaultheria</i> sp.	28.6	31.1
	Sp14	<i>Baccharis conferta</i> Kunth	21.4	23.4
	Sp29	<i>Clibadium arboreum</i> Donn.Sm.	21.4	23
	Sp77	<i>Prunus serotina</i> subsp. <i>serotina</i>	21.4	22.5
	Sp61	<i>Persea vesticula</i> Standl. et Steyererm.	21.4	22.5
2,700-2,400	Sp70	<i>Pinus oaxacana</i> Mirov	71.4	144.4
	Sp85	<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl.	57.1	103.4
	Sp23	<i>Cercocarpus macrophyllus</i> C.K.Schneid.	57.1	70.2
	Sp12	<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth	57.1	65.3
	Sp71	<i>Pinus patula</i> Schiede ex Schltdl. et Cham.	42.9	55.8

Tabla 2. Continúa

Rango altitudinal	Acrónimo	Especie	IVF	IVI
2,400-2,100	Sp75	<i>Pinus teocote</i> Schiede ex Schltdl. et Cham.	42.9	51.6
	Sp89	<i>Quercus laurina</i> Bonpl.	42.9	49.8
	Sp28	<i>Clethra</i> sp.	42.9	44.6
	Sp72	<i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl.	28.6	37.7
	Sp8	<i>Alnus acuminata</i> Kunth	28.6	29.8
	Sp77	<i>Prunus serotina</i> subsp. <i>serotina</i>	28.6	29.3
	Sp85	<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl.	100	178.9
	Sp75	<i>Pinus teocote</i> Schiede ex Schltdl. et Cham.	66.7	112
	Sp70	<i>Pinus oaxacana</i> Mirov	100	108.5
	Sp68	<i>Pinus leiophylla</i> Schiede ex Schltdl. et Cham.	66.7	99.7
	Sp12	<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth	66.7	87.4
	Sp67	<i>Pinus lawsonii</i> Roezl ex Gordon	66.7	75.3
	Sp89	<i>Quercus laurina</i> Bonpl.	66.7	68.6
	Sp71	<i>Pinus patula</i> Schiede ex Schltdl. et Cham.	33.3	34.6
	Sp60	<i>Ternstroemia</i> sp.	33.3	34.4
2,100-1,800	Sp51	<i>Litsea glaucescens</i> Kunth	33.3	33.9
	Sp80	<i>Quercus castanea</i> Née	100	156.5
	Sp75	<i>Pinus teocote</i> Schiede ex Schltdl. et Cham.	100	147.3
	Sp53	<i>Lysiloma divaricatum</i> (Jacq.) J.F.Macbr.	100	116.7
	Sp11	<i>Baccharis</i> sp.	100	114.8
	Sp3	<i>Acacia pennatula</i> (Schltdl. et Cham.) Benth.	100	112.1
	Sp37	<i>Eysenhardtia polystachya</i> (Ortega) Sarg.	100	109.5
	Sp36	<i>Dodonaea viscosa</i> (L.) Jacq.	100	109.3
	Sp2	<i>Acacia farnesiana</i> (L.) Willd.	100	105.3
	Sp32	<i>Rhus virens</i> Lindh. ex A.Gray	100	103.9
	Sp34	<i>Critonia</i> sp.	66.7	71.5
	Sp72	<i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl.	66.7	68.6
	Sp24	<i>Malacomeles denticulata</i> (Kunth) G.N.Jones	66.7	67.9
	Sp92	<i>Quercus obtusata</i> Bonpl.	33.3	37.4
	Sp78	<i>Xylosma flexuosa</i> (Kunth) Hemsl.	33.3	37.1
	Sp88	<i>Quercus glaucoides</i> M.Martens et Galeotti	33.3	35.2
	Sp50	<i>Leucaena</i> sp.	33.3	35.1
	Sp40	<i>Solanum lanceolatum</i> Cav.	33.3	34.2
	Sp85	<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl.	33.3	34
	Sp13	<i>Erythrina americana</i> Mill.	33.3	34
	Sp9	<i>Amelanchier denticulata</i> (Kunth) K.Koch	33.3	33.9
	Sp22	<i>Garrya longifolia</i> Rose	33.3	33.9
	Sp23	<i>Cercocarpus macrophyllus</i> C.K.Schneid.	33.3	33.6
	Sp74	<i>Wigandia urens</i> (Ruiz et Pav.) Kunth	33.3	33.6

