



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

**Estructura, diversidad y distribución de
comunidades de bosque mesófilo de
montaña y de *Abies* en un gradiente
altitudinal del volcán Nevado de Colima y
su vulnerabilidad ante el cambio climático**

Tesis

que para obtener el grado de

**Maestro en Ciencias en Biosistemática
y Manejo de Recursos Naturales y
Agrícolas**

Presenta

Noraelia Cruz Peña

Zapopan, Jalisco

17 de Marzo de 2017



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

**Estructura, diversidad y distribución de
comunidades de bosque mesófilo de montaña y de
Abies en un gradiente altitudinal del volcán Nevado
de Colima y su vulnerabilidad ante el cambio
climático**

Tesis

que para obtener el grado de

**Maestro en Ciencias en Biosistemática y Manejo de
Recursos Naturales y Agrícolas**

Presenta

Noraelia Cruz Peña

Director: Dr. Miguel Ángel Muñiz Castro

Asesores:

Dr. José Antonio Vázquez García

Dr. José Ariel Ruiz Corral

Zapopan, Jalisco

17 de Marzo de 2017



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

Estructura, diversidad y distribución de comunidades de bosque mesófilo de montaña y de *Abies* en un gradiente altitudinal del volcán Nevado de Colima y su vulnerabilidad ante el cambio climático

Por

Ing. Noraelia Cruz Peña

Maestría en Ciencias en Biosistemática y Manejo de Recursos Naturales y Agrícolas

Aprobado por:

Dr. Miguel Ángel Muñiz Castro
Director de Tesis e integrante del jurado

21-FEB-2017

Fecha

Dr. José Ariel Ruiz Corral
Asesor del Comité Particular e integrante del jurado

21-Feb-2017

Fecha

Dr. José Antonio Vásquez García
Asesor del Comité Particular e integrante del jurado

21-Feb-2017

Fecha

Dr. Pablo Carrillo Reyes
Sinodal del Comité Particular e integrante del jurado

23-feb-2017

Fecha

Dr. Francisco Martín Huerta Martínez
Sinodal del Comité Particular e integrante del jurado

21-Feb-2017

Fecha

DEDICATORIA

Al Dr. Miguel Ángel Muñiz Castro, mi guía y formador académico.

A mis padres y hermanos por amarme, estar conmigo y apoyarme siempre.

En especial, a mi abuelita Ketha por sus enseñanzas, por impulsarme y ser mi consejera de vida.

En memoria de mi Tita, don Came y mi abuelito Martin por ser uno de mis motivos de cada día.

A mí cuñada Nora, sobrina Monse y hermano José por ser mi familia.

A mis primos y tíos por creer en mí y brindarme su apoyo incondicional en todo momento.

Gracias Zac por estar aquí.

Max gracias por ser mi animación en momentos de estrés y cansancio.

A mis amigos, por ser mi alegría.

AGRADECIMIENTOS

Al posgrado en Biosistemática en Recursos Naturales y Agrícolas de la Universidad de Guadalajara por darme la oportunidad de realizar mis estudios de Maestría en su programa académico.

Al CONACYT por la beca otorgada No. 386867 para la realización de mis estudios de posgrado.

Al Dr. Miguel, quien dirigió esta tesis, por sus invaluable enseñanzas, y en especial por enseñarme a ver y disfrutar a los bosques mesófilos y, principalmente, por apoyarme en todo momento.

Al comité tutorial, Dr. Antonio Vázquez y Dr. José Ariel Ruíz Corral, por todo su apoyo y sus comentarios formativos durante el desarrollo de tesis.

A los miembros de jurado, Dr. Francisco Martín Huerta Martínez y al Dr. Pablo Carrillo Reyes por ayudar al enriquecimiento y mejora de la presente tesis con sus pertinentes y respetables observaciones.

Al profesor Carlos por su tiempo y recomendaciones que hizo para este trabajo, y de la misma manera a la M. Sc. Sonia Navarro, por su asesoría y apoyo logístico.

Al personal del Parque Nacional del Nevado de Colima, en especial al Director Biól. José Villa por las atenciones y apoyo al acceso en los muestreos en campo.

Un agradecimiento muy especial por su apoyo en todo el trabajo en campo, Abel Puente Casillas, Jesús Padilla Lepe, Miguel Muñiz Castro y Anita Nuño Rubio por ser mis cómplices en cada aventura en el Nevado.

A los que me brindaron de su conocimiento para identificar mis plantas, a los profesores Pablo Carrillo, Aarón Rodríguez, Mollie Harker, José Luis Villalpando Prieto y Jesús González, y a mis amigos Sarita, Ricardo, Víctor, Claudia, Abel y Alex.

También, agradezco el apoyo que en todo momento me han brindado mis padres Isidoro y Enedina, por inculcarme valores con los que hoy manejo mi vida, por apoyarme siempre y

ser mi motivación en cada paso que doy. También a mis hermanos Rene, Carlos y José que me han enseñado a seguir adelante con la mejor actitud y a ser perseverantes.

A todos mis amigos: Lolita, Edith, Sarita, Ery, Aby, Sonia, Zac, Luis, Rafa, Profe Tena, Profe Carlos, Gaby, Ilse, Ana de la Cruz, Eli Flores, Carmelita, Ichaii, Abel, Cano y Gyo etc., por su amistad y apoyo brindado.

A todas las personas que de alguna forma fueron pieza importante en mi vida dentro del posgrado.

ÍNDICE GENERAL

CAPÍTULO I. Introducción general.....	1
1.1. Introducción	1
1.2. Hipótesis	4
1.3. Objetivos.....	5
1.3.1. Objetivo general.....	5
1.3.2. Objetivos particulares	5
1.4. Área de estudio	6
1.5. Literatura citada	8
CAPÍTULO II. Estructura, composición y diversidad de comunidades del bosque mesófilo de montaña y de <i>Abies</i> en un gradiente altitudinal en el volcán Nevado de Colima, Jalisco.	18
2.1. Introducción	18
2. 1. 1. Antecedentes	20
<i>La biodiversidad en montañas de México</i>	20
<i>Gradientes altitudinales y comunidades vegetales</i>	22
<i>Bosques húmedos de montaña (BHM)</i>	23
<i>El bosque húmedo de montaña en México y el Occidente de México</i>	25
2. 1. 2. Hipótesis	27
2. 1. 3. Objetivos.....	27
2.2. Materiales y métodos	27
2.2.1. Área de estudio	27
2.2.3. Análisis de datos	30
<i>Composición y distribución de familias y especies</i>	30
<i>Estructura fisonómica de comunidades</i>	30
<i>Diversidad alfa</i>	30
<i>Diversidad beta</i>	31

<i>Ordenación de sitios</i>	31
<i>Clasificación o agrupamiento jerárquico de sitios</i>	31
<i>Análisis de Especies Indicadoras (ISA)</i>	31
<i>Ordenación de sitios y su relación con variables ambientales</i>	32
2.3. Resultados	33
<i>Composición, distribución de familias y especies</i>	33
<i>Estructura fisonómica de comunidades</i>	36
<i>Diversidad alfa</i>	39
<i>Diversidad beta</i>	39
<i>Ordenación de los sitios y su relación con las variables ambientales</i>	43
<i>Análisis de agrupamiento jerárquico</i>	45
2.4. Discusión	50
<i>Composición florística</i>	50
<i>Estructura fisonómica de comunidades</i>	52
<i>Diversidad alfa</i>	53
<i>Diversidad beta</i>	55
2.5. Conclusiones	58
2.6. Literatura citada	61
CAPÍTULO III. Distribución potencial de especies de bosque mesófilo de montaña y de <i>Abies</i> , y su vulnerabilidad ante el cambio climático en el volcán Nevado de Colima, Jalisco.....	74
3.1. Introducción	74
3.1.1. Antecedentes	76
Modelos de distribución de especies	76
Cambio climático	77
<i>Cambios observados: contexto global</i>	77

<i>Modelos de circulación General (MCG)</i>	79
<i>Escenarios de cambio climático</i>	80
Distribución de vegetación bajo escenarios de cambio climático	83
3.1.2. Hipótesis	84
3.1.3. Objetivos.....	85
3. 2. Materiales y métodos	85
3.2.1. Selección de especies	85
3.2.2. Obtención de datos de presencia	86
3.2.3. Modelo predictivo MaxEnt	87
3.2.4. Distribución potencial	90
<i>Variables climáticas</i>	90
<i>Validación del modelo</i>	91
<i>Umbral de corte: ausencia/ presencia</i>	91
3. 2. 5. Selección del modelo de predicción de distribución potencial ante escenarios futuros de cambio climático	92
3. 2. 6. Proceso de imágenes e interpretación	93
<i>Obtención de superficie</i>	93
<i>Clasificación en áreas de idoneidad</i>	93
3.3. Resultados	95
<i>Abies religiosa</i> subsp. <i>colimensis</i> (Rushforth & Narave F., H.) Silba.....	102
<i>Abies flinckii</i> Rushforth	105
<i>Salix paradoxa</i> Kunth	105
<i>Symplocos citrea</i> Lex. ex La Llave & Lex	106
<i>Zinowiewia concinna</i> Lundell.....	107
<i>Piper hispidum</i> Sw	116

<i>Carpinus caroliniana</i> Walter	116
<i>Quercus acutifolia</i> Née	117
<i>Podocarpus matudae</i> Lundell	118
<i>Tilia americana</i> var. <i>mexicana</i> (Schltdl.) Hardin	118
3.4. Discusión	130
3.5. Conclusiones	136
3.6. Literatura citada	138
CAPÍTULO IV. Conclusiones generales	155
4.1. Apéndice	159

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación del área y 29 sitios de estudio de 0.1 ha en el volcán Nevado de Colima, Jalisco.	8
Figura 2. Diseño de muestreo (Vázquez-García y Givnish, 1998) utilizado para 29 sitios en el gradiente altitudinal en el volcán Nevado de Colima.	28
Figura 3. Riqueza de especies por familia encontrada en el gradiente altitudinal de bosques húmedos de montaña en el Nevado de Colima, Jalisco.	34
Figura 4. Especies dominantes en área basal en función al gradiente altitudinal.	35
Figura 5. Especies codominantes en área basal en función al gradiente altitudinal.	36
Figura 6. Área basal, densidad, altura máxima y altura promedio de especies leñosas > 2.5 cm de DAP en función del gradiente altitudinal de BMM y de bosque de <i>Abies</i> en el volcán Nevado de Colima.	38
Figura 7. a) Distribución de la riqueza observada y riqueza estimada (ACE) b) Distribución de los índices de diversidad Shannon-Wiener (H') y recíproco de Simpson ($1/D$) a lo largo del gradiente altitudinal. Símbolos llenos representan a los sitios de Amixtlán-Borbollón y vacíos a los sitios de El Floripondio.	40
Figura 8. Ordenación NMS de 29 sitios y especies en el gradiente altitudinal del volcán Nevado de Colima y relación con variables ambientales (ETPa= Evapo-transpiración Potencial Anual, TDEW= Punto de rocío, RH2M= Índice de humedad, SWC= Humedad del suelo, BIO1= Temperatura media anual, BIO9= T° del trimestre más seco, BIO11= T° media del trimestre más frío, BIO12= Precipitación media anual, BIO19= Precipitación del trimestre más frío, PosiTopo= Posición topográfica: 1= Arroyo, 2= Ladera baja, 3=Ladera media, 4= Ladera alta, 5= Meseta o cresta). a) Ordenación por sitios de 0.1 ha, b) Ordenación por especies y c) Ordenación por sitios y especies. El acrónimo de las especies se describe en el Apéndice 1.	44
Figura 9. Dendrograma del análisis de agrupamiento de sitios en gradiente altitudinal entre los 1200 y 3700 m en el volcán Nevado de Colima, Jalisco. a) Corte y b) grupos conformados.	47
Figura 10. Perfil de zonificación de los bosques húmedos de montaña presentes en las vertientes suroeste y norte del volcán Nevado de Colima, Jalisco.	47

Figura 11. Cambios en el sistema climático (temperatura) en los últimos 10 siglos (IPCC, 2013).	78
Figura 12. Concentraciones de CO ₂ en la atmosfera históricos (IPCC, 2013).	79
Figura 13. Evolución de los cambios en temperatura media global para distintos escenarios de emisión (IPCC, 2013).	81
Figura 14. Cambio de temperatura media en superficie y cambio de la media porcentual de la precipitación media anual (IPCC, 2013).	82
Figura 15. Emisiones antropogénicas anuales de CO ₂ a nivel global (IPCC, 2013).	82
Figura 16. Distribución de registros de especies del bosque mesófilo de montaña y <i>Abies</i> en la república mexicana (a) y en el volcán Nevado de Colima (b).	86
Figura 17. Flujo de trabajo del procesamiento de modelos. Los recuadros destacados en azul representan los datos utilizados para la modelización de distribución potencial actual y los rojos para la distribución potencial futura ante el cambio climático.	89
Figura 18. Proceso de clasificación de celdas de imágenes ráster resultantes de las modelizaciones, por nivel de viabilidad de acuerdo a sus valores de umbral de corte.	94
Figura 19. Cambios en las áreas de distribución potencial en la república mexicana de diez especies representativas del BHM del Nevado de Colima, estimadas de acuerdo a varios escenarios cambio climático.	99
Figura 20. Cambios en las áreas de distribución potencial en la región del Nevado de Colima de diez especies representativas del BHM, estimadas de acuerdo a varios escenarios cambio climático.	101
Figura 21. Distribución potencial actual (a) y a futuro para los años 2050 (b) y 2070 (c) ante los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5, para <i>Abies religiosa</i> subsp. <i>colimensis</i> en México.	103
Figura 22. Distribución potencial actual (a) y a futuro para los años 2050 (b) y 2070 (c) ante los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5, para <i>Abies religiosa</i> subsp. <i>colimensis</i> en el Nevado de Colima.	104
Figura 23. Distribución potencial actual (a) y a futuro para los años 2050 (b) y 2070 (c) ante los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5, para <i>Abies flinckii</i> en México.	108
Figura 24. Distribución potencial actual (a) y a futuro para los años 2050 (b) y 2070 (c) ante los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5, para <i>Abies flinckii</i> en el Nevado de Colima.	109

Figura 25. Distribución potencial actual (a) y a futuro para los años 2050 (b) y 2070 (c) ante los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5, para <i>Salix paradoxa</i> en México.....	110
Figura 26. Distribución potencial actual (a) y a futuro para los años 2050 (b) y 2070 (c) ante los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5, para <i>Salix paradoxa</i> en el Nevado de Colima.....	111
Figura 27. Distribución potencial actual (a) y a futuro para los años 2050 (b) y 2070 (c) ante los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5, para <i>Symplocos citrea</i> en México.	112
Figura 28. Distribución potencial actual (a) y a futuro para los años 2050 (b) y 2070 (c) ante los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5, para <i>Symplocos citrea</i> en el Nevado de Colima.....	113
Figura 29. Distribución potencial actual (a) y a futuro para los años 2050 (b) y 2070 (c) ante los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5, para <i>Zinowiewia concinna</i> en México.....	114
Figura 30. Distribución potencial actual (a) y a futuro para los años 2050 (b) y 2070 (c) ante los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5, para <i>Zinowiewia concinna</i> en el Nevado de Colima..	115
Figura 31. Distribución potencial actual (a) y a futuro para los años 2050 (b) y 2070 (c) ante los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5, para <i>Piper hispidum</i> en México.	120
Figura 32. Distribución potencial actual (a) y a futuro para los años 2050 (b) y 2070 (c) ante los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5, para <i>Piper hispidum</i> en el Nevado de Colima.....	121
Figura 33. Distribución potencial actual (a) y a futuro para los años 2050 (b) y 2070 (c) ante los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5, para <i>Carpinus caroliniana</i> en México.	122
Figura 34. Distribución potencial actual (a) y a futuro para los años 2050 (b) y 2070 (c) ante los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5, para <i>Carpinus caroliniana</i> en el Nevado de Colima..	123
Figura 35. Distribución potencial actual (a) y a futuro para los años 2050 (b) y 2070 (c) ante los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5, para <i>Quercus acutifolia</i> en México.....	124
Figura 36. Distribución potencial actual (a) y a futuro para los años 2050 (b) y 2070 (c) ante los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5, para <i>Quercus acutifolia</i> en el Nevado de Colima.	125
Figura 37. Distribución potencial actual (a) y a futuro para los años 2050 (b) y 2070 (c) ante los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5, para <i>Podocarpus matudae</i> en México.....	126
Figura 38. Distribución potencial actual (a) y a futuro para los años 2050 (b) y 2070 (c) ante los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5, para <i>Podocarpus matudae</i> en el Nevado de Colima. .	127
Figura 39. Distribución potencial actual (a) y a futuro para los años 2050 (b) y 2070 (c) ante los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5, para <i>Tilia americana</i> var. <i>mexicana</i> en México.....	128

Figura 40. Distribución potencial actual (a) y a futuro para los años 2050 (b) y 2070 (c) ante los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5, para *Tilia americana* var. *mexicana* en el Nevado de Colima. 129

Figura 41. Distribución potencial actual (a) y futura (b) de diez especies representativas del bosque húmedo de montaña en un gradiente altitudinal del Nevado de Colima. 1) *Piper hispidum*, 2) *Carpinus caroliniana*, 3) *Zinowiewia concinna*, 4) *Tilia americana* var. *mexicana*, 5) *Symplocos citrea*, 6) *Abies flinckii*, 7) *Quercus acutifolia*, 8) *Podocarpus matudae*, 9) *Salix paradoxa* y 10) *Abies religiosa* subsp. *colimensis*. 136

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Datos de los 29 sitios de muestreo en un gradiente altitudinal del volcán Nevado de Colima.	29
Tabla 2. Variables ambientales que se emplearon para el análisis: a) topografía del terreno que se midió y registró en los sitios; b) de cobertura y disturbio identificadas en campo; y c) las variables climáticas de la base de datos de WorldClim Global Climate GIS Database (Hijmans <i>et al.</i> , 2004).	32
Tabla 3. Resultados de la selección de modelos de regresión con criterio de información de Akaike corregido (AICc) para el análisis estructural y de diversidad alfa para 19 sitios del gradiente altitudinal del volcán Nevado de Colima. Lm = Modelo lineal simple, Glm = Modelo lineal generalizado. n.s. = no significativo, *, **, *** = nivel de significancia.	37
Tabla 4. Matriz triangular del índice de diversidad beta Chao-Sørensen basado en abundancia entre pares de sitios. A=Amixtlán-Borbollón, F=El Floripondio, los números de encabezados representan la altitud sobre el nivel del mar del sitio (m).	41
Tabla 5. Grupos de comunidades del gradiente altitudinal del bosque mesófilo de montaña y <i>Abies</i> en el Nevado de Colima obtenidos con análisis de agrupamiento, y resultados del Análisis de Especies Indicadoras (ISA).	47
Tabla 6. Proyección del cambio de la temperatura media global para un periodo medio y largo, en relación con el periodo de referencia 1986 – 2005 (IPCC, 2013).	81
Tabla 7. Listado de especies arbóreas y arbustivas representativas del bosque mesófilo de montaña y de <i>Abies</i> (Rzedowski, 1996; CONABIO, 2015) del Nevado de Colima seleccionadas para modelación de su distribución potencial..	87
Tabla 8. Configuración del programa MaxEnt. a) Parámetros que se modificaron para la distribución potencial actual; y b) para modelizar distribución ante escenarios futuros de cambio climático de las especies del Nevado de Colima.	88
Tabla 9. Variables climáticas obtenidas en BIOCLIM y topográficas en HYDRO1K.	90
Tabla 10. Resultados de las corridas de los modelos de nicho ecológico en diez especies representativas del Nevado de Colima. Se muestran las variables abióticas con mayor importancia por especie, las áreas bajo la curva (AUC) con la característica operativa del receptor (ROC por sus siglas en inglés, Receiver Operating Characteristic) para la validación de los modelos y el umbral logístico de corte.	96

Tabla 11. Superficie de distribución potencial actual en la república mexicana de diez especies de BHM del Nevado de Colima, con relación al modelo HADGEM2_ES para los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5, años 2050 y 2070. 98

Tabla 12. Superficie de distribución potencial actual de diez especies de BHM en la región de vertientes del Nevado de Colima, con relación al modelo HADGEM2_ES para los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5, 2050 y 2070. 100

RESUMEN

Este documento expone los resultados del estudio que se llevó a cabo en un gradiente altitudinal del volcán Nevado de Colima, Jalisco, en donde se analizó la estructura, diversidad y distribución de especies leñosas >2.5 cm de DAP de las comunidades de bosque mesófilo de montaña (BMM) y bosque de *Abies*, y el posible impacto de cambio climático global en su distribución potencial. El capítulo II describe la composición, estructura y diversidad de estas comunidades y su relación con las variables ambientales en el gradiente de los 1200-3700 m s.n.m, con un total de 29 sitios muestreados de 0.1 ha (2.9 ha) distribuidos en dos vertientes: norte y suroeste. Los cambios altitudinales en área basal, altura, densidad y diversidad alfa fueron determinados mediante modelos de regresión; la diversidad beta mediante el estimador Chao-Sørensen cuantitativo,; el Escalamiento No-métrico Multidimensional (NMS), el agrupamiento jerárquico (método Beta flexible, $\beta=-0.25$) y Procedimientos de Permutación Multirespuesta (MRPP); con el NMS se evaluó la relación con las variables ambientales. Se registraron 51 familias representadas por 121 especies (56 arbóreas, 53 arbustivas y 10 lianas) distribuidas en el gradiente, las más diversas en el BMM fueron Solanaceae, Fagaceae, Asteraceae y Araliaceae; en los oyametales Asteraceae, Pinaceae y Fagaceae. El área basal, altura media y máxima aumentaron significativamente respecto a la altitud debido a que en la parte más alta dominaron dos especies de *Abies*; en cambio la densidad de individuos y diversidad de especies disminuyeron. La mayor riqueza de especies se encontró en los pisos intermedios del gradiente. De acuerdo al NMS (estrés = 7.4) y al Análisis de Agrupamiento (MRPP: $A = 0.34$, $P < 0.001$), los cambios altitudinales en composición y abundancia de especies definieron una zonificación altitudinal con tres tipos de comunidades: 1) BMM bajo y ecotono con bosque tropical subcaducifolio (1200 a 1700 m); 2) Bosque mixto: BMM alto con *Abies flinckii* (1700 a 2700 m); y 3) el bosque de coníferas (oyametal) con *Abies religiosa* subsp. *colimensis* (2700 a 3700 m). Los cambios en la temperatura y disponibilidad de agua asociados con la altitud fueron las causas principales que influyen en la composición y estructura de estas comunidades, pero hacia partes altas el bosque de *Abies* mostró una relación a una mayor precipitación anual y del trimestre más frío. Por otra parte, en el capítulo III se modeló la distribución potencial de diez especies leñosas más representativas del bosque mesófilo de montaña (BMM) y del bosque de *Abies* en el Nevado de Colima y la república mexicana. Se utilizaron los escenarios RCP 4.5 y RCP

8.5 de cambio climático para los años 2050 y 2070 con el modelo de circulación general HADGEM2_ES. Se emplearon las 19 variables bioclimáticas y tres topográficas, los puntos de presencia se obtuvieron de recorridos en campo, herbarios (IBUG y MEXU), de la Red Mundial de Información sobre la Biodiversidad (REMIB), la Global Biodiversity Information Facility (GBIF) y la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). Se obtuvieron 648 registros de las diez especies las cuales se agruparon con base a su distribución restringida o amplia. Los modelos de nicho ecológico (MNE) mostraron que la altitud, elevación, temperatura estacional, la temperatura mínima del mes más frío y la temperatura media del trimestre más húmedo fueron las variables que más influyeron en la modelización de distribución potencial de las especies. Los modelos se validaron por la prueba binomial ($P < 0.001$) y con la prueba ROC se catalogaron como muy buenos ($AUC > 0.900$). Los modelos de circulación general predicen una disminución en la precipitación de 10 al 20 % y el aumento de la temperatura de 2 a 5 °C para el 2050 y 2070. Los resultados proyectaron reducciones para la mayoría de las especies en sus áreas de distribución potencial en un 63 y 77 % en los RCP 4.5 y 8.5, principalmente en la región norte y occidente de su área de distribución actual (Sierra Madre Oriental, Sierra Madre Occidental, Sierra Madre del Sur y la Faja Volcánica Transmexicana) y la vertiente del Pacífico de Chiapas. Las predicciones de cambio climático para el año 2070 para el bosque húmedo de montaña indican que las regiones del occidente (Jalisco y Michoacán, principalmente el Nevado de Colima) y la región del oriente (Veracruz e Hidalgo) pueden funcionar como refugios frente a una grave amenaza de extinción, debido que en estas regiones la inmigración a elevaciones más altas es posible por poseer montañas con una gran elevación y extensión. Las especies que presentarán condiciones más restringidas y que actualmente se catalogan como amenazadas, con alguna categoría de protección son: del bosque de oyamel *Abies flinckii*, *Abies religiosa* subsp. *colimensis* y *Salix paradoxa*, y del BMM *Zinowiewia concinna*, *Carpinus caroliniana*, *Symplocos citrea* y *Tilia americana* var. *mexicana*, ya que podrían sufrir extinciones locales mucho antes de lo predicho, por lo que son las más vulnerables y se debe poner especial atención en su protección. La integración de ambos estudios constituyó una herramienta adecuada para mostrar la alta diversidad alfa y beta de especies leñosas de estos ecosistemas en el Nevado de Colima, resaltar los posibles

impactos negativos del cambio climático, y con ello, definir áreas idóneas para las estrategias de conservación y protección de los bosques húmedos de montaña.

Palabras clave: Bosque de *Abies*, bosques húmedos de montaña, bosque mesófilo de montaña, diversidad alfa, diversidad beta, HADGEM2_ES, RCP 4.5, RCP 8.5, Volcán Nevado de Colima.

CAPITULO I

Introducción general

1.1. Introducción

México se ubica en la zona de convergencia de las zonas climáticas templada y tropical, y de las regiones biogeográficas Neártica y Neotropical, esto, junto con su compleja fisiografía e historia geológica han dado como resultado una amplia gama de condiciones ecológicas y diversidad biológica. Se estima que el 10 % de la biodiversidad mundial está en México, lo que lo posiciona entre los 12 países megadiversos del mundo (Challenger y Soberón, 2008). De esta megadiversidad mexicana, los bosques mesófilos de montaña (BMM, sensu Rzedowski 1978) forman un importante componente con aproximadamente el 10 % de su riqueza de especies de plantas vasculares (6790 especies; Villaseñor, 2010), en tan sólo menos del 1 % de la superficie nacional, por lo que en México es el tipo de vegetación con mayor riqueza florística por unidad de área (Rzedowski, 1978, 1991; Palacio-Prieto *et al.*, 2000).

Debido a que el bosque mesófilo de montaña no es el único bosque húmedo de montaña en México, ya que existen otros tipos de vegetación en las montañas con una alta y frecuente humedad en forma de niebla, como lo son los bosques de oyamel (pinabetos del género *Abies*) y algunas asociaciones de bosque de pino y encino (Villaseñor y Ortiz, 2014), en el presente trabajo se utilizó el término bosque húmedo de montaña (BHM) para incluir a los dos principales tipos de vegetación húmeda de montaña presentes en el Nevado de Colima: el bosque mesófilo de montaña (BMM) y el bosque de oyamel. Los BHM, como el bosque mesófilo de montaña (BMM), dominado por plantas leñosas de hojas anchas, y el bosque de oyamel (*Abies*), dominado por coníferas de hojas aciculares, prosperan en regiones montañosas húmedas tropicales y subtropicales, sobre las vertientes protegidas donde inciden vientos húmedos y neblina que provienen principalmente del mar (Villaseñor; 2010; Cuevas-Guzmán *et al.*, 2011; López-Mata *et al.*, 2012; Guerrero-Hernández *et al.*, 2014). Estos tipos de vegetación desde el punto de vista geográfico son tropicales, pero desde el punto de vista climatológico son templados. Son ecosistemas importantes y prioritarios por ser unas de las principales fuentes de servicios ambientales, hidrológicos, de captura de carbono, de

biodiversidad y de recreación para las poblaciones humanas (Bruijnzeel, 2000; Campos y Calvo, 2000; Bubb *et al.*, 2004). La distribución de los BMM en México es discontinua, semejando un archipiélago de parches de bosque (Vázquez-García, 1995), con topografía de pendientes pronunciadas, cañadas y zonas protegidas de radiación solar y vientos fuertes (Rzedowski, 1978).

El término bosque mesófilo de montaña es usado para identificar a las comunidades florísticas húmedas de montaña de clima principalmente templado que ocurren en México, se distribuye principalmente en elevaciones de entre los 800 a 3000 m s.n.m. (Alcántara-Ayala *et al.*, 2002; CONABIO, 2010). En México se le han aplicado numerosos nombres, tales como: bosque siempre verde, bosque nuboso, bosque de niebla, entre otros, pero el más ampliamente utilizado es el de BMM de acuerdo a la definición de Rzedowski (1978). El BMM en general corresponde al término internacional “tropical montane cloud forest (TMCF)”, nombre difundido a partir de Hamilton *et al.* (1995). El TMCF ha sido definido como el tipo de bosque que se caracteriza principalmente por la presencia frecuente de nubes o niebla a nivel de la vegetación a lo largo del año (Hamilton, 1995). Dado su origen complejo y su alta diversidad beta en su composición florística, la clasificación y definición del BMM aún posee dificultades. Por otra parte, el bosque de *Abies* (Pinaceae), también conocido como bosque de oyamel, de coníferas u oyamental (Farjon y Rushforth, 1989; Farjon y Filer, 2013; Villaseñor y Ortiz, 2013), presenta también una distribución insular en las regiones montañosas de los 2000 a los 3600 m s.n.m. y cubre una superficie del 0.15% en México (Rzedowski, 1978; PRODEFO, 1999, Cuevas-Guzmán *et al.*, 2011; Guerrero-Hernández *et al.*, 2014). Este tipo de vegetación se le considera baja en riqueza y diversidad de especies, y poco compleja estructuralmente (Manzanilla, 1974; Gutiérrez y Duivenvoorden, 2010; Xiang *et al.*, 2015).

Los estudios de vegetación a lo largo de gradientes ambientales han sido muy importantes para conocer las relaciones de la estructura, composición y diversidad de especies con factores ambientales (Whittaker, 1972) y poder así inferir requerimientos de las especies y comunidades (Palmer 2003; Sardinero 2000). Debido a su amplio rango altitudinal, las grandes montañas de la Faja Volcánica Transmexicana, tales como el Nevado de Colima (ca. 1,200 a 4,260 m s.n.m.), ofrecen una gran oportunidad de estudiar las

relaciones de la estructura, composición y diversidad de especies de los bosques húmedos de montaña con la variación de factores ambientales tan importantes, como la temperatura y humedad, que se da marcadamente a lo largo de dichos gradientes (Williams-Linera *et al.*, 2013; Toledo-Garibaldi y Williams-Linera, 2014). Los bosques húmedos de montaña son comunidades vulnerables y en peligro debido a su distribución natural muy restringida y aislada, están siendo destruidos a gran velocidad; su tasa de deforestación ha alcanzado las 370 mil ha/año y su superficie ha sido reemplazada hasta en un 50 % por otros usos del suelo (Challenger, 1998; PNUD-SEMARNAT, 2008; CONABIO, 2010). Aunque la pérdida de hábitat y la degradación por causa humana sean las principales amenazas contemporáneas de los bosques húmedos, la estrecha tolerancia ambiental de este ecosistema indica que el cambio climático inducido por el hombre podría constituir un peligro aún mayor en el futuro cercano (Foster, 2001; Williams *et al.*, 2003). Según Cavazos *et al.* (2013), a causa del cambio climático, la temperatura en México podría aumentar de 2 a 5° C y la precipitación disminuir de 10 a 20 % para 2080-2099 con relación a 1980-1999 (Conde-Álvarez *et al.*, 2011; Milad *et al.*, 2011; IPCC, 2013), lo que provoca que los BMM sean unos de los tipos de vegetación más vulnerables, de manera que coincide con su status actual con el mayor número de especies de flora y fauna amenazadas, en peligro de extinción y sujetas a protección especial (Pounds *et al.*, 1999; Villers-Ruiz y Trejo-Vázquez, 2004; Martínez *et al.*, 2009; Monterroso-Rivas, 2009; CONABIO, 2010; González-Espinoza *et al.*, 2012). Como consecuencia, no solo la biodiversidad del BMM se encuentra en peligro, sino también sus servicios ambientales como la regulación del microclima, ciclos biogeoquímicos, conservación de suelos, captación hídrica y de carbono (Martínez *et al.*, 2009; Brodie y Laurance, 2012; Thomas *et al.*, 2013).

El volcán Nevado de Colima es la montaña más alta del occidente de México, por lo que en el presente trabajo es considerado ideal para probar las relaciones de la estructura, composición y diversidad de especies de los bosques húmedos de montaña con variables ambientales, principalmente temperatura, precipitación y altitud. El estudio de la estructura, composición, diversidad y distribución de estas comunidades, y la perspectiva de los posibles cambios en la distribución de sus especies debido al cambio climático es de gran importancia para las prácticas de conservación (Rojas-Soto *et al.*, 2012; Urban, 2015; Martin y Bellingham, 2016). Por lo tanto, se requiere investigar la distribución potencial actual y bajo

escenarios de cambio climático en el futuro de las especies clave de los BHM (Nogués, 2003; González-Espinoza *et al.*, 2012).

Una alternativa de estudio para evaluar el posible impacto del cambio climático sobre las condiciones climáticas y ecológicas que pueden favorecer el desarrollo óptimo de las especies es el uso de modelos de nicho ecológico (MNE) (Peterson, 2006). Se ha probado que los algoritmos computacionales que utilizan los MNE son un buen recurso para predecir la distribución geográfica potencial de especies (Anderson *et al.*, 2002; Peterson *et al.*, 2002; Martínez-Meyer *et al.*, 2004; Phillips *et al.*, 2006). En la actualidad, este enfoque ha sido ampliamente utilizado, acompañado de la exploración botánica en las áreas estudiadas (Phillips *et al.*, 2004, 2006). Es considerado fundamental y se ha convertido en una herramienta científica en la toma de decisiones en materia de conservación, restauración y contaminación ambiental (Arriaga *et al.*, 2000; Nogués, 2003).

De acuerdo a las necesidades de estudio de la estructura, diversidad y distribución de los bosques húmedos de montaña en gradientes altitudinales y su relación con variables ambientales, y de determinar los posibles impactos del cambio climático global futuro sobre la distribución de especies y sus comunidades, se plantearon en el presente trabajo las siguientes hipótesis y objetivos:

1.2. Hipótesis

1. La estructura, composición y diversidad de especies de plantas leñosas de las comunidades del bosque mesófilo de montaña y del bosque de oyamel del volcán Nevado de Colima varían en función del gradiente altitudinal.
2. La composición y abundancia de especies leñosas del bosque mesófilo de montaña y del bosque de oyamel del volcán Nevado de Colima están relacionadas con variables climáticas, topográficas y de disturbio.
3. El área de distribución potencial de las especies bosque mesófilo de montaña y del bosque de oyamel del volcán Nevado de Colima disminuirá en escenarios futuros de cambio climático.

1.3. Objetivos

1.3.1. Objetivo general

Evaluar la estructura, composición, diversidad y distribución de comunidades del bosque mesófilo de montaña y bosque de oyamel a lo largo de un gradiente altitudinal en el volcán Nevado de Colima, y los posibles impactos del cambio climático global futuro en su distribución potencial.

1.3.2. Objetivos particulares

1. Analizar los cambios en estructura de la vegetación (densidad de individuos, área basal y altura del dosel), en composición y diversidad (alfa y beta) de especies leñosas del bosque mesófilo de montaña y el bosque de oyamel a lo largo de un gradiente altitudinal en el volcán Nevado de Colima, Jalisco, México.

2. Determinar las relaciones de composición y abundancia de especies de las comunidades del gradiente altitudinal con variables ambientales (climáticas, topográficas y de disturbio).

3. Simular con modelos predictivos de nicho ecológico la distribución potencial actual de especies de distribución restringida y amplia de los distintos pisos altitudinales del Nevado de Colima, para posteriormente contrastarlos con modelos de distribución potencial ante escenarios futuros de cambio climático (RCP 4.5 y RCP 8.5 para los años 2050, 2070), con ello analizar los cambios en las distribuciones potenciales de las especies e inferir su grado de vulnerabilidad.

