

**UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA**  
CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AGROPECUARIAS  
DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AMBIENTALES



---

**“Estructura y diversidad de las comunidades de especies leñosas de bosque mesófilo de montaña a lo largo de un gradiente altitudinal en la Sierra de Cacoma, Talpa de Allende, Jalisco”**

---

**TRABAJO DE TITULACIÓN EN LA MODALIDAD DE  
TESIS  
PARA OBTENER EL TÍTULO DE LICENCIADO EN BIOLOGÍA  
PRESENTA  
JUAN PABLO RODRÍGUEZ GONZÁLEZ**

Las Agujas, Zapopan, Jalisco, Junio de 2015



Universidad de Guadalajara  
Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias  
Coordinación de Carrera de la Licenciatura en Biología

C. JUAN PABLO RODRÍGUEZ GONZÁLEZ.  
PRESENTE

Manifestamos a usted, que con esta fecha, ha sido aprobado su tema de titulación en la modalidad de **TESIS E INFORMES** opción **TESIS** con el título: “Estructura y diversidad de las comunidades de especies leñosas de bosque mesófilo de montaña a lo largo de un gradiente altitudinal en la Sierra de Cacoma, Talpa de Allende, Jalisco”, para obtener la Licenciatura en Biología.

Al mismo tiempo le informamos, que ha sido aceptado como director de dicho trabajo: **Dr. Miguel Ángel Muñiz Castro**  
Sin más por el momento, aprovechamos para enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE  
"PIENSA Y TRABAJA"

Las Agujas, Nextipac, Zapopan, Jal., 5 de julio de 2014

  
DRA. GEORGINA ADRIANA QUIROZ ROCHA  
PRESIDENTE DEL COMITÉ DE TITULACIÓN



  
DRA. CLAUDÍA AURORA URIBE MÚ.  
SECRETARIO DEL COMITÉ DE TITULACIÓN

Dra. Georgina Adriana Quiroz Rocha.  
 Presidente del Comité de Titulación.  
 Licenciatura en Biología.  
 CUCBA.  
 Presente

Nos permitimos informar a usted que habiendo revisado el trabajo de titulación, modalidad TESIS E INFORMES, opción TESIS con el título: "Estructura y diversidad de las comunidades de especies leñosas de bosque mesófilo de montaña a lo largo de un gradiente altitudinal en la Sierra de Cacoma, Talpa de Allende, Jalisco." que realizó el pasante Juan Pablo Rodríguez González con número de código 207207034 consideramos que ha quedado debidamente concluido, por lo que ponemos a su consideración el escrito final para autorizar su impresión.

Sin otro particular quedamos de usted con un cordial saludo.

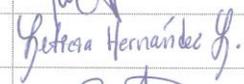
Atentamente  
 Lugar y fecha.

Las Agujas, Nextipac, Zapopan, Jalisco, 26 de Mayo de 2015.



Dr. Miguel Ángel Muñiz Castro



Nombre completo de los Sinodales asignados por el Comité de Titulación	Firma de aprobado	Fecha de aprobación
Dr. Francisco Martín Huerta Martínez		26/05/2015
M.C. Ana Luisa Santiago Pérez		26/05/2015
Dr. Leticia Hernández López		26 Mayo 2015
Dra. Georgina Vargas Amado		28-mayo/2015

  
 2 junio 2015

El presente trabajo se realizó en el Laboratorio de Ecosistemática del Departamento de Botánica y Zoología del Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias de la Universidad de Guadalajara bajo la dirección del Dr. Miguel Ángel Muñiz Castro y asesoría del Dr. José Antonio Vázquez García.

Este proyecto fue apoyado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por medio del Programa de Apoyos Complementarios para la Consolidación Institucional de Grupos de Investigación 2009, dentro de la modalidad de Retención de Investigadores Nacionales (convenio MOD-ORD-1-09-PCI-182-03-10) del cual se obtuvo un financiamiento para el proyecto de investigación del Dr. Miguel Ángel Muñiz Castro titulado “Análisis del Gradiente Altitudinal en la Estructura y Composición del Bosque Mesófilo de Montaña en el Occidente de México y Determinación del Ecosistema de Referencia para su Restauración Ecológica”.

También se obtuvo el apoyo de financiamiento de la Dirección de Superación Académica de la Dirección General de Educación Superior Universitaria de la Secretaría de Educación Pública por medio del programa de Fortalecimiento de Cuerpos Académicos Convocatoria 2013, dentro del Programa de Mejoramiento de Profesorado (PROMEP) según oficio 103.5/13/7259, que apoyó el proyecto de investigación del cuerpo académico UDG-CA-523 Etnoecología, Sistemática y Conservación de la Biodiversidad titulado “Sistemática de Magnoliaceae con Énfasis en el Neotrópico”.

## AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Miguel Ángel Muñiz Castro por su invaluable tiempo, paciencia y dedicación en el trabajo de campo y gaceta, así como su entrega por continuar con el proyecto hasta ver finalizado y reflejado el esfuerzo empeñado en el documento final.

Al Dr. José Antonio Vázquez García por su generosa disposición para identificar aquellas especies de difícil identificación y por sus constantes comentarios y observaciones para mejorar el trabajo realizado.

A mis compañeros en campo por su apoyo y su esfuerzo extraordinario para conseguir tantísima información que se ve reflejada en el presente trabajo.

A mis sinodales por su entera disposición de enriquecer y nutrir con sus comentarios y aportaciones este proyecto.

Al personal del Herbario del Instituto de Botánica de la Universidad de Guadalajara (IBUG) por facilitar tantas herramientas para la identificación de material colectado.

A mi papá Enrique, a mi hermana Yessica y mi hermano Guiyermo por su compañía, aliento, apoyo y soporte antes, durante y después de mi formación académica mucho les agradezco. Siempre les agradeceré.

A Pamela por su apoyo incondicional y su constante motivación pese a las ausencias.

A mis amigos por su cariño y estima, así como su simpatía y alegría en todo momento.

Siempre.

## DEDICATORIA

A mi mamá Teresa González Velázquez. Gracias por todo lo que me enseñaste y me sigues enseñando pues nunca me dejarás solo. Y mucho menos ahora que ya lo has hecho.

## ÍNDICE

<b>RESUMEN</b> .....	ix
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	1
<b>ANTECEDENTES</b> .....	4
<b>JUSTIFICACIÓN</b> .....	7
<b>HIPÓTESIS</b> .....	8
<b>OBJETIVO GENERAL</b> .....	9
<b>Objetivos particulares</b> .....	9
<b>MATERIALES Y MÉTODOS</b> .....	10
<b>Área de estudio</b> .....	10
<b>Diseño de muestreo</b> .....	12
<b>Análisis de datos</b> .....	15
<b>RESULTADOS</b> .....	20
<b>Composición y distribución de familias y especies</b> .....	20
<b>Estructura de las comunidades</b> .....	24
<b>Diversidad alfa</b> .....	31
<b>Diversidad beta</b> .....	36
<b>Diversidad beta y variables ambientales</b> .....	38
<b>DISCUSIÓN</b> .....	47
<b>Composición y distribución de familias y especies</b> .....	47
<b>Estructura de las comunidades</b> .....	49
<b>Diversidad alfa</b> .....	58
<b>Diversidad beta</b> .....	62
<b>Diversidad beta y variables ambientales</b> .....	64
<b>CONCLUSIONES</b> .....	69
<b>LITERATURA CITADA</b> .....	71
<b>APENDICE 1</b> .....	87

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Ubicación del área de estudio. ....	11
<b>Figura 2.</b> Ilustración del método de muestreo utilizado. ....	13
<b>Figura 3.</b> Conjunto jerárquico de modelos de regresión. ....	17
<b>Figura 4.</b> Dominancia en área basal por familia por piso altitudinal. ....	21
<b>Figura 5.</b> Promedios de área basal de las especies dominantes y codominantes.....	22
<b>Figura 6.</b> Índice de Valor de Importancia (IVI) de las especies dominantes y codominantes. ....	24
<b>Figura 7.</b> Área basal, densidad de tallos, altura media y altura máxima de especies leñosas. ....	26
<b>Figura 8.</b> Cambios en las proporciones de riqueza, densidad y área basal de grupos funcionales.....	30
<b>Figura 9.</b> Distribución de la riqueza observada y de la riqueza estimada. ....	31
<b>Figura 10.</b> Riqueza específica de las familias. ....	32
<b>Figura 11.</b> Gráficos de rango/abundancia proporcional. ....	34
<b>Figura 12.</b> Distribución de los índices de diversidad Shannon ( $H'$ ) y Recíproco de Simpson ( $1/D$ ). ....	35
<b>Figura 13.</b> Regresión lineal de los promedios de los Índices de Disimilitud Chao-Sørensen.....	37
<b>Figura 14.</b> Regresiones lineales de los índices de diversidad beta Chao-Sørensen entre pares de sitios por distancia altitudinal y horizontal.....	38
<b>Figura 15.</b> Escalamiento No Métrico Multidimensional de los sitios y variables ambientales.....	40
<b>Figura 16.</b> Dendrograma del Análisis de Agrupamiento (Cluster Analysis). ....	41
<b>Figura 17.</b> Escalamiento No Métrico Multidimensional basado en especies de México y otros sitios. ....	44
<b>Figura 18.</b> Escalamiento No Métrico Multidimensional basado en géneros de México y otros sitios. ....	46

## ÍNDICE DE CUADROS

<b>Cuadro 1</b> Datos ambientales de los 20 sitios de estudio. ....	15
<b>Cuadro 2.</b> Valores de la estructura y diversidad alfa de los 20 sitios de estudio. ....	25
<b>Cuadro 3.</b> Resultados del ajuste a los modelos de regresión jerárquicos.....	27
<b>Cuadro 4.</b> Valores de los parámetros (a,b), coeficiente de determinación ( $R^2$ ) y nivel de significancia ( $P$ ) del modelo de regresión logística.....	29
<b>Cuadro 5.</b> Matriz triangular de índices de diversidad beta Chao-Sørensen entre sitios.....	37
<b>Cuadro 6.</b> Grupos de comunidades forestales determinados por el Análisis de Especies Indicadoras (ISA) y MRPP.....	42

## RESUMEN

Se describe la estructura, la composición florística y la diversidad de especies leñosas (árboles, arbustos y lianas) del bosque mesófilo de montaña a lo largo de un gradiente altitudinal (1300-2200 m) de la parte media y alta de la cuenca del Río Talpa y áreas aledañas, en la Sierra de Cacoma, Talpa de Allende, Jalisco. Comprende la Cañada El Refugio y estribaciones aledañas del Cerro La Cumbre, en ellas se establecieron 20 sitios muestreo de 0.1 ha cada uno. Cada sitio constó de 10 sub-parcelas circulares de 100 m<sup>2</sup>, elegidas en forma aleatoria estratificada, en las que se identificaron especies leñosas con diámetros estándar (DAP)  $\geq 2.5$  cm, se midieron variables estructurales (DAP, altura, densidad), topográficas, edáficas y de disturbio. La diversidad alfa de especies se estimó con los índices Shannon-Wiener y Simpson. La diversidad beta entre los sitios se valoró con el índice de similitud cuantitativo de Chao-Sørensen, con Escalamiento No Métrico Multidimensional (NMS) y un algoritmo de agrupamiento (Cluster Análisis). Los cambios en estructura y diversidad a lo largo del gradiente se evaluaron mediante modelos de regresión lineales generalizados. La zonación o segregación de grupos de comunidades se evaluó por medio de un Análisis de Especies Indicadoras (ISA) y el Procedimiento de Permutación Multi-Respuesta (MRPP). En los 20 sitios se registraron 3,870 individuos de 101 especies que corresponden a 88 géneros, dentro de 50 familias. Las familias con más especies fueron: Asteraceae (8), Fagaceae (6), Euphorbiaceae y Primulaceae (5 cada una), Fabaceae y Moraceae (4 cada una), Araliaceae, Betulaceae, Malvaceae, Melastomataceae, Pentaphylacaceae, Pinaceae y Rubiaceae (3 cada una). El área basal promedio de los 20 sitios del gradiente fue de 5.7 m<sup>2</sup>/0.1 ha, la densidad promedio de 193.5 ind/0.1 ha, la altura promedio de 9.7 m y la altura máxima de 35 m. La densidad de individuos, área basal y altura promedio de especies leñosas no tuvieron una tendencia de cambio significativa a lo largo del gradiente altitudinal. A mayor altitud hubo mayor altura máxima ( $R^2=0.52$ ,  $P=0.04$ ), lo que no concuerda con la definición internacional de *Tropical Montane Cloud Forest* que se caracteriza por una menor altura de dosel hacia las partes altas, pero si coincide con la fisonomía de los bosques de Asia oriental donde las coníferas en partes altas aumentan la altura del dosel. Las comunidades de pisos inferiores (1300-1600 m) fueron dominadas en área basal por *Matudaea trinervia*, las intermedias (1600-1800 m) por *Quercus nixoniana* y *Acer saccharum*, y en partes altas (1900-2200 m) dominó *Abies jaliscana*. La riqueza de especies no aumentó hacia las partes bajas como en

otros estudios probablemente debido a la alta dominancia de *Matudaea trinervia*, pero los índices de diversidad Shannon ( $H'$ ) y Recíproco de Simpson ( $1/D$ ) tuvieron un cambio unimodal, siendo mayores en altitudes intermedias superiores de 1600-2100 m ( $H'$ :  $R^2=0.51$ ,  $P=0.008$ ;  $1/D$ :  $R^2=0.582$ ,  $P=0.002$ ) A mayor altitud se encontró menor disimilitud Chao-Sorensen entre sitios del mismo piso altitudinal ( $R^2=0.63$ ,  $P=0.018$ ). La disimilitud fue mayor entre pares de sitios comparados a distancia altitudinal que entre pares del mismo piso altitudinal. Se concluye que la alta diversidad beta del BMM en el gradiente estudiado se debe en gran parte a un alto recambio altitudinal de especies, pero este recambio está influenciado por la distancia horizontal. En el gradiente altitudinal de Talpa los patrones de distribución de especies leñosas no reflejan una secuencia de comunidades discretas debido a cambios abruptos, ya que existen especies latifoliadas perennifolias y caducifolias con una distribución amplia a lo largo de casi todo el gradiente, como *Carpinus caroliniana*, *Quercus acutifolia*, *Quercus nixoniana*, *Podocarpus matudae*, *Persea hintonii* y *Clethra hartwegii*, por lo que ésta distribución amplia de especies mesófilas le da cohesión al concepto de Bosque Mesófilo de Montaña. Sin embargo, se pudo detectar una zonificación en la que las especies son reemplazadas gradualmente conforme se eleva el gradiente altitudinal y donde se clasificaron dos tipos altitudinales de bosque: 1) *Bosque Mesófilo de Montaña Bajo* (BMMB, *Lower Montane Cloud Forest*, LMCF) de los 1300 a los 1600 m y 2) el *Bosque Nuboso (Mixto) de Montaña Alto* (BNMA, *Upper Montane Cloud Forest*, UMCF) de los 1600 a los 2300 m. El BMMB es perennifolio, con las especies indicadoras *Matudaea trinervia*, *Magnolia pacifica*, encinos (*Quercus acutifolia* y *Q. insignis*) y *Siparuna thecaphora*, En cambio el BNMA es un bosque mixto, con especies indicadoras latifoliadas como *Ostrya virginiana*, *Symplocos novogaliciana*, *Clusia salvinii*, *Symplococarpon purpusii*, *Quercus nixoniana*, *Turpinia occidentalis* y *Acer saccharum*, y coníferas como *Abies jaliscana*, *Podocarpus matudae* y *Pinus douglasiana*. Esta zonificación en dos tipos de bosque de niebla también ha sido reportada para los bosques del oriente de México.

## INTRODUCCIÓN

El término de Bosque Mesófilo de Montaña (BMM), fue aparentemente utilizado por primera vez por Miranda en 1947 para describir una comunidad vegetal de la Cuenca del Río Balsas, distribuida en una franja altitudinal similar a la del encinar, pero donde predominan elementos tropicales de montaña entremezclados con otros típicamente boreales y donde las condiciones de humedad son muy favorables, de modo que propician una gran riqueza de especies y abundantes trepadoras y epifitas. Sin embargo, el mismo Miranda (1952) optó por modificar ese nombre por el de “selva baja siempre verde” y posteriormente como “selva mediana o baja perennifolia” Miranda y Hernández X. (1963). Este nombre de Bosque Mesófilo de Montaña fue adoptado, formalizado y publicado con mayor difusión por Rzedowski (1978), pero en un sentido más amplio, incluyendo otras comunidades semejantes del territorio nacional mexicano, que presentan similitudes fisonómicas, ecológicas y florísticas, a pesar de presentar diferentes patrones de fenología en la caída de sus hojas, como el “bosque caducifolio” *sensu* Miranda y Hernández X. (1963) o “bosque caducifolio templado” *sensu* Rzedowski (1966). De acuerdo a Rzedowski (1978) otros nombres encontrados en la literatura que corresponden aproximadamente al BMM son: *selva nublada* (Beard, 1946), *cloud forest* (Leopold, 1950), *evergreen cloud forest*, *mountain rain forest* y *pine-oak-liquidambar forest* (Breedlove, 1973). A nivel mundial el término que más se aproxima al de BMM es el de “*Tropical Montane Cloud Forest*” (bosque tropical nuboso de montaña) difundido principalmente por Hamilton *et al.* (1995), Aunque sus climas preponderantes, al ser de montaña, son el tipo semicálido (subtropical) en las partes bajas y el templado en las partes altas. Otra serie de nombres relativos al BMM se pueden consultar en la síntesis de bosques nublados del Trópico húmedo de Stadtmüller (1987).

Las características principales de los BMM son: clima húmedo subtropical (semicálido) a templado (Rzedowski, 1978, Stadtmüller, 1987, Hamilton *et al.*, 1995), dado por una ubicación altitudinal que favorece una mayor captura y retención de agua de las nubes y niebla, o por una posición topográfica al fondo de cañadas con corrientes de agua permanentes, que le confieren una mayor protección contra la evapotranspiración (Rzedowski, 1996); suelos húmedos y ricos en materia orgánica; alta biodiversidad de plantas no vasculares y vasculares, helechos, árboles, arbustos, trepadoras leñosas y epífitas (Rzedowski, 1996, Hamilton *et al.*, 1995). Los BMM en México son comunidades con fisonomía, estructura y

flora distintivas (Rzedowski, 1996), situadas en hábitats montañosos, de relieve accidentado y laderas frecuentemente de pendiente pronunciada, generalmente en el cinturón altitudinal entre los 1200-2500 metros sobre nivel del mar (msnm) (Stadtmüller, 1987). Sin embargo, en pequeñas islas montañosas pueden encontrarse en altitudes que van desde los 500 m o menos, en zonas costeras y montañas insulares desde los 400-1000 m, y en grandes sistemas montañosos, como en los Andes, desde los 2000 a 3500 m (Hamilton *et al.*, 1995). En México el límite altitudinal inferior se sitúa desde los 400 m y su límite altitudinal superior en muy pocos supera los 2700 m (Rzedowski, 1978).

Los BMM a escala global pueden encontrarse dentro de un amplio rango de precipitaciones medias anuales o estacionales que van de los 500 a los 10,000 mm (Hamilton *et al.*, 1995). Mientras que en los BMM de México la precipitación media anual nunca es inferior a los 1000 mm, comúnmente pasa los 1500 mm y en pocas zonas excede los 3000 mm (Rzedowski, 1978).

Estos BMM son considerados globalmente como prioritarios para su conservación por ser centros de origen de una importante biodiversidad y de un alto número de endemismos (Rzedowski, 1996; Gentry, 1992; Vázquez-García, 1995); por la amplia gama de servicios ambientales que generan como: hidrológicos, captura de carbono, biodiversidad, estéticos y recreativos (Bruijnzeel, 2000, Campos y Calvo, 2000, Manson, 2004); y por su fragilidad y altas tasas de deforestación y fragmentación debidas a múltiples factores, como la tala y aprovechamiento maderable no sustentable, los incendios, la ganadería extensiva, el avance de diversos cultivos agrícolas tales como maíz, papa, café, aguacate, cítricos y otros frutales, además del crecimiento de asentamientos humanos rurales, apertura y ampliación de caminos (Vázquez-García, 1995; Challenger, 1998; Ramírez-Marcial *et al.*, 2001; Cayuela *et al.*, 2006; CONABIO, 2010). En México los BMM ocupan una extensión territorial muy reducida, ya que ocupan sólo 0.8 % del territorio nacional (INEGI, 2008), no obstante contienen el 10% de la flora vascular del país (Rzedowski, 1996).

Los BMM de la Sierra de Cacoma, Jalisco (en la región occidental de la Sierra Madre del Sur) presentan prioridad crítica para su conservación según los criterios definidos por la CONABIO con el mayor grado de amenazas a la permanencia y a la calidad por diversos factores tales como: la siembra de cultivos ilegales de marihuana (*Cannabis* spp.), ganadería

extensiva, alta densidad de caminos y alta densidad poblacional humana (CONABIO 2010). Los factores que más inciden sobre la calidad son la sobreexplotación de productos forestales no maderables y pastoreo en el bosque. Esta Sierra es la que más carece de investigación y por lo tanto se cuenta con escasa información (CONABIO, 2010). Es por ello que en primer lugar se deben investigar las características de la estructura, riqueza, diversidad, composición y condiciones ambientales que favorecen la existencia de las especies en los pocos fragmentos conservados que persisten en esta región del occidente de México, para tener un marco de referencia para su conservación, manejo y restauración.

Se ha reportado que el recambio en composición de especies leñosas es mayor a lo largo de un gradiente altitudinal que a lo largo de un gradiente horizontal (Vázquez-García y Givnish, 1998), por lo que se corrobora la importancia del gradiente altitudinal en la alta diversidad beta de las montañas tropicales como ocurre en el occidente de México donde han sido estudiados en la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán (Vázquez-García, 1995; Vázquez-García y Givnish, 1998; Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2003; Santiago-Pérez *et al.*, 2009) pero poco se sabe de la ecología, diversidad florística y biogeografía de este tipo de bosques en las otras regiones de occidente de México tales como la Sierra de Cacoma donde también es un ecosistema importante, y que pueden tener condiciones ambientales e históricas diferentes a las de Manantlán.

## ANTECEDENTES

En el occidente de México los BMM constituyen verdaderos relictos o fragmentos aislados de lo que pudo haber sido un bosque más continuo en eras o periodos antiguos con un clima global más fresco (Oligoceno y Pleistoceno) o más húmedo (Graham, 1995). El clima actual de las montañas de occidente de México es en términos generales estacional, con veranos lluviosos de junio a septiembre y el resto del año relativamente seco, por lo que los BMM sólo pueden persistir en cañadas sombrías con arroyos permanentes o zonas de alta nubosidad. Actualmente en las montañas del occidente de la Sierra Madre del Sur y de la Faja Neovolcánica Transversal Mexicana estas condiciones especiales sólo se encuentran en forma aislada, en forma de archipiélagos (Vázquez-García, 1995). Debido a que el calentamiento global tiende a aumentar las condiciones de sequía de algunos lugares tropicales, y a que estos bosques de montaña sufren una amenaza constante por disturbios antropogénicos (Cuevas-Guzmán *et al.*, 2008), el panorama de conservación de éstos bosques es de fragilidad muy alta (CONABIO, 2010).

El BMM ha sido difícil de definir en términos de composición de especies debido a que sus ensambles de especies difieren de una región a otra (Vázquez-García, 1995; Rzedowski, 1996; Ruiz-Jiménez, 2012), como otra característica de unicidad al presentar una alta diversidad beta (Vázquez-García y Givnish, 1998; Williams-Linera, 2002). Sin embargo, esta característica de recambio de especies entre regiones o fragmentos de bosque, se puede deber, además de otros factores, al cambio continuo y muchas veces abrupto de condiciones climáticas que se dan a lo largo del gradiente altitudinal de las montañas mesoamericanas, y también a que se ha dado por denominar como BMM a todo el conjunto de ensambles de las diferentes franjas altitudinales con climas o microclimas templados húmedos (Alcántara *et al.*, 2002). Se ha reportado que el recambio en composición de especies leñosas puede ser hasta seis veces mayor a lo largo de un gradiente altitudinal que a lo largo de un gradiente horizontal (Vázquez-García y Givnish, 1998), lo que confirma la importancia del gradiente altitudinal en la alta diversidad beta de las montañas tropicales.

Los BMM en el occidente de México han sido estudiados en la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán (Vázquez-García, 1995; Vázquez-García y Givnish, 1998; Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2003; Santiago-Pérez *et al.*, 2009), pero poco se sabe de la ecología,

diversidad florística y biogeografía de este tipo de bosques en las otras regiones de occidente de México tales como la Sierra de Cacoma donde también es un ecosistema importante, y que pueden tener condiciones ambientales e históricas diferentes a las de Manantlán. En la Sierra de Cacoma es escasa la información y en particular son muy pocos los estudios ecológicos (Vázquez-García *et al.*, 2000; Vargas-Rodríguez, 2005) e incluso poco se ha estudiado a nivel de inventarios florísticos (Téllez, 1995) y no existen inventarios biológicos completos (CONABIO, 2010), sin embargo se considera que tiene alta biodiversidad por el número de descripciones de especies nuevas de diversos grupos (CONABIO, 2010).

Mucho se ha discutido sobre la dificultad de definir el término de bosque mesófilo de montaña, pero en la mayor parte de las comparaciones entre bosques de diferentes regiones, o dentro de una misma región, no se han tomado en cuenta las variaciones altitudinales y otras ambientales entre diferentes fragmentos (Luna-Vega *et al.*, 1999; 2001; 2002) con excepción de algunos pocos estudios en los que se ha estudiado un gradiente altitudinal (Vázquez-García, 1998, Cuevas-Guzmán, 2002; Sahagún-Godínez, 2004) o se ha considerado la ubicación altitudinal de comunidades aisladas (Alcántara *et al.*, 2002). Los gradientes altitudinales, de luz, humedad y disturbio juegan un papel básico en el recambio de especies en zonas montañosas (Vázquez-García y Givnish, 1998; Cuevas-Guzmán, 2002), y por lo tanto deben ser explorados y analizados como herramienta fundamental para la conservación, manejo y restauración de estos ecosistemas prioritarios. Debido a que el BMM es un conjunto de ensamblajes de especies que cambian en abundancia de manera individual a lo largo de diferentes gradientes ambientales (Vázquez-García y Givnish, 1998) y a que también es una mezcla compleja de especies de muy diversos orígenes biogeográficos, es necesario caracterizar la estructura y composición de especies de estos bosques a lo largo de los gradientes de cambio más importantes en zonas de montaña, como son los de altitud, posición topográfica, inclinación de la pendiente, porcentaje de cobertura rocosa, herbácea, arbustiva y arbórea, índice de exposición de las laderas al calor; grado de perturbación, variables físicas y químicas del suelo, con el fin de determinar los diferentes nichos y requerimientos ecológicos de las especies y la naturaleza de sus asociaciones y posibles interacciones.

El BMM en México en general se ha tendido a considerar como una sola entidad (o conjunto de ensamblajes) que se puede distribuir entre los 600 y los 3000 m, principalmente

entre 1250 y 2450 m (Alcántara *et al.*, 2002), y de esa manera se ha analizado biogeográficamente (Luna-Vega, 1999). Dada la fuerte afinidad climática que presentan algunas especies de distribución restringida y dado que el clima cambia abruptamente en las montañas “tropicales” a lo largo de los gradientes altitudinales, los BMM pueden también presentar una gradación compuesta por diferentes asociaciones que pueden distribuirse en franjas altitudinales (Hemp, 2006; Sklenář, 2006), o que puede obedecer a un conjunto de factores como clima, efecto de masa, o procesos biogeográficos históricos. Tales eventos como la dispersión o la vicarianza han sido influenciados por diversos cambios climáticos, de tectónica de placas y vulcanismo, que desde la era del Cenozoico han tenido un gran efecto en la evolución, especialmente en las angiospermas, y que han conectado y desconectado áreas del territorio mexicano con floras remotas como las del Sureste Asiático, los Andes y el Este de Norteamérica, lo cual se refleja en la única y peculiar mezcla actual de especies de los BMM mesoamericanos (Graham, 1995).

En México la mayor cantidad de elementos típicos del BMM se concentra alrededor de los 1850 m (Alcántara *et al.*, 2002), pero las asociaciones que se dan entre 600 y 1850 m pueden tener sus propias especies y características diferentes a las asociaciones que se dan por encima de éstos (aunque también compartan algunas especies comunes de amplia distribución).

## JUSTIFICACIÓN

El aislamiento que han tenido los BMM tanto a nivel global como en el occidente de la Sierra Madre del Sur ha propiciado especiación y un mayor endemismo, pero también ha aumentado las presiones sobre las especies por procesos relacionados con la fragmentación (mayor efecto de borde por tamaño reducido y forma alargada de fragmentos, endogamia y deriva génica). Es por ello que una gran cantidad de especies de importancia biológica y económica están amenazadas o en peligro de extinción en la región, algunas de las cuales se encuentran listadas en la Norma Oficial Mexicana de protección de especies, NOM-059-SEMARNAT-2010 (DOF, 2010), tales como *Abies jaliscana*, *Cyathea costaricensis*, *Acer saccharum*, *Magnolia pacifica*, *Pinus jaliscana*, *Zinowiewia concinna*, *Juglans major*, *Tilia mexicana*, *Carpinus caroliniana*, *Ostrya virginiana*, *Balmea stormae*, *Osmanthus americana*, *Zygadenus virescens*, *Rynchosstele cervantesi*, *Chamaedorea pochutlensis*, entre otras.

Ante el alto grado de amenaza a la permanencia y calidad de los BMM es necesario realizar proyectos de restauración científicamente fundamentados, ya que los esfuerzos de conservación pueden ser insuficientes para muchas especies que requieren hábitats y corredores biológicos con amplitud suficiente para evitar su extinción. Pero no es posible realizar un adecuado proyecto de restauración sin antes conocer cuáles son las características básicas estructurales y la composición original de especies en etapas previas al disturbio de estos bosques, es decir, sin conocer el ecosistema de referencia o el objetivo de la restauración (SER, 2004) y sin conocer los patrones de distribución de sus especies a lo largo de gradientes ambientales. Para la conservación, manejo y restauración de los BMM de occidente de México se requiere mayor investigación sobre sus procesos ecológicos y biogeográficos. Para estos bosques aún no se han determinado los patrones de distribución y abundancia de las especies a nivel regional, ni se han determinado regionalmente las relaciones biogeográficas y tasas de recambio de especies a lo largo de gradientes ambientales (altitudinales, de humedad, luz y disturbio) (Santiago-Pérez *et al.*, 2009). Por ello en el presente proyecto se plantea contribuir al entendimiento de los cambios en estructura, composición y diversidad de especies leñosas de las comunidades de BMM a lo largo de un gradiente altitudinal en el occidente de México.

## **HIPÓTESIS**

1. La estructura, composición y diversidad del BMM variará a lo largo del gradiente altitudinal entre los 1300 y 2200 m, esperando que exista una alta diversidad alfa en los pisos altitudinales inferiores y una alta diversidad beta dentro del gradiente debido al recambio de condiciones ambientales.
2. Los índices de similitud en composición florística entre los BMM del gradiente altitudinal de la Sierra de Cacoma y los BMM de diferentes altitudes de México serán mayores cuanto mayores sean sus similitudes en altitud.