Tabla 2. Continúa

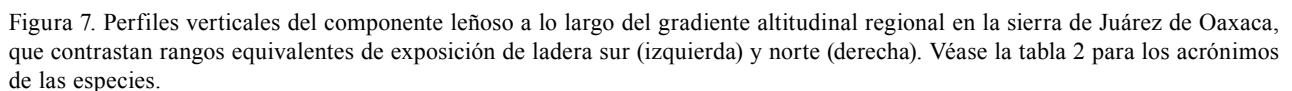
Rango altitudinal	Acrónimo	Especie	IVF	IVI
1,800-1,500	Sp72	<i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl.	100	131.7
	Sp45	<i>Stenocereus pruinosus</i> (Otto ex Pfeiff.) Buxb.	100	130.3
	Sp88	<i>Quercus glaucoides</i> M.Martens et Galeotti	100	123.9
	Sp36	<i>Dodonaea viscosa</i> (L.) Jacq.	100	116.5
	Sp48	<i>Leucaena esculenta</i> subsp. <i>esculenta</i>	100	114.4
	Sp47	<i>Leucaena diversifolia</i> (Schltdl.) Benth.	100	114.1
	Sp56	<i>Opuntia tomentosa</i> Salm-Dyck ex DC.	100	111.5
	Sp58	<i>Telanthophora uspantanensis</i> (J.M.Coult.) H.Rob. et Brettell	100	110.4
	Sp14	<i>Baccharis conferta</i> Kunth	100	109.8
	Sp2	<i>Acacia farnesiana</i> (L.) Willd.	100	107.6
	Sp20	<i>Bursera bipinnata</i> (Moc. et Sessé ex DC.) Engl.	100	106
	Sp37	<i>Eysenhardtia polystachya</i> (Ortega) Sarg.	100	104.4
	Sp46	<i>Leiboldia serrata</i> (D.Don) Gleason	100	103.8
	Sp29	<i>Clibadium arboreum</i> Donn.Sm.	100	103.3
	Sp11	<i>Baccharis</i> sp.	66.7	78.8
1,500-1,800		Ladera norte (barlovento)		
	Sp56	<i>Opuntia tomentosa</i> Salm-Dyck ex DC.	100	121.3
	Sp53	<i>Lysiloma divaricatum</i> (Jacq.) J.F.Macbr.	100	121.2
	Sp37	<i>Eysenhardtia polystachya</i> (Ortega) Sarg.	100	119.2
	Sp3	<i>Acacia pennatula</i> (Schltdl. et Cham.) Benth.	100	114.7
	Sp36	<i>Dodonaea viscosa</i> (L.) Jacq.	100	114.4
	Sp20	<i>Bursera bipinnata</i> (Moc. et Sessé ex DC.) Engl.	100	114.2
	Sp88	<i>Quercus glaucoides</i> M.Martens et Galeotti	100	114.2
	Sp34	<i>Critonia</i> sp.	100	112.1
	Sp2	<i>Acacia farnesiana</i> (L.) Willd.	100	111.9
	Sp19	<i>Bursera biflora</i> (Rose) Standl.	100	111.3
	Sp72	<i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl.	100	109.3
	Sp14	<i>Baccharis conferta</i> Kunth	50	61.6
	Sp47	<i>Leucaena diversifolia</i> (Schltdl.) Benth.	50	55.8
	Sp45	<i>Stenocereus pruinosus</i> (Otto ex Pfeiff.) Buxb.	50	55.2
	Sp29	<i>Clibadium arboreum</i> Donn.Sm.	50	54.5
	Sp44	<i>Ipomoea arborescens</i> (Humb. et Bonpl. ex Willd.) G.Don	50	52.3
	Sp35	<i>Desmodium</i> sp.	50	51.9
	Sp57	<i>Telanthophora</i> sp.	50	51.5
	Sp48	<i>Leucaena esculenta</i> subsp. <i>esculenta</i>	50	51.4
	Sp13	<i>Erythrina americana</i> Mill.	50	51.2
	Sp22	<i>Garrya longifolia</i> Rose	50	51.2
1,800-2,100	Sp90	<i>Quercus liebmanna</i> Oerst. ex Trel.	100	155.8
	Sp72	<i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl.	100	121