El presente trabajo está organizado por los siguientes capítulos:

El Capítulo 1. “Introducción general” describe aspectos teóricos, antecedentes y justificación de la realización de este trabajo, así como las hipótesis, objetivos y área de estudio.

El Capítulo 2. “Estructura, composición y diversidad de comunidades del bosque mesófilo de montaña y de *Abies* en un gradiente altitudinal en el volcán Nevado de Colima, Jalisco” muestra cómo se encuentran estructurados estos bosques del volcán Nevado de Colima a lo largo de un gradiente altitudinal, en dos vertientes opuestas, y cuáles son las variables ambientales con mayor influencia en la composición y abundancia de especies leñosas.

El Capítulo 3. “Distribución potencial de especies de bosque mesófilo de montaña y de *Abies*, en el Nevado de Colima, y su vulnerabilidad ante el cambio climático” muestra como las especies más representativas de estos ecosistemas podrían ser afectadas por el aumento de temperatura y disminución en precipitación bajo escenarios de cambio climático para el año 2050 y 2070.

El Capítulo 4. “Discusión y conclusiones generales”, se resaltan los aspectos más generales e importantes de los resultados obtenidos en el presente estudio realizado en el volcán Nevado de Colima.

1.4. Área de estudio

El área de estudio se ubica en el sur del estado de Jalisco y corresponde a las vertientes norte y suroeste del volcán Nevado de Colima, Jalisco, México. Se localiza entre las coordenadas 19° 30' 07" - 19° 37' 20" N y 103° 33' 20"-103° 40' 40" W (Figura 1), en la provincia morfotectónica de la Faja Volcánica Transmexicana (FVTM, Ferrusquía-Villafranca 1998) y la provincia florística de las Serranías Meridionales de la Región Mesoamericana de Montaña (Rzedowski, 1978), en los municipios de Zapotlán el Grande, Zapotitlán de Vadillo, San Gabriel y Tuxpan. Su acceso por la vertiente norte es por la brecha El Floripondio y la vertiente suroeste por la brecha a Amixtlán y la brecha a El Borbollón. El Parque Nacional Volcán Nevado de Colima forma una parte del área de estudio con un gradiente altitudinal que va de los 3,000 m s.n.m. a los 4,270 m, con una extensión de 6,551 hectáreas. El recientemente establecido Parque Estatal Bosques Mesófilos Nevado de Colima, que comprende un área de 7,213.04 hectáreas de bosques mesófilos con diferentes grados de perturbación, forma otra parte del área de estudio en dos de sus cuatro polígonos, el del noroeste y el del suroeste.

Los climas que se presentan de acuerdo con Köppen modificado por García (1973) en altitudes altas van desde el Frío subhúmedo E(T)HC(w₂)(w)(x[^])(e), el más húmedo de los subhúmedos con precipitaciones en verano, la vegetación que lo representa es escasa, constituyen los zacatonales alpinos y formaciones de *Pinus harwegii* y el clima Semifrío con verano fresco corto C(w₂)(w)(x[^])c(e), subhúmedo (el más húmedo de los subhúmedos) con precipitaciones en verano, aquí se encuentran los mayores rodales de *Pinus hartwegii*. En tanto el clima en las partes medias es Semifrío con verano fresco largo C (w₂) (w) b (i[^]),

subhúmedo (el más húmedo de los subhúmedos) con precipitaciones concentradas durante el verano, este clima es característico de los bosques de *Abies*, y el semifrío con verano fresco largo C (w₁) (w) b (i´) (intermedio) con precipitaciones concentradas en verano, aquí prosperan la vegetación de pino-encino. El clima en altitudes bajas es el semicálido (A) C (w₁) (w) (i´) (con fuerte tendencia hacia templado) subhúmedo (intermedio) con precipitaciones concentradas en verano, este es el clima donde se desarrollan principalmente los bosques mesófilos, y el clima semicálido (A) C (w₀) (w) (i´) (con ligera tendencia hacia templado) subhúmedo (el más seco de los subhúmedos) con precipitaciones concentradas durante el verano, aquí se desarrolla el bosque tropical caducifolio y pequeños parches del bosque mesófilo. Además, presenta un gradiente térmico de 0.4 °C por 100 m de cambio altitudinal al oeste 0.9°C por 100 m al norte (Rzedowski y McVaugh, 1966; Arriaga *et al.*, 2000; Rzedowski, 2006). Los suelos predominantes son de escasa evolución, debido al contexto en que se aportan los materiales parentales y la actividad cíclica de los volcanes. Por lo cual, los suelos en el área de estudio están representados por regosoles, litosoles y andosoles (SARH, 1993).

Las formaciones vegetales que se desarrollan en el Nevado de Colima se distribuyen con base al gradiente altitudinal. El bosque de pino-encino se encuentra en laderas altas y crestas en altitudes que van de 1500 hasta los 3000 m; en laderas húmedas y fondos de cañadas en altitudes de 1300 a 2310 m domina el bosque mesófilo de montaña y se llega a mezclar en altitudes superiores con el bosque de oyamel, que se distribuye entre los 2900 y 3600 m. Finalmente en altitudes superiores se distribuye el bosque de *Pinus hartwegii* y *Alnus firmifolia* entre 3200 y 3800 m, pero alcanza su máximo desarrollo a los 3550 m, y el zacatonal alpino, que se desarrolla de los 3600 a 3800 m s.n.m. (Rzedowski, 1996) (Figura 1).

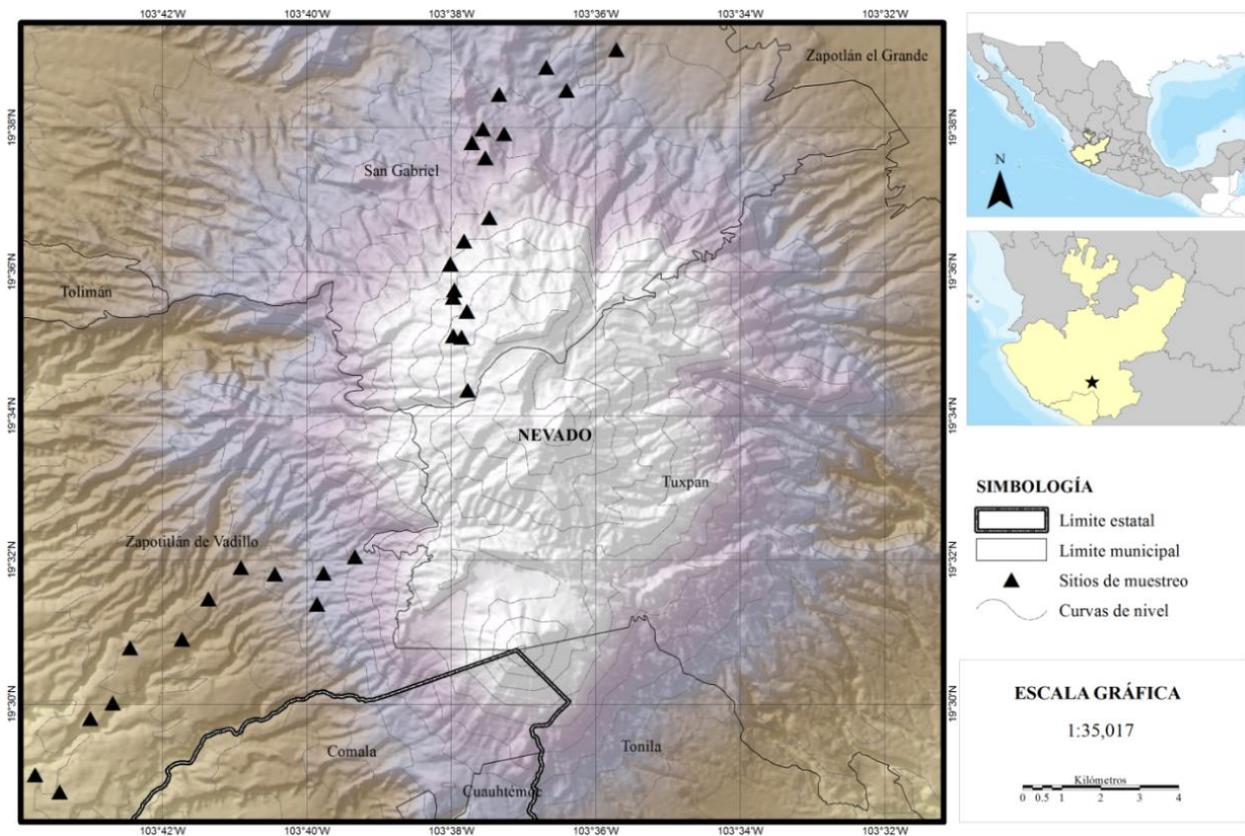


Figura 1. Ubicación del área y 29 sitios de estudio de 0.1 ha en el volcán Nevado de Colima, Jalisco.

1.5. Literatura citada

- Acosta, S. 2004. Afinidades de la flora genérica de algunos bosques mesófilos de montaña del nordeste, centro y sur de México: un enfoque fenético. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Autónoma de México, Serie Botánica*, **75**: 61-72.
- Alcántara, A. O. y Luna, V. I. 2001. Análisis florístico de dos áreas con bosque mesófilo de montaña en el estado de Hidalgo, México: Eloxochitlán y Tlahuelompa. *Acta Botánica Mexicana*, **54**: 51-87.
- 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.
- Andrews, T., Gregory, J. M, Webb, M. J. y Taylor, K. E. 2012. Forcing, feedbacks and climate sensitivity in CMIP5 coupled atmosphere–ocean climate models. *Geophysical Research Letters*, **39**.

- Araujo, M., Pearson, R., Thuiller, W. y Erhard, M. 2005. Validation of species-climate impact models under climate change. *Global Change Biology*, **11**: 1504-1513.
- Arriaga, L., Espinoza, J. M., Aguilar, C., Martínez, E., Gómez, L., Loa, E. y Larson, J. 2000. *Regiones terrestres prioritarias de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, México, D. F.
- Arriaga, L. y Gómez, L. 2004. Posibles efectos del cambio climático en algunos componentes de la biodiversidad en México. En J. Martínez y A. Fernández (eds.), *Cambio climático: una visión desde México* (pp. 255-265). México: Instituto Nacional de Ecología-Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales.
- Atkins, K. E. y Travis, J. M. J. 2010. Local adaptation and the evolution of species' ranges under climate change. *Journal of Theoretical Biology*, **266**: 449-457.
- Baena, M. L., Halffter, G., Lira-Noriega, A. y Soberón, J. 2008. Extinción de especies. *Capital Natural de México*, **1**: 263-282.
- Begon, M., Harper, J. L. y Townsend. 1990. Ecology individuals, populations and communities. *Blackwell Scientific Publications*, **2**: 47-12.
- Beniston, M., Rebetez, M., Giorgi, F. y Marinucci, M. R. 1994. An analysis of regional climate change in Switzerland. *Theoretical and applied climatology*, **49**: 135-159.
- Bolin, B., Doos, B. O., Warrick, R., y Jaeger, J. 1986. The greenhouse effect, climatic change, and ecosystems. Chichester England and New York, *John Wiley and Sons*, 475-521.
- Boyle, B. L. 1996. Changes in altitudinal and latitudinal gradients. (Tesis Doctoral). School of Arts and Sciences, Washington University, Washington.
- Brower, J. E., Zar, J. H. y Von, C. N. 1990. Field and laboratory methods for general ecology. Dubuque, Iowa: Wm. C. Brown Company Publishers.
- Brown, A. D. y Kappelle, M. 2001. Introducción a los bosques nublados del neotrópico: una síntesis regional. En M. Kappelle y A. D. Brown (eds.), *Bosques nublados del neotrópico* (pp. 25-40). Santo Domingo de Heredia, Costa Rica: Instituto de la Biodiversidad.
- Brodie, J., Post, E. y Laurance, W. F. 2012. Climate change and tropical biodiversity: a new focus. *Trends in Ecology & Evolution*, **27**: 145-150.

- Bruijnzeel, L. A. 2000. Hydrology of tropical montane cloud forests: a reassessment. En J. S. Gladwell (Ed.), *Proceedings of the Second International Colloquium on Hydrology and Water Management in the Humid Tropics* (pp. 383-353). Ciudad de Panamá, Panamá: UNESCO-CATHALAC.
- Bubb, P., May, I., Miles, L. y Sayer J. 2004. Cloud Forest Agenda. *UNEP-World Conservation Monitoring Centre*, Cambridge, UK. Disponible en http://www.unep-wcmc.org/resources/publications/UNEP_WCMC_bio_series/20.htm.
- Cantu, C., Wright, R. G., Scott, J. M. y Strand, E. 2004. Assessment of current and proposed nature reserves of Mexico based on their capacity to protect geophysical features and biodiversity. *Biological Conservation*, **115**: 411-417.
- Camino, E. R., Ruggeroni, J. R. P. y Hernández, F. H. 2014. Quinto informe de evaluación del IPCC: Bases físicas. *Tiempo y Clima*, **5**.
- Campos, J. J. y Calvo, J. 2000. The mountains of Costa Rica: compensation for environmental services from mountain forests. En Mountain Agenda (pp. 26-27), *Mountains of the world: Mountain Forests and Sustainable Development*. Berme: Centre for Development and Environment.
- Cartujano, S., Zamudio, S., Alcántara, O. y Luna, I. 2002. El bosque mesófilo de montaña en el municipio de landa de matamoros, Querétaro, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 13-43.
- Cavazos, T., Salinas, J. A., Martínez, B., Colorado, G., de Grau, P., Prieto-González, R., Conde, A. C., Quintanar, A., Santana, J. S., Romero, R., Magaña, M. E., Rosario de la Cruz, J. G., Ayala, E., Carrillo, H., Santiesteban, O. y Bravo, M. E. 2013. Actualización de escenarios de cambio climático para México como parte de los productos de La quinta comunicación nacional. *Informe Final del Proyecto al INECC*. Recuperado de <http://escenarios.inecc.gob.mx/index2.html>.
- Cavazos-Camacho, C. 2000. *Evaluación del bosque mesófilo de montaña de San Carlos, Tamaulipas* (Tesis de Doctorado). Universidad Autónoma de Nuevo León, Linares, Nuevo León, México.
- Cavazos, T., Salinas, J. A., Martínez, B., Colorado, G., De Grau, P., Prieto-González, R. y Bravo, M. E. 2013. Actualización de escenarios de cambio climático para México como

- parte de los productos de la Quinta Comunicación Nacional. Informe final del proyecto al INECC, pp. 150.
- Cayuela, L., Golicher, D. J. y Rey-Benayas, J. M. 2006. The extent, distribution, and fragmentation of vanishing montane cloud forest 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*. Distrito Federal, México: CONABIO/ Instituto de Biología, UNAM y Agrupación Sierra Madre S. C.
- Challenger, A. y Soberón, J. 2008. Los ecosistemas terrestres. En J. Soberon, G. Halfpeter y J. Llorente-Bousquets (eds.), *Capital natural de México, Conocimiento actual de la biodiversidad (I: 87-108)*. México: CONABIO.
- Chandy, S., Gibson, D. J. y Robertson, P. A. 2006. Additive partitioning of diversity across hierarchical spatial scales in a forested landscape. *Journal of Applied Ecology*, **43**: 792-801.
- Chang-Ming, Z., Wie-lie, Ch., Tiang, Zi-Q. y Zong-Quiang, X. 2005. Altitudinal pattern of plant species diversity in Shennongjia Mountains, Central China. *Journal of Integrative Plant Biology*, **47**: 1431-1449.
- Collins, W. J., Bellouin, N., Doutriaux-Boucher, M., Gedney, N., Hinton, T., Jones, C. D., Liddicoat, S., Martin, G., O'Connor, F., Rae, J., Senior, C., Torrerdell, I., Woodward, S., Reichler, T. y Kim, J. 2009. Evaluation of HadGEM2 Model. Met Office , Exeter. Hadley Centre Technical Note 74.
- Colwell, R. K. 2000. EstimateS. Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples. Version 6.0 b1. University of Connecticut.
- CONABIO. 2007. *Análisis de vacíos y omisiones en conservación de la biodiversidad terrestre de México: espacios y especies*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Comisión Nacional de Áreas Naturales protegidas, The Nature Conservancy-Programa México, Pronatura, A. C. México: Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Nuevo León.
- CONABIO. 2010. *El Bosque Mesófilo de Montaña en México: Amenazas y Oportunidades para su Conservación y Manejo Sostenible*. México: CONABIO.

- Conde, C., Estrada, F., Martínez, B., Sánchez, O. y Gay, C. 2011. Regional climate change scenarios for Mexico. *Atmósfera*, **24**: 125-140.
- Crist, T. O. y Veech, J. A. 2006. Additive partitioning of rarefaction curves and species–area relationships: unifying α -, β -and γ -diversity with sample size and habitat area. *Ecology letters*, **9**: 923-932.
- Cruz-Cárdenas, G., López-Mata, L., Silva, J. T., Bernal-Santana, N., Estrada-Godoy, F. y López-Sandoval, J. A. 2016. Potential distribution model of Pinaceae species under climate change scenarios in Michoacán. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, **22**: 135-148.
- Cuevas-Guzmán, R. 2002. *Análisis de gradientes de la vegetación de la cañada El Tecolote, en la sierra de Manantlán, Jalisco, México* (Tesis de doctorado). Colegio de Postgraduados, Montecillo, Estado de México.
- 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. En L. R. Sánchez, J. Galindo y F. Díaz (eds.), *Ecología, manejo y conservación de los ecosistemas de montaña en México* (pp. 212-227). Distrito federal: México: Mundi-Prensa.
- 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.
- Dawson, M. y Spangnagle, 2009. *The complete guide to climate change*. Routledge: London.
- Dormann, C. F. 2007. Promising the future? Global change projections of species distributions. *Basic and Applied Ecology*, **8**: 387-397.
- Emanuel, W. R., Shugart, H. H. y Stevenson, M. P. 1985. Climatic change and the broad-scale distribution of terrestrial ecosystem complexes. *Climatic change*, **7**: 29-43.
- Encina-Domínguez, J. A., Encina-Domínguez, F. J., Mata-Rocha, E. y Valdés-Reyna, J. 2008. Aspectos estructurales, composición florística y caracterización ecológica del bosque de oyamel de la Sierra de Zapalinamé, Coahuila, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 13-24.

- Escudero, A., García-Camacho, R., García-Fernández, A., Gavilán, R. G., Giménez-Benavides, L., Iriondo, J. M., Lara-Romero, C., Morente, J. y Pescador, D. S. 2012. Vulnerabilidad al cambio global en la alta montaña mediterránea. *Revista Ecosistemas*, **21**: 63-72.
- Esperón-Rodríguez, M. y Barradas, V. L. 2015. Comparing environmental vulnerability in the montane cloud forest of eastern Mexico: A vulnerability index. *Ecological Indicators*, **52**: 300-310.
- Espinosa, D., Ocegueda, S., Aguilar, C., Flores, O., Llorente-Bousquets, J. y Vázquez, B. 2008. El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural. *Capital natural de México*, **1**: 22-65.
- Estrada-Contreras, I., Equihua, M., Castillo-Campos, G. y Rojas-Soto, O. 2015. Cambio climático y sus efectos en la vegetación de Veracruz, México: una aproximación mediante modelado de nicho ecológico. *Acta Botánica mexicana*, 73-93.
- FAO, 2005. *Evaluación de los recursos forestales mundiales 2005*. Roma: Italia.
- Farjon, A. y Rushforth, K. D. 1989. A classification of *Abies* Miller (Pinaceae). *Notes from the Royal Botanical Garden Edinburgh*, **46**: 59-79.
- Farjon, A. y Filer, D. 2013. *An atlas of the world's conifers: An analysis of their distribution, biogeography, diversity, and conservation status*. Leiden: Brill Academic Publishers.
- Ferrier, S. 2002. Mapping spatial pattern in biodiversity for regional conservation planning: where to from here? *Systematic Biology*, **51**: 331-363.
- Ferrusquía-Villafranca, F. 1998. Geología de México: una sinopsis. En T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa. (eds.). *Diversidad biológica de México. Orígenes y distribución* (pp. 3-108). México: Instituto de Biología, UNAM.
- Figueroa-Rangel, B. L. y Moreno-Gómez, S. 1993. Estructura y sucesión en poblaciones de *Abies religiosa* (H.B.K.) Schlecht. et Cham. y *Abies religiosa* var. *emarginata* Look et Martínez ex Martínez, en la Sierra de Manantlán, Jalisco. *Agrociencia Serie Recursos Naturales*, **3**: 49-63.
- Foster, P. 2001. The potential negative impacts of global climate change on tropical montane cloud forests. *Earth-Science Reviews*, **55**: 73-106.

- González-Espinosa, M., Meave, J. A., Ramírez-Marcial, N., Toledo-Aceves, T., Lorea-Hernández, F. G. y Ibarra-Manríquez, G. 2012. Los bosques de niebla de México: conservación y restauración de su componente arbóreo. *Ecosistemas*, **21**: 36-52.
- González-Márquez, E., Guzmán-Pérez, F. A. y Castell-Carillo, J. M. 2009. Decreto. *El estado de Jalisco, periódico oficial. Secretaria General del Gobierno del estado de Jalisco*. Recuperado de: http://www.conacyt.mx/cibiogem/images/cibiogem/sistema_nacional/documentos/ANPL/Jal/nevado-de-colima.pdf. (Consultado 5 mayo 2015).
- Guerrero-Hernández, R., González-Gallegos, J. G. y Castro-Castro, A. 2014. Análisis florístico de un bosque de *Abies* y el bosque mesófilo de montaña adyacente en Juanacatlán, Mascota, Jalisco, México. *Botanical Sciences*, **92**: 541-562.
- Gutiérrez, J. A. y Duivenvoorden, J. F. 2010. Can we expect to protect threatened species in protected areas? A case study of the genus *Pinus* in Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, **81**: 875–882.
- Hamilton, L. S., Juvik, J. O. y Scatena, F. N. 1995. The Puerto Rico tropical cloud forest symposium: Introduction and workshop synthesis. En L. Hamilton, J. O. Juvik y F. N. Scatena (eds.), *Tropical Montane Cloud Forest* (pp. 1-23). Nueva York: Springer-Verlag.
- Intergovernmental Panel of Climate Change-IPCC, 2013: Summary for Policymakers. En *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Stocker, T. F., D. Qin, G. K. Plattner, M. Tignor, S. K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex y P.M. Midgley (eds.). United Kingdom and New York, USA: Cambridge University Press.
- 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.
- Manzanilla, H. 1974. Investigaciones epidométricas y silvícolas en bosques mexicanos de *Abies religiosa*. Dirección General de Información y Relaciones Públicas de la Secretaría de Agricultura y Ganadería, México.
- Martínez-Meyer, E., T. Peterson, A. T. y Hargrove, W. W. 2004. Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene

- extinctions and climate change projections for biodiversity. *Global Ecology and Biogeography*, **13**: 305-314.
- Martínez, M. L., Pérez-Maqueo, O., Vázquez, G., Castillo-Campos, G., García-Franco, J., Mehlreter, K., Equihua, M. y Landgrave, R. 2009. Effects of land use change on biodiversity and ecosystem services in tropical mountain cloud forests of México. *Forest Ecology and Management*, **258**: 1856-1863.
- Martin, P. H. y Bellingham, P. J. 2016. Towards integrated ecological research in tropical montane cloud forests. *Journal of Tropical Ecology*, **32**: 345-354.
- Milad, M., Schaich, H., Bürgi, M. y Konold, W. 2011. Climate change and nature conservation in Central European forests: a review of consequences, concepts and challenges. *Forest Ecology and Management*, **261**: 829-843.
- Nogués-Bravo, D. 2003. El estudio de la distribución espacial en la biodiversidad: concepto y métodos. *Cuadernos de investigación geográfica*, 67-82.
- Palacio-Prieto, J., Bocco, G., Velázquez, A., Mas, J., Takaki-Takaki, F., Victoria, A., Luna-González, L., Gómez-Rodríguez, G., López-García, J., Palma, M., Trejo-Vázquez, I., Peralta, A., Prado-Molina, J., Rodríguez-Aguilar, A., Mayorga-Saucedo, R. y González-Medrano, F. 2000. La condición actual de los recursos forestales en México: resultados del Inventario Forestal Nacional 2000. *Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México*, **43**: 183-202.
- Peterson, A. T., Ortega-Huerta, M. A., Bartley, J., Sánchez-Cordero, V., Soberón, J., Buddemeier, R. H. y Stockwell, D. R. 2002. Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature*, **416**: 626-629.
- Peterson, A. T. 2006. Uses and requirements of ecological niche models and related distributional models. *Biodiversity Informatics*, **3**: 59-72.
- Phillips, S. J., Dudick, M. y Schapire, R. E. 2004. A maximum entropy approach species distribution modeling. En *Proceedings of the 21th International Conference on Machine Learning* (pp. 655-662).
- Phillips, S. J., Dudick, M. y Schapire, R. E. 2006. A maximum entropy approach species geographic distribution. *Ecological Modeling*, **190**: 231-259.
- PNUD-SEMARNAT. 2008. *Compendio de Estadísticas Ambientales*. México.

- Pounds, J. A., Fogden, M. P. y Campbell, J. H. 1999. Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature*, **398**: 611-615.
- PRODEFO-Programa de Desarrollo Forestal de Jalisco. 1999. Superficies de recursos forestales del estado de Jalisco: Según región COPLADE, municipio y área natural de conservación. Programa de Desarrollo Forestal de Jalisco, Guadalajara.
- Rojas-Soto, O. R., Sosa, V. y Ornelas, J. F. 2012. Forecasting cloud forest in eastern and southern Mexico: conservation insights under future climate change scenarios. *Biodiversity and Conservation*, **21**: 2671-2690.
- Ruiz-Corral, J. A., Sánchez-González, J. D. J., Hernández-Casillas, J. M., Willcox, M. C., Ramírez-Ojeda, G., Ramírez-Díaz, J. L. y González-Eguiarte, D. R. 2013. Identificación de razas mexicanas de maíz adaptadas a condiciones deficientes de humedad mediante datos biogeográficos. *Revista mexicana de ciencias agrícolas*, **4**: 829-842.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Distrito Federal, México: Limusa.
- Rzedowski, J. y McVaugh, R. 1966. *La vegetación de Nueva Galicia*. University Herbarium, University of Michigan.
- 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. 2006. *Vegetación de México*. Distrito Federal, México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Sahagún, E. 2004. *Ordenación del bosque mesófilo de montaña en el Cerro La Mona, Sierra de Coalcomán, México, en el contexto del cambio climático* (Tesis de Doctorado). University of Guadalajara, Guadalajara, Jalisco.
- SARH. 1993. Diagnóstico del Parque Nacional Nevado de Colima, Jalisco. Promotora Agropecuaria Universal.
- Thomas, C. D., Anderson, B. J., Moilanen, A., Eigenbrod, F., Heinemeyer, A., Quaipe, T., Roy, D. B., Gillings, S., Armsworth, P. R. y Gaston, K. J. 2013. Reconciling biodiversity and carbon conservation. *Ecology letters*, **16**: 39-47.
- Toledo-Garibaldi, M. y Williams-Linera, G. 2014. Tree diversity patterns in successive vegetation types along an elevation gradient in the Mountains of Eastern Mexico. *Ecological Research*, **29**: 1097-1104.

- Urban, M. C. 2015. Accelerating extinction risk from climate change. *Science*, **348**: 571-573.
- Vázquez-García, J. A. 1995. Cloud forest archipelagos: preservation of fragmented montane ecosystems in tropical America. En L. S. Hamilton, O. Juvik y F. N. Scatena (eds.), *Tropical montane cloud forests* (pp. 315-332). New York: Springer U.S.
- Villaseñor, J. L. 2010. *El Bosque Húmedo de Montaña en México y sus Plantas Vasculares: Catálogo Florístico-Taxonómico*. Distrito federal, México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Villers-Ruiz, L. y Trejo-Vázquez, I. 2004. Evaluación de vulnerabilidad en los ecosistemas forestales. En J. Martínez y A. Fernández-Bremauntz (eds.). *Cambio Climático: una visión desde México* (pp. 239-259). México: SEMARNAT/INE.
- Williams, S. E., Bolitho, E. E. y Fox, S. 2003. Climate change in Australian tropical rainforests: an impending environmental catastrophe. Proceedings of the Royal Society of London B. *Biological Sciences*, **270**: 1887-1892.
- Xiang, Q. P., Wei, R., Shao, Y. Z., Yang, Z. Y., Wang, X. Q. y Zhang X. C. 2015. Phylogenetic relationships, possible ancient hybridization and biogeographic history of *Abies* (Pinaceae) based on data from nuclear, plastid, and mitochondrial genomes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **82**:1-14.

CAPÍTULO II

Estructura, composición y diversidad de comunidades del bosque mesófilo de montaña y de *Abies* en un gradiente altitudinal en el volcán Nevado de Colima, Jalisco

2.1. Introducción

Los bosques húmedos de montaña (BHM), tales como el bosque mesófilo de montaña (BMM) dominado por plantas leñosas de hoja ancha y el bosque de oyamel (*Abies*) dominado por coníferas de hojas aciculares, prosperan en las regiones húmedas tropicales y subtropicales, sobre las vertientes protegidas donde inciden vientos húmedos y neblina que provienen del mar (Villaseñor, 2010; Cuevas-Guzmán *et al.*, 2011; López-Mata *et al.*, 2012; Guerrero-Hernández *et al.*, 2014). Se ubican en la zona de transición mexicana (ZTM, *sensu* Halfter 1987) entre las regiones biogeográficas Neártica y Neotropical, conformada por las mayores cordilleras montañosas tales como la Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Faja Volcánica Transmexicana, Sierra Madre del Sur, Sierra Madre de Chiapas y Sierras del norte de Oaxaca. Estos ecosistemas montañosos cumplen con las condiciones climáticas para albergar a estos tipos de vegetación, ya que las masas de aire de alta humedad alcanzan el punto de saturación que resulta en ambientes de elevada humedad atmosférica, por lo que se consideran desde el punto de vista geográfico como bosques tropicales y del climatológico como templados; estas conjunciones climáticas y biogeográficas, aunadas a una compleja fisiografía e historia geológica han dado como resultado una amplia gama de condiciones ecológicas y alta diversidad biológica. Se estima que el 10% de la biodiversidad mundial está en México, lo que lo posiciona entre los 12 países megadiversos del mundo (Challenger y Soberón, 2008).

Los BHM son ecosistemas importantes y prioritarios por ser unas de las principales fuentes de servicios ambientales: hidrológicos, de regulación climática, de captura de carbono, de biodiversidad y de recreación para las poblaciones humanas (Bruijnzeel, 2000; Campos y Calvo, 2000; Bubb *et al.*, 2004). La distribución de los BHM en México es discontinua, semejando un archipiélago de parches de bosque (Vázquez-García, 1995), con topografía de pendientes pronunciadas, en cañadas y zonas protegidas de radiación solar y vientos fuertes (Rzedowski, 1978).

El término bosque mesófilo de montaña es usado para identificar a las comunidades florísticas húmedas de montaña que ocurren en México, se distribuye en elevaciones de entre

los 800 a 3000 m s.n.m., se caracterizan por la presencia frecuente de nubes o niebla a nivel vegetación a lo largo del año y la dominancia de los géneros *Carpinus*, *Tilia*, *Symplocos*, *Arbustus*, entre otros (Hamilton, 1995; Vázquez y Givnish, 1998; Alcántara-Ayala *et al.*, 2002; CONABIO, 2010). El bosque de *Abies* (Pinaceae), también conocido como bosque de oyamel, con una distribución insular en las regiones montañosas de los 2000 a los 3600 m s.n.m. y con géneros bien representados de *Pinus*, *Podocarpus* y *Abies* (Rzedowski, 1978; PRODEFO, 1999, Vázquez-García *et al.*, 2000; Cuevas-Guzmán *et al.*, 2011; Guerrero-Hernández *et al.*, 2014). La interacción de especies de mesófilo con las del género *Abies* en los pisos superiores ha sido reportado por Cuevas Guzmán *et al.* (2011) y Guerrero-Hernández *et al.* (2014), por lo que ha despertado gran interés de estudio por su diversidad florística y distribución relictual en altas montañas (Alcántara *et al.*, 2002).

Los bosques húmedos de montaña son comunidades vulnerables y en peligro debido a su distribución natural muy restringida y aislada, ya que están siendo destruidos a gran velocidad; su tasa de deforestación ha alcanzado las 370 milha/año y su superficie ha sido reemplazada hasta en un 50% por otros usos del suelo (Challenger, 1998; PNUD-SEMARNAT, 2008; CONABIO, 2010). En la actualidad, el estudio de gradientes bajo el grupo de técnicas que emplea para analizar y describir la vegetación, es de gran importancia, ya que permite conocer las relaciones de la estructura, composición y diversidad de especies con los factores ambientales, para así poder inferir sobre los requerimientos de las especies y comunidades; además sirve como herramienta en la definición y selección de áreas naturales para la conservación (Whittaker, 1972; Sardinero, 2000; Palmer 2003). Las investigaciones de las últimas décadas reportan una rica biodiversidad en los ecosistemas montañosos tropicales y subtropicales, lo que ha demostrado que los gradientes altitudinales tienen un impacto considerable en la distribución de la diversidad, en el que se asume la relación de riqueza de especies y la altitud, en donde se han encontrado patrones unimodales o de disminución y aumento monotónico (Tan y Ohsawa, 1997; Williams-Linera *et al.*, 2013), y con ello la evidencia de que la más alta diversidad se encuentra en altitudes intermedias (Whittaker y Niering, 1975; Xie y Chen, 1994; Lomolino, 2001).

Debido al amplio rango altitudinal de la Faja Volcánica Transmexicana, tales como el volcán Nevado de Colima (ca. 1,200 a 4,260 m s.n.m.) ofrece una gran oportunidad de estudiar las relaciones de la estructura, composición y diversidad de especies de los bosques

húmedos de montaña con la variación de factores ambientales tan importantes, como la temperatura y humedad, que se da marcadamente a lo largo de dichos gradientes (Williams-Linera *et al.*, 2013; Toledo-Garibaldi y Williams-Linera, 2014). Además, se cuenta con evidencia de la presencia de bosque mesófilo de montaña y *Abies* (Cuevas-Guzmán *et al.*, 2011); sin embargo, hasta la fecha se desconocen estudios sobre el patrón altitudinal de la diversidad de especies en el volcán Nevado de Colima y solo se han reportado listados florísticos, estudios de estructura de los bosques de *Abies* y fauna. Por lo anterior, el objetivo del presente estudio es analizar la estructura, composición y diversidad de especies leñosas del bosque mesófilo de montaña y de *Abies*, y su relación con variables ambientales, en un gradiente altitudinal en el Nevado de Colima, Jalisco.

2. 1. 1. Antecedentes

La biodiversidad en montañas de México

La biodiversidad es el grado de variación entre organismos vivos a diferentes niveles: ecosistemas, comunidades, especies, poblaciones y genes, principalmente. Se encuentra distribuida heterogéneamente entre paisajes, hábitats y regiones, por lo que su cuantificación a escalas distintas permite planear estrategias para su manejo y conservación (Cris y Veech, 2006). México es un país megadiverso por su elevado número de especies, pero también por su riqueza de endemismos (especies exclusivas de México), de ecosistemas y por la gran variabilidad genética mostrada en muchos grupos taxonómicos, resultado de la evolución o diversificación natural y cultural en el país. Se ubica en el cuarto lugar de este grupo de 17 países que albergan el 70% de las especies conocidas, y con frecuencia contribuye con el 10% de la riqueza biológica global de cada taxón (Mittermeier, 1997; Sarukhán y Dirzo, 2001; Espinosa *et al.*, 2008). La distribución de la riqueza de especies tiende a concentrarse en áreas de mayor heterogeneidad geológica y ecológica. En México, estas áreas están representadas en gran medida por las montañas de sus diversas cordilleras, tales como la Sierra Madre Oriental, Sierra Madre Occidental, Sierra Madre del Sur, Sierra Norte de Oaxaca, Faja Volcánica Transmexicana, Sierra Madre de Chiapas y Macizo Central de Chiapas (Rzedowski, 2006; Espinosa *et al.*, 2008).