## **OBJETIVO GENERAL**

1. Determinar los cambios en la estructura, composición y diversidad de especies leñosas del Bosque Mesófilo de Montaña a lo largo de un gradiente altitudinal en la Sierra de Cacoma, Talpa de Allende, Jalisco y comparar estas características con otros BMM de México.

## **Objetivos particulares**

1. Analizar la estructura del bosque mesófilo de montaña a lo largo de un gradiente altitudinal de la Sierra de Cacoma, Jalisco

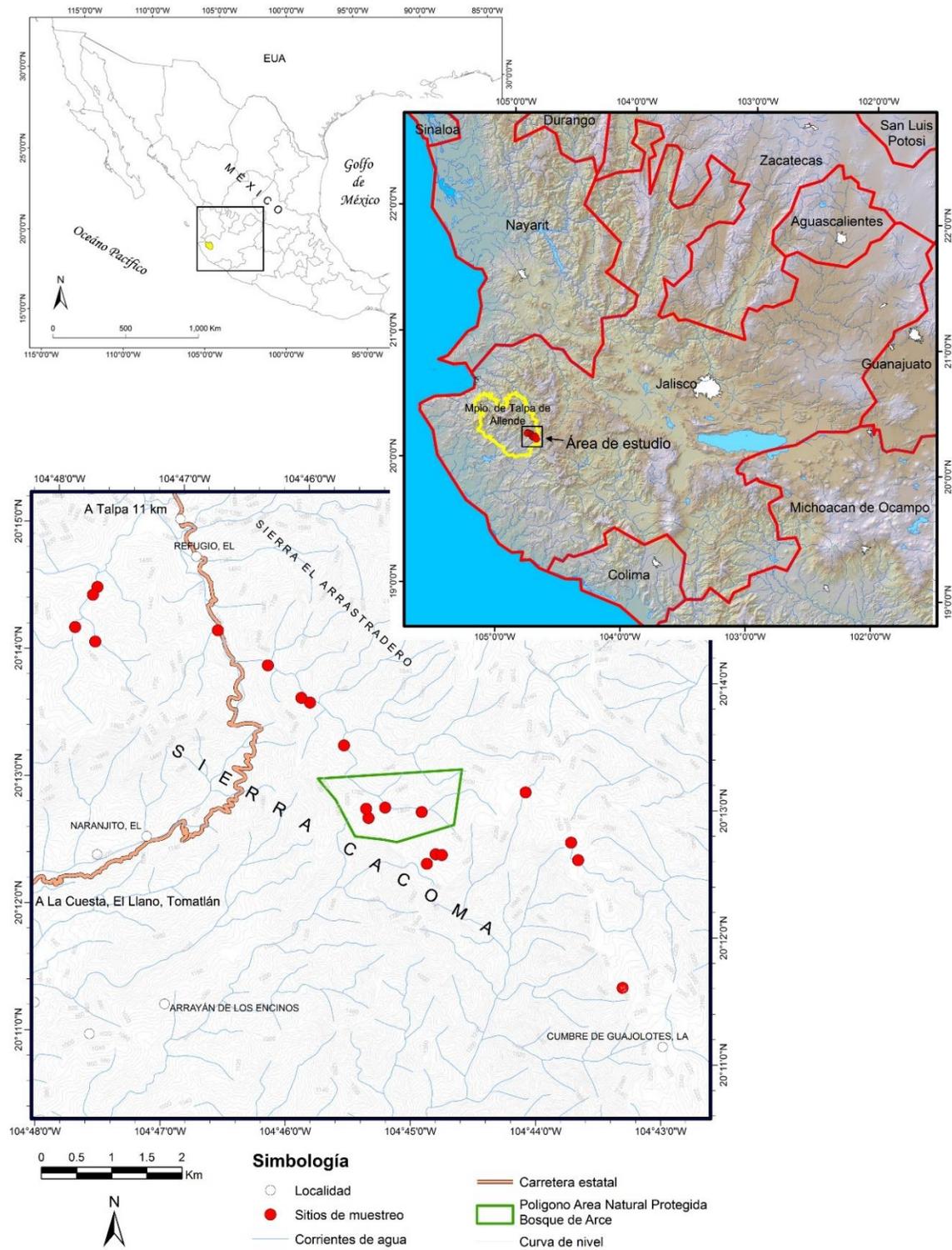
2. Determinar la composición y diversidad de especies leñosas del BMM a lo largo del gradiente altitudinal y su relación con variables ambientales (topográficas y de suelo).

3. Comparar la riqueza y composición florística con otros bosques mesófilos de montaña de México.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

### **Área de estudio**

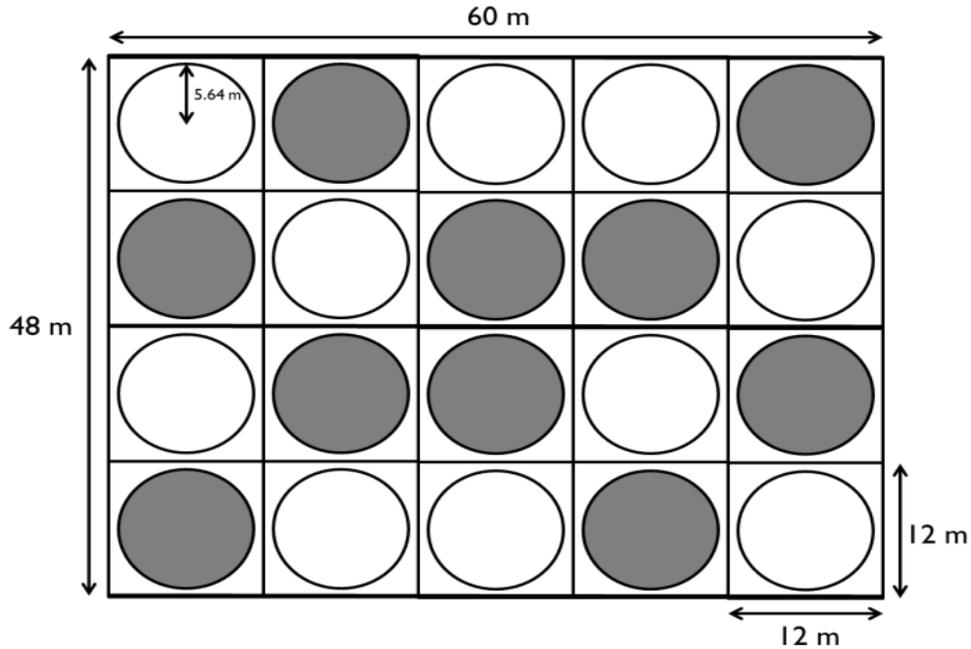
El área se ubica en una sección de la parte media y alta de la cuenca del Río Talpa y áreas aledañas, en la Sierra de Cacoma (que es una sección occidental de la Sierra Madre del Sur), en la zona sureste del municipio de Talpa de Allende, en la región Sierra Occidental de Jalisco. Comprende las Cañadas de El Refugio y estribaciones aledañas del Cerro La Cumbre, entre las coordenadas 20°12'32" - 20°14'38" N y 104°43'20"-104°47'58" W. El gradiente abarca aproximadamente 1000 m de cambio altitudinal, desde los 1200 hasta los 2200 m. El clima en las partes bajas del gradiente altitudinal es semicálido (A)C(w2)(w), el más húmedo de los subhúmedos (con un cociente de precipitación media anual/temperatura media anual superior a 55.3), con lluvias en verano y sequía invernal (con un porcentaje de lluvias invernales inferior a 5). La precipitación del mes más seco es inferior a 40 mm y temperatura media anual mayor a 18° C, con uno o más meses con temperatura inferior a 18° C. En tanto que en las partes altas el clima es templado subhúmedo C(w2)(w), el más húmedo de los subhúmedos (con un cociente de precipitación media anual/temperatura media anual superior a 55.3), con lluvias en verano y sequía invernal (con un porcentaje de lluvias invernales inferior a 5), con precipitación del mes más seco inferior a 40 mm, y temperatura media anual entre 12 y 18° C (García, 1981; Martínez-Rivera *et al.*, 1991 e INEGI, 2011). En el área de estudio dominan el tipo de roca ígnea extrusiva (100%) y la unidad geomorfológica de laderas de montaña de pendientes de mediana a muy fuertemente inclinadas (99%). Los tipos de suelo dominantes son el Cambisol dístrico y el Regosol eutricto (INEGI, 2007). El tipo de vegetación que domina es el bosque mesófilo de montaña mezclándose en las partes altas con bosque de oyamel, abeto o pinabete (*Abies jaliscana*), ambos ubicados en las laderas y fondo de cañadas principalmente y colindantes con bosques de pino y encino, éstos últimos predominan en las partes altas de las laderas y en las crestas (Figura 1).



**Figura 1.** Ubicación del área de estudio, Sierra de Cacoma, Municipio de Talpa de Allende, Jalisco.

### **Diseño de muestreo**

Los muestreos de vegetación se realizaron en 20 sitios de 0.1 ha cada uno, distribuidos lo más uniformemente posible a lo largo de un gradiente altitudinal de 1200 a 2200 m, incluyendo aproximadamente cuatro sitios cada 200 metros de cambio altitudinal (Cuadro 1). El método de muestreo utilizado fue el de parcelas circulares con universo de muestra estratificado aleatorio y definido (Vázquez-García y Givnish, 1998). En cada sitio ubicado al fondo de cañada con arroyo permanente se delimitó una cuadrícula de  $60 \times 48$  m, orientada con su eje longitudinal paralelo al curso general del arroyo, y compuesta por 20 cuadrantes de 12 m por lado c/u, distribuidos formando cuatro filas de cinco cuadros cada una (Figura 2). De estos 20 cuadrantes se eligieron en forma aleatoria y estratificada 10 de ellos y en el centro de cada uno se trazó un círculo de 5.64 m de radio, que fueron los círculos de muestreo de especies leñosas  $\geq 2.5$  cm de diámetro a la altura del pecho (DAP). En suma, diez círculos elegidos al azar constituyeron una muestra de  $1000 \text{ m}^2$  (= 0.1 ha) por cada sitio. En cada círculo de muestreo se identificaron todas las especies leñosas (árboles, arbustos y trepadoras) y se midieron sus alturas máximas de copa y su diámetro estándar a la altura del pecho (1.30 m, DAP). Las especies no identificadas en campo se colectaron mediante una muestra de estructuras vegetativas y reproductivas para identificación por medio de claves y ayuda de expertos en el Instituto de Botánica de la Universidad de Guadalajara. Los especímenes de referencia se depositaron en el Herbario IBUG.



**Figura 2.** Ilustración del método de muestreo utilizado de parcelas circulares con universo de muestreo definido aleatorio y estratificado (Vázquez-García y Givnish, 1998) para cada sitio de muestreo.

Para cada sitio de muestreo se registraron las siguientes variables ambientales (Cuadro 1): altitud con geoposicionador (GPS) marca Garmin, modelo 60 CS-X; posición topográfica en la cañada (fondo de cañada=1, ladera baja=2, ladera media=3 y ladera alta=4); inclinación de la pendiente utilizando un clinómetro Suunto; porcentaje de cobertura rocosa (pedregosidad), herbácea, arbustiva y arbórea; la radiación incidente directa anual potencial, basado en la exposición de ladera (aspecto), la pendiente y la latitud= $-1.467+1.582*\cos(\text{latitud})*\cos(\text{pendiente})-1.5*\cos(t2)*\text{seno}(\text{pendiente})*\text{seno}(\text{latitud})-0.262*\text{seno}(\text{latitud})*\text{seno}(\text{pendiente})+0.607*\text{seno}(\text{exposición doblada})*\text{seno}(\text{pendiente})$ , equivalente a la exposición de ladera a los puntos cardinales (McCune y Keon, 2002) (exposición doblada=  $[180-(\text{aspect}-180)]$ ); índice de exposición de las laderas al calor grado (la misma fórmula de radiación incidente directa anual potencial pero con la exposición doblada =  $[180-(\text{aspect}-225)]$ , para tomar en cuenta que las laderas de exposición Suroeste se calientan más que las laderas con exposición Sureste; perturbación por presencia de tocones y árboles caídos, excretas de ganado, huellas de incendio; variables físicas y químicas del

suelo como: pH en agua en relación 1:2 método AS-02, densidad aparente AS-03, materia orgánica AS-07, Nitrógeno inorgánico AS-08, humedad AS-05, determinación de textura (porcentaje de arena, arcilla y limo) AS-09, Fósforo extraíble AS-10, capacidad de intercambio catiónico (Calcio, Magnesio, Potasio y Sodio AS-12), contenido de micronutrientes (Fierro, Manganeso, Cobre, Zinc y Molibdeno AS-14 y Boro AS-15); conductividad eléctrica (dS m<sup>-1</sup> a 25°C); nutrientes (Calcio, Potasio, Magnesio, Manganeso, Fosforo y Nitrógeno amoniacal método MELICH (Morgan, 1941)). Se tomaron muestras compuestas de tres puntos dentro del rectángulo del sitio de muestreo (de 0 a 30 cm de profundidad) y se analizaron en el laboratorio de suelos, aguas y plantas del Instituto Tecnológico de Tlajomulco, Jal.

**Cuadro 1** Datos ambientales de los 20 sitios de bosque mesófilo de montaña de un gradiente altitudinal en la Sierra de Cacoma, Talpa, Jalisco.

Sitio	Ubicación de sitios		Variables topográficas					Cobertura		Disturbio		
	Localidad	Latitud N (°)	Longitud W (°)	Posición Topográfica Altitud (m)	Pendiente (°)	Índice de Calor	Radiación	Pedregosidad (%)	Dosel arbóreo (%)	Tocones	Excretas de ganado	
18 Pedazo Grande		20.24181	104.79436	1353	2.7	38.2	-0.01	1.1	0	88	9	2
17 Paso Hondo		20.23694	104.77808	1370	2.1	25.9	-0.12	0.8	64	79	3	14
6 Pedazo Grande		20.24075	104.79492	1381	2.2	37.1	-0.16	0.8	8	78	20	4
7 Pedazo Grande		20.23639	104.79711	1444	2.6	35.6	-0.47	0.7	11	73	0	0
8 Pedazo Grande		20.23464	104.79436	1447	1.6	16.5	-0.04	0.8	8	81	0	0
19 Paso Hondo		20.23269	104.77125	1472	2.5	18.6	0.07	0.9	3	88	10	0
3 Paso Hondo		20.22867	104.76661	1547	1.7	30.7	-0.14	0.9	23	85	0	0
4 Paso Hondo		20.22811	104.76544	1568	1.6	21.9	-0.06	0.7	26	78	3	0
5 Paso Hondo		20.22272	104.76069	1605	1.6	40.2	-0.11	0.7	7	75	2	0
9 Ojo de Agua		20.21486	104.75489	1750	1.1	21.1	-0.06	0.7	0	77	1	1
16 Ojo de Agua		21.21339	104.75706	1755	1.8	21.2	-0.09	0.8	1	91	5	0
1 Ojo de Agua		20.21458	104.75742	1757	1.3	20.5	0.05	0.9	0	85	1	0
2 Ojo de Agua		20.21453	104.75	1760	1.5	24.4	-0.03	0.8	2	91	1	0
12 Ojo de Agua		20.20778	104.74903	1903	1.8	27.5	-0.16	0.6	7	84	0	0
10 Ojo de Agua		20.20908	104.74792	1916	2.1	33	-0.41	0.6	34	84	4	0
11 Ojo de Agua		20.20903	104.74708	1947	1.8	35.3	-0.47	0.7	23	77	1	0
15 Peña Cuervo		20.20928	104.72892	2067	1.9	34.6	-0.48	0.6	20	89	2	0
20 Peña Cuervo		20.21781	104.73625	2077	2.1	31.6	0	1.1	34	85	2	0
13 Peña Cuervo		20.21153	104.72994	2111	2.7	16.5	0.04	1.1	9	82	3	1
14 La Cumbre		20.19283	104.72233	2173	3.9	14.3	-0.02	0.9	15	88	2	2

Posición topográfica: Promedio de los valores de clase asignados a las 10 subparcelas circulares de cada sitio (arroyo de cañada=1, ladera baja=2, ladera media=3, ladera alta=4). Radiación= Radiación incidente directa anual potencial (Rad, MJ · cm<sup>-2</sup> · yr<sup>-1</sup>). Índice de exposición al calor (heat load).

### Análisis de datos

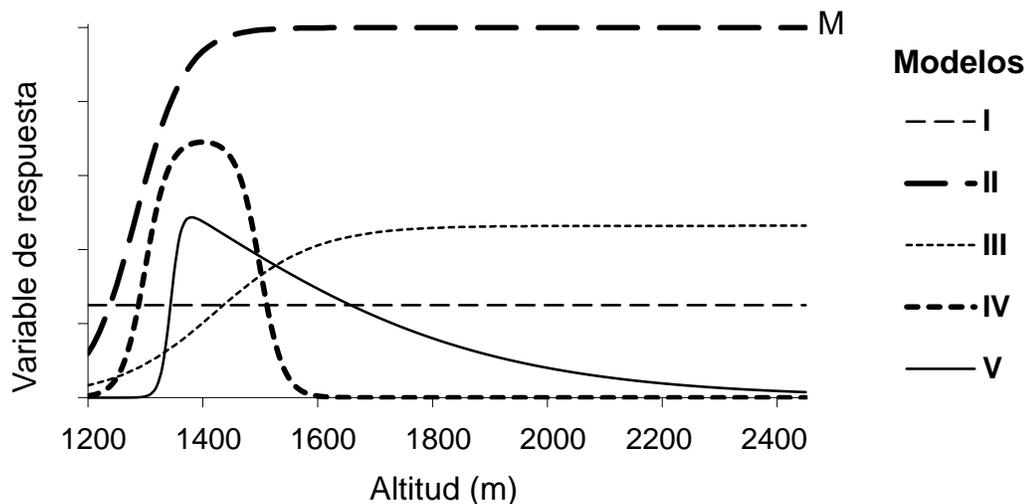
Se determinó la composición y dominancia (en riqueza y en área basal) de familias y especies leñosas por sitio y por piso altitudinal (cada 100 m de cambio altitudinal, de los 1,300 a los 2,200 m). La dominancia de especies en cada piso se evaluó por medio de su área basal y su Índice de Valor de Importancia (IVI= [frecuencia relativa + densidad relativa + área basal relativa]/3, con base en Curtis y McIntosh, 1951). Se determinaron los parámetros estructurales de altura promedio, altura máxima, área basal y densidad de árboles por sitio 0.1 ha.

Para caracterizar las trayectorias de estructura de la vegetación, riqueza y diversidad se evaluó el ajuste de estos parámetros a un conjunto jerárquico de regresiones no lineales

propuesto por Huisman *et al.* (1993), teniendo como variable independiente la altitud en el gradiente (Figura 3). Los modelos de regresión (I-V) de Huisman *et al.* (1993) son aplicables a valores positivos, absolutos o relativos con un límite superior. Donde el Modelo I,  $y = M*(1/(1+e^a))$ , describe una trayectoria constante sin tendencia a lo largo del gradiente altitudinal; modelo II,  $y = M*(1/(1+e^{a+bx}))$ , indica un incremento o disminución en la tendencia donde el máximo es igual al límite superior M; modelo III,  $y = M*(1/(1+e^{a+bx}))*(1/(1+e^c))$ , tiene una tendencia a incrementar o disminuir donde el máximo está por debajo del límite superior M; modelo IV,  $y = M*(1/(1+e^{a+bx}))*(1/(1+e^{-bx}))$ , incremento y disminución a la misma tasa de cambio, es una curva simétrica; modelo V,  $y = M*(1/(1+e^{a+bx}))*(1/(1+e^{c+dx}))$ , incrementando y disminuyendo a diferentes tasas de cambio, una curva sesgada sin persistencia.  $x$  = altitud,  $M$  = máximo valor que puede ser obtenido,  $a$ ,  $b$ ,  $c$ ,  $d$ = parámetros a ser estimados (Figura 3).

Como la estructura y riqueza de un bosque no tiene un límite superior definido, éste límite se asumió como aquel valor máximo alcanzado en el gradiente altitudinal estudiado. Los datos fueron ajustados a los modelos de mayor a menor complejidad, el modelo elegido fue aquel que explica significativamente la mayor cantidad de variación (Huisman *et al.*, 1993; Peña-Claros, 2003; Muñiz-Castro *et al.*, 2006).

Se clasificaron las especies por grupos funcionales de estrategias de dispersión, forma de vida y fenología, así como por sus afinidades fitogeográficas y se analizó la importancia relativa de los grupos a lo largo del gradiente altitudinal. Los cambios en las proporciones de riqueza, densidad y área basal de grupos funcionales (y de afinidad fitogeográfica) de especies leñosas que difieren en forma de vida, tipo de dispersión de semillas, fenología y afinidad fitogeográfica, se analizaron por medio de su ajuste a modelos de regresión logística, con la ecuación:  $y=e(a+b*x)/(1+e(a+b*x))$ , donde “ $y$ ” es una de las variables de respuesta (proporciones de riqueza, densidad o área basal), “ $x$ ” es la variable independiente de altitud sobre el nivel del mar de los sitios, “ $e$ ” es el exponente y “ $a$ ” y “ $b$ ” son constantes (Cuadro 2).



**Figura 3.** Conjunto jerárquico de modelos de regresión (Huisman *et al.*, 1993) utilizado para describir las trayectorias a lo largo del gradiente altitudinal.

Se calculó la diversidad alfa y beta de especies leñosas de las 20 comunidades del gradiente. Para determinar los valores de diversidad alfa se calculó la riqueza específica observada ( $S$ , número de especies por sitio) y la riqueza estimada con el Estimador de Cobertura basado en Abundancia (ACE, *Abundance coverage estimator*, método no paramétrico) (Chao y Lee, 1992; Chao y Yang, 1993; Lee y Chao, 1994). La estructura de la diversidad alfa se evaluó comparando la distribución de especies de acuerdo a su abundancia con gráficos de curvas de rango-abundancia (Whittaker plots) y con los índices de abundancia proporcional: 1) índice de diversidad-equidad de Shannon-Wiener ( $H'$ ) y 2) índice de diversidad-dominancia Recíproco de Simpson ( $1/D$ ). La diversidad beta se midió mediante índices de disimilitud en la composición de especies para cada par de sitios con el índice de Chao-Sørensen basado en estimación de abundancia (Chao *et al.*, 2005). La tendencia de cambio en la diversidad beta a lo largo del gradiente altitudinal se evaluó por medio de regresión lineal con el programa estadístico R (R Core Team, 2014). Con el fin de comparar el reemplazo de especies entre distancias horizontales (entre sitios del mismo piso altitudinal) y entre distancias verticales (entre sitios de diferentes pisos altitudinales) se realizó una serie de regresiones lineales de los índices de diversidad Chao-Sørensen entre pares de sitios

ubicados en la misma franja altitudinal (<100 m de distancia altitudinal entre pares), así como también entre pares de sitios ubicados a diferentes distancias altitudinales (100-199 m, 200-299 m, 300-399 m, 400-499 m, 500-599 m, 600-699 m, 700-799 m) donde los valores de 0 es similitud total y 1 es disimilitud o reemplazo total de especies. Para evaluar la relación de la diversidad beta con las variables ambientales de los sitios se usó el método de ordenación indirecta o fitosociológica de Escalamiento No Métrico Multidimensional (NMS por sus siglas en inglés), usando datos de abundancia de las especies y la medida de distancia Sørensen con el programa PC-ORD 6.0 (McCune y Grace, 2002, McCune y Mefford, 2011). Se utilizó el NMS porque no se limita a considerar una porción de la configuración que se ajusta a una perspectiva limitada especificada por un modelo particular, sino que considera un rango más amplio de estructuras. Este método de ordenación indirecta ha sido efectivo en gradientes simulados aun cuando la diversidad beta es alta, y la técnica es ampliamente utilizada en ecología de comunidades, por lo que los resultados del análisis pueden ser comparables (McCune y Grace, 2002).

La relación de la ordenación de los sitios con una matriz secundaria de 20 variables ambientales se analizó una vez obtenida la ordenación por el NMS. Adicionalmente se realizó un NMS con datos de composición (presencia-ausencia) de especies leñosas >2.5 cm de algunos gradientes altitudinales de BMM de occidente de México Talpa de Allende, (20 sitios, 1300 a 2200 m, presente estudio); La Bufa (1 sitio, 1700 m, Guerrero-Hernández, datos no publicados); Juanacatlán (3 sitios, 2350 a 2360 m, Guerrero-Hernández, datos no publicados); Manantlán, (7 sitios, 1800 a 2100 m, Muñoz-Mendoza 1992); El Tecolote (2 sitios, 1750 a 1850 m, Cuevas-Guzmán 2002); Cuzalapa (8 sitios, 1050 a 1484 m, Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2003); Cerro Grande (3 sitios, 2100 a 2300 m, Muñoz-Mendoza 1992); Oyamel (5 sitios: Cacoma 2170 m, Atenguillo 2226 m, Cuale 2366, Manantlán 2610 m y Nevado de Colima 2946 m, Cuevas-Guzmán *et al.*, 2011); Coalcomán (9 sitios, 1320 a 1645 m, Sahagún-Godínez 2004); al oriente de México en Veracruz (6 sitios, 1250 a 2050 m, Williams-Linera *et al.*, 1996) y 16 sitios de bosque templado de latifoliadas del Este de Estados Unidos Sureste de EUA (4 sitios, 50 a 200 m, Dyer 2006) y Noreste de EUA (8 sitios, 300 a 1000 m, Keddy y Drummond 1996, y 4 sitios, 300 a 500 m, Dyer 2006) con el fin de analizar la similitud en composición de especies y su relación con sus ubicaciones altitudinales y geográficas, debido a que estos bosques templados comparten cierto número de especies y géneros con los BMM

de México. En esta ordenación se incluyeron un total de 80 sitios y 365 especies que representan 199 géneros.

El dendrograma fue obtenido utilizando medidas de distancia Sørensen (Bray-Curtis) con datos de beta flexible (beta= -0.25) como método de ligamiento (McCune y Grace, 2002). El Análisis de Especies Indicadoras (ISA por sus siglas en inglés) fue utilizado como criterio objetivo y cuantitativo para cortar el dendrograma resultante del agrupamiento jerárquico. El agrupamiento fue flexible con el menor promedio del valor obtenido de  $p$  junto con el número más alto obtenido de especies indicadoras lo que dio los sustentos para elegir el número adecuado de grupos (McCune y Grace, 2002).

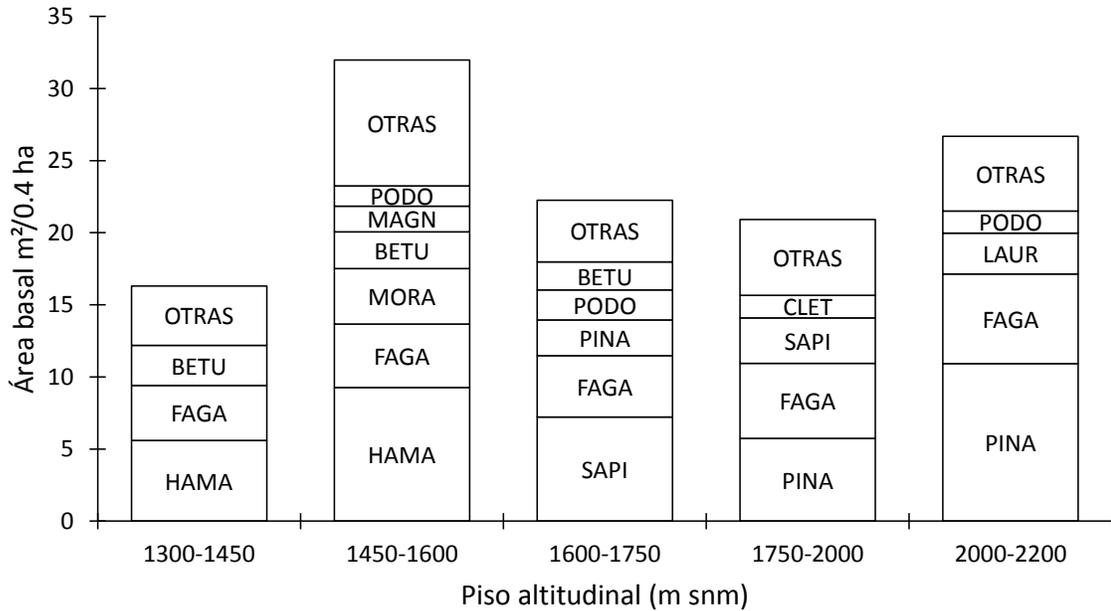
El Análisis de Especies Indicadoras muestra las especies más representativas en cada uno de los grupos detectados en el análisis de agrupamiento y NMDS (McCune y Grace 2002). Este análisis arroja el valor indicativo y la significancia estadística utilizando la técnica de Monte Carlo basado en 4999 aleatorizaciones. Las diferencias en la composición de especies entre los grupos de los sitios fue probada mediante el Procedimiento de Permutación Multi-Respuesta (MRPP por sus siglas en inglés) (McCune y Grace, 2002). La prueba estadística (T) describe la separación entre grupos (valores negativos reflejan separaciones mayores) y la probabilidad corregida dentro de un grupo ( $\Delta$ ). Cuando todas las especies dentro de un grupo son idénticas,  $\Delta$  alcanza su valor mayor ( $\Delta=1$ ). Cuando la heterogeneidad entre grupos iguala el nivel esperado al azar entonces ( $\Delta=0$ ) y cuando existe mayor heterogeneidad dentro de los grupos que el nivel esperado al azar entonces ( $\Delta<0$ ). En el Procedimiento de Permutación Multi-Respuesta el valor de  $p$  es dado para cada prueba de comparación grupal. Se utilizó el programa computacional PC-ORD (McCune y Grace, 2002).

## RESULTADOS

### Composición y distribución de familias y especies

En el total de las dos hectáreas muestreadas (la suma de 20 sitios de 0.1 ha c/u) la flora vascular leñosa mayor a 2.5 cm de DAP a lo largo del gradiente altitudinal comprendió 3870 individuos de 101 especies que corresponden a 88 géneros dentro de 50 familias (Apéndice 1). En todo el gradiente altitudinal la mayor riqueza de especies correspondió a las familias Asteraceae (8 spp.), Fagaceae (6 spp.), Euphorbiaceae (5 spp.), Primulaceae, Moraceae y Fabaceae (4 spp. c/u), Araliaceae, Betulaceae, Lauraceae, Malvaceae, Melastomataceae, Pentaphragmataceae, Pinaceae y Rubiaceae (3 spp. c/u).

Se observaron cambios importantes en la distribución de familias de plantas leñosas a lo largo del gradiente altitudinal, y la dominancia de las familias por su riqueza de especies no fue la misma que por su área basal (Figuras 4 y 10). La dominancia en área basal por familia si cambió a lo largo del gradiente altitudinal (Figura 4): en los dos pisos inferiores (1300-1450 y 1450-1600 m) la familia que dominó en área basal fue Hamamelidaceae, representada por sólo una especie (*Matudaea trinervia*), con áreas basales de 5.6 y 9.3 m<sup>2</sup>/0.4 ha, respectivamente; en el piso intermedio (1600-1750 m) dominó la familia Sapindaceae, representada por una sola especie también: *Acer saccharum*, con un área basal de 7.2 m<sup>2</sup>/0.4 ha; los dos pisos altitudinales superiores (1750-2000 y 2000-2200 m) fueron dominados por la familia Pinaceae, representada por tres especies (*Abies jaliscana*, *Pinus douglasiana* y *Pinus herrerae*), con áreas basales de 5.7 y 10.9 m<sup>2</sup>/0.4 ha, respectivamente. La familia Fagaceae fue la segunda en dominancia en área basal a lo largo de todo el gradiente altitudinal, mientras que otras familias importantes en área basal fueron, para los pisos inferiores, Betulaceae, Moraceae y Magnoliaceae, y para los pisos superiores, Podocarpaceae, Clethraceae y Lauraceae.