Tabla 2. Continúa

Rango altitudinal	Acrónimo	Especie	IVF	IVI
2,100-2,400	Sp36	<i>Dodonaea viscosa</i> (L.) Jacq.	100	116.9
	Sp37	<i>Eysenhardtia polystachya</i> (Ortega) Sarg.	100	113.9
	Sp2	<i>Acacia farnesiana</i> (L.) Willd.	100	108
	Sp56	<i>Opuntia tomentosa</i> Salm-Dyck ex DC. var. <i>tomentosa</i>	100	105.2
	Sp80	<i>Quercus castanea</i> Née	66.7	86.1
	Sp88	<i>Quercus glaucoides</i> M.Martens et Galeotti	66.7	78.3
	Sp3	<i>Acacia pennatula</i> (Schltdl. et Cham.) Benth.	66.7	73.9
	Sp53	<i>Lysiloma divaricatum</i> (Jacq.) J.F.Macbr.	66.7	73.2
	Sp23	<i>Cercocarpus macrophyllus</i> C.K.Schneid.	66.7	71.7
	Sp44	<i>Ipomoea arborescens</i> (Humb. et Bonpl. ex Willd.) G.Don	66.7	70.4
	Sp34	<i>Critonia</i> sp.	66.7	70.1
	Sp35	<i>Desmodium</i> sp.	66.7	69.1
	Sp30	<i>Rhus</i> sp.	66.7	68.5
	Sp68	<i>Pinus leiophylla</i> Schiede ex Schltdl. et Cham.	33.3	36.2
	Sp24	<i>Malacomeles denticulata</i> (Kunth) G.N.Jones	33.3	35.5
	Sp22	<i>Garrya longifolia</i> Rose	33.3	35.5
	Sp9	<i>Amelanchier denticulata</i> (Kunth) K.Koch	33.3	35.1
	Sp75	<i>Pinus teocote</i> Schiede ex Schltdl. et Cham.	33.3	35.1
	Sp49	<i>Leucaena leucocephala</i> subsp. <i>leucocephala</i>	33.3	35
	Sp46	<i>Leiboldia serrata</i> (D.Don) Gleason	33.3	34.8
	Sp12	<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth	33.3	34.7
	Sp14	<i>Baccharis conferta</i> Kunth	33.3	34.4
	Sp16	<i>Bartlettina</i> sp.	33.3	34.4
	Sp76	<i>Podachaenium</i> sp.	33.3	34
	Sp90	<i>Quercus liebmanna</i> Oerst. ex Trel.	100	145.3
	Sp80	<i>Quercus castanea</i> Née	100	135.2
	Sp72	<i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl.	88.9	117.4
	Sp85	<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl.	88.9	100.7
	Sp12	<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth	77.8	81.5
	Sp64	<i>Pinus devoniana</i> Lindl.	55.6	70.9
	Sp14	<i>Baccharis conferta</i> Kunth	66.7	70.7
	Sp68	<i>Pinus leiophylla</i> Schiede ex Schltdl. et Cham.	55.6	64.7
	Sp33	<i>Crataegus</i> sp.	55.6	57.6
	Sp10	<i>Arctostaphylos pungens</i> Kunth	44.4	45.4
	Sp75	<i>Pinus teocote</i> Schiede ex Schltdl. et Cham.	44.4	54.4
	Sp7	<i>Ageratina petiolaris</i> (Moc. et Sessé ex DC.) R.M.King et H.Rob.	44.4	51.2
	Sp94	<i>Quercus rugosa</i> Née	33.3	37
	Sp76	<i>Podachaenium</i> sp.	22.2	25
	Sp8	<i>Alnus acuminata</i> Kunth	22.2	23.6

Tabla 2. Continúa

Rango altitudinal	Acrónimo	Especie	IVF	IVI
2,400-2,700	Sp5	<i>Ageratina</i> sp.	22.2	22.7
	Sp72	<i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl.	100	139.4
	Sp89	<i>Quercus laurina</i> Bonpl.	100	136.5
	Sp12	<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth	100	113.3
	Sp64	<i>Pinus devoniana</i> Lindl.	100	108.8
	Sp76	<i>Podachaenium</i> sp.	100	106.5
	Sp5	<i>Ageratina</i> sp.1	100	102.7
	Sp8	<i>Alnus acuminata</i> Kunth	75	84.9
	Sp23	<i>Cercocarpus macrophyllus</i> C.K.Schneid.	75	79.9
	Sp14	<i>Baccharis conferta</i> Kunth	75	78.4
	Sp94	<i>Quercus rugosa</i> Née	50	76.6
	Sp85	<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl.	50	55.5
	Sp7	<i>Ageratina</i> sp. 2	50	52.7
	Sp71	<i>Pinus patula</i> Schiede ex Schltdl. et Cham.	25	46.4
	Sp1	<i>Abies hickelii</i> Flous et Gaussen	25	29.3
	Sp31	<i>Comarostaphylis</i> sp.	25	28.6
	Sp40	<i>Solanum lanceolatum</i> Cav.	25	27.2
	Sp28	<i>Clethra</i> sp.	25	25.5
	Sp79	<i>Pithecellobium</i> sp.	25	25.4
	Sp26	<i>Rhamnus mucronatum</i> Schltdl.	25	25.4
2,700-3,000	Sp94	<i>Quercus rugosa</i> Née	100	150.4
	Sp89	<i>Quercus laurina</i> Bonpl.	100	138.8
	Sp72	<i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl.	100	120.1
	Sp12	<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth	100	114.1
	Sp51	<i>Litsea glaucescens</i> Kunth	80	90.4
	Sp5	<i>Ageratina</i> sp.	80	81.6
	Sp76	<i>Podachaenium</i> sp.	60	70
	Sp66	<i>Pinus hartwegii</i> Lindl.	60	66
	Sp14	<i>Baccharis conferta</i> Kunth	60	63.8
	Sp1	<i>Abies hickelii</i> Flous et Gaussen	40	47
	Sp28	<i>Clethra</i> sp.	40	46.4
	Sp85	<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl.	40	45.9
	Sp43	<i>Solanum</i> sp.	40	44.1
	Sp87	<i>Quercus glabrescens</i> Benth.	20	26.8
	Sp64	<i>Pinus devoniana</i> Lindl.	20	24.7
	Sp26	<i>Rhamnus mucronatum</i> Schltdl.	20	22.6
	Sp77	<i>Prunus serotina</i> subsp. <i>serotina</i>	20	21.1
	Sp39	<i>Solanum cervantesii</i> Lag.	20	20.8