En el occidente de México concurren tres de los complejos montañosos más grandes de México: la Sierra Madre Occidental, la Sierra Madre del Sur y la Faja Volcánica Transmexicana. Los bosques templados que albergan estos sistemas, constituyen verdaderos

relictos o fragmentos aislados de lo que pudo haber sido un bosque más continuo (Graham *et al.*, 1995). Actualmente las montañas del occidente de la Sierra Madre del Sur y de la Faja Neovolcánica Transversal Mexicana presentan fragmentos de condiciones especiales de humedad aislados entre bosques resistentes a estaciones secas, por lo que los bosques húmedos de montaña forman una especie de archipiélagos (Vázquez-García, 1995) o de sistema de bosques de cañada húmeda de distribución dendrítica, siguiendo las ramificaciones de cauces de arroyos y ríos de montaña (Muñiz-Castro, obs. pers.). Estas montañas sufren una amenaza constante por disturbios antropogénos y el reciente cambio climático, en donde se cree que las especies tenderán a migrar a altitudes superiores con mejores condiciones climáticas o en el mejor de los casos que se adapten a las nuevas condiciones, por lo que estas grandes montañas podrían funcionar como un gran reservorio de una diversidad importante de especies mesófilas (Cuevas-Guzmán *et al.*, 2008).

La diversidad de especies (a veces llamada heterogeneidad de especies) es una característica única para las comunidades, a la vez que es una expresión de la estructura de la misma (Brower *et al.*, 1990). Las medidas de diversidad tienen en cuenta dos factores: la riqueza de especies (número de especies) y la manera en que se distribuye la abundancia de individuos entre las especies. La alta diversidad de especies indica una comunidad altamente compleja, algunos ecólogos también han utilizado la diversidad como índice de la madurez de una comunidad bajo la premisa de que estas se vuelven más complejas y se generan más nicho ecológicos a medida que maduran (Colwell *et al.*, 2013; Magurran, 2013).

En general se han reconocido tres componentes de la diversidad: la riqueza local o diversidad alfa que es el número total de especies de un lugar focal determinado; la diversidad beta, que representa la variación en la composición de especies entre sitios y finalmente la riqueza regional o diversidad gamma que se refiere al número total de especies de una región (Koleff y Gastón, 2002; Chandy *et al.*, 2006). Estos niveles de diversidad de especies pueden ser analizados mediante índices de diversidad (α , β , γ) a distintas escalas del paisaje o región (Moreno, 2001; Samper y Vallejo, 2007). Otras variables se pueden analizar desde el punto de vista de la biodiversidad, y que afectan la estructura de las comunidades, son: la dominancia de diferentes grupos funcionales, la estratificación, u otros atributos funcionales, tales como las formas de vida, la densidad foliar, la densidad de la madera y la estrategia de dispersión (Gadow *et al.*, 2001). La diversidad en las montañas mexicanas es el resultado de

una compleja interacción de fenómenos geológicos, climáticos y evolutivos (Tainaka *et al.*, 2006).

Gradientes altitudinales y comunidades vegetales

La estructura y composición de una comunidad vegetal es el resultado de las formas de crecimiento de las especies que la componen (Odum, 1985). Estas formas de crecimiento (herbácea, arbustiva y arbórea) son utilizadas para caracterizar a las comunidades vegetales por el hecho de que algunas son dominantes y otras menos conspicuas (Odum, 1985). Un gradiente altitudinal es definido como una amplitud de condiciones físicas o ambientales que cambian en función de la altitud (e.g. cambio de la temperatura de 0.6 a 1 °C por cada 100 m de cambio altitudinal), las características de las comunidades tenderán a cambiar a lo largo de éste, ya que las especies varían en tipo y forma de su respuesta con respecto al cambio en condiciones ambientales, lo que ocasiona cambios en la composición de la vegetación (Whittaker, 1972; Lomolino, 2001).

En las comunidades vegetales en regiones topográficamente accidentadas, la riqueza de especies y la composición florística se ha comparado a lo largo de gradientes altitudinales (Chang-Ming *et al.*, 2005; Hai-Bao *et al.*, 2006). Estos estudios han demostrado que la diversidad y la composición de especies pueden ser predecibles a lo largo de un gradiente, debido a que involucran factores también predecibles, tales como topografía, temperatura y precipitación, las cuales son las variables climáticas más importantes (Fosaa, 2004). Se ha reconocido que la composición cambia continuamente con la elevación como una función de respuesta fisiológica de las especies a los factores ambientales relacionados con la altitud (Boyle, 1996). Conforme aumenta la altitud, disminuye la temperatura media y la duración de las estaciones de crecimiento, las lluvias se incrementan hasta cierta altitud intermedia al igual que la humedad y la velocidad del viento (Whittaker y Niering, 1965), todo esto ocasiona que haya un decremento de la riqueza de especies debido a que las condiciones para la vida son más adversas hacia mayores altitudes (Lomolino, 2001). Sin embargo, estudios recientes evidencian que la mayor concentración de diversidad se puede encontrar a elevaciones intermedias (Kharkwal *et al.*, 2005). Este efecto es conocido como “protuberancia a altitud media” o “mid-altitude bulge” y puede estar relacionado con varios factores, entre ellos el más importante puede ser la mayor humedad por la condensación del vapor de agua a ciertas altitudes (Chang-Ming *et al.*, 2005) y la cercanía a temperaturas

óptimas a altitudes medias (Ruiz *et al.*, 2013). Los patrones de riqueza también pueden variar dependiendo de la forma de vida de las especies, se ha observado que la proporción relativa de algunas especies leñosas se incrementa a mayores altitudes también por un aumento de la humedad atmosférica en zonas de condensación (Vázquez y Givnish, 1998), así como también se incrementa la diversidad de plantas no vasculares pero al mismo tiempo puede haber una disminución de herbáceas y arbustos (Chang-Ming *et al.*, 2005; Hai-Bao *et al.*, 2006).

Bosques húmedos de montaña (BHM)

El bosque húmedo de montaña, es el término que se utilizó en este trabajo para describir a los tipos de vegetación con condiciones de humedad frecuente presentes en el Nevado de Colima, tales como el bosque mesófilo de montaña (BMM) y el bosque de oyamel (dominados por el género *Abies*), debido a que el BMM no es el único bosque húmedo de montaña en México y existen otros tipos de vegetación que prosperan en altas montañas, como los bosques de oyamel y algunas asociaciones de pino-encino (Campos y Calvo, 2000; FAO, 2005; Granados-Sánchez *et al.*, 2007; Villaseñor, 2010; López-Mata *et al.*, 2012; Villaseñor y Ortiz, 2014). Los BHM son importantes y prioritarios por ser una de las principales fuentes de servicios ambientales e hidrológicos, regulación climática, captura de carbono, biodiversidad y recreación para las poblaciones humanas (Bruijnzeel, 2000; Campos y Calvo, 2000; Bubb *et al.*, 2004). Además incluyen comunidades transicionales de las montañas húmedas tropicales y subtropicales, al sur del paralelo 25° de latitud norte. La conjunción y mezcla de los bosques de especies mesófilas con los bosques de coníferas, se ha observado en las zonas montañosas de México, Centroamérica, y en Sudamérica se ha evidenciado una asociación similar (con el género *Podocarpus* como representante de las coníferas con el bosque nuboso), Norteamérica (bosques mixtos de coníferas y latifoliadas caducifolias) y en Asia oriental, tal como lo han reportado (Oshawa 1993, 1995; Vázquez-García, 1995; Tang y Oshawa 1997; Jaramillo-Correa *et al.*, 2008; Ornelas *et al.*, 2010; Cuevas-Guzmán *et al.*, 2011; Guerrero-Hernández *et al.*, 2014).

La distribución de los BMM es discontinua, semejando un archipiélago de parches de bosque (Vázquez-García, 1995), se limita a zonas montañosas con topografía de pendientes pronunciadas, cañadas y zonas protegidas de radiación solar y vientos fuertes (Rzedowski, 1978). Se presenta frecuentemente entre los 1300 y 3500 m s.n.m., con una temperatura

media anual que oscila entre los 10 °C y 23 °C y la precipitación media anual oscila entre los 1000 y 3000 mm. Los tipos climáticos más característicos, de acuerdo con la clasificación de Köppen (modificado por García, 1973), son el Cf (Templado húmedo con lluvias todo el año), aunque los climas Cw, Af, Am y Aw sustentan también bosques mesófilos (Arriaga *et al.*, 2000; Rzedowski, 2006). Se caracterizan por la presencia frecuente de nubes o niebla a nivel vegetación, que es la principal característica para nombrar a los bosques mesófilos como bosques de niebla; sin embargo, hay indicios de que la niebla se puede encontrar con mayor frecuencia en algunos bosques de coníferas que en los mesófilos (Rzedowski, 1996; Challenger, 1998; Luna-Vega *et al.*, 2006; Villaseñor, 2010).

Debido a que los bosques mesófilos de montaña son ecosistemas complejos tanto por su origen y biogeografía, como por su estructura y composición, diversos autores lo han nombrado y clasificado de diversas maneras, por lo que su definición posee dificultades (Challenger, 1998). En México se le han aplicado numerosos nombres, tales como: bosque de niebla, bosque caducifolio, bosque nuboso, entre otros (CONABIO, 2010). Sin embargo, en este trabajo se adopta para definir este tipo de vegetación al más ampliamente utilizado, el “bosque mesófilo de montaña” de acuerdo a la definición de Rzedowski (1978). En términos generales el BMM corresponde al “tropical montane cloud forest”, nombre difundido a partir de Hamilton *et al.* (1995). Por el contrario, el bosque dominado por el género *Abies* no posee dificultades en su denominación y en el presente trabajo lo nombraremos como bosque de oyamel (Madrigal-Sánchez, 1964).

Los BMM son comunidades poco frecuentes, vulnerables y en peligro de desaparecer debido a su distribución natural en lugares específicos de regiones montañosas. . Lo que provoca que sea uno de los ecosistemas más afectados, con el mayor número de especies de flora y fauna amenazados, en peligro de extinción y sujetas a protección especial (CONABIO, 2010; Martínez *et al.*, 2009; Monterroso *et al.*, 2011; González-Espinosa *et al.*, 2012; Villers-Ruiz y Trejo-Vázquez, 2004). Como consecuencia, no solo la biodiversidad del BMM se encuentra en peligro, sino también sus servicios ambientales como la regulación del microclima, ciclos biogeoquímicos, conservación de suelos, captación de agua de lluvia y carbono (CONABIO, 2007, 2010; Martínez *et al.*, 2009). Se ha afirmado que el BMM debe ser prioridad de conservación, para ello se ha propuesto la creación de una red de reservas que abarque toda la zona ecológica templada húmeda como la única manera eficaz de

proteger la biodiversidad de los bosques de México (Challenger, 1998). Sin embargo, en México tan solo el 12% de los bosques húmedos están protegidos (Ponce-Reyes *et al.*, 2012).

El bosque húmedo de montaña en México y el occidente de México.

A pesar de que en décadas anteriores a los 1970s del siglo XX la vegetación de la zona templada húmeda en México fue casi ignorada como objeto de estudio científico, los informes acerca de su destrucción durante la década de los 1980's provocaron un repentino interés para su estudio por botánicos y zoólogos (Challenger, 1998). A partir de ahí surgieron numerosos trabajos realizados para describir la estructura y diversidad de especies de bosque mesófilo de montaña, por ejemplo: Estado de México (López-Pérez *et al.*, 2011), Hidalgo (Alcántara y Luna, 2001, Luna *et al.*, 1994, Ponce-Vargas *et al.*, 2006), Oaxaca (Acosta, 2004; Lorea y Munn, 2005; Mejía-Domínguez *et al.*, 2004), Morelos (Luna-Vega *et al.*, 1989), Michoacán (Santana *et al.*, 2014), Querétaro (Cartujano *et al.*, 2002) y Tamaulipas (Cavazos-Camacho, 2000). Un estudio pionero con análisis de cómo varía la vegetación y cuál es la vegetación presente en cada piso altitudinal es el de Williams-Linera (1996), en el que realizó un estudio sobre la variación en la estructura, composición y afinidades fitogeográficas de especies de árboles del BMM en Veracruz, México, en un gradiente altitudinal de seis sitios ubicados entre 1,250 y 2,050 m.

En la región occidente de México se han realizado trabajos en la Reserva de la Biósfera Sierra de Manantlán (RBSM) por Sánchez-Rodríguez *et al.* (2003); pero poco se sabe de su ecología y biogeografía en otras montañas de la región, donde también es un ecosistema importante y que tienen condiciones ambientales diferentes a las de la RBSM. El trabajo realizado por Guerrero-Hernández (2014), en bosques de oyamel de las cercanías a la Laguna de Juanacatlán, Mascota, Jalisco, registró géneros como *Clethra*, *Symplocos* y *Ternstroemia* en las zonas de transición con el BMM, esto concuerda con las observaciones de Alcántara *et al.* (2002). Vázquez y Givnish (1998) estudiaron los cambios en la vegetación en un gradiente altitudinal entre 1,500 a 2,500 m en una meseta caliza, el Cerro Grande de la RBSM, pero la parte inferior del gradiente (< 1800 m s.n.m.) registró dominancia de otro tipo de vegetación, el bosque tropical caducifolio, debido a que en este estudio se evitaron las cañadas. Cuevas-Guzmán (2002) estudió la parte de origen ígneo de la misma RBSM (Cañada el Tecolote), con un transecto comprendido entre 550 y 1,850 m, obtuvo que el BMM se presenta de los 1,750 m de altitud hacia arriba; también forma un ecotono desde

1,550 hasta 1,750 m con el bosque tropical subcaducifolio de altura. Rodríguez-González (2015) estudió el gradiente de la Sierra de Cacoma, Talpa de Allende, en donde encontró la misma zonificación que ha sido reportada para los bosques del oriente de México. Sin ser su enfoque de estudio el BMM, Cuevas-Guzmán *et al.* (2011) estudiaron poblaciones de *Abies* en el occidente y sur de Jalisco (Sierra de Cacoma, Sierra del Cuale, Sierra de Manantlán, Nevado de Colima, Cumbre de Guadalupe), y encontraron que los oyameles (género *Abies*) integran una mezcla estructural y florística con elementos de BMM en sus límites inferiores.

Los estudios reportados para los bosques de *Abies* en México se han abordado con diferentes enfoques, como el taxonómico (Martínez, 1963; Nieto de Pascual, 1995; Guerrero-Hernández *et al.*, 2014, Vázquez-García *et al.*, 2014); estructura, de diversidad y silvícola (Madrigal-Sánchez, 1964; Manzanilla, 1974; Jiménez, 2004; Encina-Domínguez *et al.*, 2008); o bien en la respuesta de su distribución bajo variables ambientales (Sánchez-González y López-Mata, 2003). Los estudios de estructura de los bosques de *Abies* son muy pocos comparados a los que se han realizado a los bosques mesófilos, por lo que el conocimiento que se tiene de este ecosistema es escaso a pesar de la importancia que tiene en la conservación de biodiversidad y provisión de otros servicios ambientales.

Los BHM que se encuentran en el volcán Nevado de Colima poseen un gran valor en riqueza florística pese a que las áreas que cubren son reducidas, ya que se encuentran dispersos en limitadas cañadas húmedas. Esta reducida distribución puede influir, junto con el disturbio antropogénico, en que su riqueza biótica se encuentre amenazada, ya que no se aprovechan sus recursos forestales en forma sustentable (Cuevas-Guzmán *et al.*, 2011) a pesar de que se tomaron medidas para su conservación con el decreto de Parque Nacional Volcán Nevado de Colima en el año 1936 y con el más reciente decreto del 11 de julio del 2009, bajo el nombre Parque Estatal Bosque Mesófilo Nevado de Colima, que integró 7,213 hectáreas al sistema de áreas protegidas del estado (SARH, 1993; González-Márquez *et al.*, 2009).

De acuerdo a las necesidades de estudio de la estructura, diversidad y distribución de los bosques húmedos de montaña en gradientes altitudinales y su relación con variables ambientales, se plantearon en el presente trabajo las siguientes hipótesis y objetivos:

2. 1. 2. Hipótesis

1. La estructura, composición y diversidad de especies de plantas leñosas de las comunidades del bosque mesófilo de montaña y bosque de *Abies*, varían en función del gradiente altitudinal.
2. La composición y abundancia de especies leñosas en diferentes franjas altitudinales del bosque mesófilo de montaña y bosque de *Abies* está relacionada con variables climáticas, topográficas y de disturbio.

2. 1. 3. Objetivos

1. Analizar la estructura fisonómica de la vegetación del bosque mesófilo de montaña y el bosque de *Abies* (densidad de individuos, área basal y altura del dosel) y los cambios en composición, riqueza y diversidad (alfa y beta) a lo largo de un gradiente altitudinal en el volcán Nevado de Colima, Jalisco, México.
2. Determinar las relaciones de composición y abundancia de especies de las comunidades del bosque mesófilo de montaña y el bosque de *Abies* del gradiente altitudinal del Nevado de Colima con sus variables ambientales (climáticas, topográficas y de disturbio).

2.2. Materiales y métodos

2.2.1. Área de estudio

El área de estudio se describe en el Capítulo 1 (Figura 1). Se realizó un muestreo de vegetación en un total de 29 sitios de 0.1 ha cada uno, distribuidos a lo largo de un gradiente altitudinal que abarcó de los 1200 a 3700 m s.n.m. Con un total de 17 sitios por la vertiente norte y 12 por la vertiente suroeste (Tabla 1). El método que se utilizó es el estratificado aleatorio de parcelas circulares con universo de muestra definido (Vázquez-García y Givnish, 1998). Para la elección de los sitios se tuvieron que cumplir los criterios de que fueran bosques maduros con el mejor estado de conservación de la vertiente, que su composición estuviera dominada por especies típicas del bosque mesófilo de montaña o del bosque de oyamel, y, que los sitios estuvieran separados por un cambio altitudinal de aproximadamente 100 m tanto en la vertiente norte, por El Floripondio, como en la vertiente suroeste, por Amixtlán y El Borbollón. En su gran mayoría los sitios se ubicaron al fondo de cañadas, laderas bajas húmedas y de pendiente muy inclinada. Por cada sitio se delimitó una parcela de 60 × 48 m, y cada una estuvo dividida en 20 cuadros de 12 × 12 m. De estos últimos, se

eligieron 10 en forma estratificada aleatoria, 5 de cada lado de una línea que dividió la parcela en dos partes de 24×60 m. En cada uno de los 10 cuadros se colocó una estaca central alrededor de la cual se trazó un círculo de 5.64 m de radio para obtener un subparcela circular con un área de 100 m^2 por subparcela, lo que en conjunto sumó 0.1 ha por sitio o parcela (Figura 2) (Curtis y McIntosh, 1951; Vázquez-García y Givnish, 1998; Cuevas-Guzmán, 2002; Cuevas-Guzmán *et al.*, 2008). En cada subparcela de 100 m^2 se identificó, registró y midió el diámetro a la altura del pecho (DAP, a 1.30 m de altura) y las alturas máximas de copa de todos los individuos de especies leñosas (árboles, arbustos y trepadoras) con $\text{DAP} \geq 2.5$ cm. Se tomó la incidencia de especies herbáceas, epífitas, trepadoras y arbustos; además, se registraron las coordenadas, altitud, exposición y pendiente y posición topográfica de las subparcelas con respecto a las cañadas. Se contaron por parcela, los árboles caídos y muertos en pie, así como lo tocones, se estimó la ocurrencia de incendios y el grado de pastoreo. Los ejemplares no identificados en campo y los que presentaron floración o fructificación en el momento del muestreo fueron colectados y herborizados como especímenes de referencia y para ser determinados por medio de claves taxonómicas, de cotejo con especímenes y consulta con especialistas del herbario IBUG del Instituto de Botánica del Centro Universitario Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara.

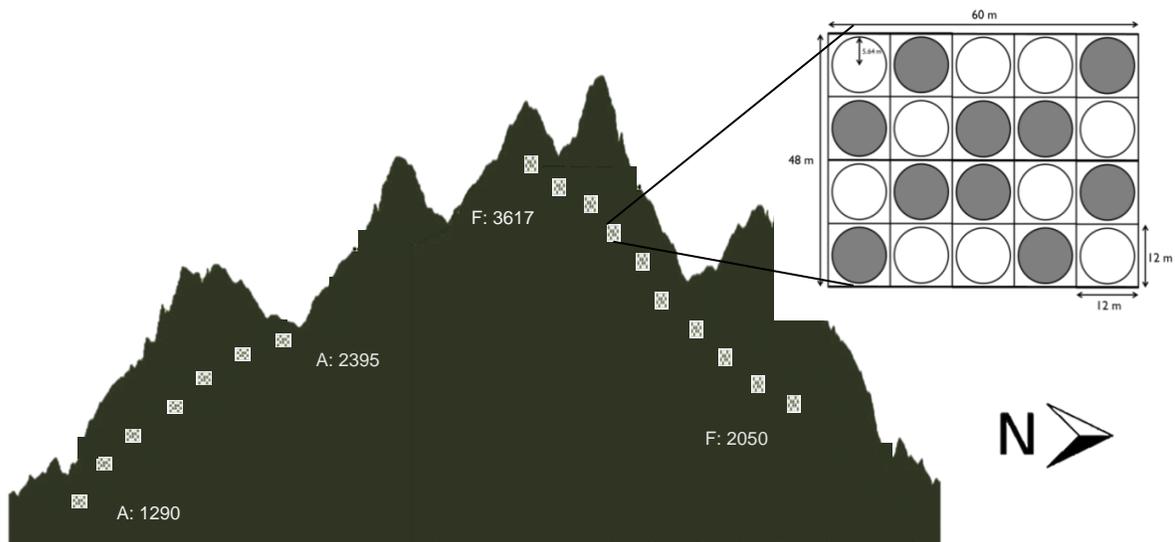


Figura 2. Diseño de muestreo (Vázquez-García y Givnish, 1998) utilizado para 29 sitios en el gradiente altitudinal en el volcán Nevado de Colima.

Tabla 1. Datos de los 29 sitios de muestreo en un gradiente altitudinal del volcán Nevado de Colima.

Sitio	Altitud (m s.n.m.)	Longitud (°)	Latitud (°)	Localidad
1	A1290	-103.72930	19.483666	Arroyo de cabañas
2	A1380	-103.72366	19.479638	Arroyo
3	A1485	-103.71656	19.496666	Vereda cabañas
4	A1563	-103.71144	19.500277	Vereda cabañas
5	A1650	-103.70744	19.513	Brecha Colmillo del puerco
6	A1758	-103.69539	19.515028	Brecha Colmillo del puerco
7	A1860	-103.68930	19.524305	Brecha Colmillo del puerco
8	A1935	-103.68183	19.531555	Barranca Arenera
9	F2050	-103.59522	19.651277	La escondida
10	A2067	-103.67403	19.530083	Fin Brecha
11	A2170	-103.66428	19.523111	Predio Sergio Shulte
12	F2195	-103.61133	19.647194	Puerto la Estacada
13	F2238	-103.60669	19.641916	Parcela de Nuñez
14	A2260	-103.66275	19.530277	Predio Sergio Shulte
15	F2373	-103.62222	19.640944	Ejido Rancho Viejo
16	A2395	-103.65547	19.534055	Predio Sergio Shulte
17	F2485	-103.62111	19.631861	Ejido Rancho Viejo
18	F2571	-103.62652	19.632972	Ejido Rancho Viejo
19	F2656	-103.62847	19.629833	Brecha Floripondio
20	F2801	-103.62541	19.627333	Ejido Rancho Viejo
21	F2873	-103.62447	19.6125	Estacionamiento de madereros
22	F2990	-103.63036	19.607027	Ejido Rancho Viejo
23	F3068	-103.63347	19.60175	Brecha Floripondio
24	F3154	-103.63255	19.595694	Brecha Floripondio
25	F3245	-103.63283	19.594055	Ejido Rancho Viejo
26	F3365	-103.62966	19.590805	Puerta del Parque
27	F3450	-103.63283	19.585111	Parque Nevado de Colima
28	F3502	-103.63094	19.584805	Parque Nevado de Colima
29	F3617	-103.62952	19.572555	Pico del Águila

Los sitios se nombraron con **A** para señalar que corresponden a la vertiente suroeste (Amixtlán) y **F** a la vertiente norte (Floripondio).

2.2.3. Análisis de datos

Composición y distribución de familias y especies

La composición y dominancia (riqueza y área basal) de familias y especies leñosas se determinó por sitio y piso altitudinal (de los 1200 a los 3700 m). Con el fin de visualizar y comparar la distribución de la riqueza específica por familia entre pisos altitudinales, los sitios se agruparon en cinco clases de altitud, de 500 m de rango (1200-1700, 1701-2200, 2201-2700, 2701-3200 y 3201-3700 m). Los parámetros estructurales de área basal, densidad, altura promedio y altura máxima de las especies leñosas se determinaron por sitio de 0.1 ha. La dominancia y co-dominancia de especies en cada sitio se calculó por medio de su área basal, se definieron como especies dominantes a las que presentaron el valor más alto de área basal en cada sitio, y como co-dominantes a las especies con el segundo valor más alto de área basal.

Estructura fisonómica de comunidades

Se calculó el área basal (m^2/ha), densidad (ind/ha), altura promedio (m) y altura máxima (m) de cada especie en cada uno de los 29 sitios. Las trayectorias de los valores de éstos parámetros estructurales a lo largo del gradiente altitudinal se analizaron por medio de modelos de regresión lineal y polinomial cuadrática, cuando los datos cumplieron los criterios de distribución normal y de homocedasticidad, con el programa estadístico R, versión 3.3.1. (R Development Core Team, 2016). En caso contrario como el de la densidad de individuos, que fue un conteo, los datos no se distribuyeron en forma normal sino que tuvieron una distribución Poisson, por lo que se usaron modelos lineales generalizados (GLM) con la función log link. Para la selección de los modelos con mejor ajuste (entre los lineales y los polinomiales cuadráticos) se usó el Criterio de Información Akaike corregido (AICc) (Burnham y Anderson, 2002).

Diversidad alfa

La diversidad alfa de especies leñosas se obtuvo mediante el cálculo de 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) (Chao *et al.*, 1993; Lee y Chao 1994). Se calcularon también los índices de diversidad de Shannon-Wiener (H') e índice de diversidad-dominancia recíproco de Simpson ($1/D$) con el programa ESTIMATE-

S 9.0 (Magurran, 2004; Colwell *et al.*, 2013). Las trayectorias de los valores de riqueza (S y ACE) y de diversidad de especies (H' e $1/D$) se analizaron también por medio de modelos de regresión lineales, polinomiales cuadráticos y GLM con función log link para errores con distribución Poisson (para conteos).

Diversidad beta

Se calculó la diversidad beta (β) entre pares de sitios a lo largo del gradiente (diversidad en el espacio), mediante el uso del programa ESTIMATE-S 9.0, se empleó el índice Chao-Sørensen cuantitativo (1-Labd) basado en estimación de abundancia (Chao *et al.*, 2005).

Ordenación de sitios

Se utilizó una matriz de abundancias con 121 especies leñosas que resultaron en los 29 sitios del gradiente y el método de ordenación indirecta de Escalamiento No Métrico Multidimensional (NDMS, *Non-metric multidimensional scaling*), se emplearon datos de abundancia de especies y la medida de distancia Sørensen (Bray-Curtis) con el programa PC-ORD 6.0.

Clasificación o agrupamiento jerárquico de sitios

Se realizó una clasificación con el método de Agrupamiento Jerárquico Aglomerativo (*Cluster Analysis*) con el programa PC-ORD 6.0. Se usó la misma matriz con datos de abundancia de 121 especies en 29 sitios, se empleó el método de ligamiento Beta flexible ($\beta = -0.25$) (McCune y Grace, 2002). La medida de distancia usada fue Sørensen (Bray-Curtis) (McCune y Mefford, 1999). Las diferencias en composición de especies entre los grupos de sitios fueron probadas con el Procedimiento de Permutación Multi-respuesta (MRPP, *Multi-response Permutation Procedures*), con el programa estadístico PC-ORD 6.0 (McCune y Mefford, 1999); el estadístico de la prueba (T) describe la separación entre grupos y la concordancia dentro de grupos corregida aleatoriamente (A) describe la homogeneidad dentro del grupo comparada con lo esperado al azar (McCune y Grace, 2002).

Análisis de Especies Indicadoras (ISA)

El análisis de especies indicadoras (ISA, por sus siglas en inglés) se utilizó para determinar las especies exclusivas o representativas con mayor valor de importancia en cada uno de los grupos detectados en el análisis de agrupamiento y como criterio cuantitativo para el corte del dendrograma resultante de este agrupamiento jerárquico (McCune y Grace, 2002). El ISA

se corrió en el programa PC-ORD 6.0 con la técnica de Monte Carlo basada en 4999 aleatorizaciones. Las especies indicadoras que se definieron por grupo fueron las que presentaron un valor indicador máximo ≥ 0.50 y una significancia estadística ($P < 0.05$).

Ordenación de sitios y su relación con variables ambientales

Para evaluar la relación con las variables ambientales con la ordenación de sitios basada en abundancias de 121 especies leñosas en 29 sitios, se usaron dos matrices de datos. La primera matriz (matriz principal) consistió en datos de abundancia de 121 especies leñosas distribuidas en los 29 sitios del gradiente. En la segunda matriz se utilizaron 24 variables que se agruparon en; a) topográficas; b) de cobertura y disturbio, que fueron obtenidas a partir de lecturas en campo en los sitios muestreados; y c) climáticas, que se obtuvieron de la base de datos de WorldClim Global Climate GIS Database (Hijmans *et al.*, 2004). Además, se agregaron otras variables climáticas que se consideraron de mayor importancia al momento de predecir la distribución de especies y se procesaron a partir de base de datos obtenidos en (www.cgiar-csi.org) con el programa ArcMap 10.0 e IDRISI Andes™ (Eastman, 2006), todas las capas se usaron con un tamaño de pixel de 30 segundos de arco (Tabla 2).

Tabla 2. Variables ambientales que se emplearon para el análisis: a) topografía del terreno que se midió y registró en los sitios; b) de cobertura y disturbio identificadas en campo; y c) las variables climáticas de la base de datos de WorldClim Global Climate GIS Database (Hijmans *et al.*, 2004).

a) Variables topográficas
Altitud
Inclinación
Pendiente
Radiación potencial anual
Índice de calor - Exposición
b) Variables de cobertura y disturbio
Cobertura arbustiva
Cobertura arbórea
Presencia de tocones
Presencia excretas de ganado
Incidencia e intensidad de incendios
Número de árboles caídos
Pedregosidad (Cobertura)

c) Variables climáticas

BIO1= Temperatura media anual
BIO9= Temperatura del trimestre más seco
BIO11= Temperatura media del trimestre más frío
BIO12= Precipitación media anual
BIO19= Precipitación del trimestre más frío
BIO17= Precipitación del trimestre más seco
Fotoperiodo estacional
TDEW= Punto de rocío
RH2M= Índice de humedad
SWC= Humedad del suelo
ETPa= Evapotranspiración anual

2.3. Resultados

Composición, distribución de familias y especies

En los 29 sitios con una superficie total muestreada de 2.9 ha, se registraron un total de 51 familias de especies leñosas >2.5 cm DAP; representadas en 121 especies (56 arbóreas, 53 arbustivas y 10 lianas). Las familias con mayor diversidad de especies fueron Asteraceae (14), Solanaceae (12), Fagaceae (8), Pinaceae (7), Fabaceae (5), Onagraceae (4), Primulaceae (4), Rosaceae (4), Araliaceae (3), Malvaceae (3) y Moraceae (3). Se encontraron 40 (54, especies) familias menos diversas representadas por una o dos especies, por lo que se agruparon en la categoría de “otras”.

La distribución de la riqueza de especies por familia con respecto a la altitud sigue un patrón unimodal con un pico de mayor riqueza a los 1700-2200 m (Figura 4), a partir de los cuales la riqueza taxonómica disminuye con la altitud. Al analizar la riqueza especies de cada uno de los cinco rangos altitudinales de 500 m en los que se dividió todo el gradiente; las familias que resultaron dominantes en riqueza con un rango altitudinal más amplio fueron Fagaceae y Solanaceae (ambas de los 1200 a los 3200 m s.n.m.), Pinaceae y Asteraceae (ambas de los 1700 a los 3700 m), Araliaceae y Onagraceae (ambas de los 1200 a los 2700 m). Las familias dominantes en riqueza exclusivas de rangos altitudinales inferiores fueron Malvaceae, Moraceae, Fabaceae, Primulaceae, Vitaceae y Rubiaceae (1200 a 2200 m). Las familias exclusivas de rangos intermedios fueron Celastraceae y Rosaceae (1700 a 2700 m) y las de rangos superiores fue Lamiaceae (2700-3200 m). La familia Betulaceae fue dominante en un rango altitudinal inferior (1700-2200 m) por la presencia de *Carpinus*

caroliniana y *Ostrya virginiana*, y en un rango superior (3200 a 3700 m) por la presencia de *Alnus jorullensis* y *Ostrya virginiana*. Además de las familias que presentaron una mayor riqueza a los tipos de vegetación en el gradiente, tales como; el BMM Bajo con elementos del bosque tropical subcaducifolio estuvo representado por las familias Solanaceae, Fagaceae, Primulacaceae, Moraceae y Araliaceae; el bosque Mixto de BMM Alto y de *Abies* por Asteraceae, Fagaceae, Solanaceae, Pinaceae, Vitaceae, Araliaceae y Onagraceae; y el Bosque de coníferas (oyamental) por Asteraceae, Pinaceae y Solanaceae.

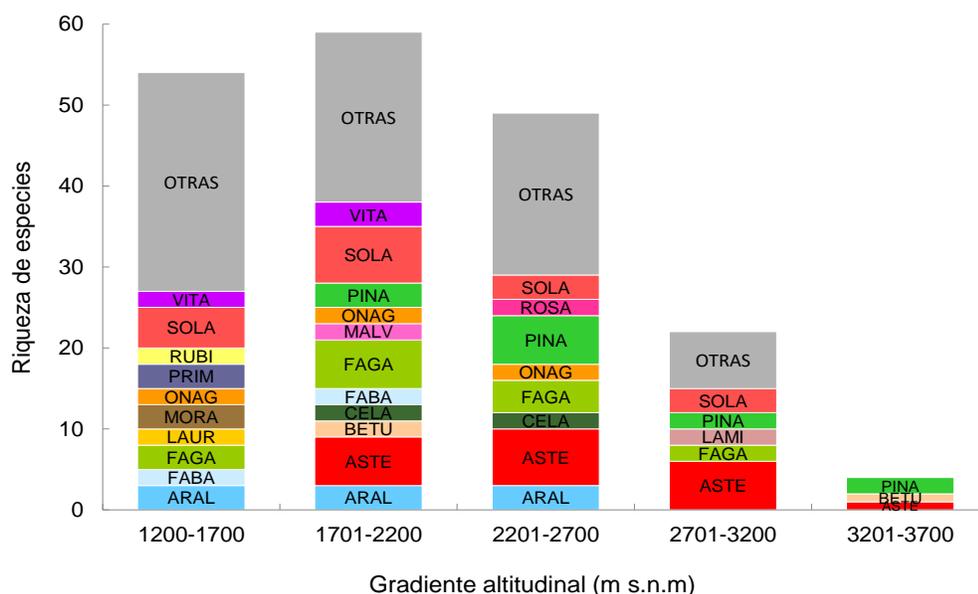


Figura 3. Riqueza de especies por familia encontrada en el gradiente altitudinal de bosques húmedos de montaña en el Nevado de Colima, Jalisco.

Las especies dominantes se definieron como las que presentaron una mayor área basal en al menos uno de los sitios y estas fueron: *Quercus planipocula*, *Quercus uxoris*, y *Quercus castanea* (Fagaceae), *Zinowewia concinna* (Celastraceae), *Abies flinckii*, *Abies religiosa* subsp. *colimensis* y *Pinus hartwegii* (Pinaceae) (Figura 4). Las especies codominantes fueron definidas como las que tuvieron el segundo valor más alto de área basal en al menos uno de los pisos altitudinales y fueron: *Clethra harwegii* (Clethraceae), *Carpinus caroliniana* (Betulaceae), *Quercus aff. excelsa*, *Quercus acutifolia*, *Quercus rugosa* y *Quercus laurina* (Fagaceae), *Tilia americana* (Malvaceae), *Inga eriocarpa* (Fabaceae), *Styrax argenteus* (Styracaceae), *Cinnamomum padiforme* (Lauraceae), *Pinus douglasiana* y *Pinus pseudostrobus* (Pinaceae), *Roldana angulifolia* (Asteraceae) y *Salix Paradoxa* (Salicaceae)

(Figura 5). La dominancia de estas especies (dominantes y codominantes) se alternó a lo largo del gradiente altitudinal. Las especies dominantes en los pisos inferiores (1200-1700 m) fueron *Quercus planipocula*, *Quercus uxoris* y *Zinowewia concinna*, en los intermedios (1701-2700 m) fueron *Zinowewia concinna*, *Abies flinckii* y *Abies religiosa* subsp. *colimensis*, y en los pisos altos (2701-3700 m) dominaron *Abies religiosa* subsp. *colimensis* y *Pinus hartwegii*. Las codominantes en altitudes interiores (1200-1700 m) fueron *Clethra hartwegii*, *Carpinus caroliniana*, *Cinnamomum padiforme* e *Inga eriocarpa*, en altitudes intermedias (1701-2700 m) *Quercus excelsa*, *Quercus rugosa*, *Quercus acutifolia*, *Tilia americana* var. *mexicana*, *Pinus douglasiana*, *Carpinus caroliniana*, *Styrax argenteus* y *Clethra hartwegii*, y en altitudes superiores (2701-3200 m) estuvieron presentes *Quercus laurina*, *Roldana angulifolia*, *Salix paradoxa*, *Quercus rugosa* y *Pinus pseudostrobus*.