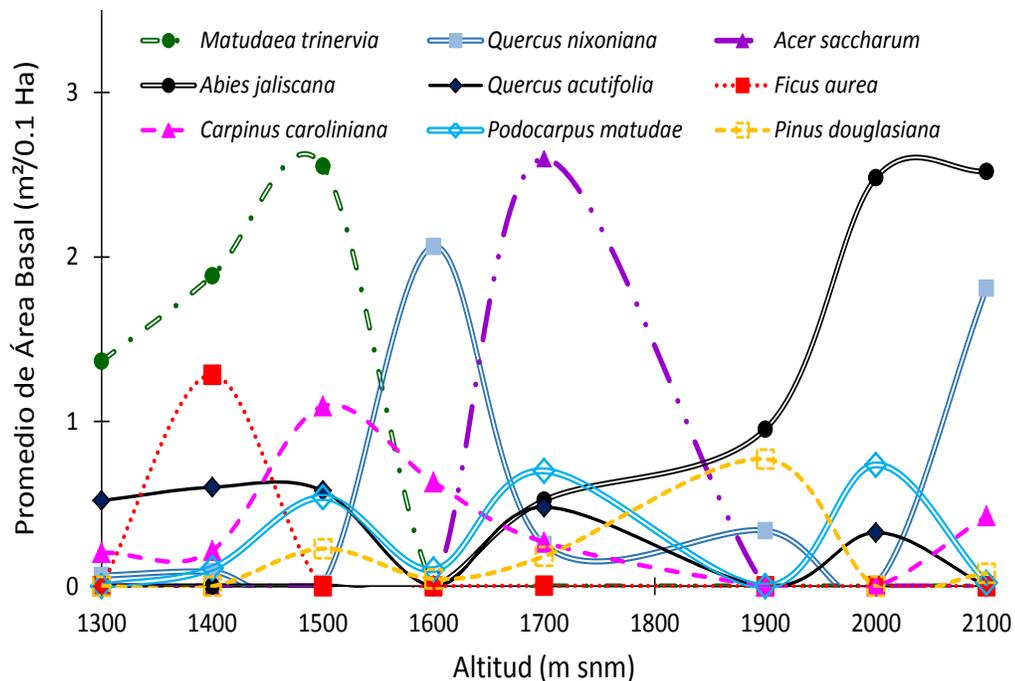


**Figura 4.** Dominancia en área basal por familia por piso altitudinal (0.4 ha) a lo largo de un gradiente altitudinal en la Sierra Cacoma, Talpa, Jalisco. Cada piso fue compuesto de cuatro sitios de 0.1 ha. (HAMA=Hamamelidaceae, FAGA= Fagaceae, BETU= Betulaceae, MORA= Moraceae, MAGN= Magnoliaceae, PODO= Podocarpaceae, SAPI= Sapindaceae, PINA= Pinaceae, CLET= Clethraceae, LAUR= Lauraceae).

Las especies leñosas dominantes a lo largo del gradiente altitudinal definidas como las de mayor área basal en al menos uno de los pisos altitudinales, fueron: *Matudaea trinervia* (Hamamelidaceae), *Quercus nixoniana* (Fagaceae), *Acer saccharum* (Sapindaceae) y *Abies jaliscana* (Pinaceae) (Figura 5). Las especies codominantes fueron definidas como las que tuvieron la segunda mayor área basal en al menos uno de los pisos altitudinales, y fueron: *Quercus acutifolia* (Fagaceae), *Ficus aurea* (Moraceae), *Carpinus caroliniana* (Betulaceae), *Podocarpus matudae* (Podocarpaceae) y *Pinus douglasiana* (Pinaceae). La dominancia de estas especies (dominantes y codominantes) se alternó entre los diferentes pisos altitudinales. La especie dominante de los pisos inferiores (1300-1550 m) fue *Matudaea trinervia*, seguida por *Ficus aurea*, *Carpinus caroliniana*, *Quercus acutifolia* y *Podocarpus matudae*. En los pisos intermedios (1550-1850 m) las que alternaron su dominancia son *Quercus nixoniana* (a 1600 m) y *Acer saccharum* (a 1700 m), como segundas en dominancia fueron *Carpinus caroliniana*, *Podocarpus matudae* y *Quercus acutifolia*. Finalmente en los pisos altos (1850-

2200 m) la única especie dominante fue *Abies jaliscana* y como codominantes fueron *Pinus douglasiana* (a 1900 m), *Podocarpus matudae* y *Quercus acutifolia* (a 2000 m) y *Quercus nixoniana* y *Carpinus caroliniana* (a 2100 m).

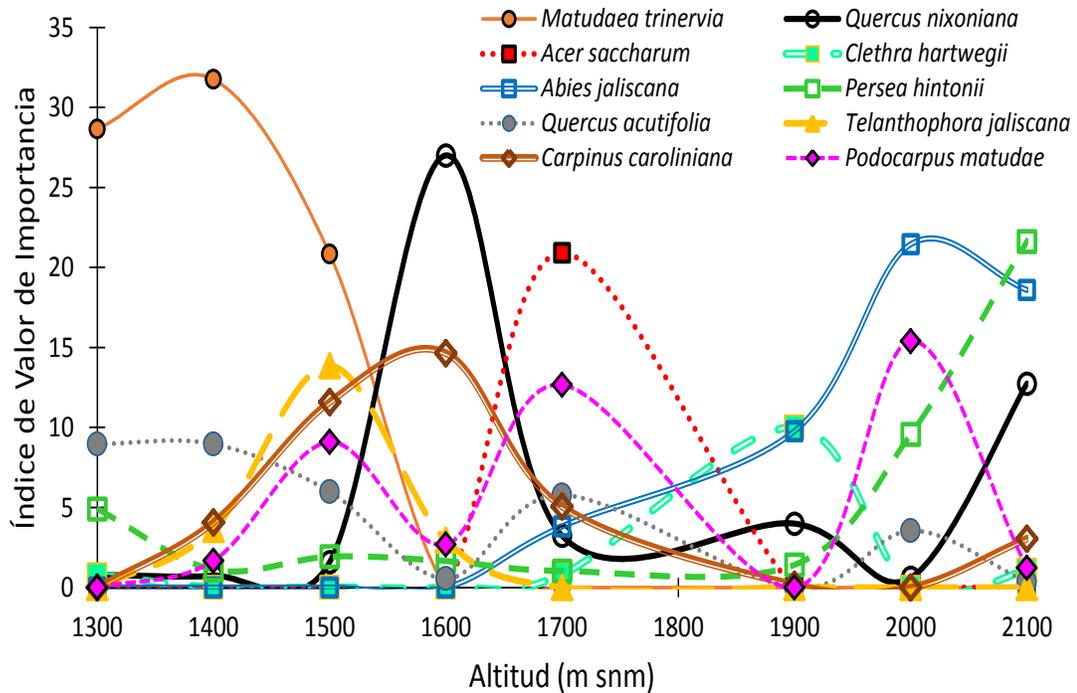
Las especies dominantes o codominantes en área basal que tuvieron un rango de distribución amplio, que en general abarcó todo o casi todo el gradiente altitudinal, fueron: *Carpinus caroliniana* (1300-2200 m), *Quercus acutifolia* (1300-2200 m), *Podocarpus matudae* (1400 a 2200 m) y *Pinus douglasiana* (1500-2200 m) (Figura 5). Las especies dominantes y codominantes que en general presentaron un rango de distribución estrecho a lo largo del gradiente altitudinal estudiado fueron *Matudaea trinervia* (1300-1600 m), *Ficus aurea* (1400-1800 m) y *Acer saccharum* (1700-1800 m). *Abies jaliscana* presentó un rango de distribución de los 1700 a los 2200 m. La dominancia y frecuencia de *Quercus acutifolia* fue alta en los pisos altitudinales inferiores y fue disminuyendo paulatinamente conforme aumenta la altitud, lo contrario ocurrió con *Abies jaliscana* cuya dominancia fue aumentando desde las partes medias del gradiente hacia las partes altas.



**Figura 5.** Promedios de área basal de las especies dominantes y codominantes en función del piso altitudinal. Las especies dominantes que tuvieron la mayor área basal en al menos un piso altitudinal fueron: *M. trinervia*, *Q. nixoniana*, *A. saccharum* y *A. jaliscana*, mientras que las

demás especies, las codominantes, tuvieron la segunda mayor área basal en al menos un piso altitudinal *F. aurea*, *Q. acutifolia*, *C. caroliniana*, *P. matudae*, *P. douglasiana*.

Tomando en cuenta el Índice de Valor de Importancia (IVI) en lugar del área basal, para considerar además del área basal relativa, la densidad y la frecuencia relativas, se obtuvo que las especies dominantes en IVI (las especies definidas como las de mayor IVI en al menos uno de los pisos altitudinales), fueron: *Matudaea trinervia* (Hamamelidaceae), *Quercus nixoniana* (Fagaceae), *Acer saccharum* (Sapindaceae), *Clethra hartwegii* (Clethraceae), *Abies jaliscana* (Pinaceae) y *Persea hintonii* (Lauraceae) (Figura 6). Las especies codominantes fueron definidas como las que tuvieron el segundo mayor IVI en al menos uno de los pisos altitudinales, y fueron: *Quercus acutifolia* (Fagaceae), *Telantophora jaliscana* (Asterceae), *Carpinus caroliniana* (Betulaceae), *Podocarpus matudae* (Podocarpaceae) y *Abies jaliscana* (Pinaceae). La dominancia de estas especies (dominantes y codominantes) se alternó entre los diferentes pisos altitudinales. La especie dominante de los pisos inferiores (1300-1550 m) fue *Matudaea trinervia*, seguida por *Quercus acutifolia* y *Telantophora jaliscana*; en los pisos intermedios (1550-1850 m) las que alternaron su dominancia son *Quercus nixoniana* (a 1600 m) y *Acer saccharum* (a 1700 m), seguidas por *Carpinus caroliniana* y *Podocarpus matudae*; finalmente en los pisos altos (1850-2200 m) la dominancia se alternó entre *Clethra hartwegii* (a 1900 m), *Abies jaliscana* (1900 y 2000 m) y *Persea hintonii* (2100 m) y como codominantes fueron *Quercus nixoniana* (1900 m), *Podocarpus matudae* (2000 m) y *Abies jaliscana* (a 2100 m).



**Figura 6.** Índice de Valor de Importancia (IVI) de las especies dominantes y codominantes en función del piso altitudinal. Las especies dominantes que tuvieron la mayor área basal en al menos un piso altitudinal fueron: *M. trinervia*, *Q. nixoniana*, *A. saccharum*, *C. hartwegii*, *A. jaliscana* y *Persea hintonii*; mientras que las demás especies, las codominantes, tuvieron el segundo mayor IVI en al menos un piso. *Q. acutifolia*, *T. jaliscana*, *C. caroliniana* y *P. matudae*.

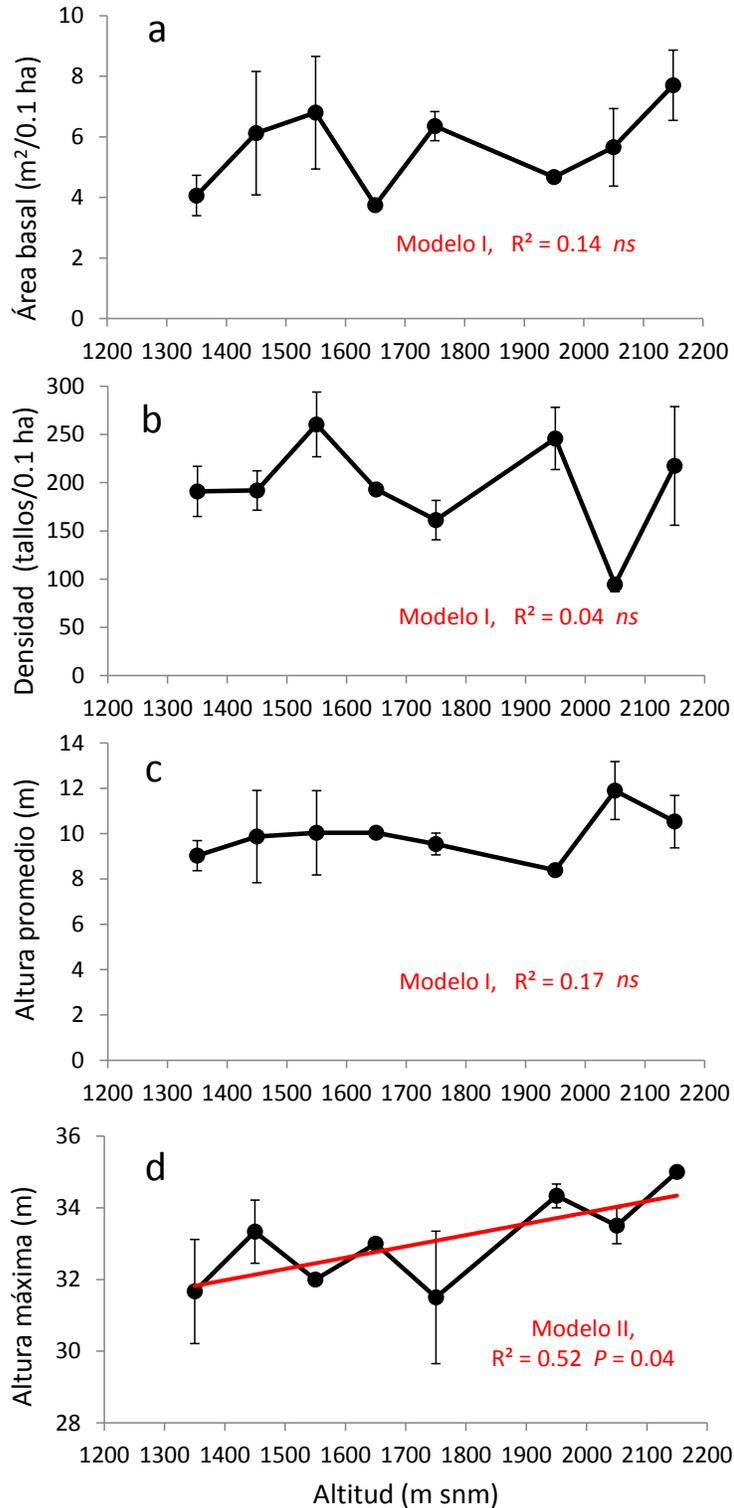
### Estructura de las comunidades

Error! Bookmark not defined.

El área basal promedio de todos los 20 sitios del gradiente fue de 5.7 m<sup>2</sup>/0.1 ha (máxima de 10.2 m<sup>2</sup>/0.1 ha, mínima de 3.0 m<sup>2</sup>/0.1 ha), la densidad promedio fue de 193.5 ind/0.1 ha (máxima 298 ind/0.1 ha, mínima 87 ind/0.1 ha), la altura promedio los árboles > 2.5 cm DAP fue de 9.7 m y la altura máxima fue de 35 m (Cuadro 2). Las variables estructurales de densidad de individuos (tallos >2.5 cm DAP/0.1 ha), área basal (m<sup>2</sup> /0.1 ha) y altura promedio (m) de especies leñosas no tuvieron una tendencia de cambio significativa a lo largo del gradiente altitudinal, se ajustaron al Modelo I “constante” del conjunto de modelos de Huisman (Cuadro 3, Figura 7 a, b y c). La altura máxima (m) presentó una tendencia de aumento significativa hacia los pisos altitudinales mayores, ajustándose al modelo II (R<sup>2</sup>= 0.52, P= 0.04, Figura 7 d).

**Cuadro 2.** Valores de la estructura y diversidad alfa (de especies leñosas > 2.5 cm de DAP) de 20 sitios de 0.1 ha con bosque mesófilo de montaña, localizados a lo largo de un gradiente altitudinal en la Sierra de Cacoma, Talpa, Jalisco.

Sitios de muestreo		Estructura				Diversidad alfa								
Sitio	Localidad	Altitud (m)	Altura promedio (m)	Altura Máxima (m)	Densidad (tallos/0.1 ha)	Área basal (m <sup>2</sup> /0.1 ha)	Riqueza observada (núm. de spp/0.1 ha)	Singletons	Doubletons	Únicos	Duplicados	Riqueza estimada (ACE)	Shannon-W. (H)	Simpson Inv. (1/D)
18	Pedazo Grande	1353	8.3	32	208	4.9	15	6	0	6	2	23	1.6	3
17	Paso Hondo	1370	9.4	29	140	4.4	31	15	6	20	4	56	2.6	8.1
6	Pedazo Grande	1381	9.4	34	225	6.5	15	5	1	5	2	20	1.8	3.9
7	Pedazo Grande	1444	9.5	32	219	10.2	19	7	4	7	6	26	1.6	2.9
8	Pedazo Grande	1447	11.2	35	152	5.3	12	3	3	5	2	15	1.7	3.8
19	Paso Hondo	1472	8.9	33	205	4	20	9	0	10	2	33	1.8	3.5
3	Paso Hondo	1547	9.1	32	227	3	26	8	4	9	6	34	2.2	4.6
4	Paso Hondo	1568	11	32	294	4.7	21	6	2	7	4	28	1.7	2.9
5	Paso Hondo	1605	10	33	193	8.9	30	8	4	11	6	36	2.8	10.7
9	Ojo de Agua	1750	11.4	35	117	6.9	15	2	1	5	1	16	2.3	7.4
16	Ojo de Agua	1755	10.1	34	163	4.9	23	6	5	8	5	29	2.6	9.8
1	Ojo de Agua	1757	7.4	30	215	3.7	25	9	3	12	1	37	2.4	6.1
2	Ojo de Agua	1760	9.3	27	150	4	27	10	5	13	4	38	2.7	9.6
12	Ojo de Agua	1903	8	34	187	4.4	28	9	5	11	4	39	2.8	13.5
10	Ojo de Agua	1916	9.2	34	253	8.7	29	5	5	9	5	32	2.9	12.6
11	Ojo de Agua	1947	8	35	298	7.4	29	6	3	9	3	32	2.7	10.8
15	Peña Cuervo	2067	10.6	33	102	5.7	17	7	2	8	4	27	2	4.4
20	Peña Cuervo	2077	13.2	34	87	4.1	19	9	2	10	3	36	2.4	8.2
13	Peña Cuervo	2111	12.2	35	156	6.9	22	11	1	13	0	40	2.3	6.9
14	La Cumbre	2173	8.9	35	279	5.4	15	3	2	4	4	17	1.8	3.9



**Figura 7.** Área basal, densidad de tallos, altura media y altura máxima de especies leñosas en función del gradiente altitudinal de BMM en Sierra de Cacoma, Talpa, Jalisco (promedios  $\pm$  error estándar).

**Cuadro 3.** Resultados del ajuste a los modelos de regresión jerárquicos (Huisman *et al.*, 1993) aplicado a variables estructurales y de diversidad alfa de los 20 sitios de bosque mesófilo de montaña del gradiente altitudinal de la Sierra de Cacoma, Talpa, Jalisco.

	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	R <sup>2</sup>	<i>P</i>	Sign.	Modelo*
Área Basal (m <sup>2</sup> /ha)							ns	Modelo I
Densidad (ind/ha)							ns	Modelo I
Altura promedio (m)							ns	Modelo I
Altura máxima (m)	0.954	-0.0001			0.52	<b>0.04</b>	*	Modelo II
Riqueza observada (S)							ns	Modelo I
ACE							ns	Modelo I
Índice de Shannon-W. (H <sup>^</sup> )	4.83	0.0039	-29.63	0.013	0.51	<b>0.008</b>	**	Modelo V
Índice de Simpson (1/D)	7.81	0.0049	-33.39	0.016	0.58	<b>0.002</b>	**	Modelo V
Número de singletons							ns	Modelo I
Número de doubletons							ns	Modelo I
Número de únicos							ns	Modelo I
Número de duplicados							ns	Modelo I

\*Modelo con el mejor ajuste. Modelo I:  $y = M*(1/(1+e^a))$ , trayectoria constante; modelo II:  $y = M*(1/(1+e^{a+bx}))$ , indica un incremento en la tendencia; modelo V,  $y = M*(1/(1+e^{a+bx}))*1/(1+e^{c+dx})$ , incremento y disminución a diferentes tasas de cambio, curva sesgada.

El espectro de formas de crecimiento de especies leñosas a lo largo de todo el gradiente altitudinal consistió en 71 especies de árboles (70.3% del total de 101 especies), 26 de arbustos (25.7%) y 4 de trepadoras (3.96%). Mientras que por estrategia de dispersión se observaron 64 especies endozoócoras (63.4%), 22 anemócoras (21.8%) y 15 auto-sinzoócoras (14.9%). En cuanto al comportamiento fenológico (perennes o deciduas), se encontraron 81 especies angiospermas perennes (80.2%), 10 deciduas en invierno (9.9%), 6 deciduas en primavera (5.94%) y 4 coníferas perennes (3.96%). Finalmente en cuanto a la afinidad fitogeográfica se encontraron 53 especies con afinidad neotropical (52.5%), 28 boreotropicales (27.7%) y 17 holárticas (16.8%).

De acuerdo a los análisis de regresión logística, teniendo como variable independiente a la altitud y como variable de respuesta a las proporciones de riqueza de especies, densidad de individuos (tallos) y área basal, éstos parámetros clasificados por formas de vida (árbol, arbusto y liana) no tuvieron cambios significativos a lo largo del gradiente altitudinal (Figura

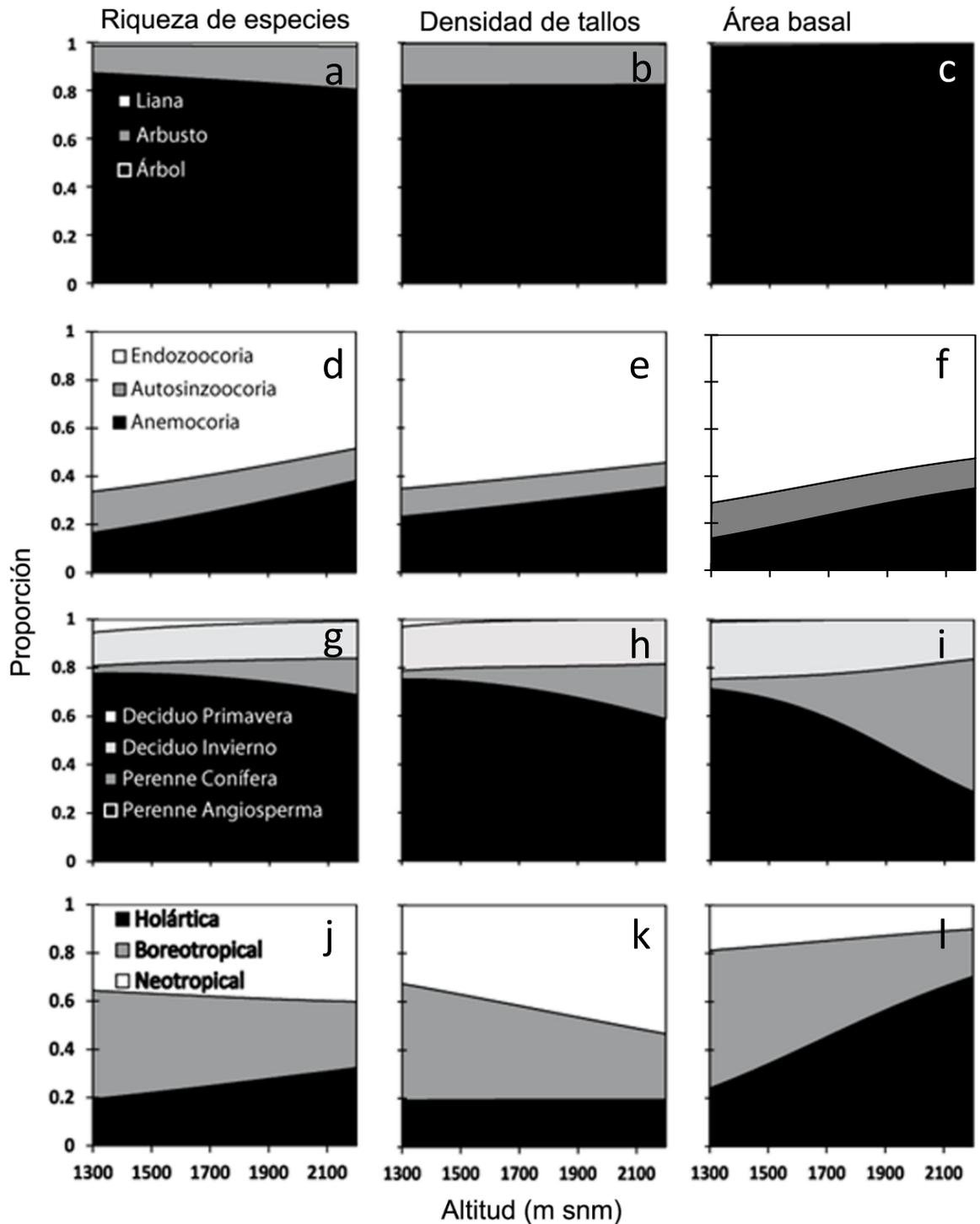
8, Cuadro 4). Del total de área basal de las tres formas de crecimiento, el área basal de los árboles osciló entre 94.2 y 99 % en todo el gradiente altitudinal. Todos los sitios tuvieron menos del 2% de área basal conformada por los arbustos, excepto dos sitios, el sitio de 1547 m snm, que tuvo un 5.7% y el sitio de 1947 m snm que tuvo un 2.4 %. Por el tipo de dispersión se observó que la proporción de riqueza de especies anemócoras aumentó significativamente ( $R^2=0.35$ ,  $P=0.006$ ) a lo largo del gradiente altitudinal (aumentó de 17 a 38 %), mientras que la de especies endozoócoras disminuyó hacia las partes altas ( $R^2=0.31$ ,  $P=0.011$ ) y la de auto-sinzoócoras permaneció relativamente estable. Por grupos de acuerdo a su fenología, las perennes coníferas fueron las únicas que presentaron un cambio significativo de aumento en riqueza de especies hacia los pisos de mayor altitud ( $R^2=0.57$ ,  $P=0.00001$ ). Por afinidad fitogeográfica sólo el grupo de las especies holárticas aumentaron significativamente en riqueza hacia las altitudes mayores ( $R^2=0.38$ ,  $P=0.004$ ), mientras que el de las especies boreotropicales presentó una tendencia marginalmente no significativa a disminuir en riqueza hacia las partes altas ( $R^2=0.17$ ,  $P=0.074$ ).

En cuanto a la densidad de tallos por especie no hubo cambios significativos a lo largo del gradiente altitudinal en ningún grupo, excepto en las perennes coníferas que aumentaron su densidad significativamente ( $R^2=0.25$ ,  $P=0.024$ ) hacia las mayores altitudes.

En cuanto al área basal si se detectaron más cambios significativos a lo largo del gradiente altitudinal para varios grupos, excepto para las tres formas de vida (árboles, arbustos y trepadoras) que no cambiaron conforme a la altitud. En cuanto al tipo de dispersión, las anemócoras presentaron un aumento en área basal con la altitud ( $R^2=0.34$ ,  $P=0.007$ ), las autosinzoócoras no tuvieron cambios y las endozoócoras disminuyeron en área basal conforme aumentó la altitud ( $R^2=0.39$ ,  $P=0.003$ ). En cuanto a grupos fenológicos, el grupo de especies angiospermas perennes presentó una marcada disminución en área basal hacia las altitudes mayores ( $R^2=0.28$ ,  $P=0.016$ ), mientras que las coníferas perennes presentaron un patrón contrario al aumentar su área basal hacia las partes altas ( $R^2=0.72$ ,  $P<0.001$ ). El grupo de especies holárticas aumentó en área basal hacia las altitudes mayores ( $R^2=0.34$ ,  $P=0.007$ ), mientras que el de las especies boreotropicales disminuyó hacia estas altitudes ( $R^2=0.25$ ,  $P=0.025$ ) y el de las especies neotropicales no tuvo cambios significativos a lo largo del gradiente.

**Cuadro 4.** Valores de los parámetros (a,b), coeficiente de determinación (R<sup>2</sup>) y nivel de significancia (P) del modelo de regresión logística de variables estructurales en respuesta a la altitud. Variable independiente: altitud; variables dependientes: riqueza de especies, densidad de individuos y área basal por grupo funcional o fitogeográfico.

Ecuación Logística $y=e(a+b*x)/(1+e(a+b*x))$					
	a	b	R <sup>2</sup>	P	Significancia
<b>Riqueza de especies</b>					
Anemócoras	-3.21	0.001239	0.35	<b>0.006</b>	**
Autosinozócoras	-1.11	-0.000344	0.03	0.47	ns
Endozoócoras	1.86	-0.000876	0.31	<b>0.011</b>	*
Árboles	2.66	-0.000564	0.05	0.342	ns
Arbustos	-2.86	0.000609	0.04	0.376	ns
Lianas	-4.41	0.000124	0	0.924	ns
Perennes angiospermas	2.21	-0.000634	0.12	0.129	ns
Perennes coníferas	-5.98	0.001943	0.57	<b>0</b>	**
Deciduas en invierno	-1.93	0.000106	0	0.84	ns
Deciduas en primavera	0.15	-0.002286	0.09	0.19	ns
Holárticas	-2.38	0.000738	0.38	<b>0.004</b>	**
Boreotropicales	0.95	-0.000883	0.17	0.074	ns
Neotropicales	-0.84	0.000189	0.01	0.665	ns
<b>Densidad de individuos por especie</b>					
Anemócoras	-2.04	0.000654	0.04	0.411	ns
Autosinozócoras	-1.79	-0.000182	0.01	0.762	ns
Endozoócoras	1.34	-0.000531	0.03	0.477	ns
Árboles	1.53	0.000005	0	0.996	ns
Arbustos	-1.52	-0.000035	0	0.973	ns
Lianas	-6.19	0.000497	0.01	0.727	ns
Perennes angiospermas	2.5	-0.000949	0.09	0.195	ns
Perennes coníferas	-6.39	0.002365	0.25	<b>0.024</b>	*
Deciduas en invierno	-1.45	-0.000003	0	0.997	ns
Deciduas en primavera	2.54	-0.004581	0.13	0.124	ns
Holárticas	-1.38	-0.000023	0	0.961	ns
Boreotropicales	1.34	-0.001067	0.11	0.158	ns
Neotropicales	-1.87	0.000894	0.09	0.194	ns
<b>Área Basal</b>					
Anemócoras	-4.52	0.002368	0.34	<b>0.007</b>	**
Autosinozócoras	-1.57	0.000197	0.005	0.774	ns
Endozoócoras	4.82	0.003146	0.39	<b>0.003</b>	*
Árboles	3.31	0.00073	0.02	0.533	ns
Arbustos	-3.25	-0.000779	0.02	0.521	ns
Lianas	-9.29	0.000539	0.01	0.697	ns
Perennes angiospermas	4.06	-0.002219	0.28	<b>0.016</b>	*
Perennes coníferas	-8.08	0.003836	0.72	<b>0</b>	***
Deciduas en invierno	-0.4	-0.000521	0.01	0.613	ns
Deciduas en primavera	0.73	-0.0041	0.12	0.132	ns
Holárticas	-4.09	0.002281	0.34	<b>0.007</b>	**
Boreotropicales	2.81	-0.001907	0.25	<b>0.025</b>	*
Neotropicales	-0.37	-0.00082	0.04	0.387	ns

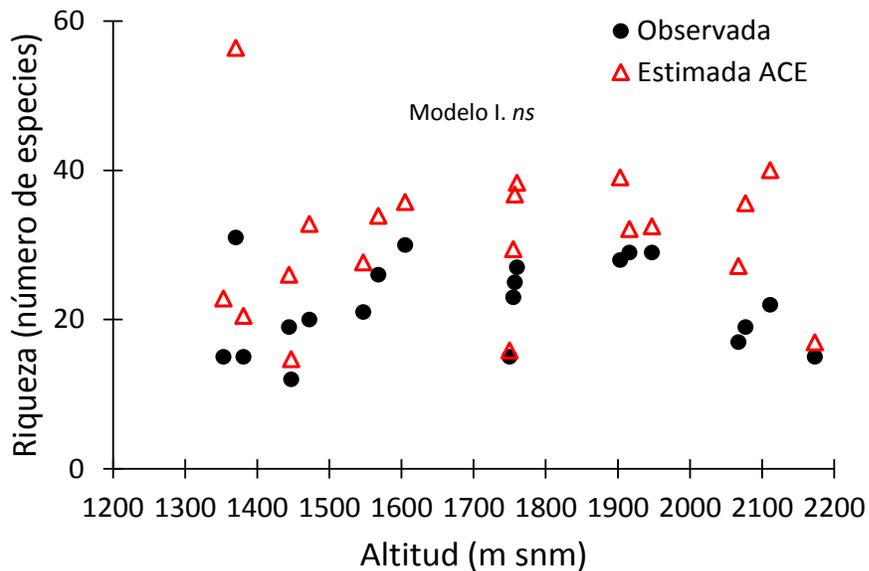


**Figura 8.** Cambios en las proporciones de riqueza, densidad y área basal de grupos funcionales (y de afinidad fitogeográfica) de especies leñosas que difieren en forma de vida, tipo de dispersión de semillas, fenología y afinidad fitogeográfica.