Finalmente, en el intervalo inferior de la vertiente norte, entre 1,800 y 1,500 m snm (fig. 7i) aumentó la

representación de especies xerófilas y arbustivas, con presencia recurrente de *Acacia*, *Opuntia*, *Dodonaea* y cactáceas columnares. En estos sitios el dosel fue más discontinuo y de menor altura, con una cobertura arbórea menos densa que en los sectores templados superiores. Los perfiles verticales y los valores de IVI e IVF mostraron

un relevo altitudinal de dominancia y cambios graduales en la estructura del componente leñoso asociados con la altitud y la exposición de ladera a lo largo de la sierra de Juárez.

Discusión

A lo largo del gradiente regional de la sierra de Juárez, la distribución de la riqueza de especies leñosas estuvo asociada con una interacción compleja entre factores ambientales y biogeográficos. La diversidad alfa presentó patrones contrastantes entre vertientes, mientras que en la ladera sur (sotavento) la riqueza mostró una tendencia decreciente, con ligera recuperación a mayores altitudes, en la ladera norte (barlovento) se observó una tendencia compatible con un patrón unimodal, con máximos en altitudes intermedias. Estos patrones sugieren que la variación de la diversidad no responde a un único mecanismo ecológico, sino a múltiples efectos derivados de la heterogeneidad topográfica y transición entre ecotonos (Bruelheide et al., 2018; Huerta-Martínez, 2014; Körner, 2021).

La dicotomía observada entre vertientes se relacionó con la influencia orográfica del golfo de México, uno de los principales factores asociados con la disponibilidad hídrica regional. La región de Santiago Comaltepec (barlovento) recibe precipitaciones de hasta 4,000 mm anuales, lo que favorece condiciones de elevada humedad. En contraste, sectores internos como San Juan Chicomezúchil (sotavento) tienen condiciones relativamente más secas (800-1,000 mm anuales). Este gradiente hídrico, junto con la variación geológica y topográfica, explica parcialmente la diferenciación florística registrada y favorece que las altitudes intermedias funcionen como zonas de convergencia para especies con distintas afinidades ecológicas (Körner, 2021; Villaseñor y Meave, 2022).

La tendencia no lineal observada, principalmente en sectores de barlovento con valores de riqueza mayores en altitudes intermedias, coincide con patrones descritos en diversos gradientes montañosos debido a la convergencia de condiciones ambientales y florísticas contrastantes (Domínguez-Amaya et al., 2025; Rahbek, 2005). En este estudio, los sectores intermedios presentaron ecotonos de elevada heterogeneidad, asociados a la presencia de elementos florísticos de afinidad templada, xerófila y mésica. Patrones similares han sido registrados en ecosistemas montañosos tropicales y subtropicales, donde las zonas de transición altitudinal funcionan como áreas de solapamiento florístico y alta complejidad estructural (Fisher et al., 2011; Homeier et al., 2010). La elevada dispersión observada entre parcelas y los bajos valores de ajuste obtenidos en las áreas correspondientes de Santiago

Comaltepec e Ixtlán de Juárez ($R^2 < 0.10$), en contraste con la respuesta más estructurada de Santa María Jaltianguis ($R^2 \approx 0.40$), sugieren un efecto de la escala espacial y de la heterogeneidad del paisaje (Bruelheide et al., 2018). Las áreas de inventario de Comaltepec e Ixtlán son considerablemente mayores y exhiben una mayor complejidad orográfica que puede introducir un alto efecto microambiental a escala regional, mientras que la menor extensión territorial de Jaltianguis favorece un gradiente más homogéneo y delimitable. Si bien la región cuenta con una larga trayectoria de aprovechamiento forestal industrial desde 1950 y de manejo comunitario desde 1980 (Clark-Tapia et al., 2018), atribuir exclusivamente estas diferencias a las prácticas de manejo requeriría evaluaciones históricas específicas a nivel de rodal en estudios futuros.