No se encontró ninguna especie dominante o codominante que se distribuyera en todo el gradiente; sin embargo, el género *Quercus* se reportó en pisos bajos e intermedios y fue disminuyendo conforme aumentaba la altitud, lo contrario con el género *Abies* cuya dominancia fue aumentando desde los pisos intermedios hacia partes altas. *Clethra hartwegii* fue la especie codominante que se presentó en los pisos altitudinales intermedios y bajos. Las especies dominantes y codominantes que presentaron un rango de distribución estrecho en el gradiente fueron *Quercus castanea*, *Zinowewia concinna*, *Cinnamomum padiforme*, *Pinus douglasiana* y *Salix paradoxa*.

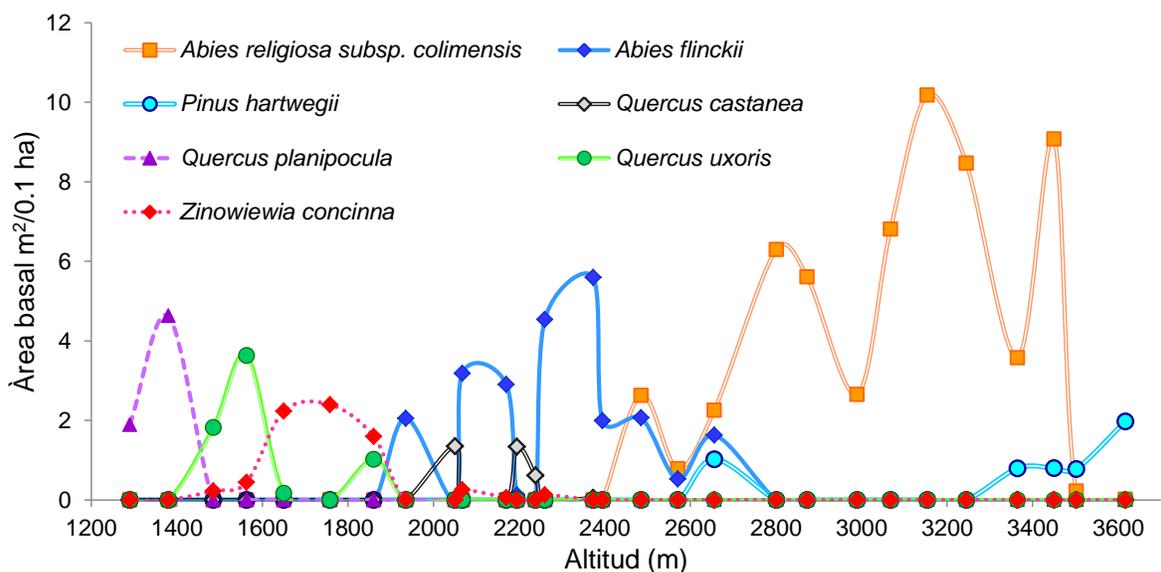


Figura 4. Especies dominantes en área basal en función al gradiente altitudinal.

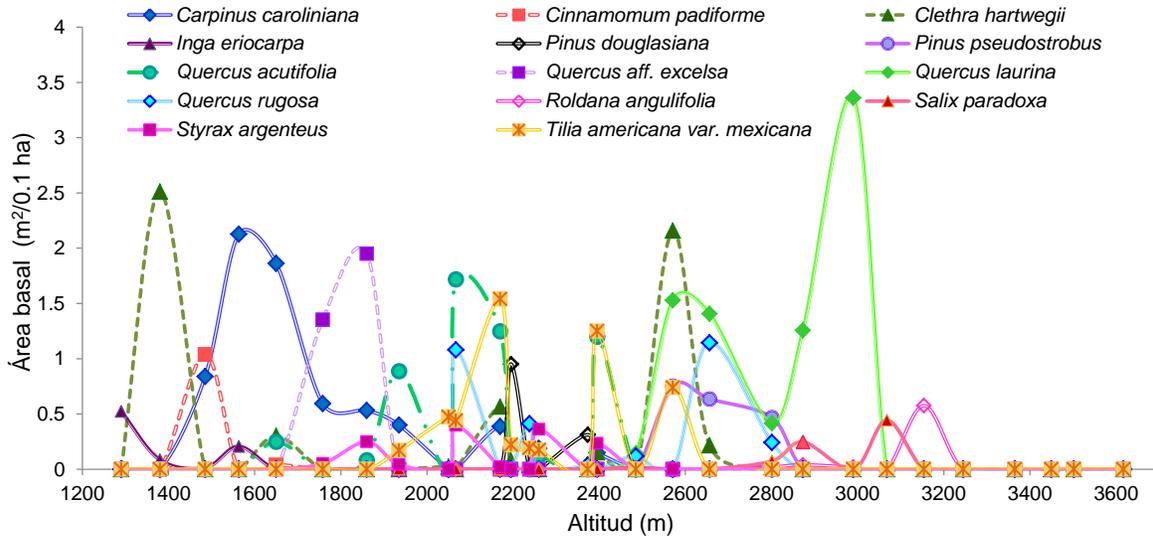


Figura 5. Especies codominantes en área basal en función al gradiente altitudinal.

Estructura fisonómica de comunidades

En la Tabla 3 se presentan los resultados de los análisis de regresión de las variables estructurales y de diversidad en función de la altitud de los sitios. Se realizó una selección del modelo con mejor ajuste entre el polinomial cúbico, el cuadrático y el lineal mediante el uso del Criterio de Información Akaike corregido (AICc). El área basal promedio de las leñosas con un DAP > 2.5 cm fue de 5.94 m²/0.1 ha (con una máxima de 10.76 y una mínima de 1 m²/0.1 ha), no mostró una tendencia de cambio significativa a lo largo del gradiente, sin embargo, se observó que los sitios con mayor área basal fueron los de bosque dominado por *Abies religiosa* subsp. *colimensis* ubicados entre los 3100 y 3500 m (Figura 6 a). La densidad promedio de individuos fue de 100.76 ind/0.1 ha, y tuvo una tendencia de cambio unimodal significativa, evidenció un pico de mayor densidad hacia altitudes entre los 1400 y 2500 m en Amixtlán (Figura 6 b). La altura máxima mostró una tendencia de aumento significativo hacia los pisos altitudinales medios, por la presencia de *Abies flinckii*, y superiores por *Abies religiosa* subsp. *colimensis* con una máxima de altura alcanzada de 54 m; sin embargo, disminuye drásticamente en los límites superiores de los bosques con la presencia de *Pinus hartwegii* (Figura 6 c). La altura promedio de los árboles con un DAP > 2.5 cm fue 11.31 m, presentó un patrón de cambio diferente al de la altura máxima, con los sitios superiores de El Floripondio el cual registró las mayores alturas, debido a que a esas altitudes dominó el

género *Abies* y presentó menor número de especies de tallas grandes comparado con las de los BMM de los pisos inferiores del gradiente (Figura 6 d).

Tabla 3. Resultados de la selección de modelos de regresión con criterio de información de Akaike corregido (AICc) para el análisis estructural y de diversidad alfa para 19 sitios del gradiente altitudinal del volcán Nevado de Colima. Lm = Modelo lineal simple, Glm = Modelo lineal generalizado. n.s. = no significativo, *, **, *** = nivel de significancia.

	Modelo mínimo adecuado	AICc	Intercepto (a)	Pendiente (b)	Constante cuadrática (c)	Constante cúbica (d)	R ² o X ²	P valor
DENSIDAD	Cúbico Glm (dist. Poisson)	774.85 <785.53; 797.37	1.42	0.00497	- 0.00000219	0.00000000 02821	X ² =582.21	0.0002 ***
ÁREA BASAL	Lm cúbico	137.03 <139.23; 141.05	51.92	-0.06655	0.00002995	- 0.000000004225	0.25	0.063 n.s.
ALTURA MEDIA	Lm cúbico	138.82 <148.10; 148.76	68.21	-0.08963	0.00004214	- 0.000000006055	0.57	0.00007* **
ALTURA MÁXIMA	Lm cuadrático	207.81 <209.16; 215.43	-32.01	0.05812	- 0.0000111	- 0.000000000001	0.33	0.004**
RIQUEZA S	Lm Cuadrático	165.92 <166.96; 168.07	14.96	0.006790	- 0.00000307	- 0.000000000000	0.72	<0.0001* **
ACE	Lm lineal	177.80 <178.56; 181.31	41.81	-0.01111	-	-	0.72	<0.0001* **
DIVERSIDAD H'	Lm Cuadrático	32.43 <34.48; 43.209	0.74	0.002	- 0.000000638	-	0.82	<0.0001* **
DIVERSIDAD 1/D	Lm Lineal	137 <137.4; 138.78	14.99	-0.0038	-	-	0.56	0.000002 ***

Prueba de normalidad Shapiro–Wilk (P>0.05) y Prueba de Homocedasticidad Levene (P<0.05)

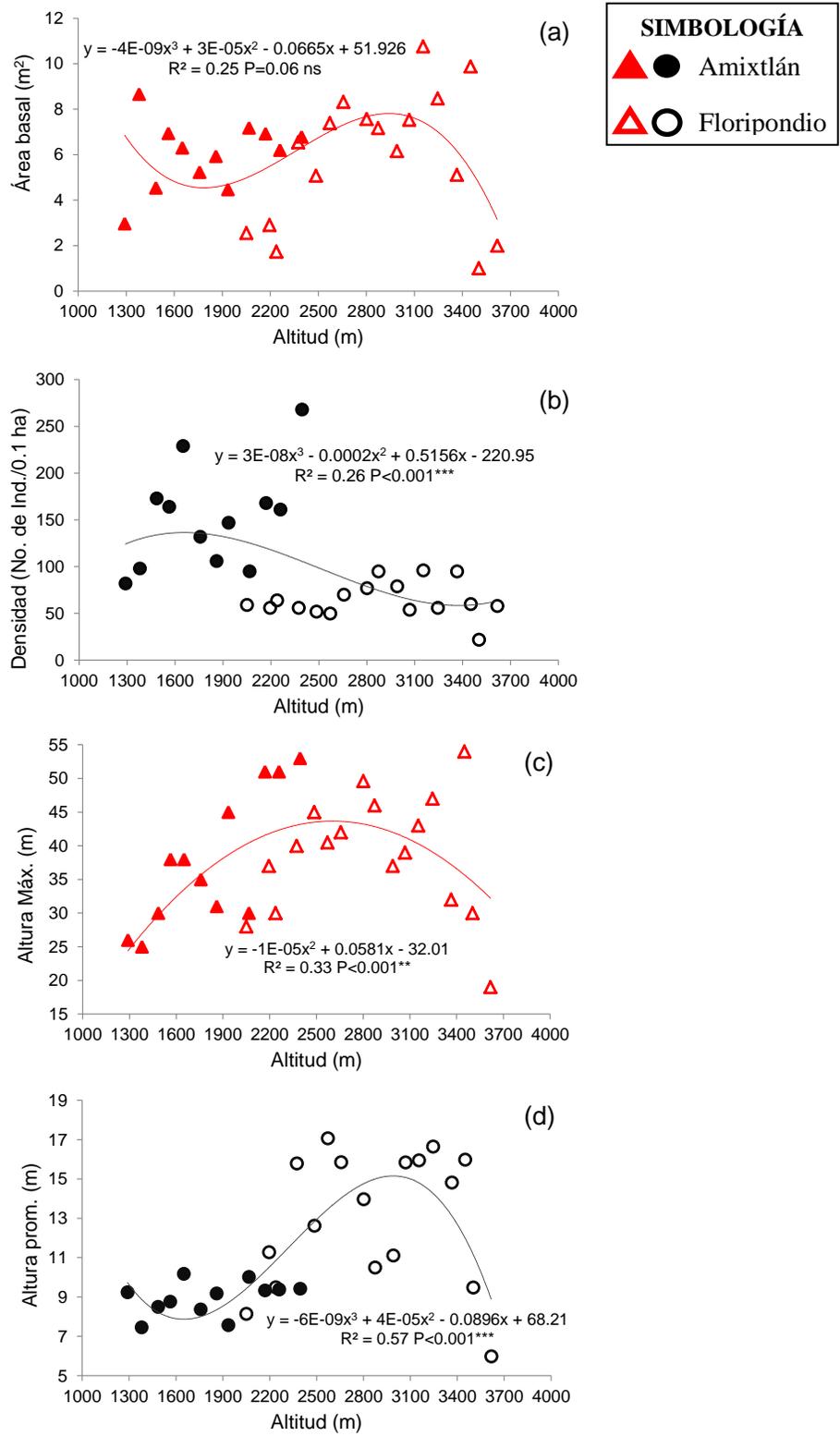


Figura 6. Área basal, densidad, altura máxima y altura promedio de especies leñosas > 2.5 cm de DAP en función del gradiente altitudinal de BMM y de bosque de *Abies* en el volcán Nevado de Colima.

Diversidad alfa

La riqueza de especies observada tuvo un promedio de 12 especies por sitio de 0.1 ha con un mínimo de 2 y un máximo de 25 mientras que la riqueza estimada por el Estimador de Cobertura basado en Abundancia (ACE) presentó un promedio de 15, con una fluctuación desde 2 hasta 32 especies (Figura 8 a). Se observó una tendencia de disminución significativa de la riqueza de especies, tanto observada como estimada, a lo largo del gradiente altitudinal. Los sitios de El Floripondio a altitudes superiores (3245, 3365, 3450, 3502 y 3617 m) presentaron menor riqueza observada (2 a 3 spp.) y estimada (2 a 3 spp.) en donde dominó *Abies religiosa* subsp. *colimensis* y *Pinus hartwegii*; caso contrario los sitios con mayor riqueza observada (25 y 18 spp.) y estimada (27 y 32 spp.) fueron los de altitudes inferiores (1485 y 1563 m) dominados por *Quercus uxoris* y *Zinowewia concinna* en Amixtlán.

La diversidad de especies leñosas mostró una tendencia de variación con respecto a la altitud, los valores del índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') y recíproco de Simpson ($1/D$) disminuyeron en relación con la altitud (Figura 7 b). El sitio de Amixtlán de 1935 m de altitud presentó la menor dominancia de especies (mayor diversidad). Con el índice recíproco de Simpson se observó un efecto más marcado de la altitud que con el índice de Shannon-Wiener (Figura 7 b).

Diversidad beta

El estimador de diversidad β (de disimilitud) Chao-Sørensen (1- $Labd$) cuantitativo, basado en la estimación de abundancia, entre pares de sitios entre las dos vertientes (Amixtlán y El Floripondio) del mismo piso altitudinal (de los 2000 a 2400 m), permitió deducir que la composición y abundancia fueron muy diferentes entre las dos vertientes a estas altitudes, con valores altos de disimilitud (0.77 a 0.99). En la Tabla 4 se puede observar que los sitios con una altitud menor a 2400 m tienen una composición y abundancia de especies totalmente diferente a la de los sitios con una altitud mayor a 2870 m (índice de Chao-Sørensen = 1, reemplazo total de especies). Los índices de diversidad beta Chao-Sørensen cuantitativos mostraron una tendencia a disminuir con la altitud: la diversidad entre pares de sitios de pisos altitudinales bajos fue mayor que la diversidad entre pares de pisos altitudinales altos (Tabla 4).

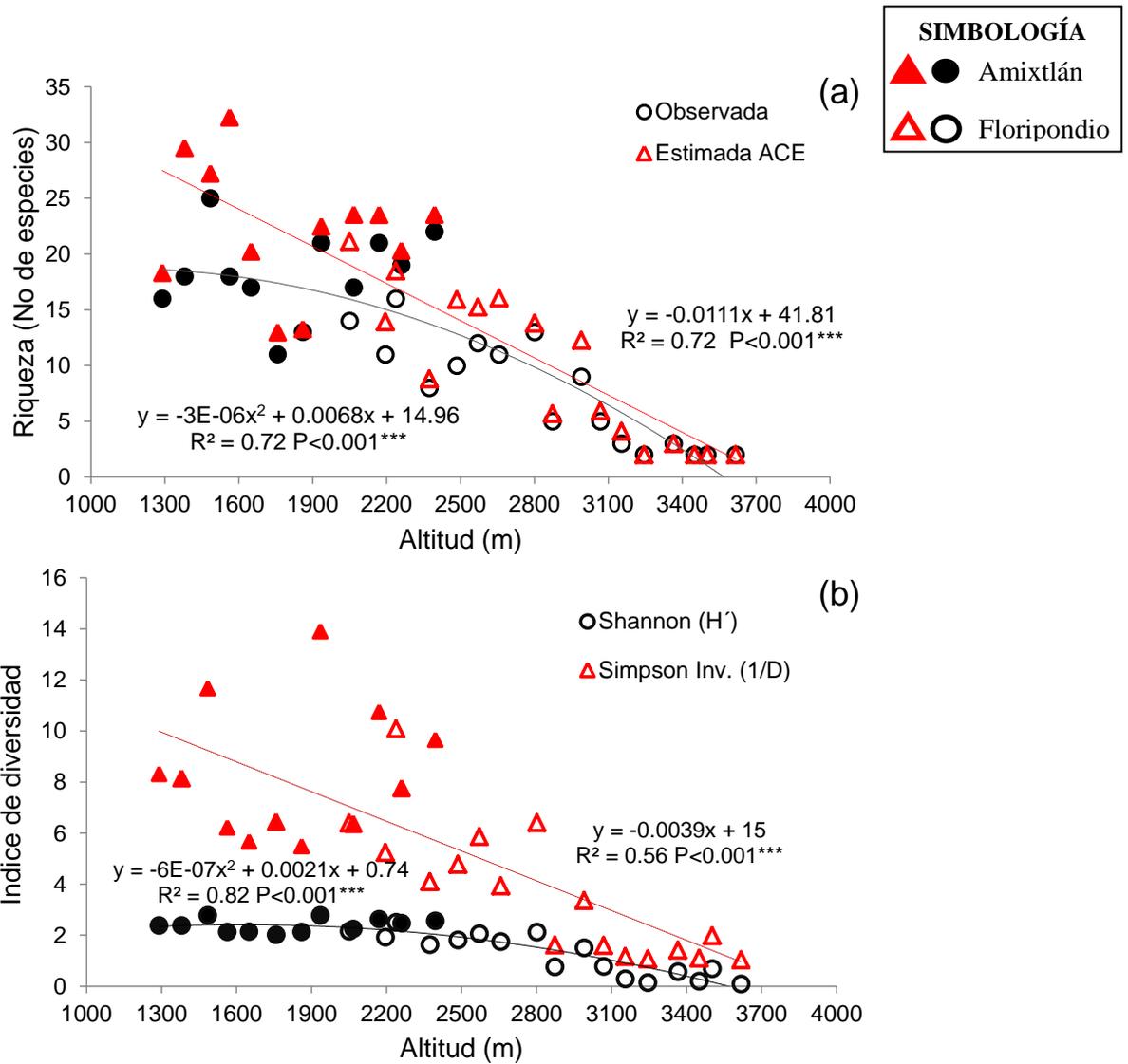


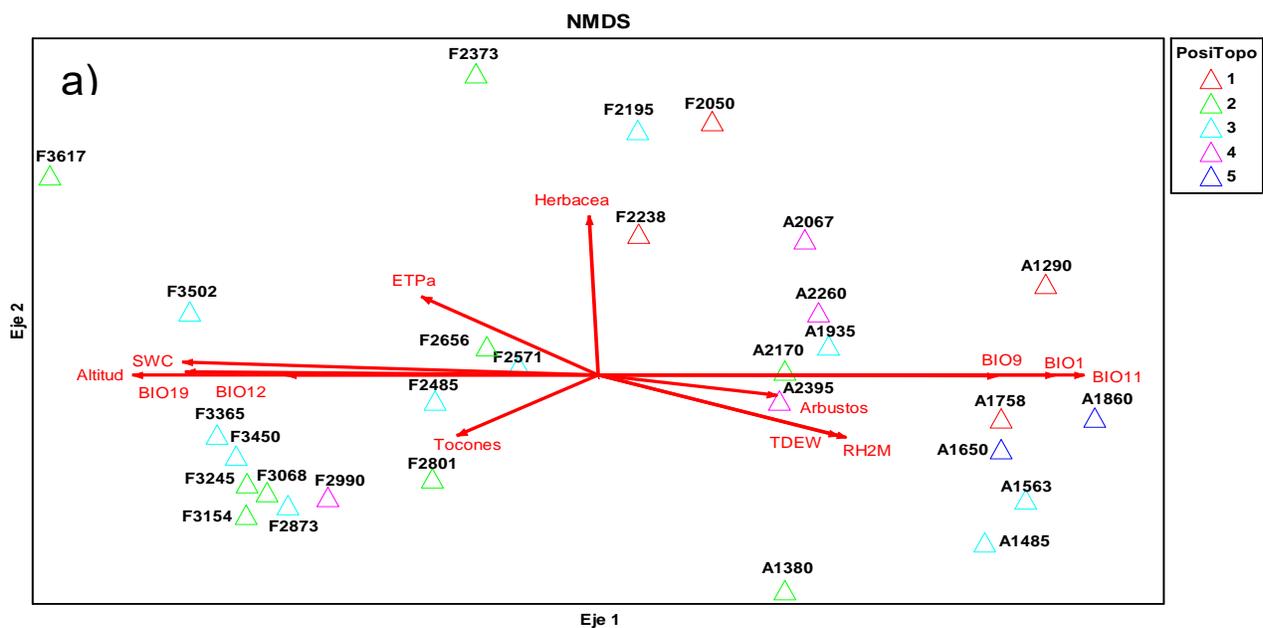
Figura 7. a) Distribución de la riqueza observada y riqueza estimada (ACE) **b)** Distribución de los índices de diversidad Shannon-Wiener (H') y recíproco de Simpson ($1/D$) a lo largo del gradiente altitudinal. Símbolos llenos representan a los sitios de Amixtlán-Borbollón y vacíos a los sitios de El Floripondio.

Tabla 4. Matriz triangular del índice de diversidad beta Chao-Sørensen basado en abundancia entre pares de sitios. A=Amixtlán-Borbollón, F=El Florindio, los números de encabezados representan la altitud sobre el nivel del mar del sitio (m).

	A129 0	A138 0	A148 5	A156 3	A165 0	A175 8	A186 0	A193 5	F205 0	A206 7	A217 0	F219 5	F223 8	A226 0	F237 3	A239 5	F248 5	F257 1	F265 6	F280 1	F287 3	F299 0	F306 8	F315 4	F324 5	F336 5	F345 0	F350 2	F361 7	
A129 0	0																													
A138 0	0.48 3	0																												
A148 5	0.71 6	0.65 6	0																											
A156 3	0.33 6	0.46 3	0.07 9	0																										
A165 0	0.85 5	0.81 3	0.24 6	0.24 7	0																									
A175 8	0.94 5	0.82 9	0.50 2	0.20 5	0.20 9	0																								
A186 0	0.88 3	0.92 4	0.49 9	0.33 6	0.23 3	0.13 3	0																							
A193 5	0.88 8	0.81 1	0.68 6	0.69 6	0.66 1	0.55 5	0.38 8	0																						
F205 0	0.96 1	0.96 8	1 1	0.98 7	0.99 2	1 1	1 1	0.79 9	0																					
A206 7	0.98 4	0.95 9	0.777 9	0.75 5	0.70 6	0.40 7	0.28 4	0.35 8	0.85 8	0																				
A217 0	0.91 8	0.76 6	0.68 9	0.75 7	0.80 1	0.72 1	0.68 3	0.22 8	0.75 4	0.29 1	0																			
F219 5	1 4	0.97 4	1 1	1 1	0.95 6	0.97 4	1 1	0.80 4	0.33 1	0.83 1	0.76 9	0																		
F223 8	0.97 9	0.95 3	1 1	0.98 9	0.96 9	0.95 9	1 1	0.73 6	0.48 1	0.84 2	0.74 2	0.31 0																		
A226 0	0.93 2	0.87 4	0.76 4	0.76 1	0.79 8	0.56 8	0.64 9	0.21 2	0.86 9	0.34 3	0.17 3	0.77 9	0.79 3	0																
F237 3	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	0.96 1	0.78 3	0.83 2	0.96 6	0.2 7	0.78 7	0.90 9	0															

Ordenación de los sitios y su relación con las variables ambientales

El análisis de Escalamiento No Métrico Multidimensional (NMDS) de los sitios del gradiente se corrió con una matriz primaria de un total de 121 especies que se registraron en los 29 sitios a lo largo del gradiente altitudinal. La medida de distancia que se utilizó fue Sorensen (Bray-Curtis) y la velocidad de corrida *lenta y minuciosa*. El número de corridas con los datos reales fue de 250. El estrés obtenido del NDMS fue de 7.40, con una solución final de dos dimensiones (Figura 9 a). Los porcentajes de varianza explicada para cada uno de los dos ejes fueron: para el eje 1 una r^2 del 42 % y 18 % para el eje 2, con un porcentaje total de 60 %. Para definir las variables ambientales que tuvieron una correlación significativa con la ordenación de los sitios se utilizó el criterio de considerar a las variables con una $r^2 \geq 0.30$. Las variables ambientales que tuvieron mayor correlación con el eje 1 fueron (en orden de mayor a menor correlación) la temperatura media del trimestre más frío (BIO 11) fue la variable más altamente correlacionada ($r^2= 0.89$), seguida por la altitud ($r^2= 0.84$), temperatura media anual (BIO1) ($r^2= 0.82$), humedad del suelo (SWC) ($r^2= 0.74$), precipitación del trimestre más frío (BIO19) ($r^2= 0.75$), la temperatura del trimestre más seco (BIO9) ($r^2= 0.69$), precipitación media anual (BIO12) ($r^2= 0.65$), punto de rocío (TDEW) ($r^2= 0.45$), índice de humedad (RH2M) ($r^2= 0.43$) y la evapo-transpiración anual potencial (ETPa) ($r^2= 0.30$). En cambio, las variables que tuvieron una mayor correlación con el eje 2 fueron: la evapo-transpiración anual potencial (ETPa) ($r^2= 0.23$), cobertura de herbáceas ($r^2= 0.14$) y la presencia de tocones ($r^2= 0.08$) (Figura 9).



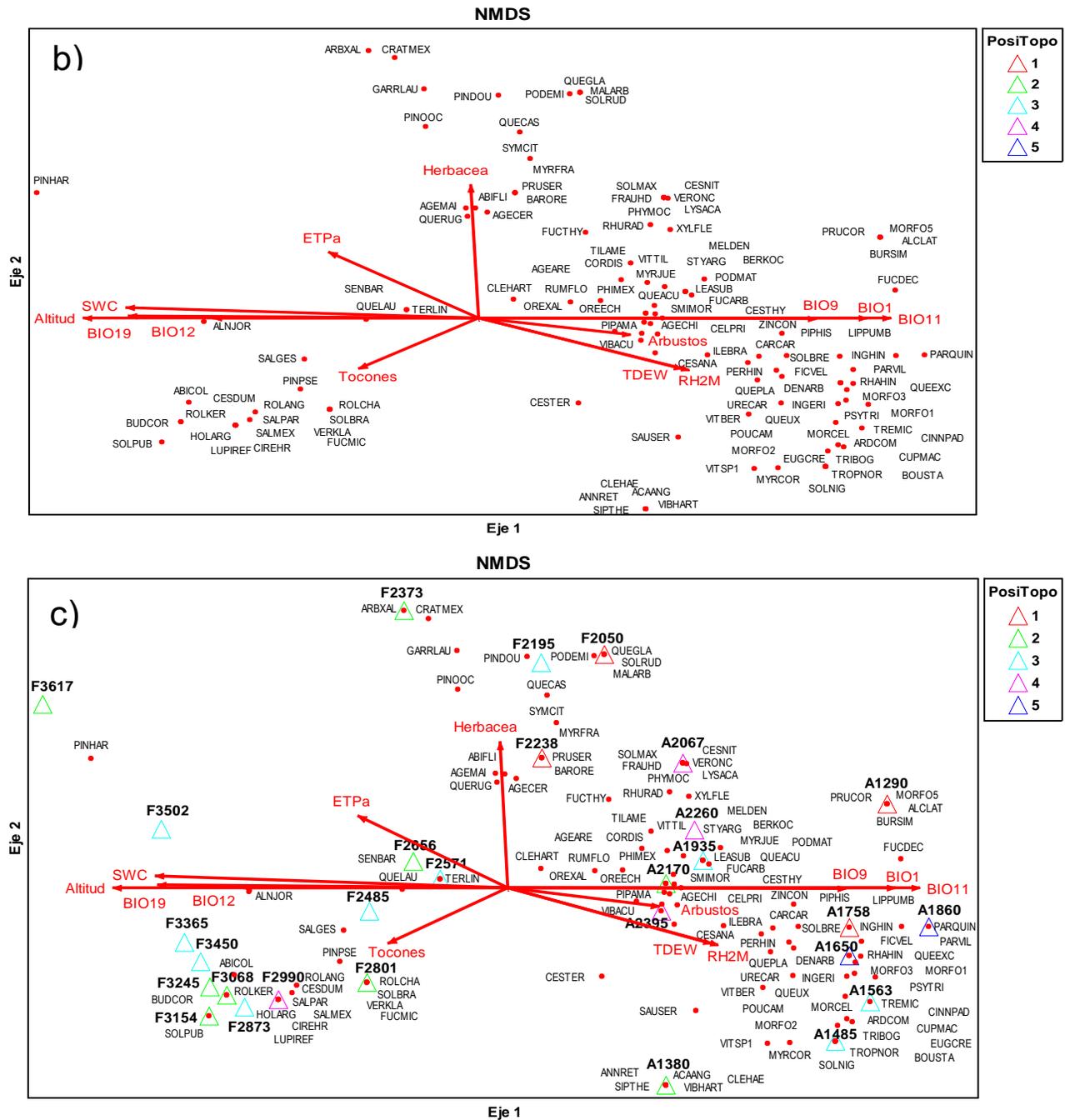


Figura 8. Ordenación NMS de 29 sitios y especies en el gradiente altitudinal del volcán Nevado de Colima y relación con variables ambientales (ETPa= Evapo-transpiración Potencial Anual, TDEW= Punto de rocío, RH2M= Índice de humedad, SWC= Humedad del suelo, BIO1= Temperatura media anual, BIO9= T° del trimestre más seco, BIO11= T° media del trimestre más frío, BIO12= Precipitación media anual, BIO19= Precipitación del trimestre más frío, PosiTopo= Posición topográfica: 1= Arroyo, 2= Ladera baja, 3=Ladera media, 4= Ladera alta, 5= Meseta o cresta). a) Ordenación por sitios de 0.1 ha, b) Ordenación por especies y c) Ordenación por sitios y especies. El acrónimo de las especies se describe en el Apéndice 1.

Análisis de agrupamiento jerárquico

El análisis de agrupamiento jerárquico aglomerativo se realizó con el método de ligamiento Beta flexible (-0.25) y la distancia Sorensen (Bray Curtis), como resultado se obtuvo un dendrograma que con un nivel de corte al 50% de la información restante permitió distinguir siete grupos (Figura 9 a). El primer grupo corresponde al Bosque mesófilo de montaña bajo con elementos de Bosque tropical sucaducifolio de la vertiente suroeste (Amixtlán) (1290-1380 m s.n.m.), el segundo grupo al Bosque mesófilo bajo de la vertiente norte (El Floripondio) (2050-2238 m), el tercer grupo al Bosque mixto (bosque mesófilo de montaña alto con *Abies flinckii*) de la vertiente norte en El Floripondio (2373-2656 m), el cuarto grupo al Bosque de coníferas (oyamental) con *Abies religiosa* subsp. *colimensis* y *Pinus hartwegii* como dominantes de la vertiente norte de El Floripondio (3502-3617 m), el quinto grupo al Bosque mesófilo de montaña de media altitud de la vertiente suroeste en Amixtlán (1485-1860 m), el grupo seis al Bosque mixto (bosque mesófilo de montaña alto con *Abies flinckii* de la vertiente suroeste (Amixtlán y El Borbollón) y el último grupo al Bosque de oyamel dominado por *Abies religiosa* subsp. *colimensis* de la vertiente norte por El Floripondio (2485-3450 m) (Figura 9 b). La agrupación de estos permitió identificar una zonificación general en la que se detectaron tres tipos de comunidades: 1) BMM bajo y ecotono con bosque tropical subcaducifolio en su extremo inferior (1200 a 1700 m), 2) Bosque mixto: BMM alto con *Abies flinckii* (1700 a 2700 m) y 3) el bosque de coníferas (oyamental) (2700 a 3700 m) (Figura 10). Los tipos de vegetación definidos con la zonificación corresponden, en general, a los patrones fisonómicos de distribución altitudinal observados. La heterogeneidad dentro de los grupos tendió a ser menor a la esperada al azar (MRPP, A=0.34, T= -11.54 y una $P < 0.001$), lo que confirma su homogeneidad.

El análisis de especies indicadoras (ISA, por sus siglas en inglés) se calculó con la prueba Monte Carlo y mostró cuáles fueron las especies indicadoras para cada uno de los siete grupos que se formaron (Tabla 5).