**Diversidad alfa**Error! Bookmark not defined.

**Riqueza de familias y especies**Error! Bookmark not defined.

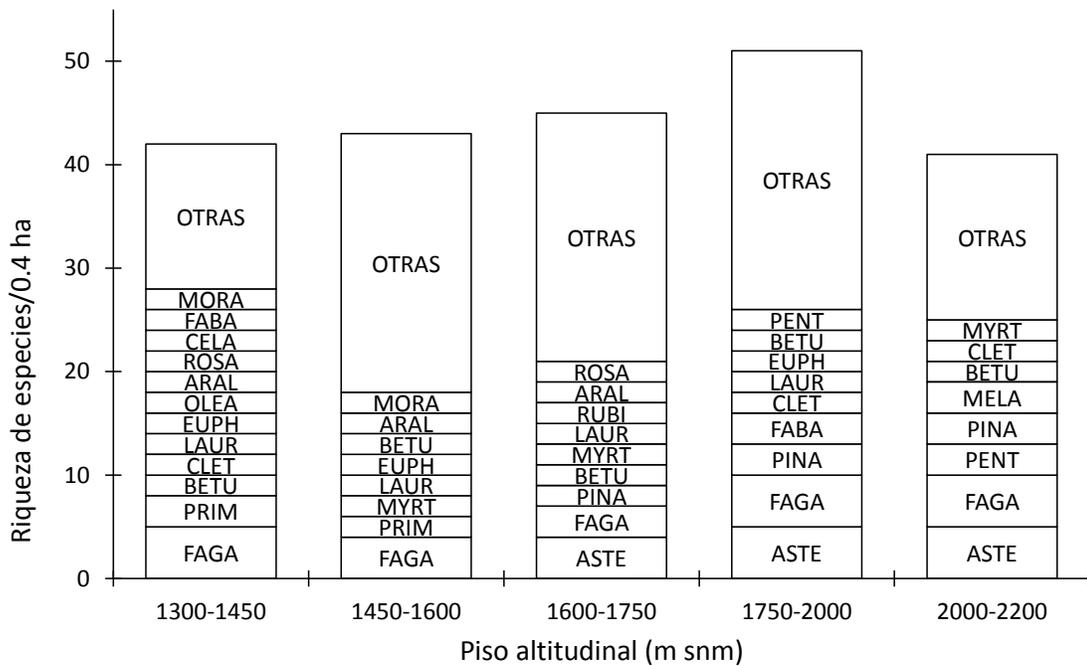
La riqueza de especies observada a lo largo del gradiente altitudinal tuvo un promedio de 22 especies por sitio de 0.1 ha con un mínimo de 12 y un máximo de 31 (Cuadro 2, Figura 9), mientras que la riqueza estimada por medio del Estimador de Cobertura basado en Abundancia tuvo un promedio de 31, con un mínimo de 15 y un máximo de 56. El sitio con menor riqueza observada (12 spp.) y estimada (15 spp.) fue un bosque a una altitud de 1447 m dominado por *Ficus aurea*, *Matudaea trinervia*, *Q. insignis* y *Q. nixoniana*, mientras que el sitio con mayor riqueza observada (31 spp.) y estimada (56 spp.) fue un bosque a una altitud de 1370 m con disturbio moderado (ubicado a 20 m de la carretera Talpa-Tomatlán) dominado por *Alnus acuminata*, *Quercus acutifolia* y *Matudaea trinervia*. Éste último sitio presentó una riqueza estimada casi el doble de la observada debido a su gran cantidad de especies raras (9 singletons, 6 doubletons, 20 únicas y 4 duplicadas). Ni la riqueza observada ni la riqueza estimada tuvo una tendencia de cambio significativa a lo largo del gradiente de acuerdo al ajuste de modelos de regresión de Huisman *et al.* (1993), sino que fueron constantes (Modelo I, Cuadro 3).



**Figura 9.** Distribución de la riqueza observada y de la riqueza estimada con el Estimador de Cobertura basado en Abundancia (ECA) a lo largo del gradiente altitudinal.

La riqueza de especies por familia por piso altitudinal de 0.4 ha tuvo un promedio de 44 especies, y mostró una tendencia de cambio a lo largo del gradiente altitudinal. La riqueza máxima fue de 51 especies en el piso intermedio superior (de 1750-2000 m), reduciéndose a un mínimo de 41 especies en el piso más alto (de 2000-2200 m) y a 42 especies en el piso más bajo (de 1300-1450) (Figura 10).

La riqueza de familias a lo largo del gradiente altitudinal fue de 30 familias en promedio por piso altitudinal (cada piso de 0.4 ha correspondientes a cuatro sitios de 0.1 ha por piso), con un mínimo de 24 familias (piso de 2000-2200 m) y un máximo de 34 (piso de 1750-2000 m) (Apéndice 1). Al igual que la riqueza de especies, hubo una tendencia de cambio a lo largo del gradiente altitudinal, con un incremento de riqueza en los pisos de altitud intermedia (33-34 familias, 1450-2000 m), reduciéndose en el piso más alto (24 familias, 2000-2200 m) y en el más bajo (26 familias, 1300-1450 m).

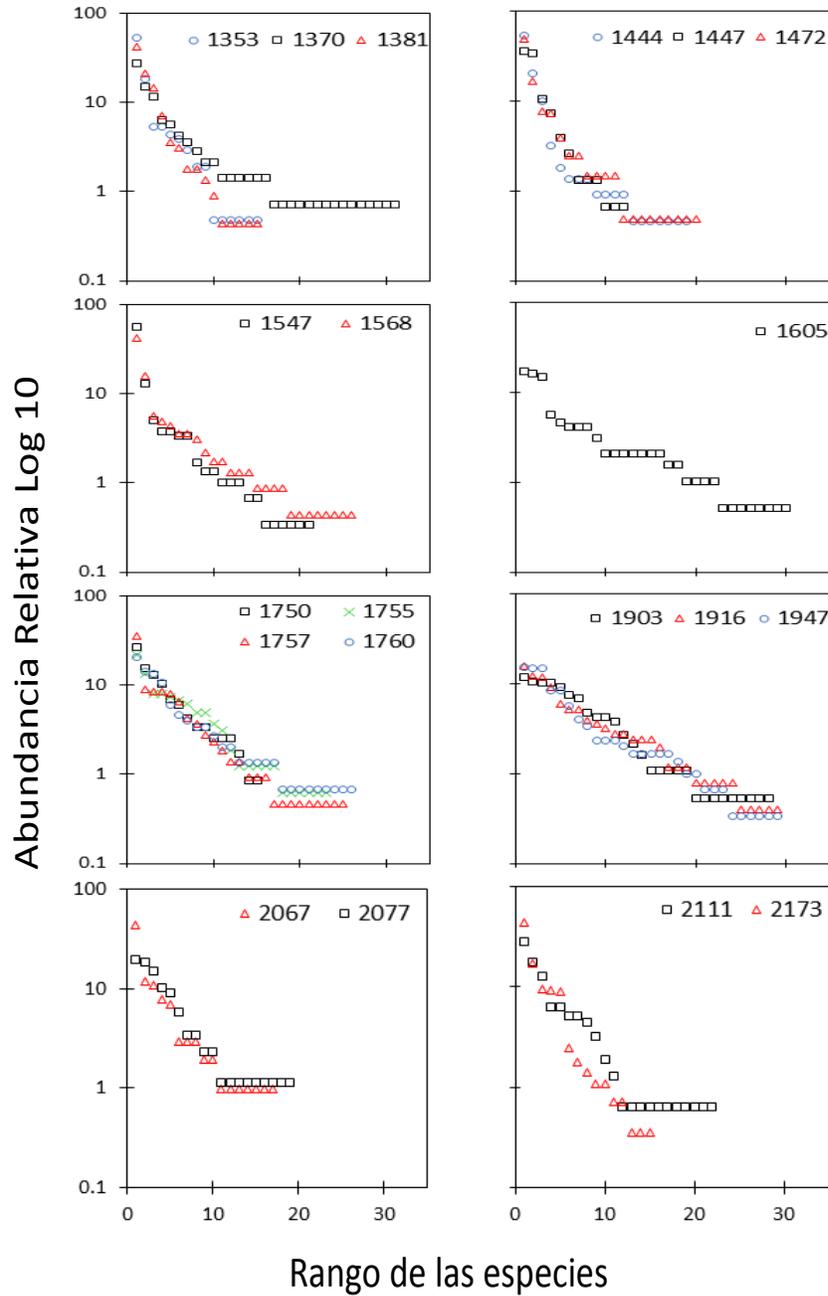


**Figura 10.** Riqueza específica de las familias (con dos o más especies) por piso altitudinal (0.4 ha) a lo largo de un gradiente en la Sierra Cacoma, Talpa, Jalisco. Cada piso fue compuesto de cuatro sitios de 0.1 ha. Otras = Familias con una especie.

La familia de especies leñosas que más contribuyó en riqueza de especies y presencia a lo largo de casi todo el gradiente altitudinal fue Fagaceae, excepto en el piso intermedio de 1600-1750 m en el que presentó 3 spp. y fue superada por la familia Asteraceae con 4 spp. No obstante, en los dos pisos altitudinales superiores Fagaceae compartió su dominancia en riqueza también con la familia Asteraceae. Después de estas dos familias, otras que destacaron con una riqueza de tres especies por piso altitudinal fueron Primulaceae (en los dos pisos inferiores), Pinaceae, Pentaphragaceae y Melastomataceae (en los pisos superiores), o que tuvieron dos especies por piso y presencia en al menos tres pisos altitudinales fueron Lauraceae, Betulaceae, Clethraceae, Myrtaceae, Araliaceae, Euphorbiaceae, o que tuvieron presencia en dos pisos fueron Moraceae, Fabaceae y Rosaceae.

***Estructura de la diversidad alfa: Distribución de la abundancia relativa*** *Error! Bookmark not defined.*

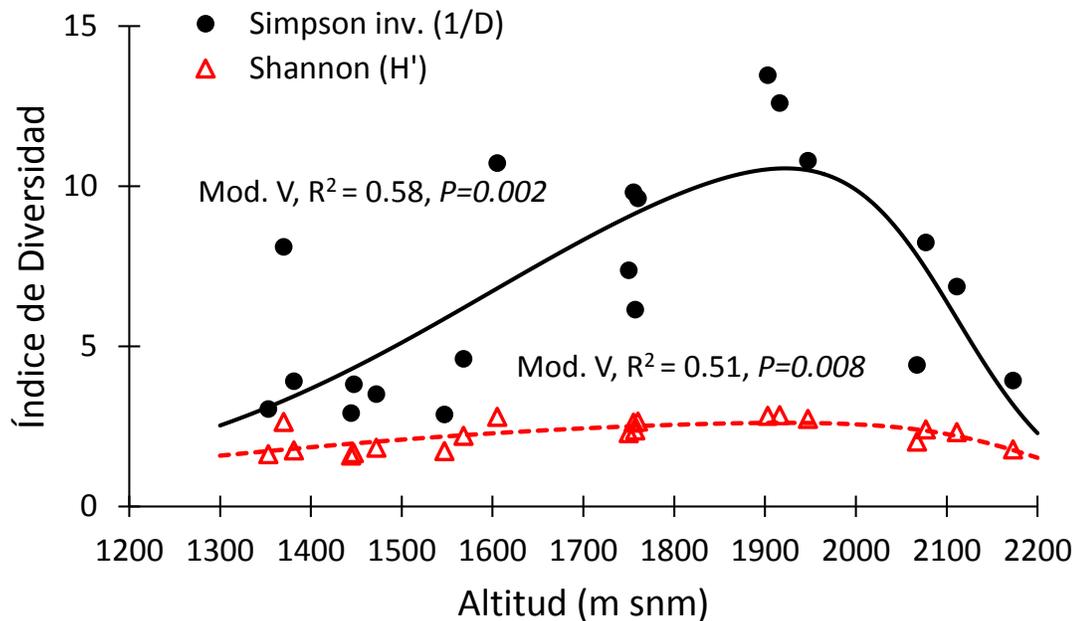
En las gráficas de rango/abundancia se pudo observar que en los sitios de pisos inferiores (1353 m, 1381 m y 1447 m, excepto los de 1370 m, 1444 m y 1472 m) y uno de un piso superior (en el de 2173 m) existió una tendencia a ajustarse al modelo “log series” (Fisher *et al.*, 1934) (curva sigmoideal muy inclinada) o a una “serie geométrica” (Motomura, 1932) (recta muy inclinada), evidenciando una alta dominancia de pocas especies (principalmente *Matudaea trinervia*, *Siparuna thecaphora*, *Carpinus caroliniana*, *Quercus insignis*, *Quercus acutifolia*, en los pisos inferiores, y *Persea hintonii*, *Euphorbia schlechtendalii*, *Abies jaliscana*, *Quercus nixoniana*, y *Symplocos novogaliciana* en el sitio de 2173 m) (Figura 11). Sólo el sitio de 1605 m de altitud presentó una curva rango/abundancia similar a la del modelo de “vara quebrada” (MacArthur, 1957) (curva sigmoideal menos inclinada), que demostró una alta diversidad debida a una alta equitatividad en la abundancia de las especies, es decir en este sitio se observó menor dominancia de especies. Los sitios que presentaron una curva semejante a una serie “log normal” (Preston, 1948) (curva sigmoideal más inclinada que la de vara quebrada pero menos que la log series) fueron sitios que estuvieron principalmente en altitudes intermedias, pero este patrón también se observó en sitios de pisos inferiores (1370 m, 1444 m y 1472 m) y superiores (2067 m, 2077 m y 2111 m).



**Figura 11.** Gráficos de rango/abundancia proporcional (dominancia/diversidad, de Whittaker) de especies leñosas presentes en 20 sitios de 0.1 ha a lo largo de un gradiente altitudinal de bosque mesófilo de montaña en la Sierra de Cacoma, Talpa, Jalisco. Los números a un lado de los símbolos representan la altitud (m snm) de los sitios.

*Estructura de la diversidad alfa: Índices de diversidad de abundancia proporcional*  
*Bookmark not defined.*

El índice de diversidad (de equidad) Shannon ( $H'$ ) como el de diversidad (dominancia) de Simpson recíproco ( $1/D$ ) mostraron una tendencia de cambio significativa a lo largo del gradiente altitudinal ajustándose al modelo de regresión V ( $H'$   $R^2 = 0.5$ ,  $P = 0.008$  y  $1/D$   $R^2 = 0.582$ ,  $P = 0.002$ ), que indica un incremento de diversidad en los sitios de altitud media superior, correspondiente al piso altitudinal de los 1900 m, reduciéndose la diversidad en los sitios más altos y más bajos a esta altitud (Figura 12)



**Figura 12.** Distribución de los índices de diversidad Shannon ( $H'$ ) y Recíproco de Simpson ( $1/D$ ) a lo largo del gradiente altitudinal. Cada símbolo representa los índices en determinado sitio a determinada altitud. Modelo con el mejor ajuste: Modelo V,  $y = M * (1 / (1 + e^{a+bx})) * (1 / (1 + e^{c+dx}))$ , incremento y disminución a diferentes tasas de cambio, curva sesgada.

## Diversidad beta

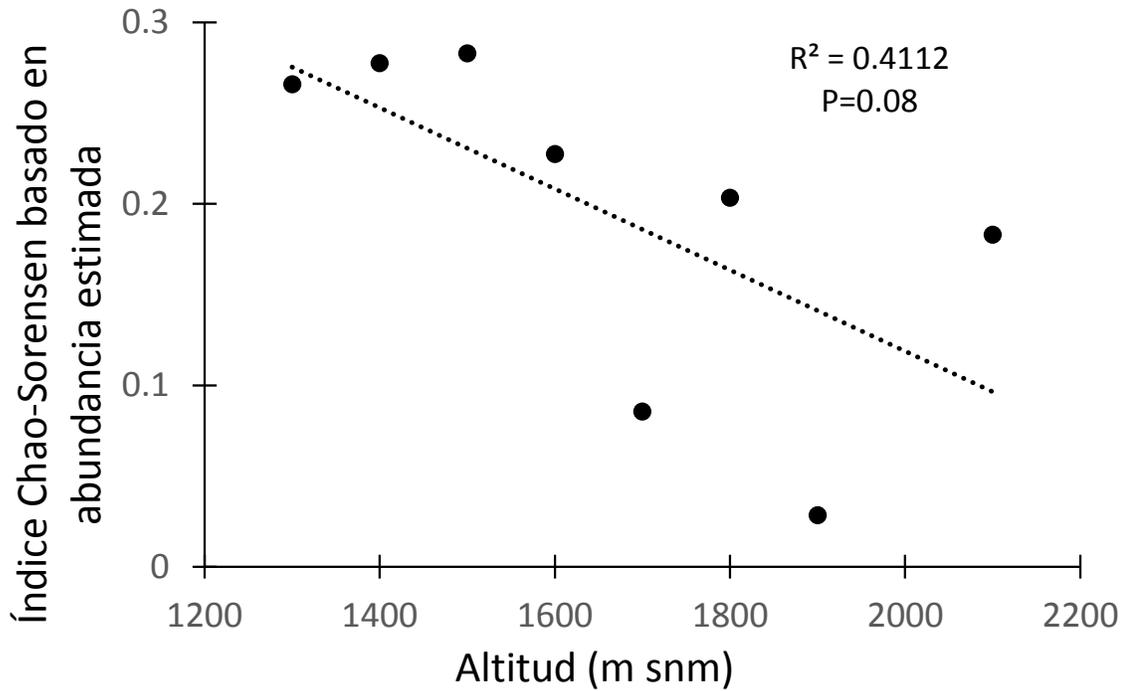
### *Índices de disimilitud cuantitativos* Error! Bookmark not defined.

La regresión de los valores de índice de disimilitud cuantitativo de Chao-Sørensen (D) basados en la estimación de abundancia entre pares de sitios del mismo piso altitudinal permitió deducir que la diversidad beta tuvo una tendencia a disminuir con la altitud, aunque esta fue marginalmente no significativa ( $y = -0.0002x + 0.5661$ ,  $R^2=0.41$ ,  $P=0.08$ ), a mayor altitud a lo largo del gradiente altitudinal se encontró una tendencia a una menor disimilitud entre pares de sitios del mismo piso altitudinal (Cuadro 5, Figura 13). Sólo un par de sitios ubicados en los extremos del gradiente altitudinal (los ubicados en altitudes de 1447 y 2111) presentó un reemplazo del 100% de sus especies. El sitio ubicado a 1447 m de altitud presentó los valores más altos de disimilitud al compararse con la mayor parte de los otros sitios, esta disimilitud fue generada por varias especies únicas que no se observaron en la mayoría de sitios como fueron *Coussapoa purpusii*, *Ficus aurea*, *Cordia prunifolia*, *Parathesis ferruginea*, *Trophis mexicana*, *Perrotetia longistylis*.

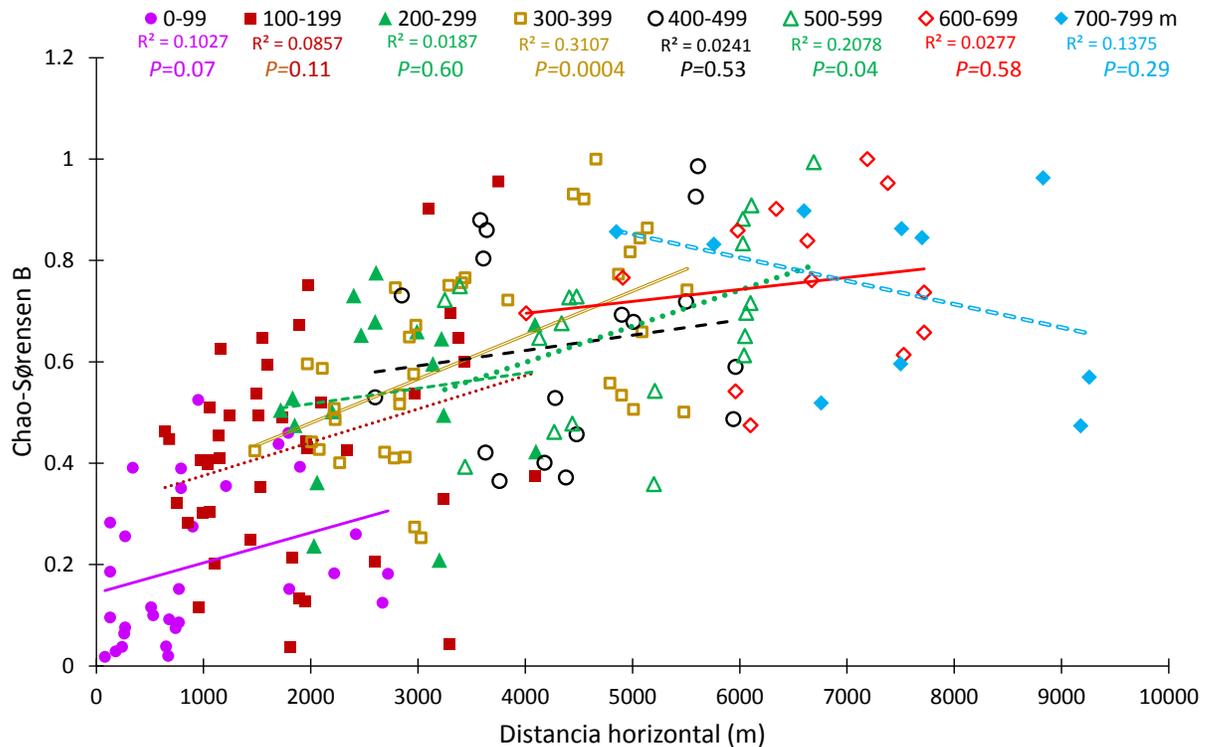
Los pares de sitios que se encuentran dentro del mismo piso altitudinal son más semejantes entre sí (tienen menor diversidad beta) que aquellos pares de sitios que difieren en altitud, sin embargo los pares que difieren en altitud también tienen en general mayor distancia horizontal que los pares de sitios del mismo piso altitudinal (Figura 14), por lo que la comparación directa de diversidad beta entre distancias horizontales y altitudinales no es posible. Lo que si fue posible constatar es que la diversidad beta entre sitios del mismo piso altitudinal no cambió significativamente en función de la distancia horizontal ( $R^2 = 0.1027$ ,  $P= 0.07$ ). Se observaron que los valores de diversidad beta altos (índice de Chao-Sørensen mayores a 0.5) resultaron entre sitios con mayor recambio altitudinal y los menores a 0.5 fueron entre sitios con menor distancia altitudinal. En el gráfico de dispersión de la Figura 14 se puede observar que a partir de los 4500 m de distancia horizontal el índice Chao-Sørensen (diversidad beta) de algunos pares de sitios llega a ser igual o cercano a 1 indicando así un reemplazo total o casi total de especies (Figura 14, Cuadro 5).

**Cuadro 5.** Matriz triangular de índices de diversidad beta Chao-Sørensen basados en abundancia estimada entre pares de sitios de diferentes altitudes.

	1353	1370	1381	1444	1447	1472	1547	1568	1605	1750	1755	1757	1760	1903	1916	1947	2067	2077	2111	2173	
1353	0	0.46	0.186	0.02	0.39	0.206	0.696	0.209	0.423	0.659	0.679	0.693	0.719	0.651	0.697	0.716	<b>0.845</b>	<b>0.898</b>	0.596	0.605	
1370		0	0.152	0.393	0.438	0.282	0.594	0.494	0.731	0.766	0.756	0.751	0.722	0.478	0.727	0.729	<b>0.859</b>	<b>0.857</b>	<b>0.832</b>	0.794	
1381			0	0.1	0.092	0.125	0.648	0.33	0.674	<b>0.844</b>	<b>0.817</b>	0.773	0.742	<b>0.834</b>	<b>0.882</b>	<b>0.909</b>	0.737	<b>0.839</b>	<b>0.863</b>	0.57	
1444				0	0.391	0.182	0.601	0.044	0.374	0.506	0.534	0.558	0.501	0.487	0.59	0.613	0.658	0.761	0.614	0.474	
1447					0	0.26	<b>0.903</b>	0.537	<b>0.956</b>	<b>1</b>	<b>0.921</b>	<b>0.931</b>	<b>0.864</b>	<b>0.926</b>	<b>0.986</b>	<b>0.994</b>	<b>0.953</b>	<b>0.902</b>	<b>1</b>	<b>0.963</b>	
1472						0	0.351	0.039	0.353	0.776	0.679	0.653	0.66	<b>0.804</b>	<b>0.88</b>	<b>0.86</b>	0.543	0.696	0.766	0.519	
1547							0	0.283	0.152	0.529	0.475	0.505	0.502	0.517	0.746	0.731	0.676	0.722	0.647	0.542	
1568								0	0.275	0.444	0.43	0.214	0.426	0.576	0.649	0.672	0.457	0.749	0.462	0.475	
1605									0	0.303	0.203	0.115	0.25	0.362	0.442	0.427	0.421	0.53	0.393	0.359	
1750										0	0.076	0.064	0.116	0.302	0.405	0.399	0.41	0.596	0.422	0.401	
1755											0	0.096	0.075	0.405	0.51	0.455	0.274	0.508	0.535	0.529	
1757												0	0.086	0.411	0.625	0.494	0.253	0.486	0.412	0.372	
1760													0	0.321	0.463	0.448	0.401	0.424	0.587	0.365	
1903														0	0.029	0.038	0.52	0.49	0.237	0.495	
1916															0	0.018	0.751	0.647	0.134	0.646	
1947																0	0.674	0.537	0.037	0.596	
2067																	0	0.355	0.256	0.128	
2077																		0	0.525	0.451	
2111																			0	0.183	
2173																				0	0



**Figura 13.** Regresión lineal de los promedios de los Índices de Disimilitud Chao-Sørensen basados en estimación de abundancia, entre pares de sitios del mismo piso altitudinal en función de la altitud. La línea representa la tendencia central (regresión de los cuadrados medios mínimos),  $y = -0.0002x + 0.5661$ .



**Figura 14.** Serie de regresiones lineales de los índices de diversidad beta (Chao-Sørensen basado en abundancia) entre pares de sitios ubicados en la misma franja altitudinal (<100 m de distancia altitudinal entre pares, círculos sólidos), así como también entre pares de sitios ubicados a diferentes distancias altitudinales (100-199 m, 200-299 m, 300-399 m, 400-499 m, 500-599 m, 600-699 m, 700-799 m).

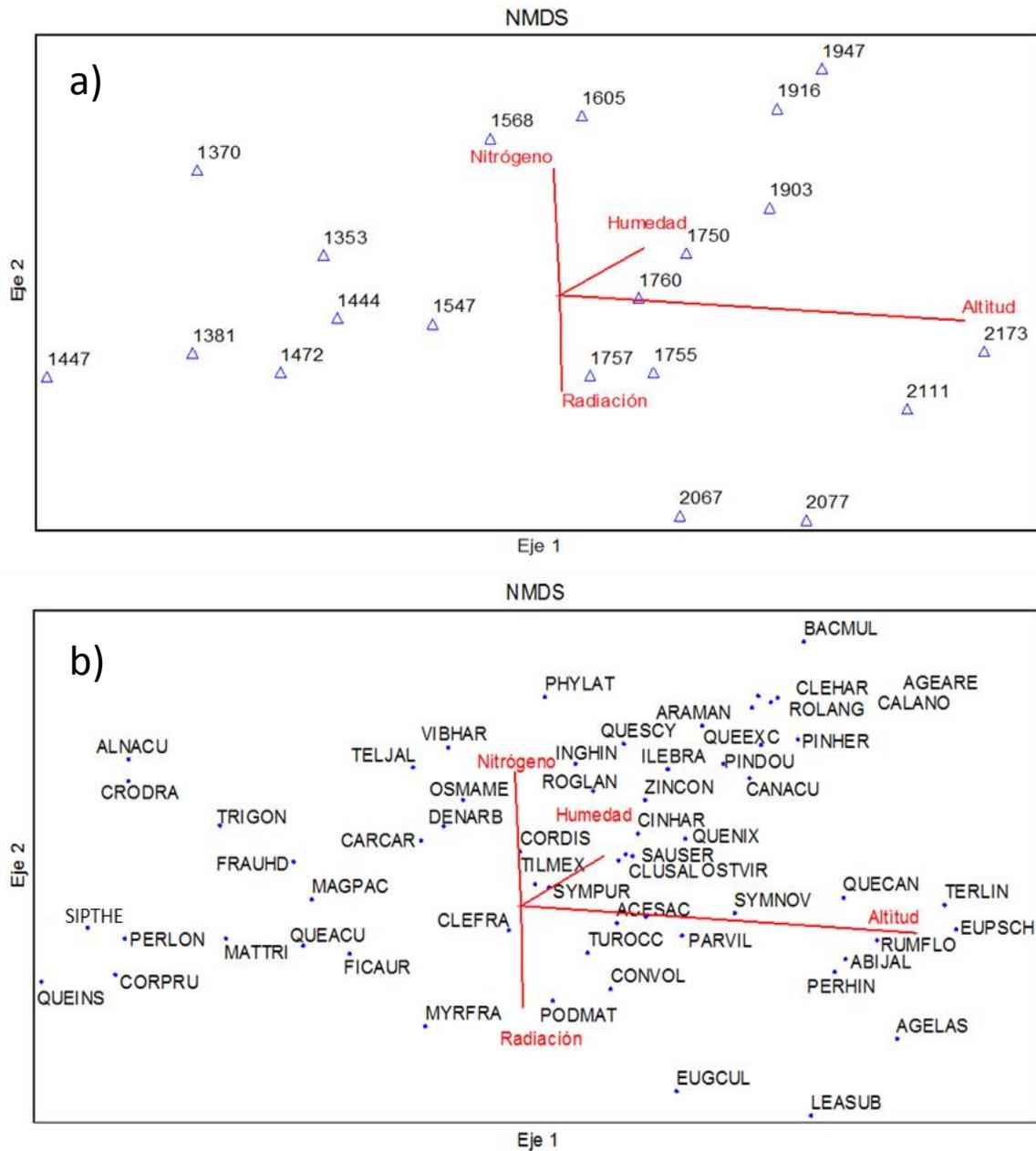
### Diversidad beta y variables ambientales

#### *Ordenación de los sitios del gradiente y su relación con variables ambientales*

Para realizar el análisis No Métrico Multidimensional (NMS) de los sitios del gradiente, se utilizaron sólo 60 especies de las 101 especies registradas a lo largo del gradiente altitudinal, las cuales cumplieron con la condición de que su abundancia total en los veinte sitios fuera igual o mayor a cuatro. Se utilizó una configuración de inicio de números aleatorios. El número de corridas con los datos reales fue de 250. En la prueba de Monte Carlo el número de corridas aleatorias fue de 250 corridas y la probabilidad de que un estrés final similar pudiera haber sido obtenida al azar fue de 0.0040. Fueron 58 iteraciones para la solución final.