Las diferencias observadas entre barlovento y sotavento se acentúan por la organización estructural fisonómica de las comunidades leñosas a lo largo del gradiente. En la ladera sur (sotavento) las restricciones de humedad orográfica simplifican la arquitectura del dosel en las cotas inferiores (1,800-1,500 m snm), lo cual propicia configuraciones notablemente más abiertas dominadas por elementos xerófilos y subtropicales. No obstante, en esta misma vertiente, conforme se asciende hacia rangos superiores (3,000-2,700 m snm), la mitigación del estrés hídrico permite el desarrollo de comunidades maduras con estratos continuos de coníferas y encinos de elevada riqueza y equidad. En contraste, la vertiente norte (barlovento) muestra su mayor complejidad estructural en altitudes intermedias. En el rango de 2,100 a 2,400 m snm, la disminución de los limitantes térmicos, junto con la influencia constante de la humedad del golfo favorece una densa estratificación vertical conformada por encinos y coníferas emergentes. Estas variaciones demuestran que la fisonomía y la organización vertical del componente leñoso no dependen de la elevación de manera aislada, sino de cómo la orientación orográfica modula el balance hídrico local y moldea el relevo ecomorfológico de la vegetación (Körner, 2021; Olthoff et al., 2016).

La riqueza registrada y la composición general de especies coinciden con estudios previos realizados en la sierra de Juárez y otras regiones montañosas de Oaxaca (Clark-Tapia et al., 2018; Zacarías-Eslava y del Castillo, 2010). Asimismo, la presencia recurrente de especies de *Quercus* y *Pinus* en altitudes superiores a 2,400 m es un patrón común en bosques templados montañosos de México, donde estos géneros dominan bajo condiciones de perturbación recurrente y de manejo forestal (Medrano-Meraz et al., 2017; Silva-González et al., 2021). El incremento registrado en altitudes bajas e intermedias de elementos espinosos y leguminosas refleja transiciones

hacia comunidades asociadas con la selva baja caducifolia y ambientes relativamente más secos.

También destaca la elevada representación estructural de especies de *Pinus* en distintos rangos altitudinales. La dominancia de *P. patula*, *P. pseudostrobus* y, en menor medida, *Pinus ayacahuite* debe interpretarse con cautela, ya que estas especies han sido ampliamente utilizadas en programas regionales de reforestación y manejo forestal comunitario desde la década de 1980. Al tratarse de especies con comportamiento pionero y escasa tolerancia a la sombra, su representación en el dosel superior probablemente refleja no solo condiciones ambientales favorables, sino también procesos históricos de manejo, regeneración inducida y regímenes recurrentes de disturbio e incendios (Clark-Tapia et al., 2018; Rodríguez-Trejo y Fulé, 2003; Zacarías-Eslava y del Castillo, 2010).

Aunque ambas vertientes compartieron elementos dominantes, se identifica una reorganización estructural progresiva del componente leñoso a lo largo del gradiente regional. Las laderas de sotavento exhiben configuraciones más homogéneas a mayores altitudes, mientras que las de barlovento presentan una mayor heterogeneidad florística y estructural, en particular en altitudes intermedias, donde predomina una mayor diferenciación entre estratos. Por otro lado, a pesar de la elevada riqueza florística, un número reducido de especies concentró la dominancia del dosel, un patrón congruente con los valores de q_1 y q_2 de los índices de Hill, lo que indica la dominancia de pocas especies altamente competitivas, un comportamiento descrito en bosques templados mexicanos (Clark-Tapia et al., 2018; Vásquez-Cortez et al., 2018).

La estructura vertical observada en el gradiente coincide con planteamientos clásicos de estratificación y competencia por recursos en ecosistemas forestales (Chazdon, 2014; Whitmore, 1998). En el estudio, los perfiles verticales mostraron un dosel dominado por pocas especies leñosas, mientras que los estratos medios e inferiores presentaron una composición más heterogénea y una mayor diferenciación estructural, lo que evidencia una distribución vertical desigual de las especies dentro del bosque (Homeier et al., 2010; Richards, 1996).

Los valores elevados de IVI e IVF registrados en especies de *Quercus* y *Pinus* indican ventajas estructurales relacionadas con su tamaño y persistencia en el dosel superior. Homeier et al. (2010) describen patrones similares, donde la arquitectura forestal se asocia con rasgos funcionales vinculados al uso de recursos y la tolerancia ambiental. En particular, la presencia dominante de *Q. laurina*, *P. patula* y *P. pseudostrobus* por encima de 2,400-2,700 m snm corresponde a especies asociadas con ambientes templados sujetos a variaciones

térmicas y períodos relativamente cortos de crecimiento (Körner, 2021).