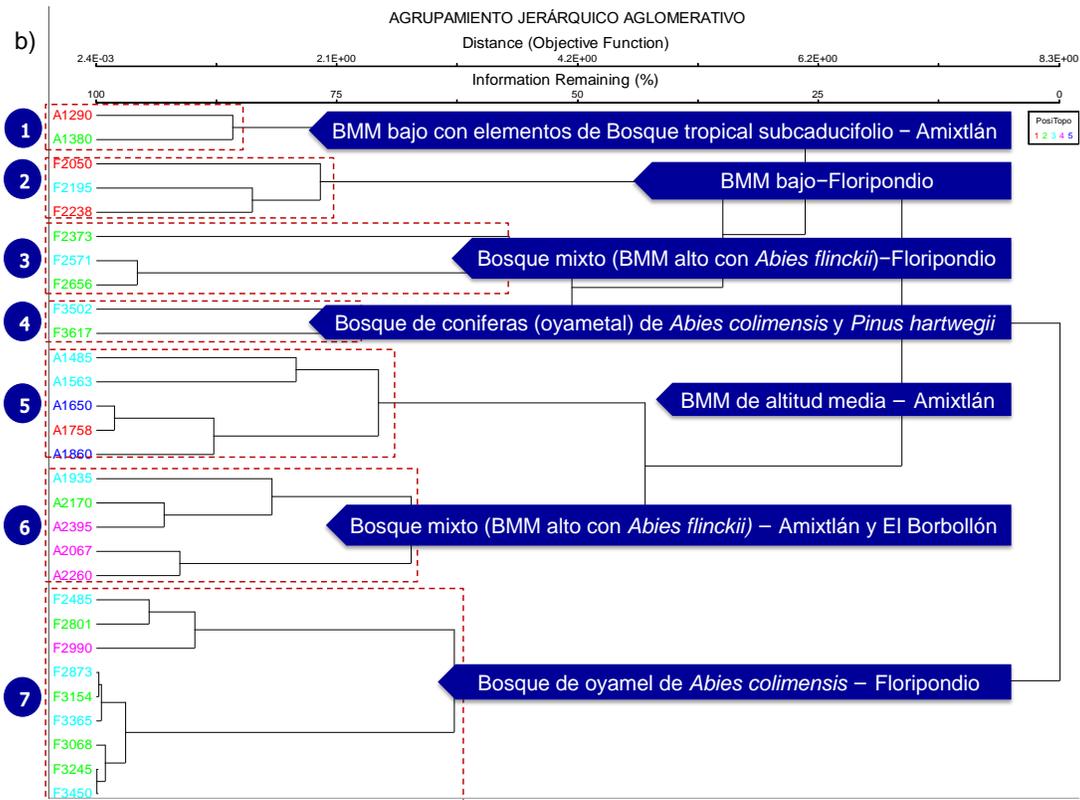
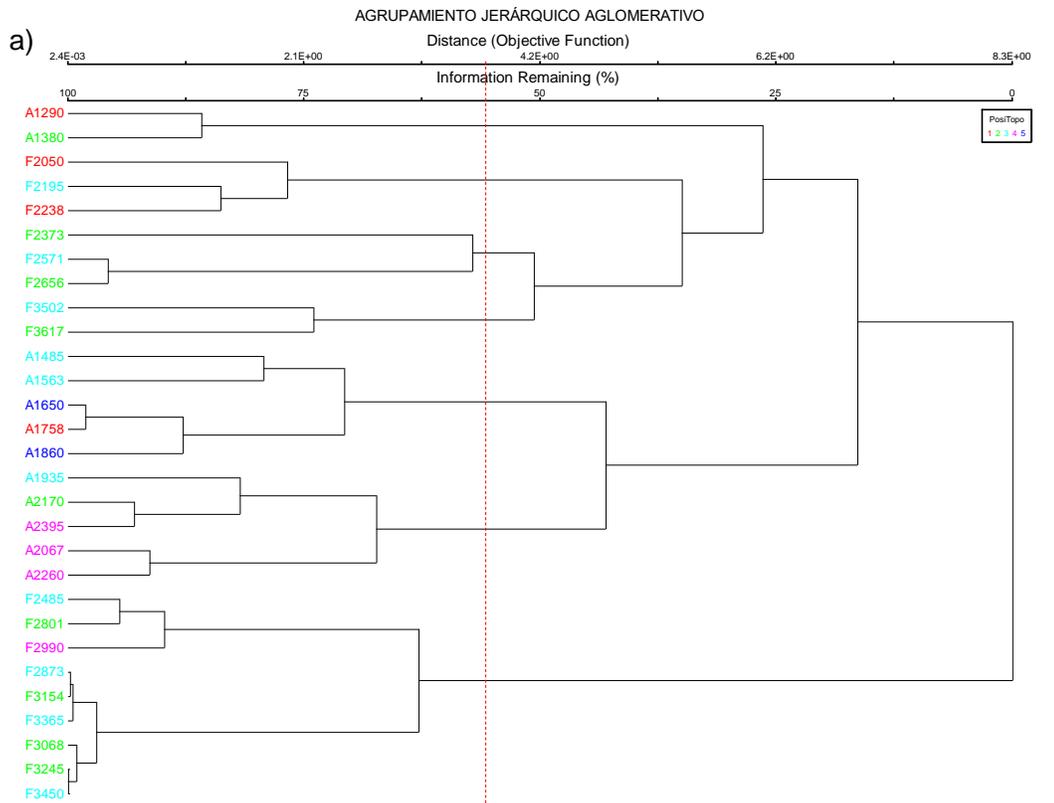


Figura 9. Dendrograma del análisis de agrupamiento de sitios del gradiente altitudinal entre los 1200 y 3700 m en el volcán Nevado de Colima, Jalisco. a) Corte y b) grupos conformados.

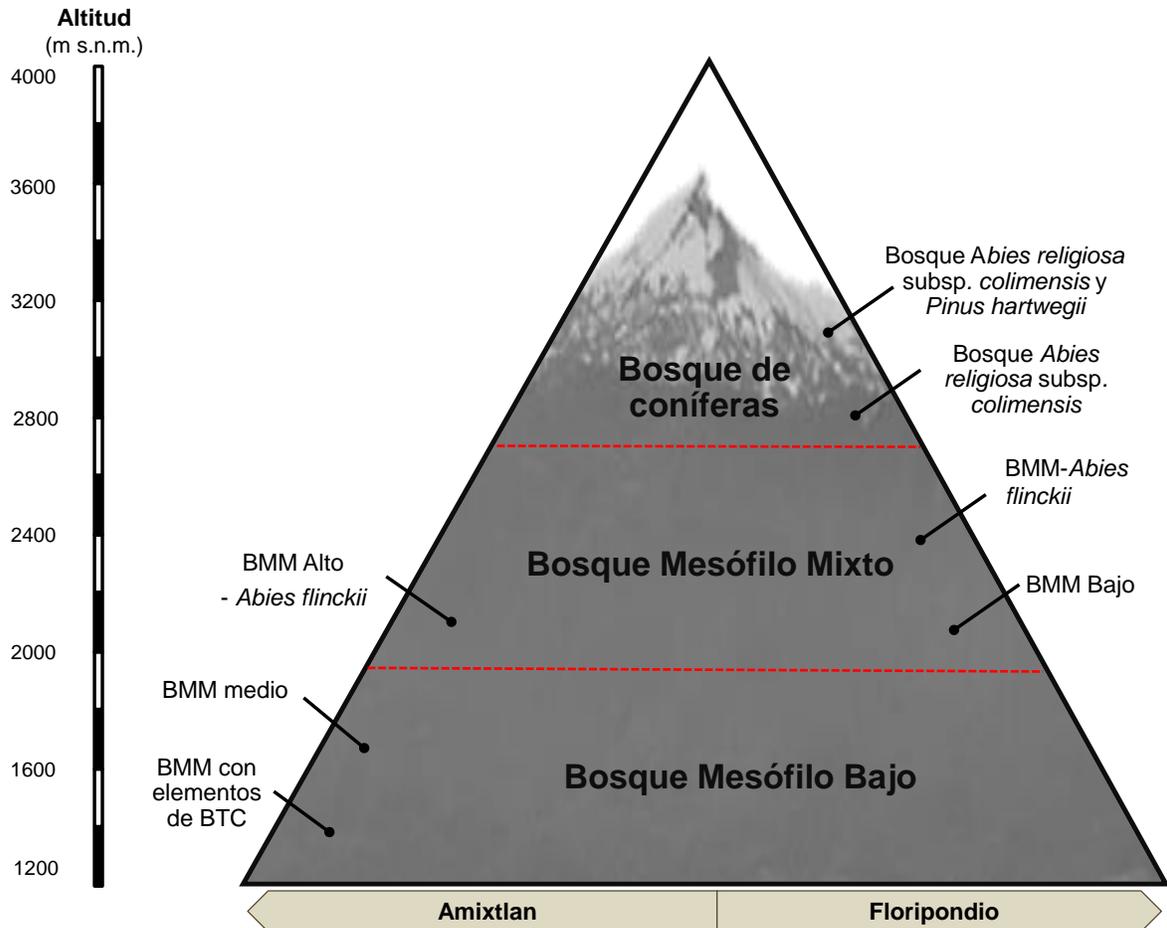


Figura 10. Perfil de zonificación de los bosques húmedos de montaña presentes en las vertientes suroeste y norte del volcán Nevado de Colima, Jalisco.

Tabla 5. Grupos de comunidades del gradiente altitudinal del bosque mesófilo de montaña y *Abies* en el Nevado de Colima obtenidos con análisis de agrupamiento, y resultados del Análisis de Especies Indicadoras (ISA).

Espece	Valor indicador máximo	P
Grupo 1 (1290-1380 m) Bosque mesófilo de montaña bajo con elementos de Bosque tropical subcaducifolio. Vertiente suroeste (Amixtlán)		
<i>Piper hispidum</i> Sw.	0.888	0.0130

<i>Quercus planipocula</i> Trel.	1	0.0032
<i>Urera caracasana</i> (Jacq.) Gaudich. ex Griseb.	0.888	0.0130
<i>Alchornea latifolia</i> Sw.	0.679	0.1354
<i>Annona reticulata</i> L.	0.679	0.1454
<i>Acaciella angustissima</i> var. <i>angustissima</i>	0.679	0.1454
<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	0.679	0.1354
<i>Cestrum anagyris</i> Dunal	0.533	0.3279
<i>Clematis haenkeana</i> C. Presl	0.679	0.1454
<i>Inga eriocarpa</i> Benth.	0.730	0.0550
Morfoespecie 5.	0.679	0.1354
<i>Persea hintonii</i> C.K. Allen	0.672	0.0834
<i>Prunus cortapico</i> Kerber ex Koehne	0.679	0.1354
<i>Siparuna thecaphora</i> (Poepp. & Endl.) A. DC.	0.679	0.1454
<i>Viburnum hartwegii</i> Benth.	0.679	0.1454
<i>Vitis</i> sp1.	0.533	0.3337
Grupo 2 (2050-2238 m)		
Bosque mesófilo de montaña bajo. Vertiente norte (Floripondio)		
<i>Podachaenium eminens</i> (Lag.) Sch. Bip.	0.795	0.0224
<i>Quercus castanea</i> Née	0.884	0.0028
<i>Symplocos citrea</i> Lex.in Llave & Lex.	0.795	0.0044
<i>Ageratina cerifera</i> (McVaugh) R.M. King & H. Rob.	0.658	0.0678
<i>Bartlettina oresbia</i> (B.L. Rob.) R.M. King & H. Rob.	0.548	0.3583
<i>Clethra hartwegii</i> Britton	0.529	0.0648
<i>Crataegus mexicana</i> DC.	0.658	0.0646
<i>Myrcianthes fragrans</i> (Sw.) McVaugh	0.548	0.3583
<i>Prunus serotina</i> Ehrh.	0.548	0.3583
<i>Quercus glaucooides</i> M. Martens & Galeotti	0.548	0.3423
<i>Solanum rudepannum</i> Dunal.	0.548	0.3423
<i>Malvaviscus arboreus</i> Cav.	0.548	0.3423
<i>Pinus oocarpa</i> Schiede ex Schltdl	0.561	0.1396
Grupo 3 (2373-2656 m)		
Bosque mixto: bosque mesófilo de montaña alto con <i>Abies flinckii</i>. Vertiente norte (Floripondio)		
<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth	0.548	0.3413
<i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl.	0.561	0.1372
<i>Senecio barba-johannis</i> DC.	0.548	0.3355
<i>Ternstroemia lineata</i> DC.	0.548	0.3355
Grupo 4 (3502-3617 m)		
Bosque de coníferas (oyamental) de <i>Abies religiosa</i> subsp. <i>colimensis</i> y <i>Pinus hartwegii</i>. Vertiente norte (Floripondio)		
<i>Pinus hartwegii</i> Lindl.	0.730	0.0546

Grupo 5 (1485-1860 m)		
Bosque mesófilo de montaña medio. Vertiente suroeste (Amixtlán)		
<i>Carpinus caroliniana</i> Walter	0.593	0.0040
<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planch.	0.548	0.0074
<i>Inga hintonii</i> Sandwith	0.750	0.0184
Morfoespecie 1.	1.000	0.0002
Morfoespecie 2.	0.750	0.0204
<i>Quercus uxoris</i> McVaugh.	0.880	0.0030
<i>Rhamnus hintonii</i> M. C. Johnst. & L.A. Johnst.	0.707	0.0004
<i>Zinowiewia concinna</i> Lundell.	0.645	0.0024
<i>Cinnamomum padiforme</i> (Standl. & Steyerm.) Kosterm.	0.603	0.0682
<i>Morus celtidifolia</i> Kunth.	0.603	0.0658
<i>Pouteria campechiana</i> Baehni.	0.598	0.0580
<i>Psychotria trichotoma</i> M. Martens & Galeotti.	0.598	0.0580
<i>Quercus excelsa</i> Liebm.	0.603	0.0718
Grupo 6 (1935-2395 m)		
Bosque mixto: bosque mesófilo de montaña alto con <i>Abies flinckii</i>. Vertiente suroeste (Amixtlán)		
<i>Abies flinckii</i> Rushforth	0.593	0.0048
<i>Celastrus pringlei</i> Rose	0.750	0.0230
<i>Fuchsia arborescens</i> Sims	0.743	0.0066
<i>Meliosma dentata</i> (Liebm.) Urb.	0.743	0.0066
<i>Oreopanax echinops</i> (Schltdl. & Cham.) Decne. & Planch.	0.743	0.0078
<i>Philadelphus mexicanus</i> Schltdl.	0.750	0.0224
<i>Quercus acutifolia</i> Née.	0.782	0.0002
<i>Styrax argenteus</i> var. <i>ramirezii</i> (Greenm.) Gonsoulin	0.782	0.0006
<i>Tilia americana</i> var. <i>mexicana</i> (Schltdl.) Hardin	0.645	0.0028
<i>Ageratina areolaris</i> (DC.) Gage ex B.L. Turner	0.598	0.0594
<i>Cestrum thyrsoideum</i> Kunth	0.603	0.0712
<i>Myrsine juergensenii</i> (Mez) Ricketson & Pipoly	0.603	0.0674
<i>Smilax moranensis</i> M. Martens y Galeotti	0.603	0.0712
<i>Xylosma flexuosa</i> (Kunth) Hemsl.	0.603	0.0690
Grupo 7 (2485-3450 m)		
Bosque de oyamel de <i>Abies religiosa</i> subsp. <i>colimensis</i>. Vertiente norte (Floripondio)		
<i>Roldana angulifolia</i> (DC.) H. Rob. & Brettell	0.866	0.0002
<i>Abies religiosa</i> subsp. <i>colimensis</i> (Rushforth & Narave F., H.)	0.603	0.0002
<i>Silba</i>		
<i>Salix paradoxa</i> Kunth	0.548	0.0874
Especies indicadoras: las de un valor indicador máximo ≥ 0.50 y P-value ($P < 0.05$). Valores de los indicadores máximos observados variaron entre 0 y 1.		

2.4. Discusión

Composición florística

En la gran mayoría de estudios sobre cambio en la estructura de la vegetación a lo largo de gradientes altitudinales no han encontrado evidencia de la existencia de comunidades discretas; en ausencia de una discontinuidad edáfica, el cambio en composición de especies a lo largo de dichos gradientes parece ser un proceso sutil y continuo (Austin, 1987).

En los 29 sitios de 0.1 ha (un total de muestreo de 2.9 ha) del gradiente comprendido de los 1200 a los 3700 m s.n.m se registraron 51 familias y 61 géneros representados por 121 especies leñosas > 2.5 cm de DAP. La riqueza total de especies obtenida fue alta y similar a la de otros estudios en gradientes del occidente de México, esto si se toma en cuenta la proporción al esfuerzo de muestreo (243 spp./4.3 ha, Vázquez-García y Givnish, 1998; 291 spp./5.3 ha, Cuevas-Guzmán, 2002; 81 spp./0.9 ha, Sahagún-Godínez, 2004; 101 spp./2.0 ha, Rodríguez-González, 2015); sin embargo, es menor si se compara con los gradientes estudiados al oriente de México (128 spp./1.4 ha, William-Linera, 2013).

La riqueza de especies mostró una distribución unimodal con respecto al gradiente altitudinal de los bosques húmedos de montaña, en donde las familias Fagaceae y Pinaceae presentaron una mayor contribución de especies arbóreas mientras que las familias Asteraceae y Solanaceae en especies arbustivas. Lo anterior coincide con lo encontrado en los bosques templados mexicanos donde estas familias fueron las más representativas (Gentry, 1982; Vázquez y Givnish, 1998; Sánchez-González *et al.*, 2004; Téllez-Valdez, 2004; Encina-Domínguez *et al.*, 2008; Martínez-Meléndez *et al.*, 2008). La dominancia de la familia Fagaceae se debe a que el género *Quercus* se distribuyó en casi todo el rango altitudinal de estudio, excepto en los sitios extremos de mayor altitud, esto se relaciona a que México es uno de los dos grandes centros de diversificación del género en el mundo (Luna-José *et al.*, 2003) y a que las zonas templadas, donde proliferan los BMM y los de oyamel son el hábitat preferencial de estas especies, por lo que constituyen uno de los elementos fisonómicos más importantes de estos bosques, junto con el género *Abies*, aunque la dominancia de ambos géneros se alternó con la altitud. Algo similar sucedió con la familia Asteraceae, cuyo centro de diversificación es México con un nivel de endemismo que llega al 63 % (Villaseñor *et al.*, 2004).

En el estrato arbóreo las especies del género *Quercus* ocuparon el 22 % de la riqueza, las coníferas (géneros *Pinus* y *Abies*) el 19 % y el resto de especies el 59 %; en el arbustivo las familias abundantes fueron, Solanaceae 17 %, Asteraceae 22 % y el resto 61 %, estas familias dominantes presentes en el gradiente resultaron similares al que reporta en su Encina-Domínguez *et al.* (2007). El número de familias y géneros disminuyó con la altitud a partir de los 2700 m. El hecho de que hubiese familias, géneros y especies restringidas a un solo rango altitudinal es consistente con la idea de que diferentes linajes se adaptan a diferentes condiciones ecológicas (Vázquez y Givnish, 1998), por ejemplo, la familia Fagaceae se presentó en los sitios bajos y medio-alto con clima templados y Pinaceae tuvo su máxima abundancia en la parte media-alta y alta del gradiente con climas templados a semifríos. La dominancia de elementos de origen boreal también se ha registrado para otros bosques templados húmedos de montaña del centro de Veracruz (William-Linera *et al.*, 2002) y sureste de México (en Chiapas por Quintana-Ascencio y Gonzales-Espinoza, 1993).

La mezcla de especies latifoliadas mesófilas como *Cornus disciflora*, *Tilia americana* var. *mexicana*, *Carpinus caroliniana*, *Quercus acutifolia*, entre otras, con el género *Abies* en pisos altitudinales intermedios, fue más frecuente para *Abies flinckii* que para *Abies religiosa* subsp. *colimensis* en el Nevado de Colima, lo cual indica la gran capacidad de esta especie de oyameles para competir en bosques mixtos. *Abies flinckii* pertenece a la sección *Grandis* del género, mientras que *Abies religiosa* subsp. *colimensis* pertenece a la sección *Oyamel*, esta última fue la que presentó mayor resistencia al clima templado semifrío de las mayores altitudes. La presencia de bosques mixtos compuestos por elementos de BMM y de *Abies* es frecuente en altitudes intermedias de las montañas, donde prevalece el clima templado como lo reporta Guerrero-Hernández *et al.* (2014) y Cuevas-Guzmán *et al.* (2011).

Con respecto a la dominancia y codominancia en área basal de las especies leñosas en el Nevado de Colima, se observó un patrón de alternancia en el que las dos especies de *Abies* dominaron en más de dos tercios del rango altitudinal estudiado, correspondientes al tercio medio y superior. Las especies dominantes que presentaron un cambio drástico en su presencia y dominancia en el gradiente, en el que su distribución solo se encontró en algunos pisos altitudinales pertenecientes a los tres tipos de vegetación reportados fueron *Quercus planipocula* y *Zinowewia concinna* en el BMM bajo (1200 a los 1700 m), *Quercus castanea* en el bosque mixto (1700 a los 2700 m) y *Pinus hartwegii* en el bosque de oyamel (2700 a

los 3700 m); en las codominantes del BMM bajo fueron *Cinnamomum padiforme* e *Inga eriocarpa*, en el mixto *Quercus excelsa* y *Pinus douglasiana*, y en el bosque de oyamel *Salix paradoxa* y *Roldana angulifolia*. Caso contrario, las especies dominantes que mostraron una distribución continua a lo largo del gradiente fueron *Quercus uxoris* en el BMM bajo, *Abies flinckii* y *Abies religiosa* subsp. *colimensis* en el mixto y en el bosque de oyamel *Pinus hartwegii*; las codominantes del BMM bajo fueron *Clethra hartwegii* y *Carpinus caroliniana*, en el bosque mixto *Tilia americana*, *Quercus acutifolia* y *Q. rugosa*, y en el bosque de oyamel solo estuvo presente *Quercus laurina*. Sin embargo, para la mayoría de las comunidades presentes en el Nevado, las especies presentaron un cambio en dominancia gradual, dándose una simpatría y codominancia de dos o más especies dominantes a lo largo de un rango altitudinal, como fue el caso de *Abies flinckii* con *Abies religiosa* subsp. *colimensis*, y de este último con *Pinus hartwegii* lo que sugiere que a lo largo del gradiente altitudinal el cambio de especies en las comunidades es principalmente continuo, con asociaciones distinguibles, a pesar de ello, debido a la presencia y coexistencia de especies con tolerancias ambientales similares (Whittaker, 2012).

Estructura fisonómica de comunidades

El área basal tuvo una tendencia a aumentar abruptamente hacia las altitudes superiores por el alto predominio del género *Abies* con un valor máximo (10.8 m²/ 0.1 ha) y con alturas máximas registradas por los individuos de *Abies religiosa* subsp. *colimensis* (3,154 m de altitud). Esto evidencia la presencia de una gran área basal de *Abies* en los bosques mixtos en el Nevado a partir de los 1800 m s.n.m. y las altas tallas que pueden alcanzar en condiciones óptimas de temperatura y humedad. Además de su gran capacidad de resistencia a las bajas temperaturas y de emergencia por encima de otros árboles, lo cual hace que se liberen de la competencia ante otras especies latifoliadas y dominen en el estrato arbóreo (Akashi *et al.*, 1994; Vázquez y Givnish 1998; Jiménez, 2004; Aiba *et al.*, 2007).

La altura media y máxima mostraron un aumento hacia pisos altitudinales medios y superiores (2000 a 3500 m) debido a las grandes tallas de los *Abies flinckii* y *A. religiosa* subsp. *colimensis* (hasta de 54 m de altura), este patrón no corresponde a la disminución altitudinal lineal de altura de dosel reportada por Scatena *et al.* (2010) para los Tropical Montane Cloud Forest (TMCF), lo que significa que en los bosques que tomaron de referencia para su descripción las coníferas de tallas grandes no son comunes, pero sí

corresponden al patrón observado por Tang y Oshawa (1997) para los bosques húmedos de montaña del oriente asiático y para otros bosques mixtos húmedos de montaña de México, como los que reporta Cuevas-Guzmán *et al.* (2011), con alturas máximas de 51 m para los *Abies* del occidente de México. El aporte casi constante de precipitación y de humedad en forma de neblina que reciben los bosques de oyamel, aparte del acervo genético, pueden ser un factor importante para que éstas coníferas alcancen altas tallas (Wangda y Ohsawa, 2011).

Diversidad alfa

El presente estudio no abarca un gradiente altitudinal completo desde el nivel del mar, por lo que no se puede afirmar que haya una disminución monotónica o un aumento unimodal de la diversidad alfa en todo el gradiente, pero si se puede concluir que en el rango de los bosques templados húmedos del Nevado de Colima la riqueza de especies leñosas disminuyó monóticamente con la altitud. La mayor riqueza de especies, tanto observada como estimada se encontró en el rango altitudinal inferior, entre 1300 y 1600 m, lo que coincide con lo que reportan en la Sierra de Manantlán por Vázquez y Givnish (1998), la sierra de Coalcomán por Sahagún-Godínez (2004) y en Veracruz por (William-Linera *et al.*, 2013; Toledo-Garibaldi *et al.*, 2014). Este estudio difiere a lo que reporta Cuevas-Guzmán (2002) al oeste de la Sierra de Manantlán y Rodríguez-González (2015) en la Sierra de Cacoma.

La disminución de familias, géneros y especies con la altitud se relaciona con el decremento en la temperatura, factor que influye también en la reducción en la disponibilidad de nutrientes en el suelo debido a que el proceso de descomposición se hace más lento, lo que también limita el establecimiento de especies arbustivas en las partes altas del gradiente (Kitamaya y Aiba, 2002; Chang-Mig *et al.*, 2005; Sang, 2009). La mayor cobertura de herbáceas en los sitios de altitud intermedia de la vertiente norte (El Floripondio) son resultado del dosel más abierto que puede ser consecuencia de un mayor grado de disturbio tanto antropogénico (tala y ganadería extensiva), como natural (ambiente menos húmedo por efecto Foehn con mayor incidencia de sequías e incendios). La mayor cobertura de arbustos en los sitios bajos e intermedios de la vertiente suroeste (Amixtlán y El Borbollón) también es el resultado de un dosel más abierto que tiene que ver principalmente con el disturbio antropogénico (tala), ya que la mayor humedad de estos sitios evita una mayor incidencia de incendios naturales. La alta presencia de tocones en los sitios de mayor altitud de la vertiente

norte, es un indicio de un proceso de tala inmoderada que han sufrido y siguen sufriendo estos ecosistemas fuera y dentro del ANP del Nevado de Colima.

El máximo de riqueza de especies encontrado a altitudes donde domina el BMM posiblemente esté relacionado con que ahí hay mayores probabilidades de recibir inmigraciones de especies en ambas direcciones, tanto de bosques tropicales de tierras bajas, como de bosques templados de tierras altas, o con que los rangos de distribución de las especies se superponen en esta zona (Lomolino, 2001). Salvo el sitio de 1485 m s.n.m., la mayor riqueza observada de especies se encontró en el piso altitudinal de 1700 a 2200 m, este patrón unimodal también ha sido reportado en un gradiente altitudinal en la Sierra de Cacoma en el occidente de Jalisco (Rodríguez-González, 2015), y corresponde a una zona con mayor humedad relativa dada por un equilibrio entre una moderada precipitación anual y del trimestre más frío, una menor evapotranspiración anual y un mayor punto de rocío e índice de humedad. La relación positiva entre humedad y la riqueza de especies ha sido constatada por diversos autores (O'Brien, 1993; Krefl y Jetz, 2007). Sin embargo, al considerar la riqueza estimada con el estimador ACE (lo que nos puede representar un estimado más cercano a la riqueza real de los sitios), la riqueza presentó un patrón de disminución monotonía con respecto a la altitud, patrón que se ha observado en Vázquez-García, 1995; Vázquez-García *et al.*, 2012.

De acuerdo con Francis y Currie (2003) los patrones de riqueza de especies dependen principalmente de la disponibilidad simultánea de agua y calor, sus modelos indican que la forma de la relación riqueza-calor depende de la disponibilidad de agua y que la relación riqueza-agua depende del calor. Por otra parte, el análisis global de Krefl y Jetz (2007) sobre los determinantes ambientales e históricos de los patrones en riqueza indican que la evapotranspiración potencial global, el número de días húmedos por año, la heterogeneidad topográfica y del hábitat, son los predictores más importantes de la riqueza de especies de plantas vasculares.

El índice de diversidad Shannon-Wiener y el de dominancia recíproco de Simpson mostraron una tendencia de cambio significativa a lo largo del gradiente. La mayor diversidad se encontró en los rangos altitudinales bajos (1200-1700 m), en donde ocurren los BMM dominados por *Quercus planipocula*, *Q. uxoris* y *Zinowewia concinna*, y en los rangos intermedios (1700-2500 m), donde ocurren los bosques mixtos (BMM mezclado con *Abies*

flinckii), dominados por *Abies flinckii*, *Quercus castanea*, *Carpinus caroliniana* y *Tilia americana* var. *mexicana*. Varios sitios de altitud intermedia (entre 1900-2500 m) presentaron una alta diversidad, este pico de diversidad se ha observado en el estudio de gradiente de William-Linera *et al.* (2013) y coincide con lo que menciona Lomolino (2001) en donde señala que el pico de diversidad a una elevación intermedia a lo largo de un gradiente podría ser un patrón general. Esto puede deberse a que los sitios intermedios puede haber mayor disponibilidad de agua por una mayor precipitación o condensación nubosa que en sitios más bajos o más elevados. Esta relación positiva entre riqueza de especies del BMM y la precipitación ha sido también observada en general para todos los bosques mesófilos de montaña de la República Mexicana (López-Mata *et al.*, 2012).

Diversidad beta

La diversidad β , calculada mediante el índice Chao-Sorensen basado en abundancia, entre las dos vertientes en cuatro pisos altitudinales pareados (2,000 a 2,400 m s.n.m.) tuvo valores altos entre 0.77 y 0.99, lo cual indica que la composición y abundancia fue muy diferente entre vertientes a la misma altitud, por lo que el bosque alberga a diferentes especies en los sitios que los hacen muy disímiles entre sí. Este patrón de diversidad β alta en pisos intermedios, coincide con el trabajo de William-Linera (2013) en donde encontró que la diversidad β es más baja en altitudes menores a los 1500 m (hasta un 30%) comparada con sitios en altitudes superiores a los 1500 m. Una de las posibles causas de la disimilitud alta en composición y abundancia entre las dos vertientes estudiadas del Nevado de Colima es que la vertiente suroeste está en contacto directo con vegetación de BMM bajo, bosque tropical subcaducifolio y caducifolio, lo que permite una mayor dispersión e inmigración de especies tropicales a pisos de altitud intermedia, mientras que la vertiente norte está más aislada de la vegetación tropical húmeda y de BMM, por la mayor altitud del valle intermontano de Zapotlán El Grande con el que está en contacto, valle cuyo clima es templado semicálido y con menor humedad que la vertiente suroeste, en la que puede estar influyendo el efecto Foehn (“sombra orográfica”) (Sala, 1989; Berghaenel, 2014). Por lo tanto la composición de especies de la vertiente norte tiene mayor afinidad con los bosques templados de pino-encino y BMM de mayores altitudes, relictuales y aislados, no tan húmedos, en los cuáles son frecuentes especies como *Pinus oocarpa*, *P. douglasiana*, *Quercus rugosa*, *Q. castanea*, *Symplocos citrea*, *Arbutus xalapensis*, *Prunus serotina*,

Garrya laurifolia, *Mycianthes fragans*, *Clethra hartwegii*, *Podachaenium eminens* y *Crataegus mexicana*. Mientras que la composición de especies leñosas de la vertiente suroeste presentaron mayor afinidad por los BMM bajos e intermedios, muy húmedos, en los cuáles las especies representativas fueron *Quercus acutifolia*, *Meliosma dentata*, *Zinowewia concinna*, *Podocarpus matuade*, *Oreopanax xalapensis*, *O. echinops*, *Xylosma flexuosa*, *Tilia americana* var. *mexicana*, *Carpinus caroliniana*, *Piper amalago*, *Cornus disciflora* y *Styrax argenteus*, entre otras.

De acuerdo con los resultados de la ordenación, al tomar en cuenta la composición y abundancia de especies leñosas, el eje 1, que explicó el 39% de la variación, se correlacionó negativamente con la altitud, la precipitación del trimestre más frío, la precipitación media anual, la humedad del suelo y la evapotranspiración potencial, (Vázquez-García y Givnish, 1998b; Francis y Currie, 2003; Sánchez-González y López-Mata, 2003; González-Espinosa *et al.*, 2004; Kreft y Jetz, 2007; López-Mata *et al.*, 2012; Rezende *et al.*, 2015). Las variables climáticas de temperatura promedio anual y precipitación mostraron estar correlacionadas de manera significativa con la altitud, estos resultados coinciden con los estudios realizados en los bosques del Kilimanjaro por Hemp (2006) y por Morel *et al.* (2015), ya que ambos señalan que funciona como un modulador de otras variables y es de las más importantes en determinar los patrones de distribución. La altitud fue la variable que más influyó sobre las condiciones climáticas a través de elementos como la temperatura y humedad, en donde la temperatura es la más importante en definir la distribución de las especies en montañas tropicales y templadas, que tiene a su vez efecto directo sobre el crecimiento vegetal (Whittaker, 1973; Rüdiger *et al.*, 2001; Blundo *et al.*, 2012).

La presencia del BHM sobre las principales cadenas montañosas del país está influenciada por la presencia de nubes o neblina de altitud variable (Rzedowski, 1996; Challenger, 1998; Luna-Vega *et al.*, 2006; Villaseñor, 2010). Esta variabilidad en la altitud a la que se presenta la condensación nubosa depende en gran medida del “efecto Massenerhebung” (“mountain mass elevation effect” o “efecto de masa de alta montaña”) (Grubb, 1971; Flenley, 1995). Este fenómeno se refiere a que mientras más grande es una montaña (más masa tiene), mayor será la captación de energía solar y mayor temperatura tendrá en su superficie, por lo que las comunidades de bosque nuboso pueden extenderse a altitudes muy bajas (muy por debajo 600 m) cuando la montaña es pequeña, o por encima de

los 3200 m cuando las montañas son muy grandes, debido a que la zona de condensación baja y sube de acuerdo a la temperatura de la superficie montañosa. En el caso del Nevado de Colima la altitud más baja registrada para el BMM fue de 1200 m s.n.m. y la más alta para el bosque de oyamel fue de 3600 m, ambos tipos de bosque dependen en gran parte de la condensación nubosa.

Las variables climáticas fueron las que mayormente influyeron en la distribución de especies muy por encima de las variables de disturbio y cobertura. Pese a esto, en los sitios muestreados se observó un alto grado de perturbaciones antropogénicas en los bosques del Nevado de Colima. Por otra parte, la orientación de las laderas no influyó en la distribución y abundancia de las especies, en contraste a lo reportado por Challenger (1998).

De acuerdo a la ordenación NMS, al agrupamiento jerárquico, análisis de especies indicadoras y el MRPP (en el volcán Nevado de Colima se puede distinguir una zonificación altitudinal con tres tipos de comunidades: 1) BMM bajo y ecotono con bosque tropical subcaducifolio en su extremo inferior (1200 a 1900 m) con especies dominantes: *Quercus planipocula*, *Q. uxoris* y *Zinowiewia concinna*; 2) Bosque mixto: BMM alto con *Abies flinckii* y *Q. castanea* (1900 a 2700 m); y 3) el bosque de coníferas (de oyamel) dominado por *Abies religiosa* subsp. *colimensis* y *Pinus hartwegii* (2700 a 3700 m). Coinciden con los tipos de vegetación descritos por (Rzedowski, 1996; Challenger, 1998; Hamilton *et al.*, 2012) y estudios que reportan un zonificación similar como los de Williams-Linera *et al.* (2013) en el BMM de Veracruz y en el gradiente de Talpa (Rodríguez-González, 2015), ambos reportan una zonificación constituida por *Lower Montane Cloud Forest* (dominado por especies latifoliadas perennifolias y caducifolias) y *Upper Montane Cloud Forest* (bosque mixto: latifoliadas perennifolias y caducifolias y coníferas), sin embargo, difiere al resto en la última zonificación (bosque de coníferas) reportada en el presente estudio. Este patrón de paisaje observado en la zonificación con los tres tipos de vegetación encontrados en el Nevado de Colima, estuvo demarcada por una distribución sin límites discretos, pero distinguibles por las asociaciones de las especies con tolerancias ambientales similares y definidos por el cambio en la dominancia de las especies a lo largo del gradiente estudiado.

Del listado de las especies indicadoras y de las que resultaron ser dominantes, se observó que varias pertenecen a una categoría de protección. Tales como, *Abies flinckii* y *Abies religiosa* subsp. *colimensis* se encuentran como especies sujetas a protección especial,

Carpinus caroliniana como especie amenazada y *Tilia americana* var. *mexicana* como especie en peligro de extinción bajo la Norma Oficial Mexicana (NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT, 2010). Por otra parte, de acuerdo con la lista roja de I.U.C.N. (*International Union for Conservation of nature*, 2008) *Abies religiosa* subsp. *colimensis* y *Pinus hartwegii* son consideradas especies bajo riesgo. *Pinus pseudostrobus*, *Quercus castanea* y *Carpinus caroliniana* en la categoría de preocupación menor. *Quercus uxoris* y *Quercus acutifolia* en la categoría de especies vulnerables.

Se destaca la importancia de la relación de los bosques mesófilos de montaña con los bosques de *Abies*, como elementos importantes en las zonas húmedas de montaña, como lo reporta Guerrero-Hernández *et al.* (2014). Además, se debe considerar que tanto BMM y bosques de oyamel, por su naturaleza aislada en el occidente de México, son unos de los biomas más vulnerables, con riesgo de desaparecer, debido a las amenazas que enfrentan en la actualidad (incendios, tala inmoderada, cambio de uso del suelo, ganadería y el reciente cambio climático), por lo que se deben encausar mayores esfuerzos para garantizar su conservación. En el Nevado de Colima existe la declaratoria del Parque Nacional Nevado de Colima decretado en 1936, el cual cubre un gradiente de protección y conservación (en teoría) sólo de los 3000 a los 3800 m s.n.m. con parches de bosques de coníferas, los límites del parque no cubren los bosques mesófilos; por lo tanto, se vio la necesidad de crear otro parque que protegiera a los mesófilos y se logró la declaratoria en el 2009 del “Parque Estatal Bosque Mesófilo del Nevado de Colima”, que fue la primer área natural en proteger este tipo de vegetación en este complejo volcánico.