De acuerdo al estrés obtenido de 15.24 se eligió una solución final de dos dimensiones o ejes (Figura 15).

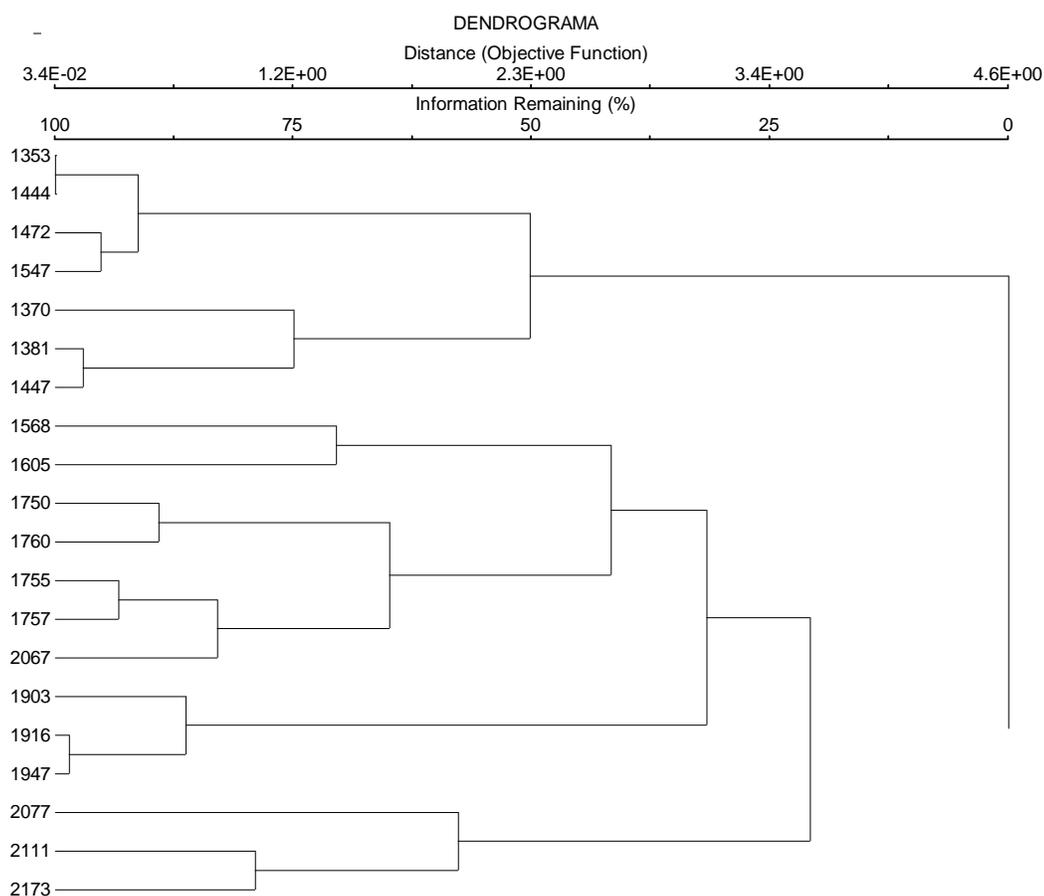
Los porcentajes de varianza representada por cada eje basada en la  $r^2$  entre la distancia en el espacio de ordenación y la distancia en el espacio original fueron 53.1% para el eje uno y 15.4% para el eje dos, sumando un porcentaje acumulado del 68.5%. Para relacionar la ordenación de sitios con las variables ambientales se realizó un análisis con una matriz secundaria de veinte variables ambientales. Las variables ambientales que obtuvieron mayor relación con alguno de los dos ejes, haciendo un corte a un mínimo de 0.20 del valor de  $r^2$  fueron: para el eje uno altitud ( $r^2=0.85$ ) y humedad del suelo ( $r^2=0.19$ ); para el eje dos nitrógeno inorgánico del suelo ( $r^2=0.33$ ), radiación incidente directa anual potencial (Rad,  $\text{MJ} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$ ) ( $r^2=0.23$ ) y humedad del suelo ( $r^2=0.10$ ) (Figura 15). Los sitios más bajos en altitud tuvieron tendencia a valores negativos en el eje uno mientras que los sitios más altos a valores positivos. Sobre el eje dos, la ordenación de sitios tiene relación positiva con el contenido de nitrógeno inorgánico del suelo y negativa con la radiación incidente directa anual potencial. Los sitios con mayor contenido de nitrógeno inorgánico tuvieron tendencia a tener valores positivos en el eje dos y los que reciben más radiación (los que tienen mayor exposición al Sur y mayor pendiente) se ordenaron con valores negativos. La humedad está directamente relacionada al eje uno y al eje dos.



**Figura 15.** Escalamiento No Métrico Multidimensional de 20 sitios de un gradiente altitudinal de bosque mesófilo de montaña en la Sierra de Cacoma, Talpa, Jalisco, con datos de abundancia de especies leñosas >2.5 cm de DAP. a) Ordenación por sitios de 0.1 ha, b) ordenación de especies.

La segregación de dos grupos obtenida en la ordenación fue confirmada por el Análisis de Agrupamiento con el método de ligamiento Beta flexible, el que resultó en un dendrograma que clasifica dos grupos utilizando el Análisis de Especies Indicadoras (ISA, por sus siglas en

inglés) como criterio cuantitativo y objetivo (Figura 16). El primer grupo incluye sitios localizados a baja altitud de los 1300 m a los 1600 m, el segundo grupo incluyó sitios de mayor elevación de los 1600 a los 2200 m, excluyendo el sitio de 1568 m. Agrupando los sitios dentro de los dos grupos proporcionó información máxima para hacer las separaciones de grupos, y la heterogeneidad dentro de los dos grupos tiende a ser igual que la esperada al azar (MRPP,  $T = -6.54$ ,  $\Delta = 0.10$ ,  $p = 0.00004$ ). El ISA identificó diez especies como fuertes indicadores de los grupos ( $p < 0.05$ , Cuadro 7).



**Figura 16.** Dendrograma del análisis de agrupamiento del gradiente altitudinal entre los 1300 y 2200 m en la Sierra de Cacoma, Talpa de Allende, Jalisco, México, utilizando la distancia Sørensen y Beta flexible (-0.25) como método de ligamiento, cortado en 50% de la escala restante de información.

**Cuadro 6.** Grupos de comunidades forestales del gradiente altitudinal de bosque mesófilo de montaña de Talpa de Allende, Jalisco, determinados por el Análisis de Especies Indicadoras (ISA).

Espece	Valor Indicador Maximo	P
<b>Grupo 1</b>		
<b>Bosque Mesófilo de Montaña Bajo (LMCF)</b>		
<i>Matudae trinervia</i>	100	<0.0001
<i>Magnolia pacifica</i>	68	0.019
<i>Quercus acutifolia</i>	62	0.1068
<i>Quercus insignis</i>	57	0.0052
<i>Siparuna thecaphora</i>	50	0.0286
<i>Carpinus caroliniana</i>	47	0.6061
<i>Cordia prunifolia</i>	43	0.0262
<i>Inga hintonii</i>	43	0.3683
<i>Dendropanax arboreus</i>	43	0.3689
<i>Persea hintonii</i>	43	1
<b>Grupo 2</b>		
<b>Bosque Nuboso de Montaña Alto (Mixto) (UMCF)</b>		
<i>Abies jaliscana</i>	85	0.0008
<i>Ostrya virginiana</i>	72	0.0038
<i>Symplocos novogaliciana</i>	70	0.0074
<i>Clusia salvinii</i>	65	0.0154
<i>Quercus nixoniana</i>	56	0.132
<i>Pinus douglasiana</i>	54	0.0418
<i>Symplocarpon purpusii</i>	54	0.3461
<i>Turpinia occidentalis</i>	50	0.0716
<i>Podocarpus matudae</i>	49	0.1624
<i>Rogiera langlassei</i>	46	0.0484
<i>Conostegia volcanalis</i>	43	0.1572
<i>Ageratina areolaris</i>	38	0.1134
<i>Pinus herrerae</i>	38	0.1116
<i>Zinowiewia concinna</i>	38	1
<i>Acer saccharum</i>	31	0.248
<i>Ilex brandegeana</i>	31	0.2543
<i>Rumfordia floribunda</i>	31	0.2505
<i>Parathesis villosa</i>	30	1

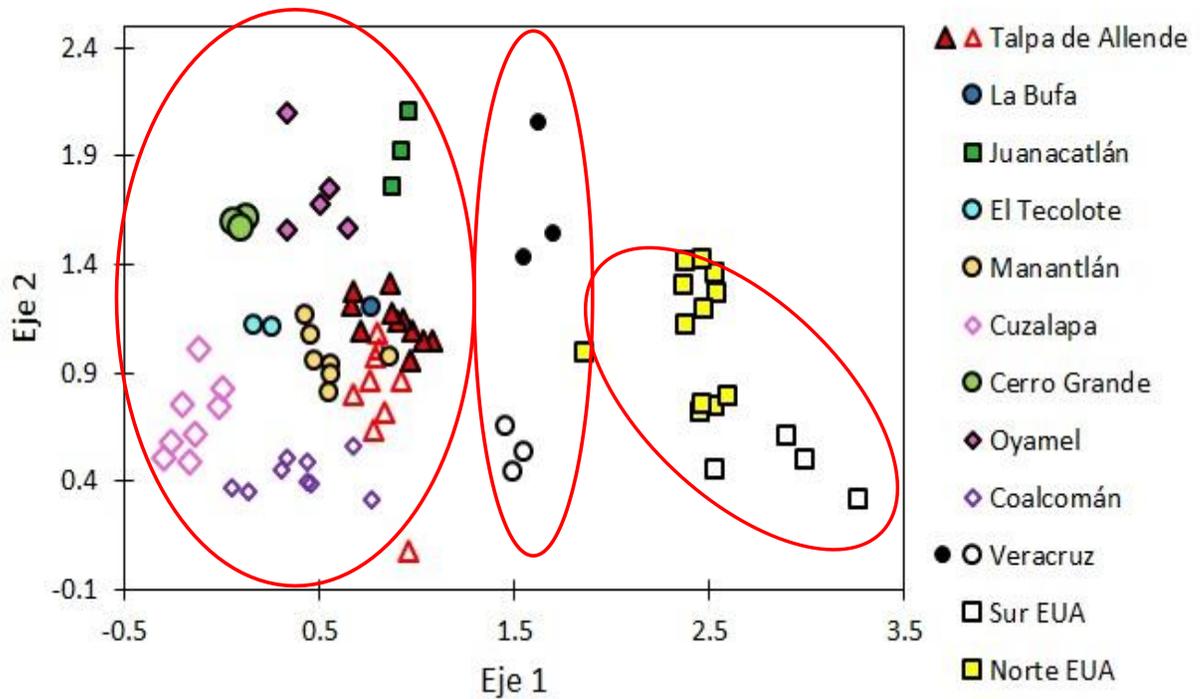
Especies, Valor Indicador Máximo  $\geq 0.50$ , y valores de P fueron calculados usando la prueba Monte Carlo para cada especie. Valor Indicador Máximo observado varió entre 0 y 100.

## ***Ordenación y comparación de los sitios de estudio con otros gradientes altitudinales en México y latitudinales en el este de Norteamérica***

### ***Ordenación basada en especies***

El presente estudio se comparó con otros estudios de gradientes altitudinales o sitios puntuales con diferentes altitudes de México y sitios con diferentes latitudes del Este de Estados Unidos de Norte América, por medio de una ordenación NMS de 80 sitios con 365 especies (Figura 17). Se utilizó una configuración de inicio de números aleatorios y el número de corridas con los datos reales fue de 250. En la prueba de Monte Carlo el número de corridas aleatorias fue de 250 corridas y la probabilidad de que un estrés final similar pudiera haber sido obtenida al azar fue de 0.0040. Fueron 82 iteraciones para la solución final. De acuerdo al estrés obtenido de 11.87 el número de dimensiones en la solución final fue de 2.

Los porcentajes de varianza representada por cada eje basada en la  $r^2$  entre la distancia en el espacio de ordenación y la distancia en el espacio original fueron 41.4% para el eje uno y 15.4% para el eje dos, sumando un porcentaje acumulado de 56.8%. A lo largo del eje 1 de la ordenación se distinguen 3 grupos: un grupo de sitios del occidente de México con los valores más bajos, un segundo grupo de sitios del oriente de México (Veracruz) con valores intermedios y un tercer grupo de sitios del este de Estados Unidos con valores altos. A lo largo del Eje 2 se observó el efecto de la altitud sobre la ordenación de sitios, los sitios de altitudes bajas se ubicaron con valores bajos del Eje 2 y los sitios de mayores altitudes en los valores altos del Eje para los grupos de sitios de occidente y los de oriente de México. También sobre el Eje 2 los sitios de bosque templado del Este de EUA presentaron un efecto de la latitud: los de valores más bajos del Eje dos fueron los sitios del Sureste de EUA, mientras que los sitios del Noreste fueron los que tuvieron valores altos para este eje.

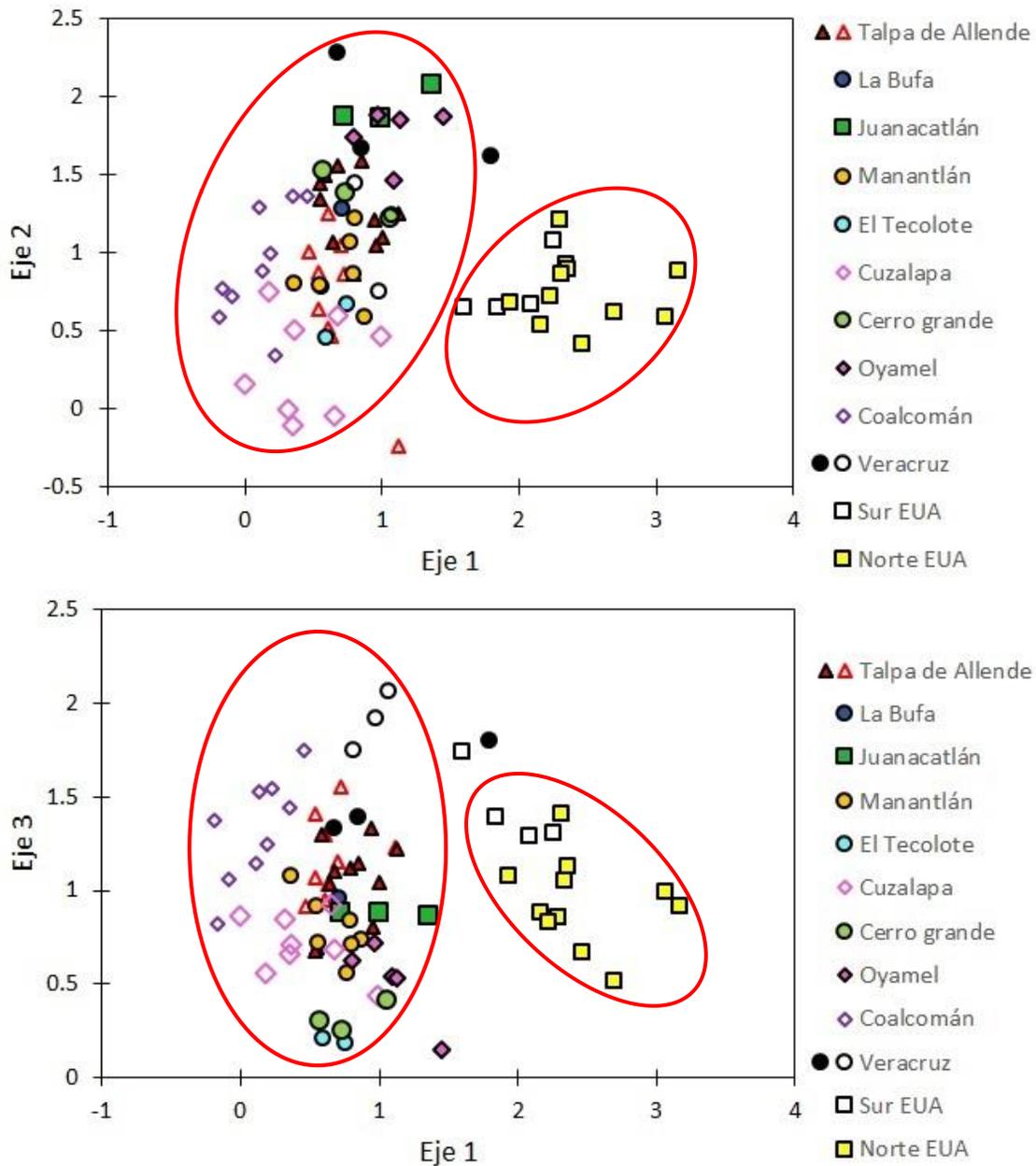


**Figura 17.** Escalamiento No Métrico Multidimensional basado en presencia-ausencia de especies en 20 sitios de 0.1 ha de un gradiente altitudinal de bosque mesófilo de montaña en la Sierra de Cacoma, Talpa, Jalisco y en otros 44 sitios de BMM del occidente y oriente de México y 16 sitios de bosque templado del Noreste y Sureste de EUA. Los símbolos vacíos representan a los sitios de México de baja altitud en un gradiente altitudinal y a los sitios de baja latitud del Este de EUA (Sureste), los símbolos llenos representan a los sitios de México de mayores altitudes y a los sitios del Este de EUA de mayores latitudes (Noreste).

**Ordenación basada en géneros***Error! Bookmark not defined.*

Se realizó una ordenación NMS de los 20 sitios de gradiente altitudinal basada en géneros, en lugar de especies, para lo cual se usó una matriz principal 199 géneros y 80 sitios (Figura 18). Se utilizó una configuración de inicio de números aleatorios y el número de corridas con los datos reales fue de 250. En la prueba de Monte Carlo el número de corridas aleatorias fue de 250 corridas y la probabilidad de que un estrés final similar pudiera haber sido obtenida al azar fue de 0.0040. Fueron 72 iteraciones para la solución final. De acuerdo al estrés obtenido de 14.17 el número de dimensiones en la solución final fue de 3. Los porcentajes de varianza representada por cada eje basada en la  $R^2$  entre la distancia en el espacio de ordenación y la distancia en el espacio original fueron 49.4% para el eje uno, 18.6% para el eje dos y 9.0%

para el eje tres, sumando un porcentaje acumulado de 77.8%. A lo largo del Eje 1 se separaron dos grupos, uno con valores bajos del Eje correspondiente a los sitios de México (incluyendo los de occidente y los de oriente) y un segundo grupo con valores altos del Eje correspondiente a los sitios del Este de EUA. A lo largo del Eje 2 se ordenaron todos los sitios del grupo de México (occidente y oriente) de acuerdo al gradiente altitudinal, con una tendencia gradual de los sitios de bajas altitudes a ordenarse en los valores bajos del Eje y de los sitios de mayores altitudes. A lo largo del Eje 2 no hubo separación u ordenación por latitud en el grupo de sitios del Este de EUA entre sí (no hubo segregación de los del Noreste de los del Sureste), pero a lo largo del Eje 3 sí se ubicaron los sitios del Noreste hacia valores bajos del Eje 3 y los del Sureste hacia valores altos.



**Figura 18.** Escalamiento No Métrico Multidimensional basado en presencia-ausencia de **géneros** en 20 sitios de 0.1 ha de un gradiente altitudinal de bosque mesófilo de montaña en la Sierra de Cacoma, Talpa, Jalisco y en otros 44 sitios de BMM del occidente y oriente de México y 16 sitios de bosque templado del Noreste y Sureste de EUA. Los símbolos vacíos representan a los sitios de México de baja altitud en un gradiente altitudinal y a los sitios de baja latitud del Este de EUA (Sureste), los símbolos llenos representan a los sitios de México de mayores altitudes y a los sitios del Este de EUA de mayores latitudes (Noreste).

## DISCUSIÓN

### Composición y distribución de familias y especies

Las 101 especies y 88 géneros de plantas leñosas > 2.5 cm de DAP registradas en una superficie total de muestreo de 2.0 ha a lo largo del gradiente altitudinal de los 1300 a los 2200 m, equivalen al 4.04% del total de especies de plantas vasculares que habitan de manera exclusiva o preferente en el BMM de México (Rzedowski, 1996). El 72% de los géneros encontrados en esta investigación pertenecen a la flora vascular que Rzedowski (1996) señala como exclusiva del bosque mesófilo de montaña. Esta riqueza de especies leñosas es comparable a la riqueza observada en otros gradientes con BMM del occidente de México (243 spp./4.3 ha, Vázquez-García y Givnish, 1999, 291 spp. >2.5 cm DAP/5.3 ha; Cuevas-Guzmán, 2002, 81 spp. >2.5 cm DAP/0.9 ha, Sahagún-Godínez, 2004), pero es más baja que la reportada en un gradiente altitudinal de BMM del oriente de México (128 spp. > 5 cm DAP/1.4 ha, Williams-Linera, 2013).

La dominancia en área basal a lo largo del gradiente altitudinal estuvo dada por familias de origen boreal (laurásico), Hamamelidaceae, Sapindaceae, Pinaceae, Fagaceae, Betulaceae, Magnoliaceae, Clethraceae y Lauraceae, y sólo Moraceae y Podocarpaceae resaltaron como familias de origen austral (gondwánicas) con cierta dominancia secundaria. Esta dominancia en familias de origen laurásico se segregó o alternó a lo largo del gradiente altitudinal: en los pisos inferiores dominaron familias como Hamamelidaceae y Magnoliaceae, con especies perennifolias que prefieren climas subtropicales; en el piso intermedio dominó Sapindaceae, con una especie caducifolia, *Acer saccharum*, que prefiere clima templado; y en los pisos superiores dominó Pinaceae, con especies aciculifoliadas que prefieren climas templados a fríos. Esta dominancia en área basal de elementos de origen boreal se ha registrado también para otros bosques mesófilos de montaña en el este (centro de Veracruz, Williams-Linera *et al.*, 2000. Muñiz-Castro *et al.*, 2012) y sureste de México (Los Altos de Chiapas, Quintana-Ascencio y González-Espinosa, 1993), en Centroamérica (Costa Rica, Kapelle, 1995), e incluso hasta en el norte de Sudamérica (Colombia) donde una fagácea, el *Quercus humboldtii*, es la especie dominante (Cortés, 2008; León *et al.*, 2009).

Los patrones de distribución de las especies dominantes y codominantes en el gradiente estudiado no reflejan una secuencia de comunidades discretas, sin embargo, se

observó un reemplazo en el espacio en la dominancia de cuatro especies: En los pisos bajos (1300-1600 m) dominó completamente *Matudaea trinervia*, la que fue reemplazada en forma más o menos abrupta por *Quercus nixoniana* a los 1600 m. A los 1700 m *Q. nixoniana* fue remplazada también abruptamente por *Acer saccharum* y ésta a su vez fue reemplazada gradualmente por *Abies jaliscana* hacia los pisos altos (1800-2200 m).

La dominancia de la especie *Matudaea trinervia* (en área basal y en valor de importancia) en los dos pisos altitudinales inferiores es comparable a la reportada por Tonacatl-Montes (1995) para bosques mesófilos de montaña de la Sierra Madre Oriental, en el estado de Puebla, al este de México, donde se mencionó que los bosques dominados por esta especie eran fáciles de localizar. Esta dominancia de *M. trinervia* puede ser explicada por su alta capacidad reproductiva tanto sexual como asexualmente (tiene una gran capacidad reproductiva y cantidad de follaje que desarrolla bajo la sombra (Muñiz-Castro obs. pers.) y por la alta talla que llega a alcanzar (hasta 35 m de altura y 160 cm de DAP) (González-Villarreal *et al.*, 2004).

En pisos altitudinales intermedios de nuestro gradiente de estudio dominaron *Quercus nixoniana* y *Acer saccharum*, esta dominancia de especies de *Quercus* y de *Acer saccharum* es bien conocida para sitios de bosque templado caducifolio de Norteamérica (Held *et al.*, 1998) y está relacionada con su alta capacidad competitiva. Tanto las especies de *Quercus* como el *Acer saccharum* tienen maderas duras que les permiten tener un crecimiento horizontal de sus ramas y así poder captar más luz en medios sombreados por lo que tienen cierta tolerancia a la sombra y también presentan un tipo de crecimiento ortotrópico en sus troncos, es decir crecen rectos en forma vertical, lo que las hace ganar altura en los claros pequeños. *Quercus nixoniana* como otras especies de encino rojo (Sección *Lobatae* o *Erythrobalanus*), puede tener crecimiento más rápido que los encinos blancos en sitios húmedos (Muñiz-Castro *et al.*, 2015), lo que le da cierta ventaja sobre otras especies. *Acer saccharum* es reconocida como una de las especies con mayor tolerancia a la sombra como plántula y juvenil, es especialista en tener ventaja competitiva de crecimiento en claros pequeños (Takahashi y Lechowicz, 2008), pero también es una especie que requiere condiciones de alta humedad y temperaturas templadas, por lo que en el gradiente altitudinal, sólo se encuentra muy cercana al arroyo permanente entre altitudes de 1600 a 1800 m.

La dominancia en área basal de *Abies jaliscana* en los pisos de mayor altitud pone en evidencia la capacidad de esta conífera para competir con las otras especies de bosque mesófilo de montaña en condiciones de clima templado-frío, por su alta resistencia a heladas principalmente, y coincide con el patrón observado por Guerrero-Hernández *et al.* (2014) en su inventario florístico de un área de transición entre BMM y bosque de *Abies*, entre 2100 y 2400 m snm, en la Sierra de Jolapa, Juanacatlán, Mascota, al occidente de Jalisco, en donde registró dominancia de *Abies jaliscana* en el dosel pero una alta frecuencia de especies de BMM en el dosel, subdosel y sotobosque. De igual forma esta mezcla de elementos de BMM con los bosques dominados por *Abies* coincide con lo observado por Cuevas-Guzmán *et al.* (2011) en el que se midió la estructura, composición y diversidad de 24 sitios de 0.1 ha dominados por *Abies* con el mismo método de muestreo que el nuestro, ubicados en cinco regiones montañosas de la Sierra Madre del Sur de Jalisco y Nevado de Colima: entre las especies con los mayores valores de dominancia en área basal ( $> 1 \text{ m}^2/\text{ha}$ ) después de *Abies*, correspondieron a especies de BMM (*Cleyera integrifolia*, *Cornus disciflora*, *Magnolia iltisiana*, *Ilex brandegeana*, *Podocarpus matudae*, *Symplocos citrea*, *Quercus xalapensis*, *Q. martinezii*, *Q. laurina*, *Q. candicans*, *Q. scytophylla*, *Alnus jorullensis*, *Clethra fragans*) y del género *Pinus* (*P. douglasiana*, *P. devoniana*, *P. pseudostrobus* y *P. strobiformis*).

El patrón de distribución de las especies *Carpinus caroliniana*, *Quercus acutifolia*, *Podocarpus matudae* y *Pinus douglasiana* fue amplio a lo largo del gradiente altitudinal estudiado y concuerda con su extensa distribución latitudinal: *C. caroliniana* se distribuye desde Quebec y Minnesota hasta Nicaragua (Furlow, 1987), *Q. acutifolia* desde Nayarit e Hidalgo hasta Guatemala (Rangel, S. R. 2006, Tropicos.org, 2015), *Podocarpus matudae* desde Tamaulipas y Nayarit hasta Honduras (Ornelas *et al.*, 2010, Tropicos.org, 2015) y *Pinus douglasiana* desde Chihuahua hasta Oaxaca (Farjon *et al.*, 1997, Tropicos.org, 2015).

### **Estructura de las comunidades**

La estructura fisonómica general de las comunidades estudiadas no mostró cambios significativos a lo largo del gradiente altitudinal excepto para la altura máxima, donde se encontró un aumento en la altura máxima de especies del dosel hacia los pisos de mayor altitud y que la altura promedio no disminuyó con la altitud. Este patrón contrasta con la fisonomía

reportada por Scatena *et al.* (2010) para los “*tropical montane cloud forest*” en general, ya que estos autores argumentan que la altura del dosel disminuye conforme aumenta la altitud, con lo que se distinguen tres tipos de bosques tropicales de montaña: “*lower montane cloud forest*” (LMCF, 1200 a 1800 m) con altura de dosel entre 15-33 m y elementos emergentes de 37 m, a menudo ausentes; “*upper montane rain forest*” (UMCF, 1800-2800 m) con altura de dosel entre 1.5-18 m y árboles emergentes de hasta 26 m, usualmente ausentes y “*sub alpine cloud forest*” (SACF, 2800-3200 m) con altura de dosel entre 1.5-9 m, emergentes de 15 m, usualmente ausentes.

De acuerdo con las características estructurales reportadas por Scatena *et al.* (2010), el LMCF correspondería a los pisos altitudinales bajos del gradiente estudiado de Talpa y el UMCF correspondería al segmento de pisos de mayor altitud dominados por *Abies*, sin embargo los *Abies* de este gradiente de Talpa (con altura máxima de 35 m) no son elementos emergentes sino que son elementos dominantes, y la altura máxima de otros bosques montanos de oyamel de occidente de México (51 m, Cuevas-Guzmán *et al.*, 2011) no coinciden ni con la altura máxima reportada por Scatena *et al.* (2010) para los LMCF, ni con la reportada para los UMCF. Esta discrepancia en alturas máximas registrada por Scatena *et al.* (2010) y la de los bosques mesófilos de montaña del occidente de México se puede atribuir a varias razones. La primera es que en el occidente de México las montañas generalmente no llegan a ser de mayor altitud a los 2,500 m, por lo que las temperaturas no llegan a ser demasiado frías para evitar sostener comunidades arbóreas de grandes tallas. La segunda razón puede ser que Scatena *et al.* (2010) no tomaron en cuenta a estos bosques del occidente de México; la tercer razón es que éstos autores posiblemente se basaron en la forma principal de bosques tropicales montanos nubosos de los Andes, de África y de islas tropicales en los que especies de grandes tallas como *Abies* y *Quercus* no existen (a excepción de la presencia de *Quercus* en los Andes colombianos); la cuarta razón es que en muchos de éstos TMCF, reportados por Scatena *et al.* (2010), la influencia del disturbio antropogénico ha sido muy alta en las partes altas desde siglos atrás. Sarmiento y Frolich (2002), han publicado evidencias de que los TMCF de los Andes en su ecotonía con pastizales alpinos han sufrido el impacto de la agricultura, pastoreo y regímenes frecuentes de incendios provocados por los humanos desde tiempos precolombinos, factores que muchas veces han sido desapercibidos por los estudios ecológicos que se han enfocado más en factores físicos y bióticos que en los antrópicos.