Por el contrario, en altitudes bajas e intermedias, la heterogeneidad de IVI e IVF aumenta al incorporarse especies espinosas, leguminosas y cactáceas columnares, lo que refleja transiciones hacia comunidades más secas. Estos ecotonos evidencian una coexistencia relativamente equilibrada de especies con distintos niveles de dominancia, que incrementa la complejidad estructural del componente leñoso. En gradientes montañosos, las altitudes intermedias suelen presentar una mayor heterogeneidad florística y estructural debido a la convergencia de especies con distintas afinidades ecológicas y tolerancias ambientales (Homeier et al., 2010; Körner, 2007; Rzedowski, 2006). En la sierra Madre de Oaxaca, estas altitudes han sido descritas como zonas de transición entre comunidades de tierras bajas y altas, caracterizadas por elevada heterogeneidad florística y estructural (Medrano-Meraz et al., 2017; Vázquez y Givnish, 1998).

Implicaciones de manejo y conservación

Los patrones observados indican que la riqueza florística no siempre se relaciona directamente con la complejidad estructural, por lo que la comprensión y gestión de los ecosistemas montañosos requieren integrar métricas taxonómicas y atributos de dominancia vertical y organización estructural (Homeier et al., 2010; Körner, 2007). Las altitudes intermedias representan sectores relevantes por su elevada variabilidad florística y estructural. Por ello, las diferencias observadas entre vertientes sugieren estrategias de manejo orientadas a conservar la heterogeneidad estructural y mantener especies dominantes, asociadas con la persistencia de microhábitats y procesos de regeneración en bosques templados montañosos. Además, la conservación del sotobosque y de las especies asociadas a los estratos inferiores contribuye al mantenimiento de la diversidad funcional y estructural del ecosistema (Clark-Tapia et al., 2018; Silva-González et al., 2021).

Por otro lado, en altitudes intermedias, donde se registró la mayor heterogeneidad estructural y florística, el uso de prácticas silvícolas orientadas a mantener la diversidad estructural y la conectividad entre estratos puede favorecer procesos de regeneración y estabilidad ecológica. Por el contrario, en altitudes bajas (1,500-1,800 m snm) en las que predominan configuraciones más abiertas y mayor presencia de elementos xerófilos, son necesarias estrategias de restauración orientadas a reducir la fragmentación y simplificación estructural (Clark-Tapia et al., 2018; Poorter et al., 2016; Vásquez-Cortez et al., 2018).

Se encontró que la riqueza de especies leñosas a lo largo del gradiente altitudinal varía entre vertientes, mostrando una tendencia no lineal con una marcada recuperación de la diversidad en las cumbres de sotavento y un patrón compatible con una respuesta unimodal moderada en barlovento. La distribución de la diversidad parece estar asociada con la interacción entre altitud, orientación de ladera y heterogeneidad ambiental regional, más que a una respuesta altitudinal estrictamente lineal. En las altitudes intermedias de la vertiente norte se concentra una alta riqueza florística, lo cual coincide con zonas de transición donde convergen especies de afinidades templadas, méxicas y xerófilas, así como con una mayor diferenciación estructural de la vegetación. Los índices IVI e IVF evidencian la dominancia estructural de especies de *Quercus* a lo largo del gradiente, así como la relevancia de Fabaceae en distintos sectores altitudinales, aun cuando las especies de *Pinus* dominan visualmente gran parte del dosel superior. La elevada representación de algunos pinos también parece asociarse con antecedentes regionales de manejo forestal y reforestación. En el gradiente estudiado, las altitudes intermedias presentan la mayor heterogeneidad estructural y composicional, destacando como sectores relevantes para la conservación y manejo de los bosques montañosos de la sierra de Juárez.

Agradecimientos

A las autoridades de Bienes Comunales de la sierra de Juárez por permitir el acceso a sus comunidades, en particular a Santa María Jaltianguis, Ixtlán de Juárez y Santiago Comaltepec. A la Universidad de la Sierra Juárez por las facilidades y logística. Al Conahcyt por la beca recibida (CVU: 1325397) para realizar estudios de posgrado.