2.5. Conclusiones

- Las comunidades de bosque mesófilo de montaña y del bosque de *Abies* del Nevado de Colima presentaron tendencias de cambio significativos en su riqueza y diversidad en el gradiente altitudinal de los 1200 a los 3700 m s.n.m. La diversidad de especies fue mucho mayor en las altitud bajas e intermedias, por lo que el bosque de *Abies* es una comunidad poco diversa por la dominancia de este género en las partes altas del gradiente.
- Al analizar la riqueza especies por familia de cada uno de los cinco rangos altitudinales de 500 m en los que se dividió todo el gradiente, se observó una distribución de riqueza unimodal con un máximo a los 1700 – 2200 m s.n.m. Las

familias dominantes en riqueza con un rango altitudinal más amplio fueron Fagaceae y Solanaceae (ambas de los 1200 a los 3200 m s.n.m.), Pinaceae y Asteraceae (ambas de los 1700 a los 3700 m), Araliaceae y Onagraceae (ambas de los 1200 a los 2700 m). Las familias dominantes en riqueza exclusivas de rangos altitudinales inferiores fueron Malvaceae, Moraceae, Fabaceae, Primulaceae, Vitaceae y Rubiaceae (1200 a 2200 m). Las familias exclusivas de rangos intermedios fueron Celastraceae y Rosaceae (1700 a 2700 m) y las de rangos superiores fue Lamiaceae (2700-3200 m). La familia Betulaceae fue dominante en un rango altitudinal inferior (1700-2200 m) por la presencia de *Carpinus caroliniana* y *Ostrya virginiana*, y en un rango superior (3200 a 3700 m) por la presencia de *Alnus jorullensis* y *Ostrya virginiana*.

- Del total de 121 especies leñosas > 2.5 cm de DAP, 37 especies fueron arbórea y 64 especies arbustivas y 20 especies trepadoras.
- La diversidad β entre sitios del mismo piso altitudinal mostró que las dos vertientes N (El Floripondio) y SW (Amixtlán y El Borbollón) en el rango altitudinal evaluado (2,000 a 2,400 m) tuvieron una composición y abundancia de especies diferentes. Esto puede deberse a que la vertiente suroeste está más cercana a la humedad proveniente del mar lo que lo vuelve más húmeda y con mayor contacto con especies tropicales, hay un mayor contacto de la vegetación del BMM bajo con el bosque tropical subcaducifolio y caducifolio, esto permite una mayor dispersión e inmigración de las especies tropicales a pisos de altitud intermedia; en cambio la vertiente norte está más aislada de la vegetación tropical húmeda y del BMM, por la mayor altitud del valle intermontano de Zapotlán El Grande con el que está en contacto, valle cuyo clima es templado semicálido, lo cual hace que esta vertiente sufra de un ambiente menos húmedo por el efecto Foehn (sombra orográfica) y su mayor grado de continentalidad, las especies presentes en esta vertiente tienen mayor afinidad con los bosques templados de pino-encino y BMM de mayores altitudes, relictuales y aislados, no tan húmedos.
- En concordancia con otros estudios de gradientes altitudinales, no se encontró en el Nevado de Colima la evidencia de la existencia de comunidades discretas, sin embargo, por la estructura fisonómica y alternancia gradual en dominancia de especies se pudo distinguir una zonificación que obedece a la presencia de tres tipos

de comunidades vegetales distribuidos a lo largo del gradiente altitudinal, que de menor a mayor altitud están representadas por: 1) bosque mesófilo bajo en ecotonia (en su zona inferior) con el bosque tropical subcaducifolio, de los 1200 a los 1700 m; 2) bosque mixto con elementos de bosque mesófilo y *Abies flinckii* (1700 a 2700 m); y bosque de coníferas (de oyameles), con *Abies religiosa* subsp. *colimensis* y *Pinus hartwegii* como dominantes (2700 a 3700 m).

- Las grandes montañas del Nevado actúan como grandes fábricas de agua donde se condensa y descarga gran parte de la humedad acarreada por los vientos de las capas bajas de la atmosfera, lo cual hace que aumente la cantidad de lluvia en sus vertientes expuestas a vientos húmedos, así como en sus partes más elevadas, por ascenso y enfriamiento adiabático del aire. Todas estas condiciones han propiciado las condiciones óptimas para la existencia de los tipos de vegetación húmeda de montaña presente en el Nevado.
- Los cambios de temperatura y disponibilidad de agua asociados con la altitud, fueron las principales variables que influyen en las diferencias en composición del gradiente altitudinal. Se registró una mayor precipitación media anual, del trimestre más frío y humedad del suelo hacia las partes más altas del gradiente, mientras que en las partes bajas hubo mayor temperatura de punto de rocío, índice de humedad, temperatura media anual, temperatura del trimestre más seco y del trimestre más frío. La mayor evapotranspiración se registró en los sitios intermedios, esto puede deberse a que esta variable es el resultado de la combinación de la temperatura media y radiación solar, por lo que su presencia en estos sitios es una expresión de energía y las mayores temperaturas registradas.
- La incidencia de perturbaciones que se manifestaron en los sitios muestreados (tocones, árboles caídos, incendios y ganadería), evidencian el tipo de explotación del que han sido y son objeto estas comunidades vegetales.
- La conservación de los bosque húmedos de montaña en el Nevado de Colima es importante por su alta diferenciación florística en los distintos pisos altitudinales y vertientes, lo que sugiere que se deben delimitar áreas de conservación representativas de los tres tipos de comunidades altitudinales de bosque húmedo de montaña (BMM, Bosque mixto de elementos mesófilos con *Abies flinckii* y Bosque

de oyamel con *Abies religiosa* subsp. *colimensis*) y varias vertientes de este complejo volcánico.

2.6. Literatura citada

- Acosta, S. 2004. Afinidades de la flora genérica de algunos bosques mesófilos de montaña del nordeste, centro y sur de México: un enfoque fenético. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Autónoma de México, Serie Botánica*, **75**: 61-72.
- Aiba, S. I., Hanya, G., Tsujino, R., Takyu, M., Seino, T., Kimura, K. y Kitayama, K. 2007. Comparative study of additive basal area of conifers in forest ecosystems along elevational gradients. *Ecological Research*, **22**: 439-450.
- Akashi, N., Aiba, S. y Kohyama, T. 1994. The structure of a montane coniferous forest in the Yakushima Wilderness Area, Yakushima Island, Japan (In Japanese with English summary). *Nature Conservation Society of Japan (ed) Long-term ecological studies in the Yakushima Wilderness area and its surrounding areas* (pp. 71–86). Tokyo: Nature Conservation Society of Japan.
- Alcántara, A. O. y Luna, V. I. 2001. Análisis florístico de dos áreas con bosque mesófilo de montaña en el estado de Hidalgo, México: Eloxochitlán y Tlahuelompa. *Acta Botánica Mexicana*, **54**: 51-87.
- 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.
- Arriaga, L., Espinoza, J. M., Aguilar, C., Martínez, E., Gómez, L., Loa, E. y Larson, J. 2000. *Regiones terrestres prioritarias de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, México, D. F.
- Austin, M. P. 1987. Models for the analysis of species' response to environmental gradients. *Vegetatio*, **69**: 35-45.
- Berghaenel, R. P. 2014. El efecto Föhn en el Pirineo Catalán: Características generales y un caso de estudio. *Tiempo y Clima*, **5**.
- Burnham, K. P. y Anderson, D. R. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach, *Springer-Verlag*, **2**.

- 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.
- Boyle, B. L. 1996. *Changes in altitudinal and latitudinal gradients*. (Tesis Doctoral). School of Arts and Sciences, Washington University, Washington.
- Brower, J. E., Zar, J. H. y Von, C. N. 1990. Field and laboratory methods for general ecology. Wm. C. Brown Publishers, Dubuque, Iowa.
- Bruijnzeel, L. A. 2000. Hydrology of tropical montane cloud forests: a reassessment. En J. S. Gladwell (Ed.). *Proceedings of the Second International Colloquium on Hydrology and Water Management in the Humid Tropics* (pp. 383–353). Ciudad de Panamá, Panamá: UNESCO-CATHALAC.
- Bubb, P., May, I., Miles, L. y Sayer J. 2004. Cloud Forest Agenda. *UNEP-World Conservation Monitoring Centre*, Cambridge, UK. Disponible en http://www.unep-wcmc.org/resources/publications/UNEP_WCMC_bio_series/20.htm.
- Campos, J. J. y Calvo, J. 2000. The mountains of Costa Rica: compensation for environmental services from mountain forests. En Mountain Agenda (pp. 26-27), *Mountains of the World: Mountain Forests and Sustainable Development*. Berme: Centre for Development and Environment.
- Cartujano, S., Zamudio, S., Alcántara, O. y Luna, I. 2002. El bosque mesófilo de montaña en el municipio de Ixcotelco de Matamoros, Querétaro, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 13-43.
- Cavazos-Camacho, C. 2000. *Evaluación del bosque mesófilo de montaña de San Carlos, Tamaulipas* (Tesis de Doctorado). Universidad Autónoma de Nuevo León, Linares, Nuevo León, México.
- Challenger, A. 1998. *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: Pasado, presente y futuro*. Distrito Federal, México: CONABIO/ Instituto de Biología, UNAM y Agrupación Sierra Madre S. C.
- Challenger, A. y Soberón, J. 2008. Los ecosistemas terrestres. En J. Soberón, G. Halffter y J. Llorente-Bousquets (eds.), *Capital natural de México, Conocimiento actual de la biodiversidad* (Vol. 1, pp. 87-108). México: CONABIO.

- Chang-Ming, Z., Wei-Lie, C., Zi-Qiang, T. y Zong-Qiang, X. 2005. Altitudinal pattern of plant species diversity in Shennongjia Mountains, Central China. *Journal of Integrative Plant Biology*, **47**: 1431-1449.
- Chao, A. y Yang, M. C. 1993. Stopping rules and estimation for recapture debugging with unequal failure rates. *Biometrika*, **80**: 193-201.
- Chao, A., Chazdon, R. L., Colwell, R. K. y Shen, T. J. 2005. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology letters*, **8**: 148-159.
- Crist, T. O. y Veech, J. A. 2006. Additive partitioning of rarefaction curves and species–area relationships: unifying α -, β -and γ -diversity with sample size and habitat area. *Ecology letters*, **9**: 923-932.
- Colwell, R. K., Dornelas, M., Magurran, A. E., Buckland, S. T., Chao, A., Chazdon, R. L., Curtis, T., Gaston, J. K., Gotelli, J. N., Kosnik, A. M., McCune, L., Morlon, H., Mumby, J. P., Ovreas, L., Studeny, A., Vellend, M. y McGill, B. 2013. Quantifying temporal change in biodiversity: challenges and opportunities. En *Proceedings, Biological Sciences* (Vol. 280, No. 1750, pp. 20121931). The Royal Society.
- CONABIO. 2007. *Análisis de vacíos y omisiones en conservación de la biodiversidad terrestre de México: espacios y especies*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad-Comisión Nacional de Áreas Naturales protegidas, The Nature Conservancy-programa México, Pronatura, A.C. México: Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Nuevo León.
- CONABIO. 2010. *El Bosque Mesófilo de Montaña en México: Amenazas y Oportunidades para su Conservación y Manejo Sostenible*. México: CONABIO.
- Cuevas-Guzmán, R. 2002. *Análisis de gradientes de la vegetación de la cañada El Tecolote, en la sierra de Manantlán, Jalisco, México* (Tesis de doctorado). Colegio de Postgraduados, Montecillo, Estado de México.
- 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. En L. R. Sánchez, J. Galindo y F. Díaz (eds.), *Ecología, manejo y conservación de los ecosistemas de montaña en México* (pp. 212-227). Distrito Federal, México: Mundi-Prensa.

- 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.
- Eastman, J. R. 2006. IDRISI Andes guide to GIS and image processing. Worcester: Clark University.
- Encina, D. J., Valdés, R. y Villarreal, J. A. 2007. Caracterización ecológica y diversidad de los bosques de encino de la Sierra de Zapalinamé, Coahuila, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **81**: 51-63.
- Espinosa, D., Ocegueda, S., Aguilar, C., Flores, O., Llorente-Bousquets, J. y Vázquez, B. 2008. El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural. *Capital natural de México*, **1**: 22-65.
- Encina-Domínguez, J. A., Encina-Domínguez, F. J., Mata-Rocha, E. y Valdés-Reyna, J. 2008. Aspectos estructurales, composición florística y caracterización ecológica del bosque de oyamel de la Sierra de Zapalinamé, Coahuila, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 13-24.
- FAO, 2005. *Evaluación de los recursos forestales mundiales 2005*. Roma: Italia.
- Flenley J. R. 1995. Cloud forest, the Massenerhebung effect, and ultraviolet insolation. En L. S. Hamilton, J. O. Juvik y F. N. Scatena (eds.) *Tropical Montane Cloud Forests. Ecological Studies* (Vol. **110**: pp. 150-155). Nueva York: Springer-Verlag.
- Fossa, A. M. 2004. Biodiversity patterns of vascular plant species in mountain vegetation in the Faroe Islands. *Diversity and Distribution*, 217–223.
- Francis, A. P. y Currie, D. J. 2003. A globally consistent richness climate relationship for Angiosperms. *The American Naturalist*, **161**: 523-536.
- Gadow, K.V., Real, P. y Álvarez, J. G. 2001. Modelización del crecimiento y la evolución de los bosque. *IUFRO World Series*, **12**: 242.
- García E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köeppen. México: Instituto de Geografía-Universidad Nacional Autónoma de México.
- Gentry, A. H. 1982. Patterns of Neotropical plant species diversity, *Evolutionary Biology*, **15**: 1-84.

- González-Márquez, E., Guzmán-Pérez, F. A. y Castell-Carillo, J. M. 2009. Decreto. *El estado de Jalisco, periódico oficial. Secretaria General del Gobierno del estado de Jalisco*. Recuperado de http://www.conacyt.mx/cibiogem/images/cibiogem/sistema_nacional/documentos/ANP_L/Jal/nevado-de-colima.pdf. (consultado 5 mayo 2015).
- González-Espinosa, M., Rey-Benayas, J. M., Ramírez-Marcial, N., Huston, M. A. y Golicher, D. 2004. Tree diversity in the northern Neotropics: regional patterns in highly diverse Chiapas, Mexico. *Ecography*, **27**:741-756.
- González-Espinosa, M., Meave, J.A., Ramírez-Marcial, N., Toledo-Aceves, T., Ibarra-Manríquez, G. y Lorea-Hernández, F. G. 2012. Los bosques de niebla de México: conservación y restauración de su componente arbóreo. *Revista Ecosistemas*, **21**: 36-52.
- Granados-Sánchez, D., López-Ríos, G. F. y Hernández-García, M. A. 2007. Ecología y silvicultura en bosques templados. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, **13**: 67-83.
- Graham, D. J., Dinerstein, E., Olson, D. M., Webster, A. L., Primm, S. A., Bookbinder, M. P. y Ledec, G. 1995. *Una evaluación del estado de conservación de las ecorregiones terrestres de América Latina y el Caribe*. Washington DC: Fondo Mundial para la Naturaleza, Banco Mundial.
- Grubb, P. J. 1971. Interpretation of the 'Massenerhebung' effect on tropical mountains. *Nature*, **229**: 44-45.
- Guerrero-Hernández, R., González-Gallegos, J. G. y Castro-Castro, A. 2014. Análisis florístico de un bosque de *Abies* y el bosque mesófilo de montaña adyacente en Juanacatlán, Mascota, Jalisco, México. *Botanical Sciences*, **92**: 541-562.
- Hai-Bao, R., Shu-Kui, N. y Li-Yang, Z. 2006. Distribution of vascular plants richness along an elevational gradient in the Dogling Mountains Beijing, China. *Journal of Integrative Plant Biology*, **48**: 143-16.
- Halffter, G. 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual review of entomology*, **32**: 95-114.
- Hamilton, L. S., Juvik, J. O. y Scatena, F. N. 1995. The Puerto Rico tropical cloud forest symposium: Introduction and workshop synthesis. En L. Hamilton, J. O. Juvik y F. N. Scatena (eds.), *Tropical Montane Cloud Forest* (pp. 1-23). Nueva York: Springer-Verlag.

- Hamilton, L. S., Juvik, J. O. y Scatena, F. N. (Eds.). 2012. *Tropical montane cloud forests*. Nueva York: Springer Science & Business Media.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G. y Jarvis, A. 2004. The WorldClim interpolated global terrestrial climate surfaces. Version 1.3. Recuperado de <http://biogeo.berkeley.edu>.
- Hemp, A. 2006. Continuum or zonation? Altitudinal gradients in the forest vegetation of Mt. Kilimanjaro. *Plant Ecology*, **184**: 27-42.
- Jaramillo-Correa, J. P., Aguirre-Planter, E., Khasa, D. P., Eguiarte, L. E., Piñero, D., Furnier, G. R. y Bousquet, J. 2008. Ancestry and divergence of subtropical montane forest isolates: molecular biogeography of the genus *Abies* (Pinaceae) in southern México and Guatemala. *Molecular Ecology*, **17**: 2476-2490.
- Jiménez, J. L. 2004. Estructura del bosque de *Abies hickelii* Flous et Gausson en la comunidad de Santa María Yavesía, Distrito de Ixtlán, Oaxaca, México (Tesis de doctorado). Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F.
- Kharkwal, G., Mehrotra, P., Rawat, Y. S. y Pangtey, Y. P. S. 2005. Phytodiversity and growth form in relation to altitudinal gradient in the Central Himalayan (Kumaun) region of India. *Current Science-Bangalore*, **89**: 873.
- Kitayama, K. y Aiba, S. I. 2002. Ecosystem structure and productivity of tropical rain forests along altitudinal gradients with contrasting soil phosphorus pools on Mount Kinabalu, Borneo. *Journal of Ecology*, **90**: 37-51.
- Koleff, P. y Gaston, K. J. 2002. The relationships between local and regional species richness and spatial turnover. *Global Ecology and Biogeography*, **11**: 363-375.
- Kreft, H. y Jetz, W. 2007. Global patterns and determinants of vascular plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **104**: 5925-5930.
- Lee, S. M. y Chao, A. 1994. Estimating population size via sample coverage for closed capture-recapture models. *Biometrics*, **50**: 88-97.
- Lomolino, M. A. R. K. 2001. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology and 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.

- López-Pérez, Y., Tejero-Díez, J. D., Torres-Díaz, A. N. y Luna-Vega, I. 2011. Flora del bosque mesófilo de montaña y vegetación adyacente en Avándaro, Valle de Bravo, Estado de México, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 35-53.
- Lorea, F. y Munn, X. 2005. Estudio florístico de los bosques mesófilos de la sierra Mazateca de Oaxaca, México. Informe técnico final. Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz/CONABIO, México, D. F.
- Luna, I., Ocegueda, S. y Alcántara, O. 1994. Florística y notas biogeográficas del bosque mesófilo de montaña del municipio de Tlanchinol, Hidalgo, México. *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica*, **65**: 31-62
- Luna-José, A. D. L., Montalvo-Espinosa, L. y Rendón-Aguilar, B. 2003. Los usos no leñosos de los encinos en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **72**: 107-117.
- Luna-Vega, I., Almeida-Leñero, L. y Llorente-Bousquets, J. 1989. Florística y aspectos fitogeográficos del bosque mesófilo de montaña de las cañadas de Ocuilan, estados de Morelos y México. *En Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica*, **59**: 63-87.
- Luna-Vega, I., Alcántara-Ayala, O., Ruíz-Jiménez, C. A. y Contreras-Medina, R. 2006. Composition and structure of humid montane oak forests at different sites in central and eastern Mexico. En M. Kappelle (Ed.), *Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forest* (pp. 101-112). Berlín: Springer-Verlag.
- Madrigal-Sánchez, X. 1964. Contribución al conocimiento de la ecología de los bosques de oyamel *Abies religiosa* (H.B.K.) Schl. et Cham.) en el Valle de México. México: Instituto nacional de Investigaciones Forestales, Boletín Técnico 18.
- Magurran, A. E. 2004. Measuring biological diversity. *Oxford: Blackwell Science*, pp. 256.
- Magurran, A. E., Dornelas, M., Buckland, S. T., Chao, A., Chazdon, R. L., Colwell, R. K. y McGill, B. 2013. Quantifying temporal change in biodiversity: challenges and opportunities. *Proceedings of the Royal Society B*, **280**: 20121931).
- Manzanilla, H. 1974. Investigaciones epidométricas y silvícolas en bosques mexicanos de *Abies religiosa*. México: Dirección General de Información y Relaciones Públicas de la Secretaría de Agricultura y Ganadería.
- Martínez, M. 1963. *Las pináceas mexicanas*. México: Instituto de Biología, UNAM.

- Martínez, M. L., Pérez-Maqueo, O., Vázquez, G., Castillo-Campos, G., García-Franco, J., Mehlreter, K., Equihua, M. y Landgrave, R. 2009. Effects of land use change on biodiversity and ecosystem services in tropical mountain cloud forests of México. *Forest Ecology and Management*, **258**: 1856-1863.
- Martínez-Meléndez, J., Pérez-Farrera, M. A. y Farrera-Sarmiento, O. 2008. Inventario florístico del cerro “El cebu” y zonas adyacentes en la reserva de la biosfera El triunfo (polígono V) Chiapas, México. *Boletín de la sociedad Botánica de México*, **82**: 21-40.
- McCune, B. y Mefford, M. J. 1999. PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data. Version 4.0. Gleneden Beach, Oregon: MjM Software Design.
- McCune, B., Grace, J. B. y Urban, D. L. 2002. Analysis of ecological communities (Vol. 28). Gleneden Beach, OR: MjM software design.
- Mejía-Domínguez, N. R., Meave, J. A. y Ruiz-Jiménez, C. A. 2004. Análisis estructural de un bosque mesófilo de montaña en el extremo oriental de la Sierra Madre del Sur (Oaxaca), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 13-29.
- Mittermeier, R. A. 1997. *Megadiversity: Earth's biologically wealthiest nations*. México: CEMEX, Agrupación Sierra Madre.
- Monterroso-Rivas, A. I., Conde, C., Gómez, J. D., Gay, C., Villers, L. y López, J. 2011. Chapter 17: Sensitivity of Mexico's Farmers: A Sub National Assessment of Vulnerability to Climate Change. En J. Blanco y H. Kheradmand (eds.), *Climate Change, Socioeconomic Effects* (pp. 325 -340). Croatia: Published by InTech.
- Morel, J. D., Santos, R. M. D., Fontes, M. A. L., Garcia, P. O. y Souza, F. M. D. 2015. Floristic comparison between two tree communities associated with habitat descriptor variables. *Cerne*, **21**: 601-616.
- Moreno, C. E. 2001. *Manual de métodos para medir la biodiversidad*. Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz, México.
- Nieto de Pascual, P. C. 1995. Estudio sinecológico del bosque de Oyamel de la cañada de Contreras, Distrito Federal. *Anales del Instituto de Biología, UNAM. Serie Botánica*, **74**:70.
- Odum, E. P. 1985. *Ecología*. México: McGrawHill, Interamericana.

- 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*, 181-198.
- 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.
- 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. *En Global change and terrestrial ecosystems in monsoon Asia* (pp. 3-10). Netherlands: Springer.
- Palmer, W. M. 2003. *Ordination methods for ecologists*. Oklahoma State University, Botany Department.
- Ponce-Reyes, R., Reynoso-Rosales, V. H., Watson, J. E., VanDerWal, J., Fuller, R. A., Pressey, R. L. y Possingham, H. P. 2012. Vulnerability of cloud forest reserves in Mexico to climate change. *Nature Climate Change*, **2**: 448-452.
- Ponce-Vargas, A., Luna-Vega, I., Alcántara-Ayala, O. y Ruiz-Jiménez, C. A. 2006. Florística del bosque mesófilo de montaña de Monte Grande, Lolotla, Hidalgo, México. *Revista mexicana de biodiversidad*, **77**: 177-190.
- PNUM-SEMARNAT. 2008. *Compendio de Estadísticas Ambientales*. México.
- PRODEFO-Programa de Desarrollo Forestal de Jalisco. 1999. Superficies de recursos forestales del estado de Jalisco (Según región COPLADE, Municipio y Área Natural de Conservación). Programa de Desarrollo Forestal de Jalisco, Guadalajara.
- 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*, 43-57.
- Rezende, V. L., de Miranda, P. L., Meyer, L., Moreira, C. V., Linhares, M. F., de Oliveira-Filho, A. T. y Eisenlohr, P. V. 2015. Tree species composition and richness along altitudinal gradients as a tool for conservation decisions: the case of Atlantic semideciduous forest. *Biodiversity and Conservation*, **24**: 2149-2163.

- R Development Core Team. 2008. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Disponible en <http://www.R-project.org>.
- Rodríguez-González, J. P. 2015. *Estructura y diversidad de especies leñosas del bosque mesófilo de montaña a lo largo de un gradiente altitudinal de bosque mesófilo de montaña en la Sierra de Cacoma, Talpa de Allende, Jalisco* (Tesis de Licenciatura). Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, Jalisco, México.
- Rüdiger, O., Fernández-Palacios, J. M. y Krüsi, B.O. 2001. Variation in species composition and vegetation structure of succulent scrub on Tenerife in relation to environmental. *Journal of Vegetation Science*, **12**: 237-248.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Distrito Federal, México: Limusa.
- 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. 2006. *Vegetación de México*. Distrito Federal, México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Sahagún-Godínez, E. 2004. *Ordenación del bosque mesófilo de montaña en el Cerro La Mona, Sierra de Coalcomán, México, en el contexto del cambio climático* (Tesis de Doctorado). University of Guadalajara, Guadalajara, Jalisco.
- Samper, C. y Vallejo, M. I. 2007. Estructura y dinámica de poblaciones de plantas en un bosque andino. *Revista de la Academia Colombiana de ciencias exactas, físicas y naturales*, **31**: 57-68.
- 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. *En Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica*, **74**: 47-71.
- Sánchez-González, A. 2004. *Análisis sinecológico, florístico y biogeográfico de la vegetación del norte de la sierra Nevada* (Tesis de Doctorado). Colegio de Postgraduados, Texcoco, Estado de México.
- Sánchez-Rodríguez, E., 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**:17–34.
- Sang, W. 2009. Plant diversity patterns and their relationships with soil and climatic factors along an altitudinal gradient in the middle Tianshan Mountain area, Xinjiang, China. *Ecological Research*, **24**: 303-314.
- Santana, G., Aburto, I., Mendoza, M., Salinas, V., Pérez-Salicrup, D. y Martínez, Y. 2014. Análisis preliminar de la diversidad y estructura arbórea-arbustiva del bosque mesófilo en el Sistema Volcánico Transversal de Michoacán, México. *Revista mexicana de biodiversidad*, **85**: 1104-1116.
- Sala, J. Q. 1989. Efectos orográficos y fricciones en el clima del Levante español. *Revista de geografía*, 61-74.
- Sardinero, S. 2000. Classification and ordination of plant communities along an altitudinal gradient on the Presidential Range, New Hampshire, USA. *Plant Ecology*, **148**: 81- 103
- SARH. 1993. Diagnóstico del Parque Nacional Nevado de Colima, Jalisco. Promotora Agropecuaria Universal.
- Sarukhan, J. y Dirzo, R. 2001. Biodiversity-rich countries. *Encyclopedia of biodiversity*, **1**: 419-436.
- Scatena, F. N., Bruijnzeel, L. A., Bubb, P. y Das, S. 2010. Setting the stage. En L. A. Bruijnzeel, F. N. Scatena y L. S. Hamilton (eds.) *Tropical Montane Cloud Forests: science for conservation and management* (pp. 3-13). Cambridge University Press.
- Tainaka, K., Itoh, Y., Yoshimura, J. y Asami, T. 2006. A geographical model of high species diversity. *Population Ecology*, **48**: 113-119.
- Tang, C. Q. 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-Valdez, O. y Martínez-Cruz, J. 2004. Listado florístico de la sierra Santa Rosa, Guanajuato, México. *Boletín Sociedad Botánica de México*, **74**: 31-49.
- Toledo-Garibaldi, M. y Williams-Linera, G. 2014. Tree diversity patterns in successive vegetation types along an elevation gradient in the Mountains of Eastern Mexico. *Ecological research*, **29**: 1097-1104.

- Vázquez-García, J. A. 1995. Cloud forest archipelagos: preservation of fragmented montane ecosystems in tropical America. En L. S. Hamilton, O. Juvik y F. N. Scatena (eds.), *Tropical montane cloud forests* (pp. 315-332). New York: Springer U. S.
- Vázquez-García, J. A. y Givnish, T. 1998. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure and diversity in the Sierra de Manantlán. *Journal of Ecology*, **6**: 999–1020.
- Vázquez-García, J. A., Vargas, Y. L. y Aragón, F. 2000. Descubrimiento de un bosque de *Acer–Podocarpus–Abies* en el municipio de Talpa de Allende, Jalisco, México. *Boletín, Instituto de Botánica de la Universidad de Guadalajara*, **7**: 159–183.
- Vázquez-García, J. A., Muñiz-Castro, M. Á., De Castro-Arce, E., Murguía, A. R., Nuño-R, A. T. y Cházaro-Basáñez, M. J. 2012. Twenty new neotropical tree species of Magnolia. *Recursos forestales en el occidente de México*, **4**: 91-130.
- Vázquez-García, J. A., V. Shalisko, R. Cuevas-Guzmán, M. A. Muñiz-Castro y M.R. Mantilla-B. 2014. *Abies jaliscana* (Pinaceae): A new combination in section *Grandis* and a key to the species of *Abies* in western Mexico. *Phytotaxa*, **183**: 027-036.
- Villaseñor, J. L. 2004. Los géneros de plantas vasculares de la flora de México. *Boletín de la sociedad Botánica de México*, **75**: 105-135.
- Villaseñor, J. L. 2010. *El Bosque Húmedo de Montaña en México y sus Plantas Vasculares: Catálogo Florístico-Taxonómico*. Distrito Federal, México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Villaseñor, J. L. y Ortiz, E. 2014. Biodiversidad de las plantas con flores (División Magnoliophyta) en México. *Revista mexicana de biodiversidad*, **85**: 134-142.
- Villers-Ruiz, L. y Trejo-Vázquez, I. 2004. Evaluación de vulnerabilidad en los ecosistemas forestales. En J. Martínez y A. Fernández-Bremauntz (Eds.) *Cambio Climático: una visión desde México* (pp. 239-259). México: SEMARNAT/INE.
- Wangda, P. y Ohsawa, M. 2011. 15 Temperature and humidity as determinants of the transition from dry pine forest to humid cloud forests in the Bhutan Himalaya. En L. A. Bruijnzeel, F. N. Scatena y L. S. Hamilton (eds.), *Tropical Montane Cloud Forests: science for conservation and management* (pp. 156-163). Cambridge University Press.
- Whittaker, R. H. y Niering, W. A. 1965. Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona: A gradient analysis of the South slope. *Ecology*, **46**: 429–452.

- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and Measurement of species diversity. *Taxón*, **21**: 213-251.
- Whittaker, R. H. 1973. Direct gradient analysis techniques, results. *Handbook of Vegetation Science*, **5**: 7 – 51.
- Whittaker, R. H. 2012. Classification of plant communities. Springer Science & Business Media, **5**.
- 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*, **23**: 129-161.
- Williams-Linera, G. 2002. Tree species richness complementarity, disturbance and fragmentation in a Mexican tropical montane cloud forest. *Biodiversity & Conservation*, **11**: 1825-1843.
- Williams-Linera, G., Toledo-Garibaldi, M. y Gallardo-Hernández C. 2013. How heterogeneous are the cloud forest communities in the mountains of central Veracruz, Mexico? *Plant Ecology*, **214**: 685-701.
- Xie, J. Y., Chen, L. Z. 1994. Biodiversity characteristics of deciduous broadleaved forest in warm temperate zone. *Acta Ecologica Sinica*, **14**: 337–344.

CAPITULO III

Distribución potencial de especies de bosque mesófilo de montaña y de *Abies*, y su vulnerabilidad ante el cambio climático en el volcán Nevado de Colima, Jalisco

3.1. Introducción

Los bosques húmedos de montaña (BHM) incluyen comunidades transicionales de las montañas húmedas tropicales y subtropicales, tales como el bosque mesófilo de montaña (BMM) y el bosque de *Abies*, sin embargo, el BMM no es el único bosque húmedo de montaña en México ya que existen otros tipos de vegetación como elementos importantes en las zonas altas de las montañas, como los bosques de oyamel y algunas asociaciones de pino y encino (Rzedowski, 1978; Cuevas-Guzmán *et al.*, 2011; Guerrero-Hernández *et al.*, 2014; Villaseñor y Ortiz, 2014), por lo que en el presente trabajo se empleó este término para describir a los tipos de vegetación templada húmeda presentes en el Nevado de Colima. Estos tipos de bosques prosperan sobre las vertientes protegidas donde inciden vientos húmedos y neblina proveniente del mar (Villaseñor, 2010; Cuevas-Guzmán *et al.*, 2011; López-Mata *et al.*, 2012; Guerrero-Hernández *et al.*, 2014). Los BHM constituyen uno de los ecosistemas con mayor biodiversidad y capacidad de provisión de servicios ambientales e hidrológicos, captura de carbono, biodiversidad y recreación para las poblaciones humanas (Bruijnzeel, 2000; Campos y Calvo, 2000; Bubb *et al.*, 2004). Paradójicamente, son considerados como uno de los ecosistemas terrestres más amenazados a nivel nacional, debido a su amplia desaparición y degradación por cambios de uso del suelo y los efectos derivados del cambio climático global (Still *et al.*, 1999; Monterroso *et al.*, 2009; Bassler *et al.*, 2011; González-Espinosa *et al.*, 2012).

El BHM es una comunidad poco frecuente, vulnerable y en peligro debido a su distribución natural en lugares específicos de regiones montañosas. Está siendo destruido a gran velocidad; la tasa de deforestación del BMM, por ejemplo, alcanza las 370 mil/ha/año y su superficie ha sido reemplazada hasta en un 50% por otros usos del suelo (Challenger, 1998; PNUD-SEMARNAT, 2008; CONABIO, 2010). Aunque la pérdida de hábitat y la degradación por causa humana son las principales amenazas contemporáneas de los bosques húmedos, la estrecha tolerancia ambiental de este ecosistema indica que el cambio climático

inducido por el hombre podría constituir un peligro aún mayor en el futuro cercano (Foster, 2001; Williams *et al.*, 2003). Según Cavazos *et al.* (2013), a causa del cambio climático, la temperatura en México podría aumentar de 2 a 5° C y la precipitación disminuir de 10 a 20 % para 2080-2099 con relación a 1980-1999 (Monterroso-Rivas *et al.*, 2011; Milad *et al.*, 2011; IPCC, 2013). Lo que provoca que el BHM sea uno de los ecosistemas más afectados, con el mayor número de especies de flora y fauna amenazadas, en peligro de extinción y sujetas a protección especial (Pounds *et al.*, 1999; Villers-Ruiz y Trejo-Vázquez, 2004; Martínez *et al.*, 2009; Monterroso-Rivas, 2009; CONABIO, 2010; Gonzáles-Espinosa *et al.*, 2012). Como consecuencia, no solo la biodiversidad del BHM se encuentra en peligro, sino también sus servicios ambientales como la regulación del microclima, ciclos biogeoquímicos, conservación de suelos y captación de agua de lluvia (Martínez *et al.*, 2009; Brodie y Laurance, 2012; Thomas *et al.*, 2013).

En el volcán Nevado de Colima el BHM no llega a constituir una franja continua de vegetación, sino, por su naturaleza fragmentada, se presenta en pequeños archipiélagos en las cañadas más húmedas a lo largo de un amplio rango altitudinal (Cuevas-Guzmán *et al.*, 2011). Debido a su importancia geológica, biológica, escénica y recreativa en las partes altas (> 3000 m de altitud), se obtuvo un marco de protección legal con el decreto presidencial en 1936 como Parque Nacional Nevado de Colima, y algunas áreas medias y bajas han sido recientemente protegidas en forma legal por decreto en el año 2009 como Parque Estatal Bosques Mesófilos de Montaña del Nevado de Colima; sin embargo, esto no ha detenido la tala inmoderada, cambios de uso del suelo, ganadería extensiva, cambio climático, entre otras amenazas que enfrentan estos bosques en la actualidad (González-Márquez *et al.*, 2009). Pese a esto, no hay estudios que documenten las posibles trayectorias de sus especies y ecosistemas bajo diferentes escenarios de amenaza y los posibles impactos del cambio climático en sus bosques húmedos de montaña.