Igualmente se ha reportado para los TMCF de África una influencia del pastoreo e incendios antropogénicos que han cambiado la fisonomía y distribución de estos bosques y sus bordes y ecotonos con los pastizales alpinos, promoviendo una proliferación de un cinturón de bosques de estatura baja dominados por ericáceas (Wesche *et al.*, 2000).

Para las montañas de Asia, Ohsawa (1995), al igual que Scatena *et al.* (2010), se reportó una disminución en la altura máxima de los árboles a lo largo del gradiente altitudinal, tanto en bosques montanos tropicales como en templados, pero el patrón de esta disminución no fue igual entre éstas dos zonas climáticas. En las montañas tropicales cercanas al Ecuador (Monte Kerinci, Sumatra, 1° de latitud N, y Monte Kinabalú, Borneo, 6° N), la altura máxima de los árboles disminuye escalonadamente aproximadamente a la mitad en cada una de las zonas altitudinales: de alturas máximas de 40-50 m en la zona de bosques perennifolios mesófilos (600-1200 m snm) a alturas de 20-30 m en la zona de perennifolios notófilos (1200-2500 m snm) y a alturas de 5-18 m en la zona de perennifolios micrófilos (2500-3500 m snm). En contraste, en las montañas templadas (Monte Fuji, Japón 35° N, y Monte Yakushima, Japón 30° N) la altura máxima de los árboles (de 25-30 m) en general no cambia desde las partes bajas de pie de montaña (300 m snm) hasta las altitudes superiores (1700 m), excepto muy cerca de los límites del bosque (2000-2300 m snm), donde presentan alturas de 8-17 m y dominan los arbustos. Estos dos patrones observados para Asia difieren del patrón observado para los bosques montanos húmedos del occidente de México, ya que en éstos últimos en altitudes mayores de 2000 m la altura máxima de los árboles es mayor que en pisos altitudinales menores. La mayor talla que logran las coníferas (*Abies*, *Pinus*, *Podocarpus*) y otros géneros de latifoliadas como *Quercus* (este estudio, Cuevas-Guzmán *et al.*, 2011) en el occidente de México comparada con la de otras zonas que corresponden al UICF de Asia y otras zonas tropicales, podría estar relacionada con la presencia de temperaturas más cálidas, en contraste con las de zonas templadas de mayor latitud y con la ausencia de éstos géneros altamente competitivos en las otras zonas tropicales.

El número de especies de árboles registrados en el total de los 20 sitios de 0.1 ha del gradiente altitudinal (71 spp./2.0 ha) es mayor que el de los 24 sitios de 0.1 ha de bosques de oyamel ubicados en altitudes entre 2090 y 3015 m de varias sierras montañosas de Jalisco reportados por Cuevas-Guzmán *et al.* (2008) (50 spp./2.4 ha), lo cual confirma que los bosques

mesófilos de montaña y su ecotono con los bosques de *Abies* de la Sierra de Cacoma, en Talpa, contienen mayor riqueza de especies arbóreas que los bosques templados de sitios más altos dominados por oyamel. La riqueza de especies arbóreas del gradiente estudiado es comparable a la de 43 sitios de 0.1 ha del gradiente de 1500 a 2500 m de bosque tropical caducifolio-bosque mesófilo de montaña en Cerro Grande de la Reserva de la Biósfera de Manantlán, Jalisco (97 spp./4.3 ha, Vázquez-García y Givnish, 1998) y a la de 9 sitios de 0.1 ha de un gradiente altitudinal de 1320 a 1650 m de bosque mesófilo de la Sierra de Coalcomán, Michoacán (45 spp./0.9 ha, Sahagún-Godínez, 2004), lo que indica que el patrón de riqueza de especies es similar para la porción occidental (Jalisco y Michoacán) de la Sierra Madre del Sur. La riqueza arbórea del gradiente de Talpa fue menor a la encontrada en otro gradiente altitudinal de 56 sitios de 0.1 ha ubicado entre 550 y 1850 m, en la Cañada del Tecolote, también en la Sierra de Manantlán (182 spp/5.6 ha, Cuevas-Guzmán, 2002), pero en esta discrepancia influyó que éste gradiente incluyó en su mayoría sitios de bosque tropical subcaducifolio (550 a 1150 m), una ecotonía entre este BTS y BMM (1250-1550 m) y sólo tres pisos de BMM (1650-1850 m). No hubo cambios significativos en las proporciones de riqueza de árboles, arbustos y lianas a lo largo del gradiente altitudinal, lo que puede estar relacionado con el hecho de que los bosques seleccionados presentan un estado de conservación y régimen de disturbios similar en todo el gradiente. En contraste a la mayor proporción de arbustos y lianas en altitudes bajas encontrada por Vázquez-García y Givnish (1998) en el gradiente de Cerro Grande, éstos autores relacionaron una mayor apertura de dosel en los bosque tropicales caducifolios de las partes bajas, que permiten el mayor establecimiento y desarrollos de especies heliófilas, que muchas de las cuales son arbustos y lianas.

El porcentaje de especies arbustivas de todo el gradiente de BMM del presente estudio (25%), es comparable con el encontrado en el gradiente BTS-BMM en Manantlán por Cuevas-Guzmán (2002) (26%), en los bosques de oyamel de Jalisco por Cuevas-Guzmán *et al.*, (2008) (17%) y en el gradiente BTC-BMM de Cerro Grande por Vázquez-García y Givnish (1998) (16%), esto deja de manifiesto que hay una relación directa entre la proporción de especies de árboles respecto a la de arbustos debido a lo cerrado del dosel, que no permite la entrada de luz suficiente al sotobosque en éste tipo de bosques de montaña húmedos (Rzedowski y McVaugh, 1966).

La proporción de especies de lianas encontradas en todo el gradiente de Talpa (4%) fue similar a la encontrada por Sahagún-Godínez (2004) (5 %) para BMM de Coalcomán, pero menor a la encontrada en el gradiente de BTS-BMM de la cañada El Tecolote por Cuevas-Guzmán (2002) (15.6%), y a la encontrada por Vázquez-García y Givnish (1998) en el gradiente BTC-BMM de Cerro Grande, en estos casos ambos gradientes presentan condiciones tropicales estacionales en sus partes bajas. La escasez de especies de lianas en el BMM comparada con la de los bosques tropicales de tierras bajas está relacionada con que se trata de una forma biológica que es susceptible a alta mortalidad por el efecto de temperaturas frías que ocasionalmente ocurren en inviernos severos a mayores altitudes que las de las selvas de tierras bajas (Putz, 1991), como las altitudes del BMM y el bosque de oyamel. Esta susceptibilidad de las lianas a temperaturas frías se debe a la formación de cavitaciones (burbujas de aire) en sus largos vasos que producen fallas en la conducción de la savia (Sperry, 1995). Existen otros factores que pueden contribuir con la poca presencia de lianas en el BMM, uno de ellos es el propuesto por Givnish (1984), quien menciona que las lianas tienen la desventaja competitiva de tener que invertir una mayor biomasa en producción de raíces impuesta por los suelos lixiviados, muy orgánicos y pobres en minerales de los BMM. Otra posible razón por la que la proporción de especies de lianas es mayor en los BTC y BTS que en los BMM es la propuesta por Swaine y Grace (2007), que las lianas son favorecidas por condiciones de baja precipitación, ya que tienen mecanismos ventajosos sobre los árboles como lo son raíces profundas, conductividad de líquidos y capacidad de colonizar claros del dosel más eficientes.

La proporción de riqueza de especies endozoócoras en todo el gradiente de BMM de Talpa (63.4 %) fue superior a la encontrada en el gradiente BTC-BMM de Cerro Grande por Vázquez-García y Givnish (1998) (27%), lo contrario se observó para la proporción de especies anemócoras, fue menor en el BMM-bosque de *Abies* de Talpa (21.8 %) que en el BTC-BMM de Cerro Grande (37 %). Aunque ambos gradientes abarcan un rango altitudinal algo similar (1300-2200 m y 1500-2500 m, respectivamente), el gradiente de Cerro Grande presentó un BTC en su mitad inferior, mientras que el de Talpa presentó BMM en esa mitad, lo que indica que el gradiente de Cerro Grande tiene ambientes de dosel más abiertos y menos húmedos por la sequía estacional de sus BTC, lo que favorece la dispersión y el establecimiento de especies anemócoras e inhibe el de endozoócoras. La alta proporción de

especies endozoócoras en el gradiente de BMM de Talpa (gradiente húmedo en su totalidad) concuerda con el patrón general en la región Neotropical de mayor endozoocoria en sitios más húmedos (Croat, 1978; Givnish, 1998; 1999; Vázquez-García y Givnish, 1998; Gentry, 1982b; 1988). Es por ello que el patrón de cambio altitudinal en la proporción de riqueza y área basal de especies endozoócoras registrado en Talpa (aumento hacia las partes bajas) fue el opuesto al registrado en Cerro Grande (donde la humedad se concentra sólo en las partes altas del gradiente). La mayor proporción de especies y área basal de especies endozoócoras en los pisos de menor altitud del gradiente de Talpa puede estar relacionada a que, en éste segmento del gradiente hay mayor proporción de especies tropicales que tienen mayor relación con los elementos de selvas lluviosas de tierras bajas (tropical rainforest), en donde se ha reportado una preponderancia de especies con frutos carnosos dispersados por animales (Gentry, 1982b; 1988; Loiselle *et al.*, 1996). En los bosques tropicales que reciben mayores precipitaciones las condiciones más húmedas facilitan la coexistencia de insectos que incrementan la disposición de nutrientes para las aves frugívoras, las cuales coevolucionan con mayor número de especies leñosas endozoócoras (Givnish, 1998).

En el gradiente de Talpa las proporciones de riqueza y área basal de las especies anemócoras aumentan a mayor altitud aun cuando los factores de disturbio y de cobertura de dosel medidos no presentan cambios significativos a lo largo del gradiente, por lo que ésta mayor presencia de anemócoras en partes altas puede estar relacionada a otro factor diferente al disturbio directo de los sitios muestreados. Una posible razón es que el grupo de anemócoras de las partes altas tienen buena representación de especies de coníferas, asteráceas, betuláceas, sapindáceas y clethráceas (*Abies jaliscana*, *Pinus douglasiana*, *P. herrerae*, *Roldana angulifolia*, *Rumfordia floribunda*, *Podachaenium eminens*, *Ageratina areolaris*, *Acer saccharum*, *Ostrya virginiana*), que generalmente presentan una estrategia de colonizar sitios abiertos generados por incendios o vientos que son comunes en las cimas y crestas de las montañas o en los bosques de pino y encino vecinos al BMM. Un ejemplo de la mayor abundancia de este grupo de anemócoras en las altas montañas es el de la familia Asteraceae, que generalmente tiene mayor ocurrencia en espacios abiertos y en partes altas de las montañas de los Andes y el Este de África (Funk *et al.*, 2009).

La proporción de riqueza y área basal de especies auto-sinzoócoras (de semillas grandes dispersadas por gravedad o por animales) no tuvo cambios significativos a lo largo del gradiente altitudinal de Talpa, lo que puede estar relacionado con la presencia constante de especies del género *Quercus* en todos los pisos altitudinales.

En cuanto a la riqueza de especies en el gradiente altitudinal de BMM de Talpa está ampliamente dominado por especies angiospermas perennifolias (80.2%), seguido por deciduas (15.84 %) y coníferas (3.96%). Este patrón es diferente al gradiente altitudinal de la montaña subtropical Emei, ubicada en la zona transicional tropical-templada de China, ya que en este las proporciones son de 32 %, 61% y 5%, respectivamente. La explicación por la cual en el monte Emei pueda existir un mayor número relativo de especies deciduas puede radicar en que está ubicado a mayor latitud (29°34'N) que el gradiente de Talpa (20°34'N), por lo que es más estacional, teniendo intervalos de temperatura media anual cercanos a 20°C (17-19°C), lo que hace que existan bosques mixtos de deciduas y perennes (Tang y Ohsawa, 1997). En tales condiciones de temperatura media anual donde se exceden los 20°C, como son en las montañas más norteñas, y por lo tanto más estacionales, como el monte Fuji en Japón (35°N), los bosques templados pueden ser dominados por especies deciduas en forma extensa (Wolfe, 1979).

El gradiente altitudinal de BMM de Talpa es dominado en riqueza y densidad por especies angiospermas perennes, sin embargo en área basal este grupo domina sólo en los pisos altitudinales inferiores, mientras que la dominancia de coníferas se da en los pisos superiores. Al comparar la zonación de tipos de bosque del gradiente de Talpa con la de un gradiente de latitud similar en el Sureste Asiático, también se observa un patrón diferente entre ambos. En el monte Yushan, en Taiwan (23°N), Su (1984b) registró una zonificación en la que las coníferas están ausentes más abajo de los 2300 m de altitud, y el bosque de *Abies* se distribuye en un piso más elevado (3100-3600 m).

Las especies deciduas de primavera (deciduas tropicales como *Cordia prunifolia*, *Citharexylum mocinnoi* y *Eysenhardtia polystachya*) se limitan a los pisos inferiores, en cambio el grupo de deciduas de invierno (deciduas de climas templados como *Acer saccharum*, *Ostrya virginiana*, *Carpinus caroliniana*, *Alnus acuminata*, *Symplocos novogaliciana*) es constante en riqueza, densidad y área basal a lo largo de todo el gradiente

altitudinal. Las hojas caducifolias están consideradas como una adaptación a la sequía y las temperaturas templado-frías, ya que tienden a beneficiarse por la mayor tasa fotosintética por unidad de masa en las hojas durante los periodos favorables (Givnish, 1999; Givnish, 2002). Las coníferas perennifolias, cuyos periodos fotosintéticos son más prolongados, tienen menor coste energético en producción de hojas y menor reemplazo de nutrientes, así como una dureza mayor en las hojas que le permite resistir más a heladas, sequías y herbivoría (Givnish, 2002). Estas coníferas aumentan hacia las partes de mayor altitud donde tienen ventajas adaptativas singificativas, ya que en las sequías o heladas controlan mejor la pérdida de agua que las especies latifoliadas deciduas, al reducir la apertura estomática y la fotosíntesis, sin tener que incrementar la temperatura de sus hojas (Franklin y Waring, 1980) y presentan una considerable ganancia de carbono en condiciones frías, aún en heladas (Ungerson y Scherдин, 1968; Neilson *et al.*, 1972; Bradbury y Malcolm, 1979).

El BMM de México es uno de los tipos de vegetación donde más se observa una gran mezcla de elementos meridionales y boreales, como ya lo han reportado varios autores (Miranda y Sharp, 1950; Martin y Harrell, 1957; Luna-Vega *et al.*, 1988; Rzedowski, 1996), pero las proporciones relativas de éstos elementos pueden variar dependiendo de varios factores, principalmente la altitud, el periodo sucesional del bosque y el estrato de bosque que se esté considerando. En cuanto a la altitud, podemos definir en el gradiente de Talpa que los tres grupos fitogeográficos analizados (holárticas, neotropicales y boreotropicales) estuvieron presentes en forma importante a lo largo del gradiente altitudinal, pero la dominancia en riqueza y área basal de los grupos de las especies holárticas y boreotropicales cambiaron significativamente en función de la altitud. La riqueza y área basal del grupo de especies holárticas (*Abies*, *Pinus*, *Cornus*, *Quercus*, etc.) aumentaron hacia los pisos altos del gradiente mientras que las especies de afinidad tropical-subtropical, en particular las boreotropicales, disminuyeron (*Celastrus*, *Dendropanax*, *Meliosma*, *Magnolia*, *Saurauia*, *Symplocos*, etc.) como era de esperarse por sus afinidades climáticas. Cabe resaltar que el elemento holártico solo dominó en área basal en los sitios altos, por lo que la dominancia de los elementos boreales no se puede generalizar para todos los BMM de México y Mesoamérica, como se ha percibido en algunos estudios (Miranda y Sharp, 1950; Graham, 1973; 1976; Luna-Vega *et al.*, 1988; Rzedowski, 1996). De manera similar, la dominancia en área basal de elementos holárticos solo se observó en etapas sucesionales maduras en una cronosecuencia de sitios de

BMM en el centro de Veracruz (Muñiz-Castro *et al.*, 2012), aunque la riqueza de especies tropicales fue mayor que la de las holárticas a lo largo de todo el gradiente sucesional, al igual que en todo el gradiente altitudinal de Talpa, incluyendo los pisos altos.

Es interesante enfatizar que a pesar de que los BMM de México están fuertemente vinculados con la flora de Sudamérica, en especial de la región andina y que se ha reportado que de 650 géneros característicos del BMM, los elementos relacionados con la flora de Sudamérica son 5 veces más numerosos que los vinculados con la flora del hemisferio Norte (Rzedowski, 1996), en este gradiente altitudinal del occidente de México estudiado, observamos que los elementos del BMM que provienen del hemisferio Norte (holárticos y boreotropicales) dominaron en riqueza y área basal a lo largo de todo el gradiente altitudinal. Esto nos indica que los BMM tiene una gran influencia de elementos provenientes del Norte aún en sus pisos altitudinales inferiores y que las rutas del puente de Atlántico Norte y del Estrecho de Bering por las que se posiblemente migró un considerable número especies hacia México (Graham, 1995) tuvieron una gran importancia en la conformación de los BMM de México.

## **Diversidad alfa**

### ***Riqueza de familias y especies***

En el gradiente altitudinal estudiado no se observó una tendencia de cambio significativa ni en riqueza observada ni en la estimada con el ACE, al igual que en el gradiente estudiado por Cuevas-Guzmán (2002) en el oeste de la Sierra de Manantlán, indicando de alguna manera que hubo cierta homogeneidad en la distribución de nichos específicos en estos segmentos altitudinales, a diferencia de lo observado por Vázquez-García y Givnish (1998), para el este de la Sierra de Manantlán (Cerro Grande) y Sahagún-Godínez (2004), para la Sierra de Coalcomán, donde encontraron una tendencia significativa y negativa a lo largo del gradiente altitudinal. Esta diferencia se puede interpretar por la razón de que en Cerro Grande el aumento en riqueza de especies leñosas >2.5 cm hacia altitudes inferiores se debió principalmente al componente de arbustos y lianas, las cuales están mejor representadas en los bosques tropicales caducifolios incluidos en esa parte inferior del gradiente. Esta inclusión de bosques tropicales caducifolios en el gradiente de Cerro Grande dificulta la comparación con el gradiente de Talpa en el que se incluyeron solamente bosques mesófilos de montaña. En el gradiente altitudinal de bosque mesófilo de montaña estudiado por Williams-Linera *et al.* (2013) si se observó un patrón de cambio unimodal con mayor riqueza de especies en pisos intermedios, la cual estuvo correlacionada con una mayor precipitación en los meses más húmedos del año, este patrón no se observó para la riqueza específica del gradiente de Talpa, pero si fue significativo para los índices de diversidad de abundancia proporcional (Shannon-Wiener y Simpson, ver sección respectiva abajo).

La dominancia en riqueza de especies leñosas > 2.5 cm de DAP en los 20 sitios de 0.1 ha del gradiente de estudio de la Sierra de Cacoma, Talpa, Jalisco, fue representada por la familia Asteraceae (8 spp.), y concuerda con la dominancia de esta familia en el gradiente altitudinal de 43 sitios de 0.1 ha de bosque tropical caducifolio-bosque mesófilo de montaña de Cerro Grande, Sierra de Manantlán, Jalisco (19 spp.) (Vázquez-García y Givnish, 1998) y con el hecho de que fue la segunda familia con mayor riqueza (5 spp.) en un corto gradiente altitudinal de 9 sitios de 0.1 ha de bosque mesófilo de la Sierra de Coalcomán, Michoacán (después de Leguminosae, Rubiaceae y Euphorbiaceae con 8 spp., Sahagún-Godínez, 2004). En otro estudio de gradiente altitudinal de 56 sitios de 0.1 ha que incluye bosque mesófilo (Cuevas-Guzmán, 2002), Asteraceae no fue la más dominante en riqueza de especies leñosas

(12 spp.), sino fue la cuarta especie después de Fabaceae (23 spp.), Rubiaceae (18 spp.) y Euphorbiaceae (16 spp.), sin embargo de este último gradiente sólo se incluyeron dos pisos altitudinales (de 14) dominados por especies de bosque mesófilo (1750 y 1850 m), los otros 12 pisos altitudinales estuvieron dominados por especies de bosque tropical subcaducifolio y caducifolio. Otro estudio con muestreos de sitios de 0.1 ha en el occidente de México en el que se midieron especies leñosas > 2.5 cm de DAP fue el de Cuevas-Guzmán *et al.*, 2008 en oyameles y en sus 24 sitios de 0.1 ha la familia con mayor riqueza de especies también fue Asteraceae compartiendo la dominancia con Pinaceae, con 8 spp. cada una. Esta dominancia en riqueza de la familia Asteraceae en los BMM del occidente de México corresponde a la dominancia en riqueza de especies de esta familia a nivel mundial (es la familia con mayor número de especies con cerca de 24,000), resalta la diversificación extraordinaria que ha alcanzado esta familia en el occidente de México (Vázquez-García y Givnish 1998, Cuevas-Guzmán 2002). Esta dominancia en riqueza de Asteraceae puede estar relacionada con la mayor ocurrencia en espacios abiertos característica de esta familia (Funk *et al.*, 2009) y de estos BMM (los de occidente de México, comparados con los de oriente y sureste de México) que están altamente fragmentados y rodeados de otros tipos de bosque más abiertos con regímenes de perturbación mayor, como son los bosques de pino-encino y los bosques tropicales caducifolios, donde los incendios (y los aprovechamientos forestales en el caso de bosques de pinos) son más frecuentes. La riqueza de familias como Asteraceae y Melastomataceae a lo largo del gradiente altitudinal resaltan la diversificación extraordinaria que han alcanzado estos grupos en el occidente de México (Vázquez-García y Givnish 1998, Cuevas-Guzmán 2002).

Las otras familias dominantes en riqueza de especies en los sitios de estudio (Fagaceae, Euphorbiaceae, Primulaceae, Moraceae, Fabaceae, Araliaceae, Betulaceae, Lauraceae, Malvaceae, Melastomataceae, Pentaphylacaceae, Pinaceae y Rubiaceae) son una mezcla de familias boreales y australes (gondwánicas), sin embargo en riqueza dominan las familias australes. Estas familias, excepto Moraceae, Malvaceae y Pinaceae, han sido reportadas entre las familias con mayor número géneros con al menos una especie exclusiva o preferente del bosque mesófilo de México (Rzedowski, 1996). Moraceae y Malvaceae dominaron en los pisos inferiores del gradiente, donde hay ecotonía con los bosques tropicales, y Pinaceae en los pisos superiores, donde hay ecotonía con los bosques de oyamel.

Es de resaltar que la segunda familia con mayor riqueza a lo largo del gradiente altitudinal es la Fagaceae lo cual es también por sí misma una familia muy diversa y es una manifestación extraordinaria de la diversificación que ha alcanzado este grupo en el occidente de México (Vázquez-García y Givnish, 1998; Cuevas-Guzmán, 2002; González-Villareal, 1986). Entre los géneros de plantas vasculares que Rzedowski (1996) señala como los de mayor número de especies exclusivas o preferentes en el bosque mesófilo de montaña de México encontrados en el presente estudio fueron *Miconia* y *Parathesis*.

### **Estructura de la diversidad alfa**

La distribución relativa de las especies a lo largo del gradiente altitudinal fue variable y no siguió un patrón claro, sin embargo para algunos sitios de los pisos inferiores (1300, 1400 y 1500 m) la curva rango/abundancia fue semejante al modelo de serie geométrica o al de log series, lo que indica que pocas especies dominantes (*Matudaea trinervia*, *Siparuna thecaphora*, *Carpinus caroliniana*, *Quercus insignis* y *Quercus acutifolia*), lo son debido a tres posibilidades: i) acaparan la mayoría de los recursos, ii) sus especies arribaron en hábitats no saturados ya sea en intervalos regulares (serie geométrica) o azarosos (log series) y iii) uno o pocos factores dominan la distribución y abundancia de las especies en la comunidad (Magurran, 1988; 2004). En este caso la competencia por la luz puede ser uno de los principales factores que determinan la dominancia de dichas especies, las cuales presentan un nivel medio a alto de tolerancia a la sombra, sobre todo *Matudaea trinervia*, en la que se evidencia esta tolerancia por la gran densidad de follaje que mantiene en condiciones de sombra (Muñiz-Castro, obs. pers.). Para el piso de 1600 m se encontró una mayor equitatividad en la distribución de los recursos, y precisamente coincide con el piso altitudinal en el que se observó una disminución muy marcada en la presencia y dominancia de *Matudaea trinervia* y de *Quercus insignis*. El patrón de distribución de abundancia relativa de especies que se presentó con mayor frecuencia en los pisos altitudinales intermedios y superiores fue el del modelo log normal, que es el que se ha observado en la mayoría de las comunidades estudiadas por los ecólogos (Magurran, 2004). Se ha atribuido la prevalencia de este patrón log normal en las comunidades ecológicas a las propiedades matemáticas inherentes a bases de datos de numerosos muestreos como consecuencia del teorema del límite central (May,

1975) o a una explicación biológica en la que los espacios de los nichos son divididos secuencialmente a medida que las especies colonizan la comunidad y compiten por recursos (Sugihara, 1980).

La tendencia de cambio significativa a lo largo del gradiente altitudinal mostrada por el índice de diversidad Shannon y el de dominancia Simpson, se debió a que hubo un incremento del componente de equitatividad (evenness) de la diversidad entre los pisos altitudinales comprendidos entre los 1700 m y 2000 m donde ocurren los bosques dominados por *Acer*, *Podocarpus* y *Abies*, este pico de diversidad en altitudes intermedias se ha observado en otros estudios de gradiente altitudinal de bosque mesófilo de montaña (Williams-Linera *et al.*, 2013) y en otras comunidades (Rahbek, 1995; Grytnes y Vetaas, 2002; Wang *et al.* 2002). Rahbek (1995) en una revisión de literatura encontró que de 97 estudios publicados el patrón de mayor diversidad en pisos altitudinales intermedios es el más común para biomas tropicales y no tropicales. Para tratar de explicar este patrón Colwell y Hurt (1994) han planteado la hipótesis del “efecto del dominio medio (*mid-domain effect*)” o del “límite duro (*hard boundary*)”, en la que se sugiere que este patrón puede deberse a un fenómeno espacial no-biológico de un incremento en el traslape de los rangos de distribución de las especies al centro del dominio. Sin embargo, una posible explicación para este pico de riqueza de especies puede estar relacionado a una combinación determinística de condiciones ecológicas a lo largo del gradiente altitudinal (Lomolino, 2001; Brown, 2001; Wang *et al.*, 2002): en sitios de baja altitud la temperatura puede ser favorable mientras que la humedad puede no estar suficientemente disponible, mientras que en los pisos de altitudes intermedios hay mayor disponibilidad de humedad por una mayor precipitación o condensación y en los sitios más elevados las bajas temperaturas reducen la disponibilidad de agua y ocasionan heladas que afectan notablemente el crecimiento y supervivencia de las plantas vasculares. Bhataraí y Vetaas (2003) propusieron una explicación climática a este patrón que concuerda con el modelo de O’Brien y colegas (O’Brien, 1993; 1998; Whittaker *et al.*, 2001), en el que se establece que la riqueza de especies arbóreas puede ser predicha por una función lineal con la precipitación pluvial y una función parabólica con la energía (temperatura). Bhataraí y Vetaas (2006) confirmaron con datos empíricos esta explicación climática en un gradiente altitudinal de 100 a 4300 m en los Himalaya, en Nepal al encontrar la mayor riqueza a 900-1000 m, que correspondió con la zona con mayor precipitación del gradiente y que esta fuera del alcance

de la ocurrencia de heladas (función de energía), que reportan se presentan a partir de los 1300 m. William-Linera *et al.* (2013) confirmaron también esta relación entre mayor riqueza de especies en sitios de altitudes intermedias con mayor humedad al obtener valores altos de correlación entre la riqueza y la precipitación en los trimestres más húmedos del año. Esta relación positiva entre riqueza de especies de bosque mesófilo de montaña y precipitación ha sido también observada en general para los bosques mesófilos de montaña de la República Mexicana (López-Mata *et al.*, 2012). En nuestra área de estudio el pico de diversidad en altitudes intermedias puede estar relacionado también con otros factores: i) estos sitios pueden haber funcionado como un refugio del Pleistoceno, incluso desde el Terciario conservando un importante ensamble de elementos de diferentes orígenes biogeográficos (Vázquez-García *et al.*, 2000); ii) otro aspecto puede ser que estos sitios se componen de un mosaico de fragmentos bien conservados rodeados de sitios con bosques de pino-encino con cierto grado de disturbio por incendios y aprovechamientos forestales (Vázquez-García *et al.*, 2000) lo que hace que el disturbio intermedio aumente la diversidad; y iii) otro factor puede ser que en estos pisos altitudinales intermedios se comparte la dominancia de especies, es decir, es más equitativa la abundancia de especies, a diferencia de los pisos más bajos y más altos donde existe una gran dominancia de especies altamente competitivas como son *Matudaea trinervia* y *Quercus nixoniana* en los pisos bajos y *Abies jaliscana* y *Persea hintonii* en los pisos altos.

### **Diversidad beta**

En el gradiente altitudinal estudiado la diversidad beta tuvo una tendencia a disminuir conforme aumenta la altitud. Esta disminución concuerda con previos estudios (Vázquez-García y Givnish, 1998; Zhao, 2004) y puede tener relación con la regla de Rapoport extendida a la altitud (Stevens, 1992). Es decir, las especies tropicales de partes bajas tienden a tener un rango de distribución más especializado y estrecho que las especies de partes altas con climas templados, lo que aumenta la proporción de nichos disponibles y la diversidad alfa y beta. Esta disminución de diversidad beta con la altitud está en discordancia con otros estudios como el de Williams-Linera *et al.* (2013) donde la diversidad beta aumentó conforme aumentó la elevación (pero estos autores no dan una posible explicación a este patrón) y Kraft *et al.* (2011) en el que se utilizó un modelo nulo basado en individuos y se concluye que no hay

efecto de la altitud en la diversidad beta después de corregir por la variación en la riqueza total de especies. Sin embargo, posteriormente, se ha demostrado que el uso del modelo nulo basado en individuos no es un modelo nulo válido para investigar los gradientes de diversidad beta influenciados por mecanismos de ensamblaje de comunidades locales (Qian *et al.*, 2013) ya que este modelo nulo se basa en la distribución de abundancia de las especies y no en la riqueza regional (riqueza  $\gamma$ ), y es esta abundancia de las especies la que influye en los mecanismos de ensamblaje de las comunidades.