Referencias

- Antúñez, P. (2023). Evidence of the variation in the rate of change of temperature and precipitation. *Ecological Informatics*, 73, 101928. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2022.101928>
- Ávila-Sánchez, P., Sánchez-González, A., Catalán-Heverástico, C., Almazán-Núñez, R. C. y Jiménez-Hernández, J. (2018). Patrones de riqueza y diversidad de especies vegetales en un gradiente altitudinal en Guerrero, México. *Polibotánica*, 45, 101–113.
- Bartoñ, K. (2023). MuMin: multi-model inference (Version 1.47.5) [Paquete de R]. CRAN. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMin>
- Benítez, H. D. y Bellot, M. (2003). Biodiversidad: uso, amenazas y conservación. En O. Sánchez, E. Vega, E. Peters y O. Monroy-Vilchis (Eds.), *Conservación de ecosistemas templados de montaña en México*. Ciudad de México: Instituto Nacional de Ecología, Semarnat.
- Bruelheide, H., Dengler, J., Purschke, O., Lenoir, J., Jiménez-Alfaro, B., Hennekens, S. M. et al. (2018). Global trait-environment relationships of plant communities. *Nature Ecology & Evolution*, 2, 1906–1917. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0699-8>
- Chazdon, R. L. (2014). *Second growth: the promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation*. Chicago: University of Chicago Press. <https://doi.org/10.7208/chicago/9780226118109.001.0001>
- Clark-Tapia, R., Aguirre-Hidalgo, V., Alfonso-Corrado, C., Ramírez-Santiago, R., Domínguez-Yescas, R., Antúñez, P. et al. (2018). Estructura, composición y diversidad de la vegetación en áreas de manejo forestal de Ixtlán de Juárez. En R. Clark-Tapia, M. Fuente-Carrasco, C. Alfonso-Corrado, F. Ramos-Morales y V. Aguirre-Hidalgo (Eds.), *Manejo forestal comunitario y sustentabilidad en Sierra Juárez, Oaxaca* (pp. 69–93). Ciudad de México: Fontamara.
- Corella-Justavino, F., Valdez-Hernández, J. I., Cetina-Alcalá, V. M., González-Cossio, F. V., Trinidad-Santos, A. y Aguirre-Rivera, J. R. (2001). Estructura forestal de un bosque de mangles en el noreste del estado de Tabasco, México. *Ciencia Forestal en México*, 26, 73–102.
- Curtis, J. T. y McIntosh, R. P. (1951). An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. *Ecology*, 32, 476–496. <https://doi.org/10.2307/1931725>
- Domínguez-Amaya, N., Brambach, F., Corral-Rivas, J. J. y Ehbrecht, M. (2025). Tree diversity patterns along an elevational gradient in Durango, Mexico. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 13, 1562841. <https://doi.org/10.3389/fevo.2025.1562841>
- Fischer, A., Blaschke, M. y Bässler, C. (2011). Altitudinal gradients in biodiversity research: The state of the art and future perspectives under climate change aspects. *Waldökologie, Landschaftsforschung und Naturschutz*, 11, 35–47.
- Hill, M. O. (1973). Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54, 427–432. <https://doi.org/10.2307/1934352>
- Homeier, J., Breckle, S.-W., Günter, S., Rollenbeck, R. T. y Leuschner, C. (2010). Tree diversity, forest structure and productivity along altitudinal and topographical gradients in a species-rich Ecuadorian montane rain forest. *Biotropica*, 42, 140–148. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2009.00547.x>
- Hsieh, T. C., Ma, K. H. y Chao, A. (2016). iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, 7, 1451–1456. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>
- Huerta-Martínez, F. M., Briones-Tirado, J. E., Neri-Luna, C., Muñoz-Urías, A. y Rosas-Espinoza, V. C. (2014). Relaciones entre comunidades arbóreas, suelo y el gradiente altitudinal en el volcán de Tequila, Jalisco. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 5, 202–215.
- Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113, 363–375. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x>