Uno de los mayores impactos potenciales del cambio climático es posiblemente el movimiento de las poblaciones de sus lugares de origen a nuevas áreas no ocupadas, la posible adaptación y reorganización de las comunidades, y finalmente, la extinción de las especies (Pounds *et al.*, 1999; Chen *et al.*, 2011). En este proceso, las extinciones locales pueden ocurrir y las poblaciones pueden llegar a ser muy fragmentadas (Thomas *et al.*, 2004;

Rebelo *et al.*, 2010). La perspectiva de los cambios en la distribución de especies o hábitats debido al cambio climático es de gran importancia para las prácticas de conservación (Rojas-Soto *et al.*, 2012; Urban, 2015; Martin y Bellingham, 2016). Hasta el momento no se conocen adecuadamente los posibles impactos que pueda tener el calentamiento global sobre el crecimiento, sobrevivencia e inmigraciones de las poblaciones de la mayoría de las especies en el planeta, por esto se requieren evaluaciones de los posibles cambios en la distribución actual y potencial de las especies ante diferentes escenarios de cambio climático (Nogués-Bravo, 2007; González-Espinoza *et al.*, 2012).

En la actualidad, la modelización de nicho ecológico (MNE) ha sido ampliamente utilizada para el estudio de los efectos del cambio climático sobre la distribución de especies, acompañado de la obtención y selección meticulosa de registros de colecta y avistamientos (Phillips *et al.*, 2004, 2006; Dormann *et al.*, 2008; Sinclair *et al.*, 2010). El MNE es fundamental y se ha convertido en una herramienta científica que podría ayudar a evaluar territorios potenciales para ser reconocidos como zonas de bioconservación (Nogués-Bravo, 2003; Arriaga y Gómez, 2004). Se ha probado en los últimos años, que los algoritmos computacionales que utiliza el MNE son un buen recurso para predecir la distribución geográfica de especies y evaluar los posibles efectos del cambio climático (Peterson *et al.*, 2002; Phillips *et al.*, 2006; Sinclair *et al.*, 2010). La presente investigación tuvo como propósito, determinar, mediante modelización de nichos ecológicos, la distribución potencial actual y ante escenarios futuros de cambio climático de diez especies del bosque mesófilo montaña y bosque de *Abies* representativas de los tres tipos de bosque húmedo de montaña definidos en el capítulo anterior del gradiente altitudinal del Nevado de Colima, de acuerdo a las proyecciones del Modelo de Circulación General HADGEM2_ES (escenarios de cambio climático RCP 4.5 y 8.5 para los años 2050 y 2070).

3.1.1. Antecedentes

Modelos de distribución de especies

Un Modelo de Distribución de Especies (MDE), es una construcción numérica que define en el espacio ecológico las relaciones que existen entre la presencia de una especie y las variables ambientales que influyen en su distribución. Hay cinco elementos que se destacan de los modelos de distribución: la exactitud de los datos de presencia-ausencia, las variables

ambientales (en mapas digitales), el algoritmo que analiza la relación de ambas, un modelo definido en el espacio ecológico y la representación geográfica del resultado en forma de un mapa (que representa la idoneidad del hábitat o la probabilidad de presencia). Entre las variables ambientales que más se utilizan para el modelado se encuentran las topográficas (elevación, pendiente, orientación, etc.) y las variables climáticas (temperaturas, precipitaciones, días de helada, etc.) (Thuiller *et al.*, 2008; Austin y Van Niel, 2011).

El concepto de nicho ecológico se ha pensado que podría convertirse en la primera teoría general y unificadora de la ecología (Soberón, 2010). Sin embargo, el proceso de hacer ecología (observar, medir, describir e inferir) ha mostrado que parte del cuerpo teórico de nicho debe actualizarse o modificarse (Soberón y Nakamura, 2009; Peterson, 2011). El concepto de nicho, de acuerdo a Hutchinson (1957), se define como el conjunto de variables ambientales (factores tanto abióticas y bióticas) y sus respectivos valores límite definen una región (un “hipervolumen n-dimensional”), cada punto de la cual corresponde a un posible estado del ambiente en el que la especie puede existir indefinidamente (Milesi y de Casenave, 2005; Barve *et al.*, 2011; Peterson y Soberón, 2012).

Con base a lo anterior, el nicho ecológico está conformado por: 1) nicho fundamental, es el intervalo de factores ambientales que le permiten a una especie sobrevivir indefinidamente; 2) nicho potencial, es la interacción entre el nicho fundamental y el espacio realizado; y 3) el nicho realizado (observado) que es la zona del hipervolumen al que se restringe la especie debido a las interacciones bióticas (Vázquez, 2005). Actualmente es un tema que más que moda, es de mucho interés para la humanidad. Por lo que es de vital importancia tener el conocimiento teórico y práctico de los modelos de distribución de especies para la elaboración de planes de manejo de recursos, planeación urbana y agrícola, acciones ante cambios climáticos, etc. (Milesi y de Casenave, 2005; Colwell y Rangel, 2009; Peterson y Soberón, 2012).

Cambio climático

Cambios observados: contexto global

Al igual que la extinción de especies, los cambios en el clima son una constante en nuestra historia natural del planeta, gracias a ello se han creado nuevas oportunidades para la expansión y formación de nuevas especies. Algunas se extinguen y sus nichos son ocupados por otras especies (Porrúa, 2001; Atkins y Travis, 2010). El problema surge cuando la

estabilidad del clima se altera en forma mucho más rápida de lo normal por las acciones del hombre (Baena *et al.*, 2008; Stocker *et al.*, 2013). Desde 1950 se han observado cambios en el sistema climático que no tienen precedente, comparándose tanto con registros históricos medidos y observados que se reportan desde mediados del siglo XIX, como los registros paleoclimáticos referidos a los últimos milenios. La atmósfera y el océano se han calentado, los volúmenes de nieve y hielo han disminuido, el nivel del mar se ha elevado y las concentraciones de gases de efecto invernadero han aumentado (Stocker, 2013) (Figura 11). En los ecosistemas terrestres los efectos del clima se han observado, en la anticipación de la primavera, el desplazamiento hacia los polos y hacia mayores alturas de cierto tipo de flora y fauna (Porrúa, 2001).

Sí bien el clima de los últimos 10 siglos había sido poco variable, también es cierto que a partir del siglo XVIII se ha observado el aumento en la concentración de CO₂ atmosférico y con ello el aumento constante de la temperatura media global. La principal causa de tales incrementos ha sido la actividad humana (uso de energía de combustibles fósiles, cambio de uso de la tierra, deforestación, ganadería, entre otras). Se estima que la concentración de CO₂ ha aumentado (desde la pre-industria) en 40 %, la de CH₄ en 18 % y la de NO₂ en 21 % (Parry *et al.*, 2007; Stocker *et al.*, 2013) (Figura 12).

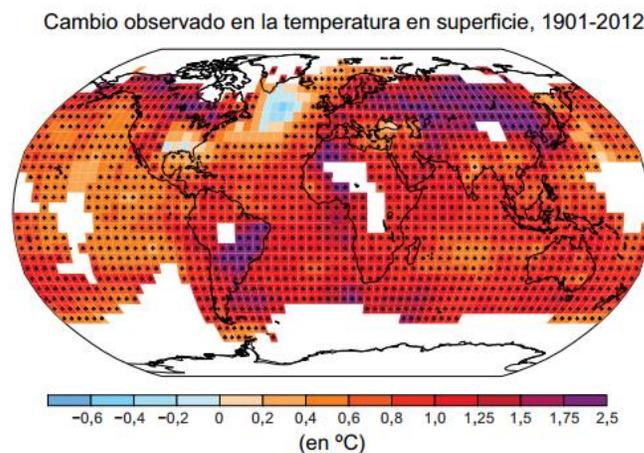


Figura 11. Cambios en el sistema climático (temperatura) en los últimos 10 siglos (IPCC, 2013).

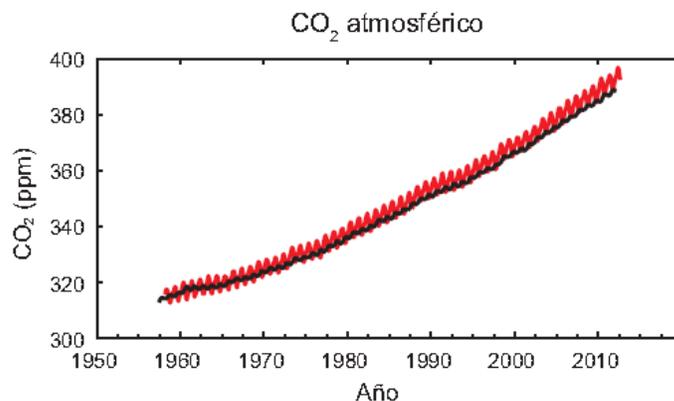


Figura 12. Concentraciones de CO₂ en la atmosfera históricas (IPCC, 2013).

Modelos de circulación General (MCG)

Los modelos climáticos globales o también llamados Modelos de Circulación General (GCMs, por sus siglas en inglés), son una representación numérica tridimensional de la dinámica atmosférica y por tanto de la circulación general alrededor del planeta. Buscan representar procesos físicos en la atmósfera, en los océanos, en la criósfera y en la superficie terrestre, y son la herramienta disponible más avanzada que actualmente se tiene para simular la respuesta futura del sistema climático global a los aumentos en los gases efecto invernadero (Magaña, 2010; Stocker *et al.*, 2013). Los MCG representan el clima mediante una rejilla tridimensional sobre el globo, la cual típicamente tiene una resolución horizontal de alrededor de 200–600 km y de resolución vertical de unas 10 a 20 capas para la atmósfera y unas 30 capas en la vertical oceánica. Sin embargo, existe incertidumbre en la representación del sistema acerca de qué tan exactos son en cuanto a resolución y eficiencia. Por tanto, se realizan evaluaciones del desempeño de los modelos y se emplean herramientas de comparación; el trabajo más reciente es el proyecto CMIP5, que corresponde a la quinta fase del Proyecto de Intercomparación de Modelos Climáticos del World Climate Research Programme (WCRP) (Taylor *et al.*, 2012). Los modelos climáticos que participaron en el CMIP5 proporcionan una base amplia para la evaluación y comparación de un conjunto de proyecciones de modelos climáticos (Giorgi y Mearns, 2002; Taylor *et al.*, 2012; Cavazos *et al.*, 2013; IPCC, 2013).

Con base al proyecto de la actualización de modelos, en el que se reportan 15 modelos con los mejores resultados en el CMIP5, para la presente investigación se trabajó con el modelo **HADGEM2_ES**, debido a que este presentó la sensibilidad del clima con el segundo

valor más alto. HADGEM2_ ES fue desarrollado en dos etapas a partir de HADGEM1, representa mejoras en el modelo físico (que conduce HADGEM2_AO) y la adición de los componentes del sistema tierra (fue el primer sistema al que se le incluye este componente). Este modelo es utilizado para el medio ambiente a escala mundial, es ideal para predecir si los bosques pueden reducir o aumentar su cobertura, ya que representa de manera más eficiente la cubierta vegetal, especialmente para los árboles (Representative Concentration Pathways de hoja ancha, hojas aciculadas, plantas C3, plantas C4 y arbustos) (Collins *et al.*, 2011; Andrews *et al.*, 2012).

Escenarios de cambio climático

Los escenarios de cambio climático son proyecciones climáticas bajo los diferentes escenarios de forzamiento radiactivo (expresado en W/m^2), denominados Trayectorias de Concentración Representativas (RCP, por sus siglas en inglés, de “Representative Concentration Pathways”), han sido utilizadas por el IPCC con el sentido específico de un proceso que altera el balance energético del sistema climático global o parte de él. Los escenarios están representados por cuatro diferentes trayectorias de emisiones, tales como: RCP 2.6 (muy bajas), RCP 4.5 (bajas), RCP 6.0 (medias) y RCP 8.5 (altas), y los horizontes que manejan son: futuro cercano (2015-2039), futuro medio (2045-2069) y futuro lejano (2075-2099) (IPCC, 2013).

Las estimaciones más recientes indican que, dependiendo del tipo de desarrollo que adopte el mundo, es probable que a finales del siglo XXI la temperatura global en superficie sea superior a 1.5 °C con respecto al promedio de 1850 – 1900, para todos los RCPs; salvo para el 2.6; es probable que esa temperatura sea superior es 2 °C para los escenarios RCP 6.0 y RCP 8.5, y más probable que improbable que sea superior en 2 °C para el escenario RCP 4.5. El calentamiento continuará después de 2100 en todos los escenarios RCP, excepto para el RCP 2.6 (por tal razón este escenario no es muy utilizado) (Stocker *et al.*, 2013; Stott, 2013) (Figuras 13 y 14). Los cambios estimados en las temperaturas medias globales para los distintos RCP se observan en la Tabla 6.

Los primeros escenarios eran bastante sencillos y se basaban en modelos que eran representaciones estilizadas de incrementos en la concentración de CO₂ en la atmósfera. Contrario a los escenarios actuales que representan los forzamientos más importantes, los procesos asociados, los posibles impactos (físicos, ecológicos y económicos) y las posibles

respuestas recomendadas a tomadores de decisiones. Estos nuevos escenarios evalúan explícitamente distintas estrategias y políticas climáticas de mitigación y de adaptación. Para su elaboración se tomó en cuenta la evolución de los modelos climáticos, muchos de los cuales incluyen actualmente modelos de vegetación interactiva, ciclo de carbono y una mejor representación química atmosférica (Moss *et al.*, 2010; Van-Vuuren *et al.*, 2011; Camino *et al.* 2014).

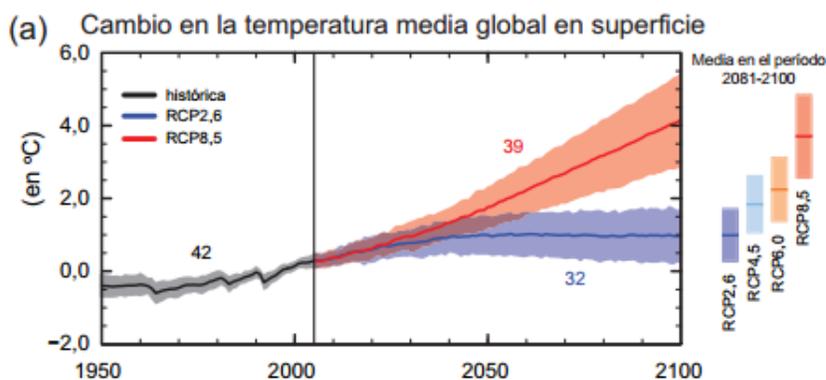


Figura 13. Evolución de los cambios en temperatura media global para distintos escenarios de emisión (IPCC, 2013).

A nivel global, los resultados obtenidos para estos escenarios indican que unas emisiones de CO₂ iguales o superiores a las actuales inducirán cambios en todos los componentes del sistema climático, algunos de ellos sin precedentes en cientos o miles de años. La limitación del cambio climático requerirá reducciones sustanciales y sostenidas de las emisiones de CO₂ (Stocker *et al.*, 2013) (Figura 15).

Tabla 6. Proyección del cambio de la temperatura media global para un periodo medio y largo, en relación con el periodo de referencia 1986 – 2005 (IPCC, 2013).

Escenarios (Forzamiento radiactivo, FR)	Periodo (2046 – 2065)		Periodo (2081-2100)		Tendencia del FR
	Media	Rango probable	Media	Rango probable	
RCP 2.6	1.0	0.4 – 1.6	1.0	0.3 – 1.7	Decreciente en 2100
RCP 4.5	1.4	0.9 – 2.0	1.8	1.1 – 2.6	Estable en 2100
RCP 6.0	1.3	0.8 – 1.8	2.2	1.6 – 3.1	Creciente
RCP 8.5	2.0	1.4 – 2.6	3.7	2.6 – 4.8	Creciente

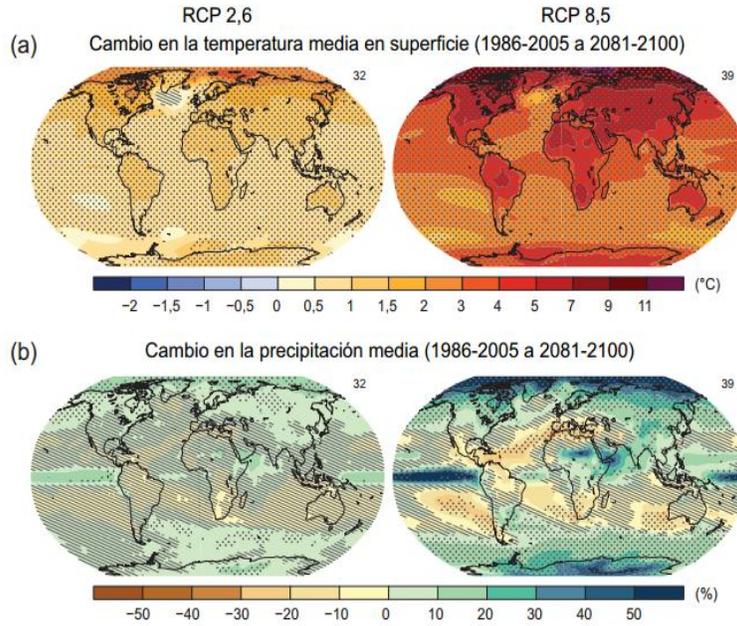


Figura 14. Cambio de temperatura media en superficie y cambio de la media porcentual de la precipitación media anual (IPCC, 2013).

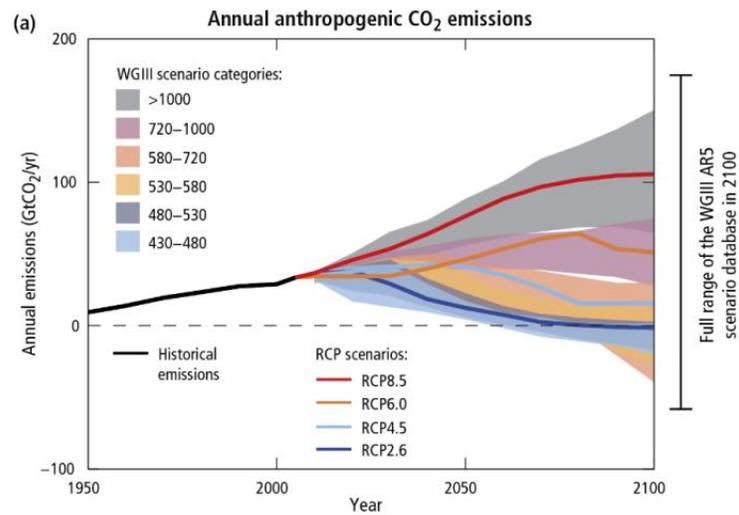


Figura 15. Emisiones antropogénicas anuales de CO₂ a nivel global (IPCC, 2013).

Los escenarios son de utilidad para análisis del cambio climático, y en particular para la creación de modelos del clima, para la evaluación de los impactos y para las iniciativas de adaptación y de mitigación. Estos escenarios NO son pronósticos climáticos, ya que cada escenario es una alternativa de cómo se puede comportar el clima futuro, con el fin de tomar decisiones que sean robustas en una amplia gama de posibles futuros (Stocker *et al.*, 2013).

Distribución de vegetación bajo escenarios de cambio climático

Los modelos de distribución se han transformado en una herramienta esencial para la evaluación del efecto del cambio climático sobre las especies y ecosistemas (Root *et al.*, 2005; Parmesan, 2006; Dormann, 2007; Sinclair *et al.*, 2010). Se cree que las distintas especies tenderían a modificar su distribución hacia latitudes y altitudes diferentes a las que se encuentran hoy en día (Walther *et al.*, 2005). Sin embargo, las modificaciones en el clima podrían exceder su habilidad de migrar o de sobrevivir en las nuevas condiciones ambientales (Beniston, 1994; Gray, 2005; Escudero *et al.*, 2012). Estos cambios podrían alterar la sustentabilidad de una región, debido a la modificación en la composición de especies del ecosistema, así como la desaparición de los servicios que ofrecen. Particularmente, este efecto será más severo para las especies que se encuentren en ecosistemas geográficamente confinados, como las montañas, ya que serán más sensibles a los cambios en las condiciones climáticas (Dawson y Spannagle, 2009; Escudero *et al.*, 2012) y a la falta de espacios en las partes altas, donde pudieran inmigrar las especies en un dado caso de calentamiento global. La extinción de especies, la aparición de nuevas (especiación), el cambio climático y el cambio de las comunidades vegetales (sucesión) no son una excepción sino una regla. Lo novedoso es que la humanidad ha interferido en el curso y ritmo natural de esos procesos de cambio (Begon *et al.*, 1990; Porrúa, 2001; Pearson y Dawson, 2003). De acuerdo a los datos de cambio climático de Stocker *et al.* (2013) (IPCC, 2013) para el año 2100, bajo cualquier escenario, existiría una menor cantidad de la superficie arbolada (bosques y selvas). El cambio climático incrementará los incendios forestales, lo que se traducirá en pérdidas adicionales de cobertura y gastos en conservación (Cavazos *et al.*, 2013; Stocker *et al.*, 2013).

Los impactos del calentamiento global sobre los diferentes ecosistemas, han provocado la creciente preocupación por proyectar el riesgo de extinción de especies bajo escenarios de cambio climático. Los análisis de las variables climáticas han resultado una herramienta útil para entender la distribución actual y futura de las especies (Araujo *et al.*, 2005; Gómez-Díaz *et al.*, 2008; Thuiller *et al.*, 2008). Los resultados de modelos prospectivos, aplicados a nivel global, señalan que la vegetación de latitudes altas es la más sensible a los cambios en temperatura; en particular, los bosques boreales serían los más afectados (Emanuel *et al.*, 1985, Kauppi y Posch, 1985; Bolin *et al.*, 1986). Por tanto, los bosques húmedos de montaña (BHM) como el bosque mesófilo de montaña (BMM) y bosque

de oyamel (dominados por el género *Abies*), al ser ecosistemas de media y alta montaña, en gran parte de composición y estructura boreal, son considerados unos de los más susceptibles e importantes a estudiar bajo los posibles efectos del cambio climático (Campos y Calvo, 2000; Luna *et al.*, 2001; Williams- Linera, 2007; Villaseñor, 2010; López-Mata *et al.*, 2012; Esperón-Rodríguez y Barradas, 2015).

Estudios recientes basados en predictores ambientales en los BHM de México, señalan que son ecosistemas que se deben preservar por la alta diversidad de especies de flora y fauna que albergan, la importancia en los suministros de servicios ambientales y de recreación para las poblaciones humanas. Tal como lo señalan Villers-Ruiz y Trejo-Vázquez (2004), el 67% de los bosques templados actuales se verán afectados, con una reducción en sus áreas ocupadas, asimismo, los bosques semifríos cederán espacio a bosques templados, lo que significaría el desplazamiento, o la adaptación a las nuevas condiciones, y si ninguna de las anteriores funcionara, finalmente ocurriría la extinción de las especies, este efecto se espera en especial para algunas coníferas. En particular, los estudios que señalan que el bosque mesófilo es el tipo de vegetación más frágil por el cambio climático, debido a la pequeña superficie que ocupa en el territorio mexicano son: Foster (2001), Cayuela *et al.* (2006), Rojas-Soto *et al.* (2012), Ponce-Reyes *et al.* (2012, 2013), Monterroso-Rivas (2009), Monterroso-Rivas *et al.* (2013), Williams-Linera (2015), Estrada-Contreras *et al.* (2015), y para los bosques de coníferas han sido pocos hasta la fecha, se cita en la literatura que se debe a la complejidad taxonómica en la que se encuentra este grupo, y en particular son: Bonan (2008), Sáenz-Romero *et al.* (2012), Guitérrez y Trejo (2014) y Cruz-Cárdenas *et al.* (2016). Es probable que en las próximas décadas la mayor amenaza, para los BHM en México, no sea únicamente el cambio climático global, sino la sinergia de éste con la transformación del ecosistema por las causas humanas, lo que llevaría a la pérdida de integridad y estabilidad ecológica del BHM (Rojas-Soto *et al.*, 2012; López-Mata *et al.*, 2012).

3.1.2. Hipótesis

El área de distribución potencial de las especies leñosas del bosque húmedo de montaña en el volcán Nevado de Colima se verá disminuida en escenarios futuros de cambio climático.

3.1.3. Objetivos

1. Identificar a las especies de distribución restringida y amplia, representativas de los distintos pisos altitudinales del bosque mesófilo de montaña y del bosque de *Abies* del volcán Nevado de Colima, y predecir su distribución potencial actual en la república mexicana con el uso de modelos de nicho ecológico.
2. Contrastar la distribución potencial actual con modelos de distribución ante posibles escenarios futuros de cambio climático (RCP 4.5 y RCP 8.5 para los años 2050, 2070), con ello analizar cómo cambiarían las distribuciones potenciales de las especies e inferir la vulnerabilidad de las especies a su posible pérdida o disminución de sus hábitats.

3. 2. Materiales y métodos

3.2.1. Selección de especies

El presente estudio se realizó en el volcán Nevado de Colima, para representar los tres tipos de vegetación que se encuentran en el gradiente altitudinal (revisar resultados del Capítulo II), se seleccionaron las especies más importantes bajo los siguientes criterios:

- 1) Del análisis de especies indicadoras (ISA) que se obtuvo como resultados en el Capítulo II, se seleccionaron solo las especies con valor indicador máximo ≥ 0.50 y valor de $P < 0.05$.
- 2) Las especies que fueran más representativas al bosque mesófilo de montaña y al bosque de *Abies* (Villaseñor, 2010; González-Espinosa *et al.*, 2011).
- 3) La distribución de las especies alternada a lo largo del gradiente altitudinal del Nevado de Colima, que comprendió de los 1200 a 3700 m s.n.m. Además, se tomó en cuenta si su distribución es amplia o restringida a nivel local.
- 4) Se consideraron solo a las especies leñosas (árboles o arbustos).

En total se seleccionaron diez especies representativas, las cuales se distribuyen alternadamente en el gradiente altitudinal del BHM en el volcán Nevado de Colima. Las especies que representaron las tres comunidades fueron: 1) **bosque mesófilo bajo** (*Piper hispidum* Sw., *Carpinus caroliniana* Walter. y *Zinowiewia concinna* Lundell.), 2) **bosque mixto: mesófilo alto con *Abies*** (*Abies flinckii* Rushforth., *Symplocos citrea* Lex.in Llave & Lex., *Tilia americana* var. *mexicana* (Schltdl.) Hardin., *Quercus acutifolia* Née. y

Podocarpus matudae Lundell.), 3) **bosque de oyamel** (*Abies religiosa* subsp. *colimensis* (Rushforth & Narave F., H.) Silba. y *Salix paradoxa* Kunth.) (Figura 16).

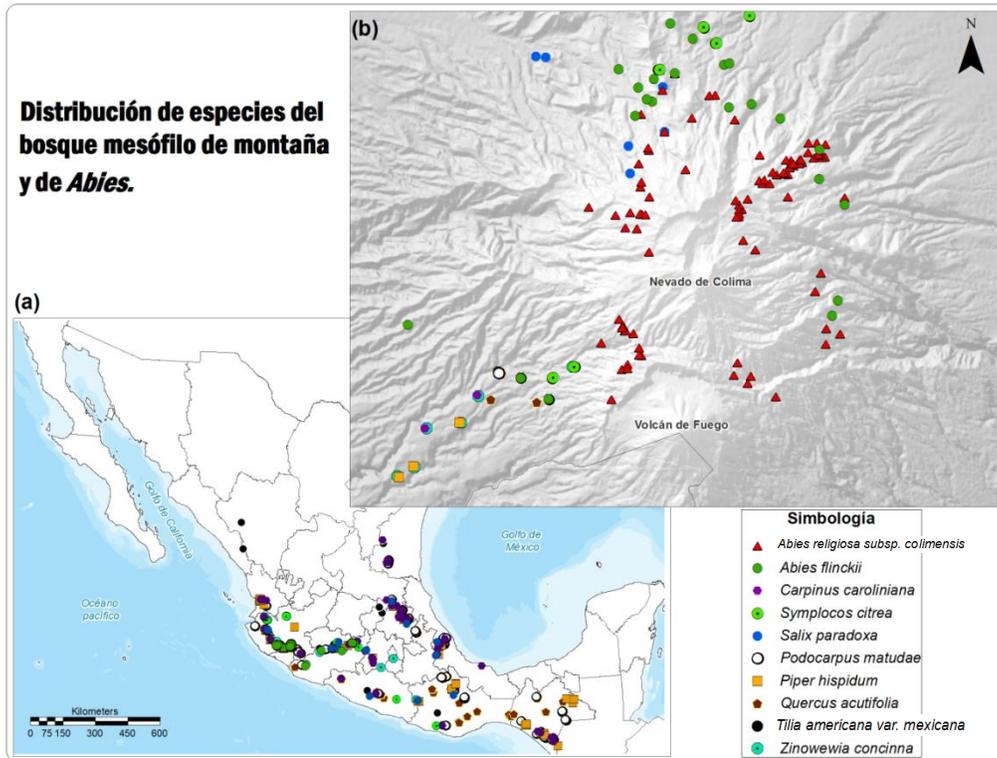


Figura 16. Distribución de registros de especies del bosque mesófilo de montaña y *Abies* en la república mexicana (a) y en el volcán Nevado de Colima (b).

3.2.2. Obtención de datos de presencia

Se obtuvieron registros de datos de presencia directamente de recorridos en campo mediante GPS, de fuentes directas de herbarios (IBUG y MEXU) e indirectas mediante el uso de base de datos de acceso libre, tales como la Red Mundial de Información sobre la Biodiversidad de México (REMIB), GBIF (*Global Biodiversity Information Facility*) y CONABIO. Los registros se capturaron con sus coordenadas de Latitud-Longitud en formato (.csv) compatible con ArcGIS 10.0 y MaxEnt 3.3 (Escalante *et al.*, 2000; Phillips *et al.*, 2004, 2006); posteriormente los datos fueron depurados (se eliminaron datos repetidos, los que tuvieron errores en su georreferenciación y los de identidad taxonómica dudosa) (Tabla 7). Las especies seleccionadas se agruparon en (a) distribución restringida y b) distribución amplia) del BMM y del bosque de *Abies* (Rzedowski, 1996; CONABIO, 2010).

Tabla 7. Listado de especies arbóreas y arbustivas representativas del bosque mesófilo de montaña y de *Abies* (Rzedowski, 1996; CONABIO, 2015) del Nevado de Colima seleccionadas para modelación de su distribución potencial

Familia	Género	Especie	Registros*
a) Especies de distribución restringida			
Pinaceae	<i>Abies</i>	<i>religiosa</i> subsp. <i>colimensis</i> **	103
Pinaceae	<i>Abies</i>	<i>flinckii</i>	55
Salicaceae	<i>Salix</i>	<i>paradoxa</i>	31
Symplocaceae	<i>Symplocos</i>	<i>citrea</i>	57
Celastraceae	<i>Zinowiewia</i>	<i>concinna</i>	41
b) Especies de distribución amplia			
Piperaceae	<i>Piper</i>	<i>hispidum</i>	54
Betulaceae	<i>Carpinus</i>	<i>caroliniana</i>	105
Fagaceae	<i>Quercus</i>	<i>acutifolia</i>	69
Podocarpaceae	<i>Podocarpus</i>	<i>matudae</i>	81
Malvaceae	<i>Tilia</i>	<i>americana</i> var. <i>mexicana</i>	52

*Registros finales de la depuración de datos.
 **Se consideró solo la distribución en el Nevado de Colima, Manantlán y Cerro Grande.

3.2.3. Modelo predictivo MaxEnt

Como algoritmo de modelización de distribución de especies se seleccionó el método de Máxima Entropía (más cercana a la uniformidad) implementado con el programa MaxEnt 3.3 (Phillips y Dudik, 2008), por su alto rendimiento comparado con otros algoritmos (Elith *et al.*, 2006). Es un método de inteligencia artificial que calcula la distribución geográfica más probable (píxeles) para una especie, trabaja con datos de presencia y un conjunto de variables (climáticas, topográficas, tipo de suelo, tipo de vegetación, entre otras) en formato (.asc). El resultado del algoritmo expresa un valor más adecuado del hábitat potencial para la especie en función de las variables ambientales utilizadas. Un valor alto de distribución en cada pixel indica que éste presenta condiciones favorables para encontrar a dicha especie (Phillips y Dudik, 2008; Morales, 2012). Dicho algoritmo se ha empleado para predecir la distribución de especies desde plantas, animales e insectos (Contreras *et al.*, 2010; Sobek *et al.*, 2012); y su funcionamiento es descrito por Phillips *et al.* (2004), Phillips *et al.* (2006), Phillips y Dudik (2008) y, especialmente, en Elith *et al.* (2011).

Una vez que se configuró el programa se corrieron los modelos con más de 20 repeticiones por especie, en cada corrida se analizaron los resultados y el ajuste del modelo. Se obtuvo una salida tipo logística, se utilizó un umbral de mínima presencia de

entrenamiento (*minimum training presence*) que incluyó el 80 % de los puntos para el entrenamiento y 20 % para validar el mismo. Las validaciones se realizaron con la prueba binomial y el AUC del análisis ROC para determinar la eficacia de los análisis. Esta configuración que fue la más exacta y precisa en arrojar los mejores resultados de la distribución potencial, con buenos ajustes y una validación alta. El proceso para la elaboración de los modelos se presenta en la Figura 17.

Tabla 8. Configuración del programa MaxEnt. a) Parámetros que se modificaron para la distribución potencial actual; y b) para modelizar distribución ante escenarios futuros de cambio climático de las especies del Nevado de Colima.

Valores	Parámetro
a) Distribución potencial	
Evaluación del modelo	✓ Crear curvas de respuesta
Resultados en mapas de variables	✓ Hacer imágenes de las predicciones
Evaluación de variables	✓ Hacer la prueba Jackknife
Formato de salida	✓ Logística ✓ .asc
Configuración en la pestaña Basic	✓ Porcentaje de la prueba aleatoria: 20 % ✓ Tipo de replicado en la corrida: Crossvalidate
Configuración en la pestaña Advanced	✓ Máximas iteraciones: 1000
b) Cambio climático*	
✓ Se corren los modelos bajo la plataforma: <i>Projection layers directory</i>	
Basado en la configuración propuesta por Phillips <i>et al.</i> (2006)	
*Los modelos se corren con la misma configuración de la distribución potencial y solo se va modificando la dirección de las carpetas con los escenarios RCP, además del archivo de salida.	

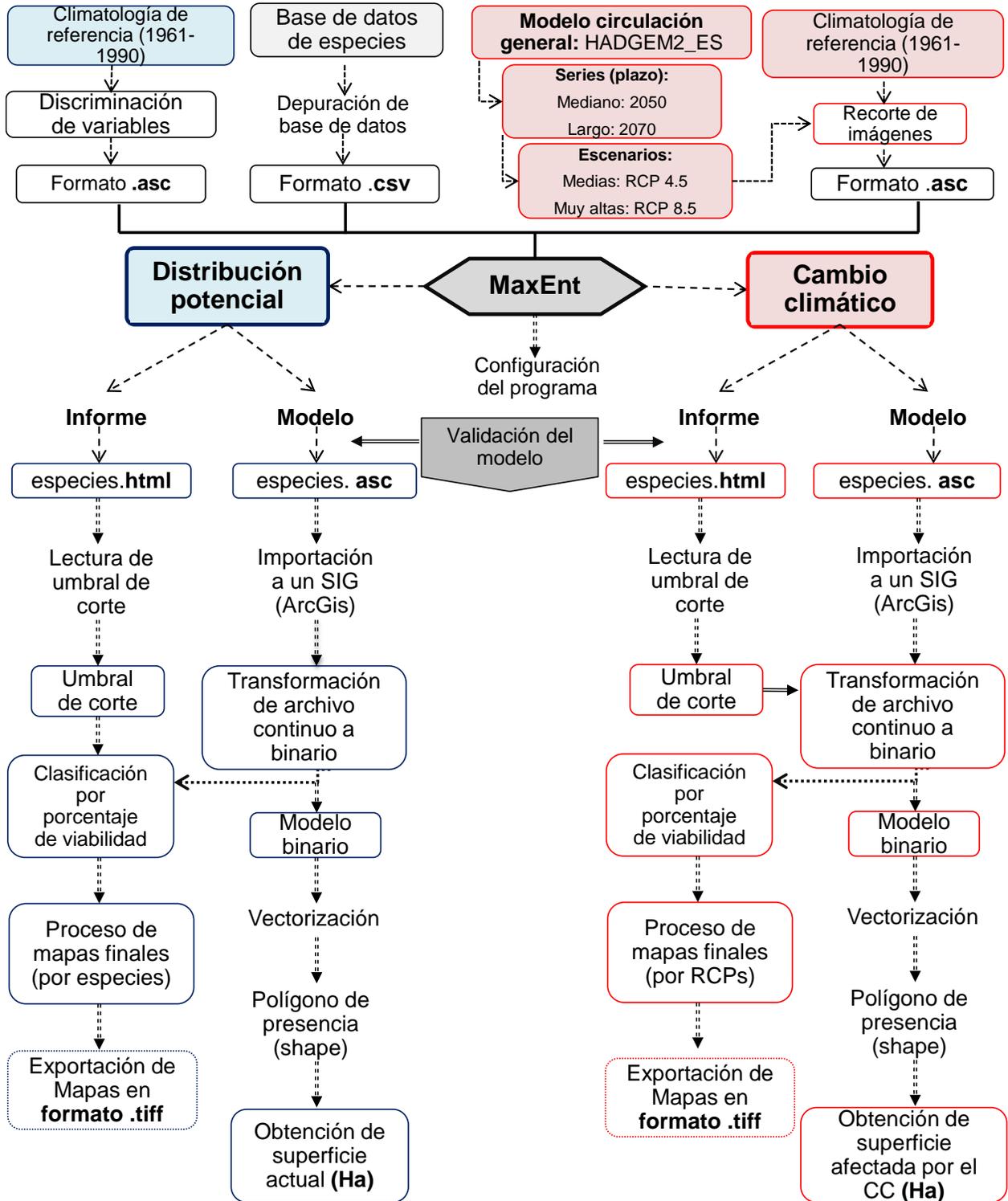


Figura 17. Flujo de trabajo del procesamiento de modelos. Los recuadros destacados en azul representan los datos utilizados para la modelización de distribución potencial actual y los rojos para la distribución potencial futura ante el cambio climático. Elaboración propia.