Al igual que en el estudio de gradiente de Cerro Grande de Vázquez-García y Givnish (1998), en el gradiente de Talpa aparentemente se encontró mayor diversidad beta en distancias altitudinales que en distancias horizontales, sin embargo en ambos estudios la distancia altitudinal tiene un componente asociado a distancia horizontal que impide una comparación real directa entre distancias horizontales y altitudinales. A pesar de esto el componente altitudinal de recambio de especies es notorio (diversidad beta alta) y debe estar relacionado al cambio de temperatura y humedad a lo largo del gradiente estudiado. Esto se puede explicar porque la temperatura disminuye de 6 a 10°C con cada kilómetro de cambio altitudinal (mientras que disminuye 6.5°C por cada 1000 km de cambio latitudinal horizontal). Este cambio de temperatura influye notablemente en el punto de condensación de humedad atmosférica que genera a su vez cambios en la distribución de niebla o nubosidad (Colwell *et al.*, 2008). Por lo tanto con el presente estudio se apoya que la alta diversidad reportada para los BMM de México puede depender en gran parte del componente de la diversidad beta debida al alto recambio altitudinal de especies que puede estar relacionado también a la alta heterogeneidad ambiental ocasionada por el relieve montañoso.

A pesar de que la ordenación NMS basada en especies segregó en el eje uno a los bosques de occidente de los bosques de oriente de México en Veracruz y los del este de Estados Unidos por diferente composición de especies, la similitud en composición florística entre los bosques de niebla del gradiente altitudinal de la Sierra de Cacoma de Talpa y los de diferentes altitudes de occidente y oriente de México fue mayor cuanto mayor fue su similitud en altitud, es decir los sitios de bajas altitudes de diferentes lugares se agruparon en la ordenación segregándose de los sitios de mayores altitudes. Esto refleja que a pesar de las distancias geográficas hay un patrón altitudinal en la composición de especies en el occidente

y oriente de México. Mientras que los sitios de bosque templado caducifolio del este de estados unidos igualmente se segregaron latitudinalmente en dos grupos, uno del norte y otro del sur, segregación que de alguna manera corresponde al agrupamiento altitudinal observado en los bosques de niebla de México en el eje dos de la ordenación.

La ordenación NMS basada en géneros no separó los sitios de occidente y oriente de México lo que indica que la composición genérica de los bosques mesófilos de México es similar a lo largo de su distribución y su alta diversidad beta se debe en gran parte a eventos de especiación alopátrida la cual se ha reportado ser frecuente para este tipo de especies (Vázquez-García, 1994)

### **Diversidad beta y variables ambientales**

Se ha sugerido que la alta diversidad de los bosques mesófilos de montaña en México se debe en gran parte a la alta heterogeneidad ambiental sobre distancias geográficas cortas (Williams-Linera 2002). Esta heterogeneidad suele identificarse principalmente de forma horizontal, en nuestro estudio se confirma que la alta diversidad beta del bosque mesófilo tiene como factor principal el gradiente de altitud, que a su vez influye en cambios abruptos en las condiciones de temperatura y humedad de los hábitats montañosos. La altitud fue la variable que mayormente explica los cambios en la composición, abundancia y diversidad beta en las comunidades de bosque mesófilo del área de estudio de la Sierra de Cacoma. A esta misma conclusión llegaron Vázquez-García y Givnish (1998b) al analizar las comunidades de bosques en el gradiente altitudinal de Cerro Grande con tres métodos de ordenación: Análisis de Correspondencia (Reciprocal Averaging), ordenación Bray Curtis y NMS. En su estudio de gradiente altitudinal en la Sierra Nevada del estado de México, Sánchez-González y López-Mata (2003) también concluyeron que las variables ambientales importantes fueron la altitud y la humedad. La altitud es un factor físico que influye sobre las condiciones climáticas a través de variables como la temperatura y la humedad (Barton, 1994). La temperatura es una variable importante que controla la distribución de especies en las montañas tropicales, subtropicales y templadas (Ohsawa, 1990; 1993; 1995; Tang y Ohsawa, 1997; Blundo *et al.*, 2012). La disminución de la temperatura conforme se eleva la altitud puede explicar las zonas transicionales en comunidades vegetales (Webster, 1995; Tang y Ohsawa, 1997). En los

trópicos los gradientes de temperatura a través de la altitud son abruptos (5.2 a 6.5°C disminuyen por cada 1000 m de elevación), mientras que en la zona templada la tasa de disminución es hasta 1000 veces menor latitudinalmente (6.9°C por cada 1000 km sobre los 45°N o S) (Colwell *et al.*, 2008).

La segunda variable que se correlacionó con la ordenación de sitios en el gradiente de Talpa fue el nitrógeno inorgánico del suelo, el cual estuvo relacionado con la segregación de sitios a lo largo del eje 2 y con una tercer variable significativa, la humedad del suelo, e inversamente correlacionado con la radiación incidente directa anual potencial (la cual depende de la exposición y la pendiente de las laderas). Es conocido que en los bosques de montaña las temperaturas más bajas y la alta concentración de agua en el suelo pueden reducir las tasas de reciclaje de nutrientes (Benner *et al.*, 2010), lo que a su vez conduce a la acumulación de materia orgánica y nutrientes característica de estos ecosistemas, que provee a los organismos un adecuado suministro de nutrientes biofílicos aún con estas tasas lentas de descomposición y mineralización. Por lo tanto, la relación inversa entre radiación potencial y nitrógeno-humedad observada en nuestro gradiente puede estar relacionada con esa baja tasa de reciclaje de nutrientes en condiciones umbrófilas (menos expuestas a la radiación de algunos sitios con exposiciones N, NE, EN), que son las que reciben menos radiación en el hemisferio Norte (McCune y Keon, 2002; McCune y Grace, 2002).

En la literatura científica todavía es motivo de debate si las comunidades vegetales a lo largo de gradientes altitudinales cambian en su composición florística en forma continua (relacionada a la hipótesis individualista de Gleason) o discontinua (de acuerdo a la hipótesis de las comunidades como unidades discretas de Clements) (Moravec, 1989). Varios estudios han concluido que las comunidades cambian en forma continua (Bray y Curtis, 1957; Curtis, 1959; Whittaker, 1962; 1967; McIntosh, 1967; Hamilton, 1975; 1989 y Lovett, 1996; 1998; Vázquez-García y Givnish, 1998), sin embargo, como ha sido señalado por Hemp (2006), algunos de estos estudios fueron realizados con métodos de muestreo que no incluían parcelas con condiciones climáticas y topográficas homogéneas. Para la región occidental de México, Vázquez-García y Givnish (1998) usando varios métodos estadísticos, concluyeron la presencia de un cambio continuo en la composición de comunidades en el gradiente altitudinal de Cerro Grande, no obstante, éstos mismos autores (1998b) identificaron diferentes tipos

altitudinales de bosque por medio de análisis de ordenación (NMS, RA y Bray Curtis) y agrupamiento (TWINSPAN y UPGMA): bosque tropical caducifolio (1500-1800 m), bosque nuboso dominado por *Myrcianthes* (1900-2000 m), bosque mesófilo nuboso (2100-2300 m) y bosque nuboso siempreverde (2400-2500 m).

De acuerdo con el ordenamiento no métrico multidimensional, el análisis de agrupamiento Beta flexible, el Análisis de Especies Indicadoras y el MRPP en el presente estudio de gradiente altitudinal en Talpa se encontró una zonificación altitudinal del BMM con una discontinuidad a los 1600 m que separa dos tipos de bosque: 1) Bosque Húmedo de Montaña Bajo (BHMB, Lower Montane Cloud Forest, LMCF) de los 1300 a los 1600 m, y 2) el Bosque Húmedo de Montaña Alto (BHMA, Upper Montane Cloud Forest, UMCF) de los 1600 a los 2300 m. El BHMB es perennifolio, con especies indicadoras como *Matudaea trinervia*, *Magnolia pacifica*, encinos (*Q. acutifolia* y *Q. insignis*) y *Siparuna thecaphora*. En cambio el BHMA es un bosque mixto, con especies indicadoras latifoliadas como *Acer saccharum*, *Ostrya virginiana*, *Symplocos novogaliciana*, *Clusia salvinii*, *Symplococarpon purpusii*, *Quercus nixoniana* y *Turpinia occidentalis* y coníferas como *Abies jaliscana*, *Podocarpus matudae* y *Pinus douglasiana*.

La zonificación encontrada para el gradiente de BMM del presente estudio correspondiente a la vertiente del occidente de México es muy similar a la reportada por Williams-Linera *et al.* (2013) para el BMM del centro de Veracruz, en el oriente de México. Estas autoras también por medio del ordenamiento NMS, el agrupamiento beta-flexible y el análisis de especies indicadoras definieron dos tipos altitudinales como LMCF (1250-1630 m, latifoliadas perennifolias y caducifolias) y UMCF (1800-2550 m, como mixto: latifoliadas perennifolias y caducifolias y coníferas).

La zonificación definida para los BMM de estas regiones de México concuerda con las variaciones discontinuas y zonificaciones reportadas por varios autores para otras regiones montañosas del mundo: Boughey (1955a) Monte Camerún, Hamilton y Perrott (1981) en Monte Elgon, Van Steenis (1984) en Malasia, Friis (1992) en Etiopía, Kitayama (1992) en Kinabalu, Kitayama y Mueller-Dombois (1992) en Hawaii, y Hemp (2006) en Monte Kilimanjaro.

El término Bosque Húmedo de Montaña (BHM) utilizado por Villaseñor (2010) para describir en forma global a los BMM de México, todavía requiere una revisión que considere al bosque con los oyameles como elementos importantes (coníferas del género *Abies* que coexisten con elementos del BMM en zonas altas) y que excluya al bosque tropical perennifolio y al tropical subcaducifolio (que también son húmedos y en ocasiones están en partes bajas de las montañas), toda vez que incluyó en el BHM solo a especies registradas en el bosque mesófilo de montaña y no incluyó a las del bosque de oyamel. Así, en la distribución con enfoque global de los bosques tropicales húmedos de montaña (TMCF, por sus siglas en inglés) según Scatena *et al.* (2010) uno de los mayores avances ha sido el reconocimiento de tres tipos diferentes de TMCF (Bruijnzeel, 2000): bosque húmedo de montaña bajo (LMCF, en zonas ecuatoriales continentales de interior entre 1200-1500 m snm), bosque húmedo de montaña alto (UMCF, en zonas ecuatoriales continentales de interior entre 2000-3000 m snm, en pequeñas islas o montañas costeras ocurren a menores altitudes) y bosque húmedo subalpino (Subalpine Cloud Forest, SACF, en grandes montañas ecuatoriales entre 2800 y 3200 m).

Al tratar de comparar los dos tipos altitudinales de BMM del gradiente de Talpa (LMCF y UMCF) con los definidos en forma global por Scatena *et al.* (2010) se observa que algunas características no concuerdan entre ambas clasificaciones. El LMCF de Talpa, con una altura mínima de 29 m y una máxima de 35 m si es estructuralmente comparable con el LMCF reportado por Scatena *et al.* (2010) que consideran que tienen altura entre 15 y 33 m. Sin embargo, la principal discrepancia se observa en la estructura de los bosques de mayor altitud: el UMCF de Talpa con una altura máxima del dosel de 35 m (dada por especies de géneros como *Abies*, *Pinus* y *Quercus*) contrasta con las alturas tipo “Elfin forest” (“bosque enano”) que reportan Scatena *et al.* (2010) para las formas de baja altura del UMCF del mundo (1.5-18 m). Esta divergencia puede estar dada por el hecho de que Scatena *et al.* (2010) incluyen en esta denominación de UMCF a franjas altas de vegetación cercanas al ecotono bosque-pastizal de alpino (“timberline”) y a que toma en cuenta sitios de Sudamérica, Centroamérica e islas tropicales donde están ausentes los géneros *Abies*, *Pinus* y *Quercus*, y también a que en el gradiente de Talpa las cimas de las montañas no tienen una altitud suficiente para alcanzar el ecotono con bosque-pastizal alpino.

El BMM del occidente de México es diferente en fisonomía de los TMCF de Sudamérica y Centroamérica (Scatena *et al.*, 2010) y de los del Sudeste Asiático (Ohsawa, 1995), donde hacen agrupamientos de comunidades forestales de acuerdo a su altitud y estructura fisonómica. Las principales diferencias son que la altitud de las montañas del occidente de México no sobrepasan los 2500 m de altura, el consenso que Scatena *et al.* (2010) realizaron omite tanto a los bosques del occidente de México como por el disturbio a los bosques de los Andes, África e islas tropicales; mientras que, en el sudeste asiático Ohsawa (1995) la altura del dosel disminuye escalonadamente a la mitad en cada una de las zonas altitudinales.

## CONCLUSIONES

La estructura del bosque mesófilo de montaña no varió en el gradiente altitudinal de la Sierra de Cacoma de Talpa, Jalisco, a excepción de la altura máxima del dosel, la cual aumentó hacia mayores altitudes, debido a la presencia de coníferas (*Abies* y *Pinus*) y fagáceas (*Quercus*) de grandes tallas. Éste aumento es comparable a la de los bosques del oriente de Asia (igualmente por la presencia de coníferas en partes altas) y no concuerda con la definición internacional de *Tropical Montane Cloud Forest* de Scatena y colaboradores en cuanto a su estructura, ya que en ésta se enfatiza que estos bosques disminuyen en altura del dosel conforme aumenta la altitud.

No se encontró una tendencia de cambio en la riqueza de especies a lo largo del gradiente altitudinal, indicando que hubo cierta homogeneidad en la distribución de nichos específicos a lo largo del gradiente, sin embargo, la diversidad de especies dada por su abundancia proporcional tuvo un incremento en los pisos de altitud intermedios, por una mayor equitatividad. La diversidad de especies fue menor en las partes bajas debido a la alta dominancia de especies como *Matudaea trinervia* y *Quercus acutifolia* y en las partes altas debido a la dominancia de especies como *Abies jaliscana*, *Persea hintonii* y *Quercus nixoniana*.

A lo largo del gradiente altitudinal de Talpa la proporción de especies endozoócoras fue la mayor y ésta disminuyó hacia las partes altas, la de anemócoras aumentó y la de autosinzoócoras se mantuvo constante. La proporción en riqueza de especies y densidad de tallos de perennifolias angiospermas fue la mayor a lo largo del gradiente, sólo su área basal disminuyó hacia las partes altas a expensas de las especies de coníferas. La proporción de especies caducifolias fue constante (aprox. 0.20) a lo largo del gradiente altitudinal. Las especies neotropicales y boreotropicales dominaron en riqueza y densidad de tallos a lo largo del gradiente, sin embargo las holárticas aumentaron en dominancia en área basal hacia las partes altas del gradiente.

La diversidad beta tuvo una tendencia a disminuir conforme aumenta la altitud. La diversidad beta entre sitios del mismo piso altitudinal fue baja y no cambió en función de la distancia horizontal, en cambio se observaron valores altos de diversidad beta entre sitios con mayor distancia altitudinal. Se comprueba que la alta diversidad reportada para los BMM de México

depende en gran medida al componente de recambio altitudinal, el cual se relaciona al recambio de condiciones ambientales principalmente de temperatura y humedad ocasionada por el relieve montañoso.

La similitud en composición florística entre los bosques de niebla del gradiente altitudinal de la Sierra de Cacoma de Talpa y los de diferentes altitudes del occidente y oriente de México fue mayor cuanto mayor fue su similitud en altitud. La disimilitud entre bosques de niebla de diferentes altitudes del occidente y oriente de México es comparable a la disimilitud entre los bosques templados caducifolios de diferentes latitudes de Estados Unidos.

En el gradiente altitudinal de la Sierra de Cacoma de Talpa los patrones de distribución de especies leñosas no reflejan una secuencia de comunidades discretas debido a cambios abruptos, ya que existen especies latifoliadas perennifolias y caducifolias con una distribución amplia a lo largo de casi todo el gradiente altitudinal, como *Carpinus caroliniana*, *Quercus acutifolia*, *Quercus nixoniana*, *Podocarpus matudae*, *Persea hintonii* y *Clethra hartwegii* (que también presentan su amplia distribución latitudinal), por lo que ésta distribución amplia de especies mesófilas le da cohesión al concepto de Bosque Mesófilo de Montaña.

Sin embargo, se pudo detectar una zonificación en la que las especies son reemplazadas gradualmente conforme se eleva el gradiente altitudinal y donde se clasificaron dos tipos altitudinales de bosque: 1) *Bosque Mesófilo de Montaña Bajo* (BMMB, *Lower Montane Cloud Forest*, LMCF) de los 1300 a los 1600 m y 2) el *Bosque Nuboso (Mixto) de Montaña Alto* (BNMA, *Upper Montane Cloud Forest*, UMCF) de los 1600 a los 2300 m. El BMMB es perennifolio, con las especies indicadoras *Matudaea trinervia*, *Magnolia pacifica*, encinos (*Quercus acutifolia* y *Q. insignis*) y *Siparuna thecaphora*, En cambio el BNMA es un bosque mixto, con especies indicadoras latifoliadas como *Ostrya virginiana*, *Symplocos novogaliciana*, *Clusia salvinii*, *Symplocarpon purpusii*, *Quercus nixoniana*, *Turpinia occidentalis* y *Acer saccharum*, y coníferas como *Abies jaliscana*, *Podocarpus matudae* y *Pinus douglasiana*. Esta zonificación en dos tipos de bosque de niebla también ha sido reportada para los bosques de Veracruz.

## LITERATURA CITADA

- Alcántara-Ayala, O., Luna-Vega, I. y Velázquez, A. 2002. Altitudinal distribution patterns of Mexican cloud forests based upon preferential characteristic genera. *Plant Ecology* 161: 67–174.
- Boughey, A. S. 1955a. The vegetation of the mountains of Biafra. In *Proceedings of the Linnean Society of London* 165: 144-150.
- Bach, K. y Gradstein, R. 2011. A comparison of six methods to detect altitudinal belts of vegetation in tropical mountains. *Ecotropica* 17: 1–13.
- Bhattarai, K. R., y Vetaas, O. R. 2003. Variation in plant species richness of different life forms along a subtropical elevation gradient in the Himalayas, east Nepal. *Global Ecology and Biogeography* 12: 327-340.
- Bhattarai, K. R., y Vetaas, O. R. 2006. Can Rapoport's rule explain tree species richness along the Himalayan elevation gradient? Nepal. *Diversity and Distributions* 12: 373-378.
- Beard, J. S. 1946. Los climas de vegetación en la América Tropical. *Fac. Nac. Agron. Medellín* 6:225-293.
- Benner, J. Vitousek, P. y Ostertag, R. 2010. Nutrient cycling and nutrient limitation in tropical montane cloud forest. En *tropical montane cloud forests: science for conservation and management*, eds. Bruijnzeel L.A. Scatena, F.N. y Hamilton, L.S. Cambridge University Press.
- Blundo, C., Malizia, L. R., Blake, J. G., y Brown, A. D. 2012. Tree species distribution in Andean forests: influence of regional and local factors. *Journal of Tropical Ecology*, 28: 83-95.
- Bradbury, I. K., y D. C. Malcolm. 1979. Dry matter accumulation by *Picea sitchensis* seedlings during winter. *Can. J. Forest Res.* 8:207-213.
- Bray, J. R., y Curtis, J. T. 1957. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological monographs* 27: 325-349.

- Breedlove, D. E. 1973. The phytogeography and vegetation of Chiapas Mexico. In: Vegetation and vegetational history of northern Latin America. Elsevier Scientific Publishing Company. Amsterdam. P. 149-165.
- Brown J.H. 2001. Mammals on mountainsides: elevational patterns of diversity. *Global Ecology & Biogeography* 10: 101–109.
- Bruijnzeel, L. A. 2000. Hydrology of tropical montane cloud forests: a reassessment. J. S. Gladwell (ed). Proceedings of the Second International Colloquium on Hydrology and Water Management in the Humid Tropics. UNESCO-CATHALAC, Ciudad de Panamá, Panamá. 383-353.
- Campos, J. J. y J. Calvo. 2000. Compensation for environmental services from mountain forests. En *Mountain Forests and Sustainable Development*. Mountain Agenda. CDE, University of Berne, Switzerland.
- Cayuela, L., D. J. Golicher y J. M. Rey-Benayas. 2006. The extent, distribution, and fragmentation of vanishing montane cloud forests in the Highlands of Chiapas, Mexico. *Biotropica* 38: 544–554.
- Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: pasado, presente y futuro. Conabio, Instituto de Biología, UNAM y Agrupación Sierra Madre, S. C., México, D. F.
- Chao, A. y S.-M Lee. 1992 Estimating the number of classes via sample coverage. *Journal of the American Statistical Association* 87: 210-217.
- Chao, A., y Yang, M. C. 1993. Stopping rules and estimation for recapture debugging with unequal failure rates. *Biometrika*, 80: 193-201.
- Chao, A., R. L. Chazdon, R. K. Colwell, y T.-J. Shen. 2005. A new statistical approach for assessing compositional similarity based on incidence and abundance data. *Ecology Letters* 8:148-159.
- Colwell, R. K., y Hurtt, G. C. 1994. Nonbiological gradients in species richness and a spurious Rapoport effect. *American Naturalist* 144: 570-595.

- Colwell, R. K. 2005. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8.2.0 User's Guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Colwell, R. K., Brehm, G., Cardelús, C. L., Gilman, A. C., y Longino, J. T. 2008. Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. *Science*, 322: 258-261.
- CONABIO. 2010. El Bosque Mesófilo de Montaña en México: Amenazas y Oportunidades para su conservación y Manejo Sostenible. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 197 pp. México D.F., México
- Cortés, W. A., Murillo, J. L. T., y Medina, A. L. 2008. Análisis florístico y estructural de los bosques premontanos en el municipio de Amalfi (Antioquia, Colombia). *Colombia Forestal*, 12, 81-102.
- Cuevas-Guzmán, R. 2002. Análisis de gradientes de la vegetación de la cañada El Tecolote, en la Sierra de Manantlán, Jalisco, México. Tesis doctorado. Colegio de Postgraduados, Montecillo, Estado de México. 140 p.
- Cuevas-Guzmán, R. Martínez-Rivera, L. M. Cisneros-Lepe, A. Sánchez-Rodríguez E.V. y Guzmán-Hernández L. 2008. Ordenación y clasificación de los oyametales del estado de Jalisco, México. *Ecología, manejo y conservación de los ecosistemas de montaña en México*, L.R. Sánchez, J. Galindo y F. Díaz (eds.). Mundi-Prensa, México, D.F. p221-227.
- Cuevas-Guzmán, R., Cisneros-Lepe, E. A., Jardel-Peláez, E. J., Sánchez-Rodríguez, E. V., Guzmán-Hernández, L., Núñez-López, N. M., y Rodríguez-Guerrero, C. 2011. Análisis estructural y de diversidad en los bosques de Abies de Jalisco, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82: 1219-1233.
- Croat, T. B. 1978. *Flora of Barro Colorado Island*. Stanford University Press.
- Curtis, J. T. 1959. *The vegetation of Wisconsin: an ordination of plant communities*. University of Wisconsin Pres.

- Curtis, J.T., y McIntosh, R.P. 1951. An upland forest continuum in the prairie–forest border region of Wisconsin. *Ecology* 32: 476–496.
- DOF 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación, Poder Ejecutivo, Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales, México, D.F.
- Dyer, J. M. 2006. Revisiting the deciduous forests of eastern North America. *BioScience*, 56: 341-352.
- Farjon, A., de la Rosa, J. A. P., y Styles, B. T. 1997. A field guide to the pines of Mexico and Central America. Royal Botanic Gardens.
- Fisher, R. A., Corbet, A. S., y Williams, C. B. 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *The Journal of Animal Ecology* 12: 42-58.
- Franklin, J. F., y Waring, R. H. 1980. Distinctive features of the northwestern coniferous forest: development, structure, and function. In *Forests: Fresh perspectives from ecosystem analysis*. Proc. 40th Biology Colloquium. Corvallis, Oregon. 59-85.
- Friis, I. 1992. Forests and forest trees of northeast tropical Africa: their natural habitats and distribution patterns in Ethiopia, Djibouti and Somalia. Her Majesty's Stationery Office, London.
- Funk, V. A., A. Susanna, T. F. Stuessy y H. Robinson. 2009. Classification of Compositae. En: Funk, V. A., A. Susanna, T. Stuessy y R. Bayer (eds.). *Systematics, Evolution, and Biogeography of Compositae*. Pags. 171-189; IAPT, Vienna.
- Furlow, J. J. 1987. The *Carpinus caroliniana* complex in North America. I. A multivariate analysis of geographical variation. *Systematic botany*, 21-40.
- García, E. 1981. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen, Instituto de Geografía, UNAM, México.

- Gentry, A. H. 1982b. Patterns of Neotropical plant species diversity. *Evolutionary biology* 15: 1-84.
- Gentry, A. H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75: 1-34.
- Gentry, A. H. 1992. Diversity and floristic composition of Andean forests of Peru and adjacent countries: implications for their conservation. Páginas 11-29 en K. R. Young y N. Valencia, editores. *Biogeografía, ecología y conservación del bosque montano en el Perú*, Memorias Museo de Historia Natural, UNMSM, Lima.
- Givnish, T.J. 1998. Adaptive plant evolution on islands: classical patterns, molecular data, new insights. *Evolution on Islands* (ed. P. Grant), pp. 281-304. Oxford University Press, Oxford.
- Givnish, T. J. 1999. On the causes of gradients in tropical tree diversity. *Journal of Ecology*, 87: 193–210.
- Givnish, T. J. 2002. Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox. *Silva Fennica*, 36: 703-743.
- González-Villarreal, L. M., Jiménez-Reyes, N., y Hernández-López, L. 2004. La familia Hamamelidaceae en el estado de Jalisco, México. Guadalajara: Universidad de Guadalajara 29 p. ISBN 970270569X Sp, 1.
- González-Villarreal, L. M. 1986. Contribución al conocimiento del género *Quercus* (Fagaceae) en el estado de Jalisco. Instituto de Botánica. Universidad de Guadalajara. 243p
- Graham, A. 1973. History of the arborescent temperate element in the Northern Latin America biota. En: Graham, A. (ed.). *Vegetation and vegetational history of northern Latin America*. Elsevier, Amsterdam, pp 301–314.
- Graham, A. 1976. Studies in Neotropical Paleobotany. II. The Miocene Communities of Veracruz, Mexico. *Annals of the Missouri Botanical Garden* Vol. 63: 787-842

- Graham, A. 1995. Development of affinities between Mexican/Central American and northern South American lowland and lower montane vegetation during the Tertiary. Páginas 11-22 en S. P. Churchill, H. Balslev, E. Forero y J. L. Luteyn, editores. Biodiversity and conservation of Neotropical Montane Forest. The New York Botanical Garden, NY, USA.
- Hamilton, A. C. 1975. A quantitative analysis of altitudinal zonation in Uganda forests. *Vegetatio*, 30: 99-106.
- Hamilton, A. C. 1989. The place and the problem. A survey of forest types on the East Usambaras using the variable-area tree plot method. Forest conservation in the East Usambara Mountains Tanzania. IUCN, Gland, 213-226.
- Hamilton, A. C. y Perrott, R. A. 1981. A study of altitudinal zonation in the montane forest belt of Mt. Elgon, Kenya/Uganda. *Vegetatio*, 45: 107-125.
- Hamilton, L. S. Juvik, J. O. y Scatena, F. N. 1995. Tropical montane cloud forests. Springer, New York, USA.
- Held, M.E. Jones-Held, S. y Winstead, J. E. 1998. Forest Community Structure and Tornado Damage in an Old-Growth System in Northern Kentucky. *Castanea*, 63: 474-481.
- Hemp, A. 2006. Continuum or zonation? Altitudinal gradients in the forest vegetation of Mt. Kilimanjaro. *Plant Ecology* 184: 1385-0237.
- Huisman, J., Olf, H., y Fresco, L.F.M. 1993. A hierarchical set of models for species response analysis. *J. Veg. Sci.* 4:37-46.
- INEGI 2007. Conjunto de datos vectoriales de la carta edafológica Serie II, escala 1:250,000. Carta F13-11. Formato digital INEGI.
- INEGI, 2008. Inventario Nacional Forestal. Serie III. México, D. F.
- INEGI, 2011. Conjunto de datos vectoriales de la serie topográfica y de recursos naturales escala. 1:1 000 000. Unidades climáticas. <http://www.inegi.org.mx/geo/contenidos/reclnat/clima/InfoEscala.aspx>, consultada en 24/02/2013.

- Kapelle, M. 1995. Ecology of Mature and Recovering Talamancan Montane Quercus Forests, Costa Rica. Amsterdam (Holanda). Universitit van Amsterdam. p. 55-106.
- Keddy, P. A., y Drummond, C. G. 1996. Ecological properties for the evaluation, management, and restoration of temperate deciduous forest ecosystems. *Ecological Applications*, 748-762.
- Kitayama, K. 1992. An altitudinal transect study of the vegetation on Mount Kinabalu, Borneo. *Vegetatio*, 102: 149-171.
- Kitayama, K. y Mueller-Dombois, D. 1992. Vegetation of the wet windward slope of Haleakala, Maui, Hawaii. *Pacific Science*, 46: 197-220.
- Kraft, N. J., Comita, L. S., Chase, J. M., Sanders, N. J., Swenson, N. G., Crist, T. O., y Myers, J. A. 2011. Disentangling the drivers of  $\beta$  diversity along latitudinal and elevational gradients. *Science*, 333: 1755-1758.
- Lee, S. M., y Chao, A. 1994. Estimating population size via sample coverage for closed capture-recapture models. *Biometrics*, 88-97. In: Leopold, A. S. 1950. Vegetation zones of Mexico. *Ecology* 31: 507-518.
- Leopold, A. S. 1950. Vegetation zones of Mexico. *Ecology* 31: 507-518.
- Loiselle, B. A., Ribbens, E., y Vargas, O. 1996. Spatial and temporal variation of seed rain in a tropical lowland wet forest. *Biotropica* 28: 82-95.
- Lomolino M.V. 2001. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology & Biogeography* 10: 3-13.
- López-Mata, L., Villaseñor, J. L., Cruz-Cárdenas, G., Ortiz, E., y Ortiz-Solorio, C. 2012. Predictores ambientales de la riqueza de especies de plantas del bosque húmedo de montaña de México. *Botanical Sciences*, 90 27-36.
- Lovett, J. C. 1996. Elevational and latitudinal changes in tree associations and diversity in the Eastern Arc Mountains of Tanzania. *J. Trop. Ecol.* 12: 629-650.
- Lovett, J. C. 1998. Continuous changes in Tanzanian moist forest tree communities with elevation. *J. Trop. Ecol.* 14: 719-722.