- Körner, C. (2007). The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution*, 22, 569–574. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.006>
- Körner, C. (2021). The cold range limit of trees. *Trends in Ecology and Evolution*, 36, 979–989. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2021.06.011>
- Meave, J. A., Rincón-Gutiérrez, A., Ibarra-Manríquez, G., Gallardo-Hernández, C. y Romero-Romero, M. A. (2017). Checklist of the vascular flora of a portion of the hyper-humid region of La Chinantla, Northern Oaxaca Range, Mexico. *Botanical Sciences*, 95, 722–759. <https://doi.org/10.17129/botsci.1812>
- Medrano-Meraz, M., Alanís-Rodríguez, E., Jiménez-Pérez, J., Aguirre-Calderón, O. A. y González-Tagle, M. A. (2017). Diversidad arbórea a lo largo de un gradiente altitudinal en Durango, México. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 8, 57–77.
- Missouri Botanical Garden. (2021). Tropicos.org. Recuperado de <http://www.tropicos.org>
- Mueller-Dombois, D. y Ellenberg, H. (1974). *Aims and methods of vegetation ecology*. Nueva York: John Wiley & Sons.
- Núñez-Mendoza, B. E. (2023). *Análisis de la geodiversidad en coníferas de la Sierra Juárez de Oaxaca, con fines de conservación forestal (Tesis de maestría)*. Universidad de la Sierra Juárez, Oaxaca, México.
- Olthoff, A. E., Martínez-Ruiz, C. y Alday, J. G. (2016). Patrones de distribución de especies arbustivas respecto a arbóreas a lo largo de un gradiente ambiental atlántico-mediterráneo: una aproximación a partir de datos del tercer Inventario Forestal Nacional. *Ecosistemas*, 25, 22–34. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2016.25-3.03>
- Oksanen, J., Simpson, G. L., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R. et al. (2022). *vegan: community ecology package (Version 2.6-4)* [Paquete de R]. CRAN. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Poorter, L., Bongers, F., Aide, T. M., Almeyda-Zambrano, A. M., Balvanera, P., Becknell, J. M. et al. (2016). Biomass resilience of Neotropical secondary forests. *Nature*, 530, 211–214. <https://doi.org/10.1038/nature16512>
- Rahbek, C. (1995). The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography*, 18, 200–205.
- Rahbek, C. (2005). The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters*, 8, 224–239. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00701.x>
- Richards, P. W. (1996). *The tropical rain forest: an ecological study (2nd Ed.)*. Gran Bretaña: Cambridge University Press.
- Rodríguez-Trejo, D. A. y Fulé, P. Z. (2003). Fire ecology of Mexican pines and a fire management proposal. *International Journal of Wildland Fire*, 12, 23–37. <https://doi.org/10.1071/WF02040>
- Rzedowski, J. (2006). *Vegetación de México*. México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. <http://www.conabio.gob.mx/institucion/centrodoc/doctos/librosdigitales/VegetaciondeMexico/Portadaypaglegales.pdf>
- Sánchez-Gutiérrez, F., Valdez-Hernández, J. I., Hernández-de la Rosa, P., Sánchez-Escudero, J., Sánchez, Á. S., Castillejos-Cruz, C. et al. (2021). Estructura y composición arbórea en un gradiente altitudinal del Área Natural Protegida Metzabok, Chiapas, México. *Revista de Biología Tropical*, 69, 12–22. <https://dx.doi.org/10.15517/rbt.v69i1.40689>
- Sarukhán, J., Koleff, P., Carabias, J., Soberón, J., Dirzo, R., Llorente-Bousquets, J. et al. (2017). *Capital natural de México. Síntesis: evaluación del conocimiento y tendencias de cambio, perspectivas de sustentabilidad, capacidades humanas e institucionales*. Ciudad de México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Silva-González, E., Aguirre-Calderón, O. A., Treviño-Garza, E. J., Alanís-Rodríguez, E., y Corral-Rivas, J. J. (2021). Efecto de tratamientos silvícolas en la diversidad y estructura forestal en bosques templados bajo manejo en Durango, México. *Madera y Bosques*, 27, e2722082. <https://doi.org/10.21829/myb.2021.2722082>
- Suárez-Mota, M. E., Villaseñor, J. L. y Ramírez-Aguirre, M. B. (2018). Sitios prioritarios para la conservación de la riqueza florística y el endemismo de la Sierra Norte de Oaxaca, México. *Acta Botanica Mexicana*, 124, 49–74. <https://doi.org/10.21829/abm124.2018.1296>
- Vásquez-Cortez, V. F., Clark-Tapia, R., Manzano-Méndez, F., González-Adame, G. y Aguirre-Hidalgo, V. (2018). Estructura, composición y diversidad arbórea y arbustiva en tres condiciones de manejo forestal de Ixtlán de Juárez, Oaxaca. *Madera y Bosques*, 24, e2431649. <https://doi.org/10.21829/myb.2018.2431649>
- Vázquez, J. A. y Givnish, T. J. (1998). Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlán. *Journal of Ecology*, 86, 999–1020. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00325.x>
- Velasco-Luis, M. U., Velázquez-Martínez, A., Hernández-de la Rosa, P., Fierros-González, A. M. y Vera-Castillo, J. A. G. (2023). Caracterización de un bosque templado en un gradiente altitudinal en Oaxaca, México. *Madera y Bosques*, 29, e2912465. <https://doi.org/10.21829/myb.2023.2912465>
- Villaseñor, J. L. y Meave, J. A. (2022). Floristics in Mexico today: insights into a better understanding of biodiversity in a megadiverse country. *Botanical Sciences*, 100, 14–33. <https://doi.org/10.17129/botsci.3050>
- Wang, Z., Tang, Z. y Fang, J. (2007). Altitudinal patterns of seed plant richness in the Gaoligong Mountains, south-east Tibet, China. *Diversity and Distributions*, 13, 845–854. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00335.x>
- Whitmore, T. C. (1998). *An introduction to tropical rain forests (2nd Ed.)*. Nueva York: Oxford University Press.
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: elegant graphics for data analysis*. Nueva York: Springer Cham. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-24277-4>
- World Flora Online [WFO]. (2021). World Flora Online. Recuperado de <http://www.worldfloraonline.org>
- Zacarias-Eslava, Y. y del Castillo, R. F. (2010). Comunidades vegetales templadas de la Sierra Juárez, Oaxaca: pisos altitudinales y sus posibles implicaciones ante el cambio climático. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 87, 13–28.