- Luna-Vega, I., Almeida, L., Villers L. y Lorenzo, L. 1988. Reconocimiento florístico y consideraciones fitogeográficas del bosque mesófilo de montaña de Teocelo, Veracruz. *Bol. Soc. Bot. México* 48: 35-63.
- Luna-Vega, I., Alcántara-Ayala O., Espinosa-Organista, D. y Morrone, J. J. 1999. Historical relationships of the Mexican cloud forests: a preliminary vicariance model applying Parsimony Analysis of Endemicity to vascular plant taxa. *Journal of Biogeography* 26:1299–1305.
- Luna-Vega, I., Alcántara-Ayala O., Espinosa-Organista, D. y Morrone, J. J. 2001. Biogeographical affinities among Neotropical cloud forests. *Plant Systematics and Evolution* 228:229-239.
- Luna-Vega, I. y Alcántara-Ayala, O. 2002. Placing the Mexican cloud forests in the global context: a track analysis based in vascular plant genera. *Biogeographica* 78:1-14.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement* (Vol. 168). Princeton: Princeton University press.
- Magurran, A. E. 2014. *Measuring biological diversity*. John Wiley & Sons.
- Manson, R. H. 2004. Los servicios hidrológicos y la conservación de los bosques en México. *Madera y Bosques* 10:3-20.
- Martin, P. S. y Harrell, B. E. 1957. The Pleistocene history of temperate biotas in Mexico and eastern United States. *Ecology* 38: 468-480.
- Martínez-Rivera, L.M., Sandoval J.J. y Guevara R.D. 1991. El clima en la reserva de la biosfera Sierra de Manantlán (Jalisco-Colima, México) y en su área de influencia. *Agrociencia Serie Agua-Suelo-Clima* 2: 107–119.
- May, R. M. 1975. Patterns of species abundance and diversity. En: *Ecology and evolution of communities*. M.L. Cody y J.M. Diamond (eds.) pp. 81-120. Cambridge, M.A: Harvard University Press.
- McArthur, R. H. 1957. On the relative abundance of bird species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 43: 293-295.

- McCune, B., y Keon, D. 2002. Equations for potential annual direct incident radiation and heat load. *Journal of Vegetation Science* 13: 603-606.
- McCune, B., y Grace, J. B. 2002. *Analysis of ecological communities*. Gleneden Beach, Oregon: MjM software design.
- McCune, B. y Mefford, M. J. 2011. *PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 6*. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, U.S.A.
- McIntosh, R. P. 1967. The continuum concept of vegetation. *The Botanical Review*, 33: 130-187.
- Miranda, F. 1947. Estudios sobre la vegetación de México. V. Rasgos de la vegetación en la Cuenca del Río de las Balsas. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* de 8: 95-114.
- Miranda, F. y Sharp, A. J.. 1950. Characteristics of the vegetation in certain temperate regions of eastern Mexico. *Ecology* 31: 313-333.
- Miranda, F. 1952. *La vegetación de Chiapas*. Ediciones Gobierno del Estado. Tuxtla Gutiérrez. 2 vols.
- Miranda, F. y Hernández X, E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28: 29-179.
- Moravec, J. 1989. Influences of the individualistic concept of vegetation on syntaxonomy. *Vegetatio* 81: 29-39.
- Motomura, I. 1932. On the statistical treatment of communities. *Zool. Mag*, 44: 379-383.
- Muñoz-Mendoza, M. E., 1992. *Distribución de especies arbóreas del Bosque Mesófilo de Montaña en la reserva de la biosfera Sierra de Manantlán*. Tesis Licenciatura. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jalisco, México. 102 p.
- Muñiz-Castro, M. A., Williams-Linera, G., y Benayas, J. M. R. 2006. Distance effect from cloud forest fragments on plant community structure in abandoned pastures in Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 22: 431-440.

- Muñiz-Castro, M. A., 2008. Sucesión secundaria y establecimiento de especies arbóreas nativas para restauración de Bosque Mesófilo de Montaña en potreros abandonados del centro de Veracruz. Tesis doctorado. Instituto de Ecología. Xalapa, Veracruz, México. 174 p.
- Muñiz-Castro, M. A., Williams-Linera, G., y Martínez-Ramos, M. 2012. Dispersal mode, shade tolerance, and phytogeographical affinity of tree species during secondary succession in tropical montane cloud forest. *Plant Ecology*, 213: 339-353.
- Muñiz-Castro, M. A., G. Williams-Linera y J. Benítez-Malvido. 2015. Restoring Montane Cloud Forest: Establishment of Three Fagaceae Species in the Old-fields of Central Veracruz, Mexico. *Restoration Ecology* 23.
- Neilson, R. E., Ludlow, M. M. y Jarvis, P. G. 1972. Photosynthesis in Sitka spruce (*Piceasitchensis* (Bong.) Car.). I. Responses to temperature. *J. Applied Ecol.* 9:721-745.
- O'Brien, E. M. 1993. Climatic gradients in woody plant species richness: towards an explanation based on an analysis of southern Africa's woody flora. *Journal of Biogeography* 20: 181-198.
- O'Brien, E. 1998. Water-energy dynamics, climate, and prediction of woody plant species richness: an interim general model. *Journal of Biogeography* 25: 379-398.
- Ohsawa, M. 1990. An interpretation of latitudinal patterns of forest limits in south and east Asian mountains. *The Journal of Ecology*, 326-339.
- Ohsawa, M. 1993. Latitudinal pattern of mountain vegetation zonation in southern and eastern Asia. *Journal of Vegetation Science*, 4: 13-18.
- Ohsawa, M. 1995. Latitudinal comparison of altitudinal changes in forest structure, leaf-type, and species richness in humid monsoon Asia. *Vegetatio* 121: 3-10.
- Ornelas, J. F., Ruiz-Sánchez, E., y Sosa, V. 2010. Phylogeography of *Podocarpus matudae* (Podocarpaceae): pre-Quaternary relicts in northern Mesoamerican cloud forests. *Journal of biogeography*, 37: 2384-2396.

- Peña-Claros, M. 2003. Changes in forest structure and species composition during secondary forest succession in the Bolivian Amazon. *Biotropica* 35:450-461.
- Preston, F. W. 1948. The commonness and rarity of species. *Ecology*, 29: 254-283.
- Putz, F. E. 1991. Silvicultural effects of lianas. *The Biology of Vines*. Cambridge University Press, Cambridge, 493-501.
- Quintana-Ascencio, P. F., y González-Espinosa, M. 1993. Afinidad fitogeográfica y papel sucesional de la flora leñosa de los bosques de pino-encino de Los Altos de Chiapas, México. *Acta Botánica Mexicana*, 21, 43-57.
- R Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Rahbek, C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography*, 18: 200-205.
- Ramírez-Marcial, N., González-Espinosa, M. y Williams-Linera, G. 2001. Anthropogenic disturbance and tree diversity in montane rain forests in Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management* 154: 311-326.
- Rangel, S. R. 2006. Revisión taxonómica del complejo *Acutifoliae* de *Quercus* (Fagaceae) con énfasis en su representación en México. *Acta Botánica Mexicana*, 76: 1-45.
- Román, L. Scatena, F.N y Bruijnzeel, L.A. 2010. Global and local variations in tropical montane cloud forest. En: *Tropical montane cloud forests: science for conservation and management*, Bruijnzeel L.A. Scatena, F.N. y Hamilton, L.S (eds.). Cambridge University press.
- Ruiz-Jiménez, C. A., Téllez-Valdés, O. y Luna-Vega, I. 2012. Classification of the Mexican cloud forests: floristic affinities. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83: 1110-1144.
- Rzedowski, J. y McVaugh, R. 1966. La vegetación de Nueva Galicia. *Contributions from the University of Michigan Herbarium* 1: 1-123.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Editorial Limusa. México, D.F. 432 p.

- Rzedowski, J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botánica Mexicana* 35: 25-44.
- Rzedowski, J. 1998. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. En: *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*. Compiladores. Ramamoorthy, T.P., Lot, A., Bye, R., Fa, J. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. 129-145.
- Sahagún-Godínez, E. 2004. Ordenación del bosque mesófilo en el cerro de La Mona, Sierra de Coalcomán, México, en el contexto del cambio climático. Tesis de doctorado. Posgrado en Ciencias Biológicas (Área Sistemática Vegetal), Universidad de Guadalajara. 116 pp.
- Sánchez-González, A., y López-Mata, L. 2003. Clasificación y ordenación de la vegetación del norte de la Sierra Nevada, a lo largo de un gradiente altitudinal. In *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 74: 47-71
- Sánchez-Rodríguez, E. V., López-Mata L., García-Moya E. y Cuevas-Guzmán R. 2003. Estructura, composición florística y diversidad de especies leñosas de un bosque mesófilo de montaña en la Sierra de Manantlán, Jalisco. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*.73: 14-34.
- Santiago-Pérez, A.L. Jardel-Peláez, E.J. Cuevas-Guzmán, R. y Huerta-Martínez, F.M. 2009. Vegetación de Bordes en un Bosque Mesófilo de Montaña del occidente de México. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 85: 31-49.
- Sarmiento, F. O., y Frolich, L. M. 2002. Andean cloud forest tree lines: naturalness, agriculture and the human dimension. *Mountain Research and Development*, 22: 278-287.
- Scatena, F.N., Bruijnzeel, L.A., Bubb, P. y Das, S. Setting the stage. 2010. Pp. XX-XX. En: Bruijnzeel, L.A., Scatena, F.N. y Hamilton, L.S. (eds.) *Tropical Montane Cloud Forests: science for conservation and management*. Cambridge University Press.

- Sklenář, P. 2006. Searching for Altitudinal Zonation: Species Distribution and Vegetation Composition in the Superpáramo of Volcán Iliniza, Ecuador. *Vegetatio* 184: 337-350.
- Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group. SER 2004. The SER International Primer on Ecological Restoration. [www.ser.org](http://www.ser.org) Tucson: Society for Ecological Restoration International.
- Sperry, J. S. 1995. Limitations on stem water transport and their consequences. En: Gartner B.L. (ed). *Plant stems: physiology and functional morphology*, Academic Press, San Diego, pp 105-124.
- Stadtmüller, T. 1987. *Los Bosques Nublados en el Trópico Húmedo*. University of the United Nations (Tokyo) and Centro Agronómico Nacional de Investigación y Enseñanza CATIE (Turrialba), Turrialba.
- Stevens, G. C. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *American naturalist* 140: 893-911.
- Sugihara, G. 1980. Minimal community structure: an explanation of species abundance patterns. *American Naturalist* 116: 770-787.
- Swaine, M. D., y Grace, J. 2007. Lianas may be favoured by low rainfall: evidence from Ghana. *Plant Ecology*, 192: 271-276.
- Su, H. J. 1984. Studies on the climate and vegetation types of the natural forests in Taiwan (II): altitudinal vegetation zones in relation to temperature gradient. *Quarterly Journal of Chinese Forestry*, 17: 57-73.
- Takahashi, K., y Lechowicz, M. J. 2008. Do interspecific differences in sapling growth traits contribute to the co-dominance of *Acer saccharum* and *Fagus grandifolia* *Annals of Botany*, 101: 103-109.
- Takhtajan, A. L. 1978. Floristic regions of the Earth.
- Tang, C. y Ohsawa, M. 1997. Zonal transition of evergreen, deciduous, and coniferous forests along the altitudinal gradient on a humid subtropical mountain, Mt. Emei, Sichuan, China. *Plant Ecology* 133: 63-78.

- Téllez, V. O. 1995. Flora, vegetación y fitogeografía de Nayarit, México. Doctoral dissertation. Tesis, Maestría en Ciencias. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF 166 pp.
- Tonacatl-Montes, L. 1995. Caracterización tecnológica de la madera de *Matudaea trinervia* Lundell (Quebracho) del estado de Puebla, Tesis Profesional, Universidad Autónoma Chapingo, División de Ciencias Forestales, Chapingo, México 82 pp.
- Tropicos.org. 2015. Missouri Botanical Garden. Consultada el 12 enero 2015 <http://www.tropicos.org>.
- Ungerson, J., y Scherdin, G. 1968. Jahresgarig von Photosynthese und Atmung unter natürlichen Bedingungen bei *Pinus silvestris* L. an ihrer Nordgrenze in der Subarktis. *Flora* 157:391-40.
- Vargas-Rodríguez, Y.L. 2005. Ecology of disjunct cloud forest sugar maple populations (*Acer saccharum subsp. skutchii*) in north and central America. Thesis. Louisiana state university. Agricultural and mechanical college. EUA. 123.
- Van Steenis, C. 1984. Floristic altitudinal zones in Malaysia. *Botanical journal of the Linnean Society*, 89: 289-292.
- Vázquez-García, J. A. 1995. Cloud forest archipelagos: preservation of fragmented montane ecosystems in tropical America. Pp. 315-332 In L. S. Hamilton, J. O. Juvik y F. N. Scatena, (eds). *Tropical montane cloud forests*. Springer, New York.
- Vázquez-García, 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.
- Vázquez-García, J. A., Vargas-Rodríguez, Y. L. y Aragón, F. 2000. Descubrimiento de un bosque de *Acer-Podocarpus-Abies* en el municipio de Talpa de Allende, Jalisco, México. *Boletín del Instituto de Botánica, Universidad de Guadalajara* 7: 159-183.
- Vetaas, O. R., y Grytnes, J. A. 2002. Distribution of vascular plant species richness and endemic richness along the Himalayan elevation gradient in Nepal. *Global Ecology and Biogeography* 11: 291-301.

- Wang, G. G. Zhou, G. G. Yang, L.L. y Li, Z. 2002. Distribution, species diversity and life-form spectra of plant communities along an altitudinal gradient in the northern slopes of Qilianshan Mountains, Gansu, China. *Plant Ecology*. 165: 169-181.
- Webster, G. L., Churchill, S. P., Balslev, H., Forero, E., y Luteyn, J. L. 1995. The panorama of Neotropical cloud forests. In *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests*. Proceedings of a symposium, New York Botanical Garden, 21-26 June 1993. pp. 53-77. New York Botanical Garden.
- Wendt, T., Ramamoorthy, T. P., Bye, R., Lot, A., y Fa, J. 1993. Composition, floristic affinities, and origins of the canopy tree flora of the Mexican Atlantic slope rain forest. *Biological diversity of Mexico: origins and distribution*. 595-680.
- Wesche K, Miehle G, y Kaeppli, M. The significance of fire for Afroalpine ericaceous vegetation. *Mountain Research and Development* 20: 340–347.
- Whittaker, R. H. 1962. Classification of natural communities. *The Botanical Review*, 28: 1-239.
- Whittaker, R. H. 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biological Reviews*, 42: 207-264.
- Whittaker, R. J., Willis, K. J., y Field, R. 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography* 28: 453-470.
- Williams-Linera, G., Pérez García, I., y Tolome, J. 1996. El bosque mesófilo de montaña y un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México. *Universidad Veracruzana. La Ciencia y el Hombre*, no. 23, p. 149-161.
- Williams-Linera, G., Devall, M. S., y Alvarez-Aquino, C. 2000. A relict population of *Fagus grandifolia* var. *mexicana* at the Acatlan Volcano, Mexico: structure, litterfall, phenology and dendroecology. *Journal of Biogeography*, 27: 1297-1309.
- Williams-Linera, G. 2002. Tree species richness, complementarity, disturbance and fragmentation in a Mexican tropical montane cloud forest. *Biodiversity and Conservation* 11: 1825–1843.

- Williams-Linera, G. 2013. How heterogeneous are the cloud forest communities in the mountains of central Veracruz, Mexico? *Plant Ecol.* 214:685–701
- Wolfe, J. A. 1979. Temperature parameters of humid to mesic forests of Eastern Asia and relation to forests of other regions of the Northern Hemisphere and Australasia: analysis of temperature data from more than 400 stations in Eastern Asia. United States. Geological Survey. Professional paper (USA).
- Zhao, S., Fang, J., Zong, Z., Zhu, B., y Shen, H. 2003. Composition, structure and species diversity of plant communities along an altitudinal gradient on the northern slope of Mt. Chngbai, Northeast China. *Biodiversity science*, 12: 164-173.

APENDICE 1

Taxa	FV	F	D	FG	1353	1370	1381	1444	1447	1472	1547	1568	1605	1750	1755	1757	1760	1903	1916	1947	2067	2077	2111	2173	
<b>Monilophyta</b>																									
<b>Cyatheaceae</b>																									
<i>Cyathea costaricensis</i> (Mett. ex Kuhn) Domi	A	P	An	N	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Spermatophyta</b>																									
<b>(Gymnospermae)</b>																									
<b>Pinaceae</b>																									
<i>Abies jaliscana</i> (Martínez) Mantilla & A.Vazquez	A	PC	An	H	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	4	3	3	10	8	12	6	33	19	19	
<i>Pinus douglasiana</i> Martínez	A	PC	An	H	-	-	-	-	-	-	-	4	1	-	5	-	-	5	5	10	-	-	2	-	
<i>Pinus herrerae</i> Martínez	A	PC	An	H	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	-	3	3	-	
<b>Angiospermae</b>																									
<b>(Magnoliophyta)</b>																									
<b>Actinidiaceae</b>																									
<i>Saurauia serrata</i> DC.	A	PA	Ez	B	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	
<b>Adoxaceae</b>																									
<i>Viburnum hartwegii</i> Benth.	A	PA	Ez	B	-	1	-	-	-	-	1	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Anacardiaceae</b>																									
<i>Rhus schmidelioides</i> Schltdl.	a	PA	Ez	B	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	
<b>Aquifoliaceae</b>																									
<i>Ilex brandegeana</i> Loes.	A	PA	Ez	B	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	2	-	-	1	1	-	-	-	-	-

Taxa	FV	F	D	FG	1353	1370	1381	1444	1447	1472	1547	1568	1605	1750	1755	1757	1760	1903	1916	1947	2067	2077	2111	2173
<b>Araliaceae</b>																								
<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planch.	A	PA	Ez	B	1	3	2	1	-	-	1	2	-	-	1	2	1	1	2	-	-	-	-	-
<i>Oreopanax peltatus</i> Linden ex Regel	A	PA	Ez	B	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Oreopanax xalapensis</i> (Kunth) Decne. & Planch.	A	PA	Ez	B	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Asteraceae</b>																								
<i>Ageratina areolaris</i> (DC.) Gage ex B.L. Turner	a	PA	An	N	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	6	5	9	-	-	1	-
<i>Ageratina lasioneura</i> (Hook. & Arn.) R.M. King & H. Rob.	a	PA	An	N	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-
<i>Baccharis multiflora</i> Kunth	a	PA	An	N	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
<i>Perymenium pringlei</i> B.L. Rob. & Greenm.	a	PA	Az	N	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Podochaenium eminens</i> (Lag.) Sch. Bip.	A	PA	An	N	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	-	-	-
<i>Roldana angulifolia</i> (DC.) H. Rob. & Brettell	a	PA	An	N	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	-	-	-	1	3	3	-	1	-	-
<i>Rumfordia floribunda</i> DC.	a	PA	An	N	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	-	-	10	1
<i>Telanthophora</i> <i>jaliscana</i> H. Rob. & Brettell	a	PA	An	N	-	-	-	-	-	10	1	26	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Taxa	FV	F	D	FG	1353	1370	1381	1444	1447	1472	1547	1568	1605	1750	1755	1757	1760	1903	1916	1947	2067	2077	2111	2173
<b>Betulaceae</b>																								
<i>Alnus acuminata</i> Kunth	A	DI	An	H	-	17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Carpinus caroliniana</i> Walter	A	DI	An	H	13	4	7	13	-	1	5	21	15	5	4	8	3	1	-	-	-	-	4	3
<i>Ostrya virginiana</i> (Mill.) K. Koch	A	DI	An	H	-	-	-	-	-	3	-	4	5	4	8	-	1	1	3	3	-	3	1	1
<b>Bignoniaceae</b>																								
<i>Distictis buccinatoria</i> (DC.) A.H. Gentry	L	DP	An	N	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Boraginaceae</b>																								
<i>Cordia prunifolia</i> I.M. Johnst.	A	DP	Ez	B	-	-	7	1	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Celastraceae</b>																								
<i>Celastrus pringlei</i> Rose	L	PA	Ez	B	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Zinowiewia concinna</i> Lundell	A	DI	An	N	-	1	-	1	-	2	6	7	4	9	6	4	12	5	6	8	-	-	-	-
<b>Clethraceae</b>																								
<i>Clethra fragrans</i> L.M. González & R. Delgad.	A	PA	An	B	-	-	1	2	-	1	2	1	3	-	-	1	1	-	-	-	8	2	-	2
<i>Clethra hartwegii</i> Britton	A	PA	An	B	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	-	5	11	13	-	-	2	-
<b>Clusiaceae</b>																								
<i>Clusia salvinii</i> Donn. Sm.	A	PA	Ez	N	-	-	-	-	-	-	3	3	9	3	6	8	8	7	4	0.4	-	10	-	-
<b>Cornaceae</b>																								
<i>Cornus disciflora</i> DC.	A	DI	Ez	H	-	1	-	1	-	-	4	1	1	-	-	3	-	-	1	2	-	-	-	-
<b>Desconocida</b>																								
<i>Morfoespecie 17</i>	A	PA	Ez	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-
<i>Morfoespecie 2</i>	L	PA	Ez	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	1	-	1	-	-	-	-	-
<i>Morfoespecie 7</i>	a	PA	Ez	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Taxa	FV	F	D	FG	1353	1370	1381	1444	1447	1472	1547	1568	1605	1750	1755	1757	1760	1903	1916	1947	2067	2077	2111	2173	
<b>Dipentodontaceae</b>																									
<i>Perrottetia longistylis</i>																									
Rose	A	DP	Ez	B	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
<b>Ericaceae</b>																									
<i>Arbutus xalapensis</i>																									
Kunth	A	PA	Ez	H	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	2	-	-
<b>Euphorbiaceae</b>																									
<i>Alchornea latifolia</i> Sw.																									
	A	PA	Ez	B	-	3	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Croton draco</i> Schltld. & Cham.																									
	A	PA	Az	B	-	6	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Euphorbia schlechtendalii</i> Boiss.																									
	a	PA	Ez	B	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	-	-	-	10	-
<i>Sapium pedicellatum</i>																									
Huber	A	PA	Ez	B	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Sebastiania hintonii</i>																									
Lundell	A	PA	Ez	N	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Fabaceae</b>																									
<i>Calliandra anomala</i> (Kunth) J.F. Macbr.																									
	a	PA	Az	B	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	5	5	-	-	-	-	-
<i>Canavalia acuminata</i>																									
Rose	L	DP	Az	B	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	1	-	-	-	-	-	-
<i>Eysenhardtia polystachya</i> (Ortega) Sarg.																									
	A	DP	An	N	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Inga schiedeana</i> Steud.																									
	A	PA	Ez	N	7	7	3	1	-	-	3	1	6	4	-	-	-	3	9	1	-	-	-	-	-
<b>Fagaceae</b>																									
<i>Quercus acutifolia</i> Née																									
	A	PA	Az	H	3	9	14	6	12	6	3	9	1	-	6	9	8	-	-	-	1	5	-	1	-
<i>Quercus candicans</i> Née																									
	A	PA	Az	H	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	2	-	-	6	-	-
<i>Quercus excelsa</i> Liebm.																									
	A	PA	Az	H	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12	7	3	5	-	-	3	-

Taxa	FV	F	D	FG	1353	1370	1381	1444	1447	1472	1547	1568	1605	1750	1755	1757	1760	1903	1916	1947	2067	2077	2111	2173
<i>Quercus insignis</i> M. Martens & Galeotti	A	PA	Az	H	1	-	2	5	15	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Quercus nixoniana</i> S. Valencia & Lozada-Pérez	A	PA	Az	H	2	-	-	3	-	-	3	-	27	5	6	1	1	6	4	1	1	-	2	21
<i>Quercus scytophylla</i> Liebm.	A	PA	Az	H	11	-	-	3	-	4	-	-	1	-	-	-	-	1	9	8	-	-	2	-
<b>Hamamelidaceae</b>																								
<i>Matudaea trinervia</i> Lundell	A	PA	Ez	B	38	11	37	36	28	32	38	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Juglandaceae</b>																								
<i>Juglans major</i> (Torr.) A. Heller	A	DI	Az	H	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-
<b>Lauraceae</b>																								
<i>Cinnamomum hartmannii</i> I.M. Johnst.) Kosterm.	A	PA	Ez	B	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	1	-	-	1	-	-	-	-	-
<i>Nectandra glabrescens</i> Benth.	A	PA	Ez	B	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Persea hintonii</i> C.K. Allen	A	PA	Ez	B	4	3	9	2	-	2	1	3	2	4	-	-	1	2	2	0.4	15	5	19	23
<b>Magnoliaceae</b>																								
<i>Magnolia pacifica</i> A. Vázquez	A	PA	Ez	B	8	1	1	2	5	15	3	1	2	-	4	1	1	1	-	-	-	-	-	-
<b>Malvaceae</b>																								
<i>Malvaviscus arboreus</i> Cav.	a	PA	Az	N	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tilia mexicana</i> Schtdl.	A	DI	Az	H	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	5	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Triumfetta gonophora</i> W.W. Thomas & McVaugh	a	PA	Az	N	2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Taxa	FV	F	D	FG	1353	1370	1381	1444	1447	1472	1547	1568	1605	1750	1755	1757	1760	1903	1916	1947	2067	2077	2111	2173
<b>Melastomataceae</b>																								
<i>Conostegia volcanalis</i> Standl. & Steyerl.	A	PA	Ez	N	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	2	4	3	2	-	0.4	4	1	-	-
<i>Leandra subseriata</i> (Naudin) Cogn.	a	PA	Ez	N	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	7	4	-
<i>Miconia glaberrima</i> (Schltdl.) Naudin	a	PA	Ez	N	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
<b>Meliaceae</b>																								
<i>Guarea glabra</i> Vahl	A	PA	Ez	N	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
<b>Moraceae</b>																								
<i>Ficus aurea</i> Nutt.	A	PA	Ez	B	-	-	-	-	13	1	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ficus glydicarpa</i> (Miq.) Miq.	A	PA	Ez	B	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ficus velutina</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	A	PA	Ez	B	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Trophis mexicana</i> (Liebm.) Bureau	A	PA	Ez	N	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Myrtaceae</b>																								
<i>Eugenia culminicola</i> McVaugh	A	PA	Ez	N	-	-	-	-	-	1	2	1	1	-	1	-	-	-	-	-	2	11	-	-
<i>Myrcianthes fragrans</i> (Sw.) McVaugh	A	PA	Ez	N	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1	-	-
<b>Oleaceae</b>																								
<i>Fraxinus uhdei</i> (Wenz.) Lingelsh.	A	PA	An	H	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
<i>Osmanthus americana</i> (L.) Benth. ex Hook. f.	A	PA	Ez	H	-	-	-	2	-	-	1	2	3	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Onagraceae</b>																								
<i>Fuchsia obconica</i> Breedlove	a	PA	Ez	N	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.4	-	-	-	-

Taxa	FV	F	D	FG	1353	1370	1381	1444	1447	1472	1547	1568	1605	1750	1755	1757	1760	1903	1916	1947	2067	2077	2111	2173
<b>Pentaphragaceae</b>																								
<i>Cleyera integrifolia</i> (Benth.) Choisy	A	PA	Ez	B	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Symplocarpon purpusii</i> (Brandege) Kobuski	A	PA	Ez	N	5	1	3	15	-	6	4	4	1	8	4	6	8	6	3	5	6	4	7	3
<i>Ternstroemia lineata</i> DC.	A	PA	Ez	N	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.4	-	-	-	3
<b>Phyllonomaceae</b>																								
<i>Phyllonoma laticuspis</i> (Turcz.) Engl.	a	PA	Ez	N	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Piperaceae</b>																								
<i>Piper hispidum</i> Kunth	a	PA	Ez	N	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
<b>Podocarpaceae</b>																								
<i>Podocarpus matudae</i> Lundell	A	PC	Ez	N	-	-	-	-	-	6	13	6	3	1	17	22	7	-	-	-	32	-	1	2
<b>Polygalaceae</b>																								
<i>Monnina sylvatica</i> Schltdl. & Cham.	a	PA	Ez	N	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
<b>Primulaceae</b>																								
<i>Ardisia revoluta</i> Kunth	A	PA	Ez	N	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R. Br.	A	PA	Ez	N	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Parathesis ferruginea</i> Lundell	A	PA	Ez	N	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Parathesis villosa</i> Lundell	A	PA	Ez	N	-	1	-	1	2	-	-	-	-	-	-	-	4	4	1	0.4	2	6	-	2
<b>Rhamnaceae</b>																								
<i>Rhamnus sp</i> L.	a	DI	Ez	B	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-

Taxa	FV	F	D	FG	1353	1370	1381	1444	1447	1472	1547	1568	1605	1750	1755	1757	1760	1903	1916	1947	2067	2077	2111	2173	
<b>Rosaceae</b>																									
<i>Photinia sp</i> Lindl.	A	PA	Ez	H	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Prunus cortapico</i> Kerber ex Koehne	A	PA	Ez	H	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Rubiaceae</b>																									
<i>Arachnothryx manantlanensis</i> (Lorence) Borhidi																									
	a	PA	Ez	N	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	1	1	1	1	-	-	-	-	-
<i>Morfoespecie 24</i> <i>Rogiera langlassei</i> (Standl.) Borhidi	a	PA	Ez	N	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	a	PA	Ez	N	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
<b>Rutaceae</b>																									
<i>Zanthoxylum sp</i> L.	A	PA	Ez	B	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Sabiaceae</b>																									
<i>Meliosma dentata</i> (Liebm.) Urb.																									
	A	PA	Ez	B	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	2	-	-	-	-
<b>Sapindaceae</b>																									
<i>Acer saccharum</i> Marshall																									
	A	DI	An	B	-	-	-	-	-	-	-	-	-	37	9	13	23	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Siparunaceae</b>																									
<i>Siparuna thecophora</i> (Poepp. & Endl.) A. DC.																									
	a	PA	Ez	N	-	12	13	-	17	6	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Solanaceae</b>																									
<i>Solanum cervantesii</i> Lag.																									
	a	PA	Ez	N	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Solanum schlechtendalianum</i> Walp.	a	PA	Ez	N	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Taxa	FV	F	D	FG	1353	1370	1381	1444	1447	1472	1547	1568	1605	1750	1755	1757	1760	1903	1916	1947	2067	2077	2111	2173
<b>Staphyleaceae</b>																								
<i>Turpinia occidentalis</i> (Sw.) G. Don	A	PA	Ez	B	-	-	-	-	-	1	-	1	-	1	1	1	1	1	-	-	1	2	-	-
<b>Styracaceae</b>																								
<i>Styrax ramirezii</i> Greenm.	A	PA	Az	B	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-
<b>Symplocaceae</b>																								
<i>Symplocos novogaliciana</i> LM González	A	DI	Ez	B	-	-	-	3	-	-	1	3	2	8	10	2	4	7	3	2	9	-	5	8
<b>Urticaceae</b>																								
<i>Coussapoa purpusii</i> Standl.	A	PA	Ez	N	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Verbenaceae</b>																								
<i>Citharexylum mocinnoi</i> D. Don	A	DP	Ez	N	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
<i>Lippia umbellata</i> Cav.	A	PA	An	N	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

La flora vascular a lo largo del gradiente altitudinal comprende 3870 individuos de 101 especies que corresponden a 88 géneros dentro de 50 familias (Apéndice 1)

Nomenclatura. FV. Forma de vida: A Árbol, a arbusto, L Liana; F. Fenología: DP. Deciduo primavera, DI. Deciduo invierno, PC. Perenne conífera, PA. Perenne angiospermae; D. Dispersión: Ez. Endozoocoria, Az Autosinzoocoria, An. Anemocoria; FG. Afinidad fitogeográfica genérica: H. Holártica (*sensu* Takhtajan 1978, incluye géneros con afinidad preferentemente templada de la región Holártica), N. Neotropical (*sensu* Takhtajan 1978, incluye géneros predominantemente Neotropicales y algunos géneros pantropicales), B. Boreotropical (incluye los géneros de afinidad tropical y subtropical con distribución actual disyunta entre el Este-Sureste Asiático y América (anfi-pacífica), que probablemente se distribuían en la región Boreal durante el Eoceno (Wendt *et al.*, 1993, Graham 1995).