3.2.4. Distribución potencial

Variables climáticas

Se usaron 19 variables bioclimáticas (Tabla 9), que fueron obtenidas de la base de datos WorldClim (<http://www.worldclim.org/>) (Hijmans *et al.*, 2004), así como las capas orientación, pendiente y altitud de la base de datos geográfica Hydro1k (HYDRO1k Elevation Derivative Database) a una resolución espacial de 30 segundos de arco (~1 km²) (Phillips *et al.*, 2006). Posteriormente se procedió a recortarlas con la superficie de la República Mexicana y todas las capas se convirtieron a formato de punto flotante, todos los procesos se llevaron a cabo en Sistema de Información Geográfica (SIG) en los paquetes Idrisi Selva 17, Quantum 2.8.1 y ArcGIS 10.0.

Es sabido que utilizar una gran cantidad de capas bioclimáticas puede conducir a errores en las predicciones por sobreajuste a los modelos (Peterson y Nakazawa, 2008). Para evitar esto, se redujo el número de variables que mostraron multicolinealidad a partir de un análisis de correlación de Pearson (valores de cada pixel) para todas las capas por medio del programa ENMtools y la prueba *Jackknife* en MaxEnt (Warren *et al.*, 2010), al final solo se conservaron unas de las variables más altamente correlacionadas (≥ 0.8). Las variables en su mayoría fueron de siete a diez con las que se corrió la modelización de distribución potencial de las especies; el uso de menos variables ayudó a aumentar la eficacia del modelo (Young, 2007).

Tabla 9. Variables climáticas obtenidas en BIOCLIM y topográficas en HYDRO1K.

Clave	Parámetro	Clave	Parámetro
BIO1	Temperatura Media Anual	BIO12	Precipitación media anual
BIO2	Media mensual (Max Temp-Min Temp)	BIO13	Precipitación del mes más húmedo
BIO3	Isotermalidad (BIO2/BIO7)*100	BIO14	Precipitación del mes más seco
BIO4	Temperatura estacional (desviación estándar*100)	BIO15	Precipitación estacional
BIO5	Máxima temperatura del mes más cálido	BIO16	Precipitación del trimestre más húmedo
BIO6	Mínima temperatura del mes más frío	BIO17	Precipitación del trimestre más seco
BIO7	Temperatura rango anual (BIO5-BIO6)	BIO18	Precipitación del trimestre más húmedo
BIO8	Temperatura media del trimestre más húmedo	BIO19	Precipitación del trimestre más frío
BIO9	Temperatura media del trimestre más seco		Altitud
BIO10	Temperatura media del trimestre más cálido		Orientación
BIO11	Temperatura media del trimestre más frío		Pendiente

*Trimestre más húmedo (julio, agosto y septiembre), el más seco (febrero, marzo y abril), el más cálido (abril, mayo y junio) y el más frío (diciembre, enero y febrero).

Validación del modelo

Para evaluar la capacidad predictiva del modelo, se usó la prueba estadística del área bajo la curva (AUC, *Area Under the Curve*) a partir de la curva operada por el receptor (ROC, *Receiver Operating Characteristic*) (Hanley y Mcneil, 1982). Los modelos con valores de AUC entre 0.7–0.9 para los puntos de entrenamiento y prueba se consideraron razonablemente buenos, y los modelos con valores arriba de 0.9 se catalogaron como muy buenos (Soberón y Peterson, 2011).

Además, se calculó la significancia estadística de los modelos con la prueba binomial para todas las especies y se consideró si este es mejor que al azar cuando arroja un valor de $P < 0.01$ con el programa estadístico R 3.2.2. El número de éxitos se obtiene cuantificando cuántos registros de validación tienen valores logísticos por arriba del umbral de corte (Cruz-Cárdenas *et al.*, 2014).

Umbral de corte: ausencia/ presencia

Se utilizó otra medida de precisión de los modelos: donde el modelo es un mapa con valores continuos de probabilidad de presencia, la forma más básica es reclasificar el mapa de valores continuos, basados en un valor de corte o umbral determinado, para posteriormente analizar cómo los puntos conocidos de las presencias se distribuyen en el nuevo mapa reclasificado en forma binaria (Liu *et al.*, 2005; Jiménez-Valaverde y Lobo, 2007; Freeman y Moisen, 2008). Existen distintas técnicas de selección de umbral de corte más o menos complejas y la aplicación de una u otra depende del objetivo del modelo y la biología del modelo (Jiménez-Valaverde y Lobo, 2007).

En el presente estudio se aplicaron dos umbrales de corte, ambos para el tipo de datos de presencia. El primero fue el umbral de “igual sensibilidad y especificidad” (*Equal training sensitivity and specificity*) que minimiza el valor absoluto de las diferencias entre la sensibilidad (porcentaje de sucesos de presencia) y la especificidad (porcentaje de sucesos de ausencia), el cual disminuye los errores de omisión (Liu *et al.*, 2005). Por otro lado, el otro umbral que se empleó fue el “valor acumulativo fijo de 10” (*Fixed cumulative value 10*), que es con el que se alcanza una sensibilidad fija arbitraria, este se utilizó para algunas especies de amplio rango de distribución geográfica, porque no se ajustaron al otro umbral, debido a que tendía a sobrestimar las predicciones (Pearson y Dawson, 2003; Peterson *et al.*, 2011).

3. 2. 5. Selección del modelo de predicción de distribución potencial ante escenarios futuros de cambio climático

Las variables climáticas actuales, provienen de la base de datos de WorldClim, generada a partir de clima global promedio (1961-1990), con 19 capas de resolución espacial ~ 1 Km (Hijmans *et al.*, 2005). Para las climatologías futuras, con base en la actualización de 15 modelos de circulación general (MCG) para estudios de impactos, vulnerabilidad y adaptación (IPCC, 2013; Walton *et al.*, 2013), propuestos en el 3° y 5° Reporte de Evaluación del Panel intergubernamental de Cambio Climático (IPCC) (Stockhause *et al.*, 2012; Taylor *et al.* 2012), de todos HADGEM2_ES fue el mejor en simular los efectos de cambio climático (Casado *et al.*, 2008; Collins *et al.*, 2009; Martin *et al.*, 2011; Cavazos y Arriaga-Ramírez, 2012; Walton *et al.*, 2013); y pertenece a la institución “Met Office Hadley Centre (MOHC)”, de Reino Unido, obtenido de la misma base de datos. Las variables topográficas de elevación, pendiente y orientación, fueron adquiridas de la base de datos Hydro1k (Elevation Derivative Database) (Phillips *et al.*, 2006).

Este modelo se tomó en cuenta por las siguientes razones:

- De acuerdo con la evaluación realizada por Cavazos *et al.* (2013), este modelo se encuentra dentro del grupo de mejor resultado de desempeño.
- La buena resolución del modelo, que es de $0.5^\circ \times 0.5^\circ$ (55 x 55 km) (Giorgi y Mearns, 2002; Cavazos *et al.*, 2013), estas características son de gran importancia para evaluar los impactos del cambio climático en las regiones montañosas.
- Es un buen modelo para simular impactos de cambio climático en vegetación, tales como aquellos que afectan a árboles, arbustos, plantas C3 y C4.

Se seleccionaron los escenarios RCP (*Trayectorias de Concentración Representativas*) expresados en W/m^2 : se consideraron los escenarios de emisiones bajas RCP 4.5 (650 ppm de CO_2) y el de emisiones altas RCP 8.5 (1370 ppm CO_2) para un futuro mediano 2050 y un futuro lejano 2070 (Moss *et al.* 2010). El RCP 2.6 no se empleó debido a que se consideró muy optimista y de periodo corto y el RCP 6.0 porque tiene valores intermedios entre los seleccionados. Estos escenarios de emisiones son descripciones futuras de cómo se afectará el balance de la radiación de la Tierra, provocado por sustancias vertidas a la atmósfera, tales como GEI y aerosoles, junto con otras condiciones relacionadas con el uso de suelo y vegetación (Moss *et al.*, 2008).

3. 2. 6. Proceso de imágenes e interpretación

Una vez que se validaron los modelos y se obtuvo el umbral de corte, se procedió a procesar los resultados para obtener información de la superficie actual que ocupan las especies y la superficie relacionada a la distribución potencial futura obtenida con los modelos de predicción del cambio climático; además, se clasificaron las imágenes en las cuales se resaltó la distribución de las especies en sitios con diferente grado de idoneidad (o viabilidad). Los pasos que se siguieron fueron los siguientes, con el programa ArcMap 10.

Obtención de superficie

- 1) Los resultados de los mapas que arroja el programa MaxEnt son en formato (.asc), por lo que se transformaron a formato binario (.img) bajo la opción (COUNT), para representar el valor del número de celdas.
- 2) Posteriormente, aun en formato binario se aplicó el umbral de corte y se reclasificaron las imágenes en dos categorías (0 para ausencia y 1 para presencia).
- 3) Una vez que se tuvieron las dos categorías de idoneidad, se transformaron a capas vectoriales (formato “shape file” .shp).
- 4) Finalmente, para cada polígono de distribución potencial actual y futura ante escenarios de cambio climático, se proyectaron a proyección Conforme Cónica de Lambert (Conformal Conica Lambert, CCL) para calcular la superficie en hectáreas (ha) que cubre la distribución potencial actual de las especies y estimar cuanta superficie podría cambiar por el cambio climático. La superficie se estimó para la distribución en la República Mexicana y con mayor detalle en el volcán Nevado de Colima.

Clasificación en áreas de idoneidad

- 1) Se siguió el mismo proceso de transformación de formatos (.asc) a binario (.img), empleado para obtener la superficie.
- 2) Se aplicó el umbral de corte que se obtuvo en los resultados y se reclasificó la imagen ráster (binario) en tres categorías a las que nombramos como áreas de viabilidad baja, media y alta, para las distribuciones potenciales actuales y futuras de las especies ante escenarios de cambio climático.
- 3) Las reclasificaciones variaron para las especies, debido a que difirieron en el umbral de corte; por lo que, para uniformizar el proceso éste se realizó bajo las siguientes

consideraciones: que los umbrales fueran en promedio de (0.20 a 0.25) del rango de idoneidad de los mapas (0-1); la viabilidad baja se consideró a partir del umbral de corte (en rango de 0.35 a 0.45), la viabilidad media (desde 0.45 a 0.65) y la viabilidad alta (desde 0.65 a 1) (Figura 18). Para cada especie se empleó una gama de colores diferente para diferenciarlas entre sí; este proceso se realizó para proyectar de manera correcta las distribuciones de las especies y su respuesta posible ante los diferentes escenarios futuros climáticos.

- 4) Finalmente, se creó una carátula de mapas que consideró los límites de Entidades Federativas, una capa de los océanos y un modelo digital de elevación. Se proyectó en cada mapa la distribución potencial actual y futura de las especies bajo los escenarios de cambio climático para los años 2050 y 2070. Se exportaron los mapas en formato imagen (.tiff) a una resolución de 96 dpi. Los mapas se procesaron con la distribución de especies para la República Mexicana y el Nevado de Colima, esto último, para ver más detalladamente el comportamiento de las especies que se distribuyen en el gradiente estudiado y destacar la importancia de su conservación.

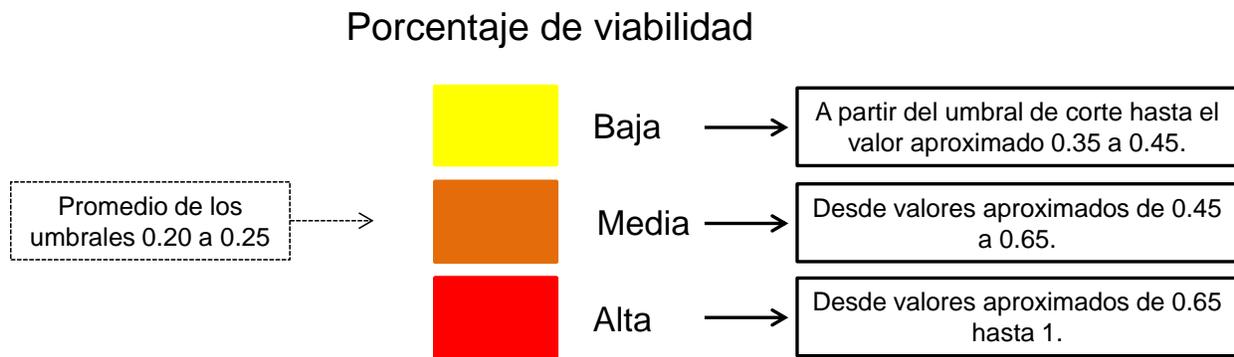


Figura 18. Proceso de clasificación de celdas de imágenes ráster resultantes de las modelizaciones, por nivel de viabilidad de acuerdo a sus valores de umbral de corte. Elaboración propia.

3.3. Resultados

Los modelos de nicho ecológico generados para las diez especies del BHM del Nevado de Colima fueron validados por la prueba binomial y resultaron mejor que el azar ($P < 0.01$). Por medio de la prueba ROC se catalogó a los modelos según los valores de la misma en “Muy buenos”, ya que todos presentaron valores de AUC superiores a 0.980; las pruebas de ROC parcial arrojaron valores de AUC con valores significativos ($P < 0.001$), esto nos indicó que nuestros modelos son confiables y estadísticamente mejores que el azar. Las capas ambientales (de variables abióticas) finales que se seleccionaron con base al análisis de correlación de Pearson (≥ 0.8) se enlistan en la Tabla 10. Las variables elegidas en más ocasiones (comunes para nueve de diez especies) fueron: BIO4 (Temperatura estacional), BIO6 (Temperatura mínima del mes más frío) y BIO9 (Temperatura media del trimestre más húmedo), seguidas de altitud y elevación que se presentaron en todas las especies, BIO15 (Precipitación estacional) (siete especies), BIO7 (Temperatura rango anual) y BIO16 (Precipitación del trimestre más húmedo) (seis especies), BIO19 (Temperatura media del trimestre más seco), BIO13 (Precipitación del mes más húmedo) y BIO18 (Precipitación de mes más húmedo) (cuatro especies). De las variables analizadas, la altitud mostró una alta correlación negativa (< -0.8) con BIO1 (Temperatura media anual), evidencia la disminución de la temperatura con el incremento de la altitud. La variable topográfica (pendiente) no presentó correlación con las demás variables, sin embargo, ambas variables (altitud y pendiente) fueron importantes para obtener la distribución de las especies, excepto la orientación del terreno, esta no mostró aportes significativos para los modelos de nicho de las especies.

Los umbrales logísticos de corte que resultaron de los modelos permitieron diferenciar las zonas de idoneidad ambiental de las especies, pese a que *Abies religiosa* subsp. *colimensis*, *Zinowiewia concinna*, *Quercus acutifolia* y *Symplocos citrea* presentaron los umbrales más altos, sus nichos no fueron restringidos y del resto de especies con umbrales bajos sus nichos no se sobreestimaron, si no que se ajustaron de manera correcta a la distribución actual y futura, esto se corroboró con modelos de elevación digital, mapas digitales y la carta de uso de suelo y vegetación de INEGI Serie V.

Tabla 10. Resultados de las corridas de los modelos de nicho ecológico en diez especies representativas del Nevado de Colima. Se muestran las variables abióticas con mayor importancia por especie, las áreas bajo la curva (AUC) con la característica operativa del receptor (ROC por sus siglas en inglés, Receiver Operating Characteristic) para la validación de los modelos y el umbral logístico de corte.

Especie	Capas utilizadas	Curva AUC/ROC	Prueba binomial	Umbral de corte
<i>Abies religiosa</i> subsp. <i>colimensis</i>	Altitud, Pendiente, BIO2, BIO3, BIO4, BIO6, BIO13, BIO14, BIO15, BIO17, BIO18, BIO19.	0.998	$P < 0.01$	0.425
<i>Abies flinckii</i>	Altitud, Pendiente, BIO4, BIO5, BIO7, BIO10, BIO15.	0.996	$P < 0.01$	0.255
<i>Salix paradoxa</i>	Altitud, Pendiente, BIO4, BIO6, BIO7, BIO10, BIO12, BIO13, BIO16, BIO19.	0.996	$P < 0.01$	0.299
<i>Symplocos citrea</i>	Altitud, Pendiente, BIO2, BIO5, BIO6, BIO7, BIO9, BIO12, BIO14, BIO15, BIO16, BIO17, BIO19,	0.997	$P < 0.01$	0.377
<i>Zinowiewia concinna</i>	Altitud, Pendiente, BIO4, BIO6, BIO7, BIO14, BIO15, BIO18.	0.998	$P < 0.01$	0.552
<i>Piper hispidum</i>	Altitud, Pendiente, BIO2, BIO4, BIO5, BIO6, BIO9, BIO11, BIO14, BIO15, BIO16, BIO17, BIO18, BIO19.	0.987	$P < 0.01$	0.241
<i>Carpinus caroliniana</i>	Altitud, Pendiente, BIO3, BIO4, BIO5, BIO6, BIO7, BIO8, BIO10, BIO11, BIO13, BIO15, BIO16.	0.986	$P < 0.01$	0.150
<i>Quercus acutifolia</i>	Altitud, Pendiente, BIO3, BIO4, BIO5, BIO6, BIO7, BIO11, BIO15, BIO16, BIO17.	0.994	$P < 0.01$	0.323
<i>Podocarpus matudae</i>	Altitud, Pendiente, BIO2, BIO4, BIO6, BIO7, BIO8, BIO9, BIO11, BIO12, BIO13, BIO18.	0.992	$P < 0.01$	0.169
<i>Tilia americana</i> var. <i>mexicana</i>	Altitud, Pendiente, BIO3, BIO4, BIO6, BIO7, BIO9, BIO16.	0.995	$P < 0.01$	0.283

Los modelos de nicho ecológico indicaron superficies potencialmente adecuadas para diez especies de bosque mesófilo y de *Abies* representativas del gradiente altitudinal del Nevado de Colima y endémicas de México. Los resultados de los modelos HADGEM2_ES para los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5 realizados sobre toda la república mexicana muestran

que las diez especies experimentarán reducciones en sus áreas de distribución potencial, debido a las modificaciones en temperatura y precipitación que se estima existan para los años 2050 y 2070. Al realizar los modelos de distribución a nivel de toda la república mexicana, *Abies religiosa* subsp. *colimensis* es el único taxón que presentó una distribución potencial con grandes extensiones fuera de su rango de distribución observado, esto se debe a la similitud en requerimientos climáticos que tienen las subespecies de la especie *Abies religiosa* (Kunth) Schltl. & Cham. Actualmente la sociedad internacional para la preservación de coníferas (International Conifer Preservation Society) considera como subespecie *colimensis* a todas las poblaciones de *Abies religiosa* del Nevado de Colima (Silba, 2008). Aunque Rushforth (1989) la describió como nueva especie única disgregada de *Abies religiosa*. Al obtener el nicho actual de esta subespecie se observó que se ajustó correctamente a la distribución que se conoce y se cotejó con los datos de los muestreos en campo a lo largo del gradiente. Sin embargo, los modelos a tiempo actual y futuro proyectaron una superficie más amplia, debido a que al parecer *A. religiosa* subsp. *colimensis* tiene un nicho ecológico similar a las demás subespecies de *Abies religiosa*. Esto no indica que el modelo sobrestime el hábitat de *Abies religiosa* subsp. *colimensis*, sino que muestra áreas que le podrían funcionar como refugios para los próximos años bajo condiciones críticas del clima, en donde, será evidente la reducción de su superficie ante el último escenario (RCP 8.5) (Tabla 11).

Las especies que se catalogaron como de distribución restringida tenderán a disminuir drásticamente su superficie en el territorio nacional, en cambio las de distribución amplia solo reducirán sus nichos en áreas más confinadas. Los cambios en la distribución potencial más notables al delimitar el cálculo de las especies en los BHM del Nevado de Colima, y debidos al cambio climático proyectado, se observaron en *Abies flinckii*, *Symplocos citrea*, *Salix paradoxa*, *Quercus acutifolia*, *Tilia americana* var. *mexicana* y *Zinowiewia concinna* con reducciones de hasta un 98, 97, 92, 88, 87 y un 86%, respectivamente, bajo el escenario más pesimista RCP 8.5 proyectado para el año 2070. Por su parte, *Podocarpus matudae*, *Piper hispidum* y *Carpinus caroliniana*, evidenciaron una reducción en el área de distribución en valores que van del 56, 64 y 77% bajo el RCP 8.5 para el año 2070 (Tabla 11) (Figura 19).

Al hacer comparaciones entre los resultados para los las proyecciones 2050 y 2070, se tiene lo siguiente: Respecto al año 2050, se obtuvo que la mayor reducción se proyecta bajo el escenario RCP 8.5 (Wm^{-2}) y lo mismo sucede para el año 2070. En general, los modelos de distribución de especies del escenario de emisiones altas presentarán mayor reducción de áreas idóneas en comparación con los escenarios de emisiones bajas RCP 4.5 (Wm^{-2}). El escenario RCP 8.5 es considerado el más pesimista al asumir que habrá un aumento aproximado de 3.5 °C, lo que puede provocar que la mayoría de las especies de ambientes mesófilos reduzcan sus áreas de distribución potencial y se adapten a las nuevas condiciones, inmigren a zonas de mayor altitud, o que finalmente se extingan, si las zonas más altas son más escasas (como es el caso de las zonas montañosas del occidente de México), o si el tiempo para adaptarse o inmigrar es muy reducido.

Tabla 11. Superficie de distribución potencial actual en la república mexicana de diez especies de BHM del Nevado de Colima, con relación al modelo HADGEM2_ES para los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5, años 2050 y 2070.

Especies	Superficie en (ha)				
	Actual-Año 1961-1990	Año 2050		Año 2070	
		RCP 4.5	RCP 8.5	RCP 4.5	RCP 8.5
<i>Abies religiosa</i> subsp. <i>colimensis</i> *	81 179	1 574 278 +1 839%	1 156 744 +1 325%	1 313 919 +1 519%	776 968 +857 %
<i>Abies flinckii</i> *	1 341 980	381 665 -72%	163 007 -88%	33 786 -97%	33 270 -98%
<i>Salix paradoxa</i> *	2 059 011	346 980 -83%	250 687 -88%	200 351 -90%	156 463 -92%
<i>Symplocos citrea</i> *	1 905 470	717 521 -62%	451 096 -76%	296 711 -84%	65 153 -97%
<i>Zinowiewia concinna</i> *	943 728	629 395 -33%	458 694 -51%	187 448 -80%	128 098 -86%
<i>Piper hispidum</i> **	15 067 417	8 299 753 -45%	5 420 275 -64%	7 407 750 -51%	5 372 648 -64%
<i>Carpinus caroliniana</i> **	11 796 831	4 530 588 -62%	3 926 398 -67%	4 021 716 -66%	2 660 476 -77%
<i>Quercus acutifolia</i> **	8 862 197	2 835 032 -68%	1 954 612 -78%	2 205 735 -75%	1 091 479 -88%
<i>Podocarpus matudae</i> **	10 622 114	7 278 072 -31%	5 218 151 -51%	6 429 877 -39%	4 649 257 -56%
<i>Tilia americana</i> var. <i>mexicana</i> **	5 866 324	1 372 661 -77%	956 614 -84%	780 486 -87%	751 448 -87%

* Distribución restringida - ** Distribución amplia.

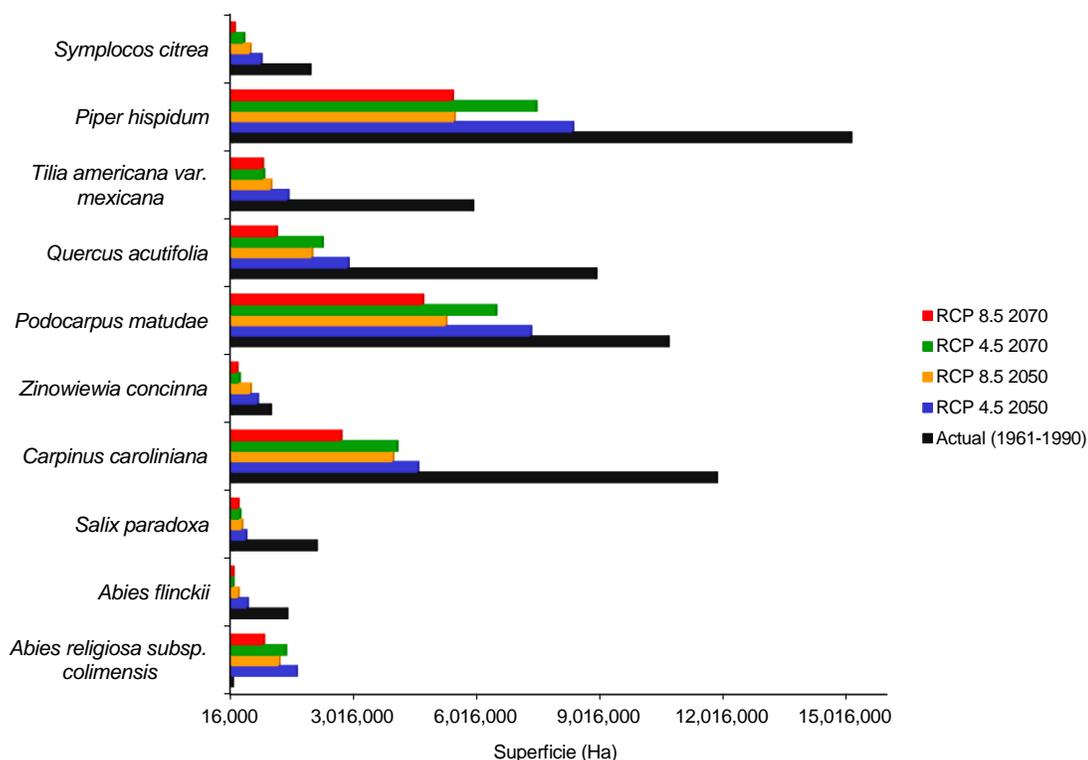


Figura 19. Cambios en las áreas de distribución potencial en la república mexicana de diez especies representativas del BHM del Nevado de Colima, estimadas de acuerdo a varios escenarios cambio climático.

Ante escenarios de cambio climático fue muy notable la reducción de áreas de distribución potencial en la mayoría de las especies de las vertientes del Nevado de Colima. *Carpinus caroliniana* fue la especie que reveló una disminución muy drástica en su distribución potencial en todos los escenarios y finalmente, para el RCP 8.5 escenario del año 2070 se proyectó que el hábitat climático de esta especie prácticamente desaparecerá. Las especies que mostraron una reducción no tan drástica pero si significativa comparado con su distribución potencial actual fueron: *Abies flinckii*, *Symplocos citrea*, *Salix paradoxa*, *Tilia americana var. mexicana*, *Zinowiewia concinna* y *Abies religiosa subsp. colimensis*, respectivamente con un 85, 81, 69, 66, 50 y 44% (Tabla 12). Caso contrario, *Quercus acutifolia* para el último escenario no presentó reducciones significativas, solo evidenció un decremento del 17% lo cual indica que su nicho se mantendría casi intacto bajo estas condiciones. Las especies que beneficiarían su nicho con el cambio climático son *Podocarpus matudae* con una proyección de incremento y permanencia de su hábitat del 7%

(ante el escenario más pesimista), y *Piper hispidum* en el que para el 2050 en ambos escenarios su superficie de distribución se extenderá exponencialmente y aún para el 2070 bajo el RCP 4.5, sin embargo, para el escenario más pesimista (RCP 8.5) su distribución se reducirá significativamente comparada con los otros escenarios, pero se mantendría pese a las estimaciones con un incremento del 109%. Este decremento no es menor a su distribución actual, por lo que esta especie tendería a colonizar nuevas áreas de vegetación (Figura 20).

Tabla 12. Superficie de distribución potencial actual de diez especies de BHM en la región de vertientes del Nevado de Colima, con relación al modelo HADGEM2_ES para los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5, 2050 y 2070.

Especies	Superficie en (ha)				
	Actual-Año 1961-1990	Año 2050		Año 2070	
		RCP 4.5	RCP 8.5	RCP 4.5	RCP 8.5
<i>Abies flinckii</i> *	28 559	32 476 +14%	11 325 -60%	6 815 -76%	4 362 -85%
<i>Abies religiosa</i> subsp. <i>colimensis</i> *	8 285	9 350 +13%	9 151 +10%	6 761 -18%	4 651 -44%
<i>Salix paradoxa</i> *	21 234	10 290 -52%	9 978 -53%	7 972 -62%	6 582 -69%
<i>Symplocos citrea</i> *	39 154	12 994 -67%	12 291 -69%	10 529 -73%	7 583 -81%
<i>Zinowiewia concinna</i> *	22 063	46 798 +112%	33 549 +52%	21 957 0%	11 103 -50%
<i>Piper hispidum</i> **	56 880	609 319 +971%	518 297 +811%	563 123 890%	118 831 +109%
<i>Carpinus caroliniana</i> **	60 034	4 779 -92%	4 446 -93%	349 -99%	0 -100%
<i>Quercus acutifolia</i> **	47 419	112 934 +138%	73 397 +55%	62 269 +31%	39 546 -17%
<i>Podocarpus matudae</i> **	41 407	65 529 +58%	62 329 +51%	75 941 +83%	44 151 +7%
<i>Tilia americana</i> var. <i>mexicana</i> **	39 502	33 961 -14%	32 938 -17%	17 125 -57%	13 568 -66%

* Distribución restringida - ** Distribución amplia.

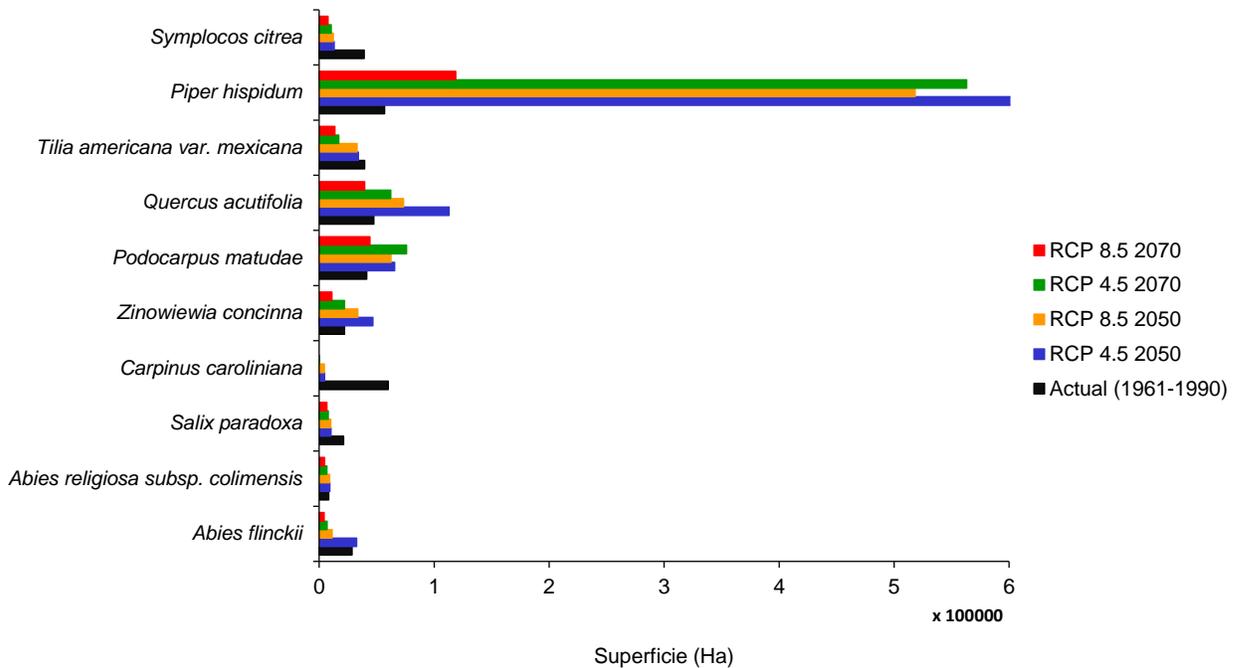


Figura 20. Cambios en las áreas de distribución potencial en la región del Nevado de Colima de diez especies representativas del BHM, estimadas de acuerdo a varios escenarios cambio climático.

La distribución potencial actual mostró que las especies se asocian a diferentes elevaciones correspondiendo a la zonificación que se ha reportado en el Nevado de Colima (Ver Capítulo II).

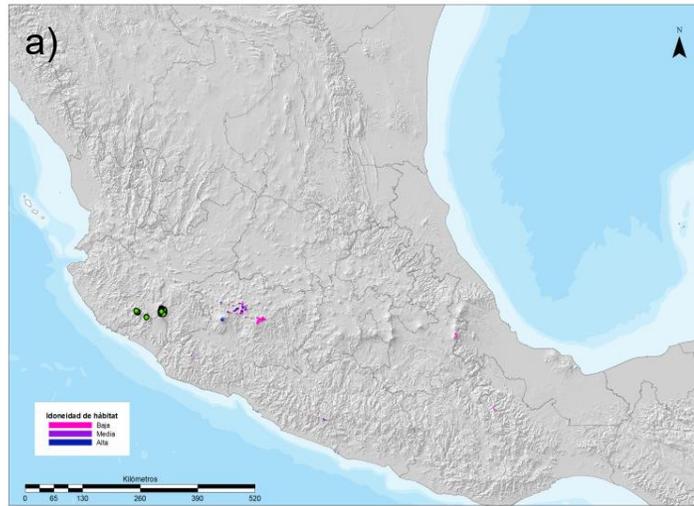
Las diez especies estudiadas se distribuyen mayormente desde el noreste, occidente, centro y sur de México. Algunas presentaron un amplio rango de distribución en México y en el Nevado de Colima, tales como *Piper hispidum*, *Carpinus caroliniana*, *Quercus acutifolia*, *Podocarpus matudae* y *Tilia americana var. mexicana*, concentrándose principalmente en la Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Eje Neovolcánico, Sierra Madre del Sur y Sierra Madre de Chiapas (Figuras 32, 34, 36, 38 y 40). Los taxa con distribución restringida que presentaron áreas delimitadas en México por la Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental y el Eje Neovolcánico, fueron principalmente *Abies religiosa subsp. colimensis*, *Abies flinckii*, *Salix paradoxa*, *Symplocos citrea* y *Zinowiewia concinna*; estas últimas en el Nevado de Colima mostraron su distribución restringida a un rango altitudinal relativamente estrecho (Figuras 22, 24, 26, 28 y 30).

***Abies religiosa* subsp. *colimensis* (Rushforth & Narave F., H.) Silba.**

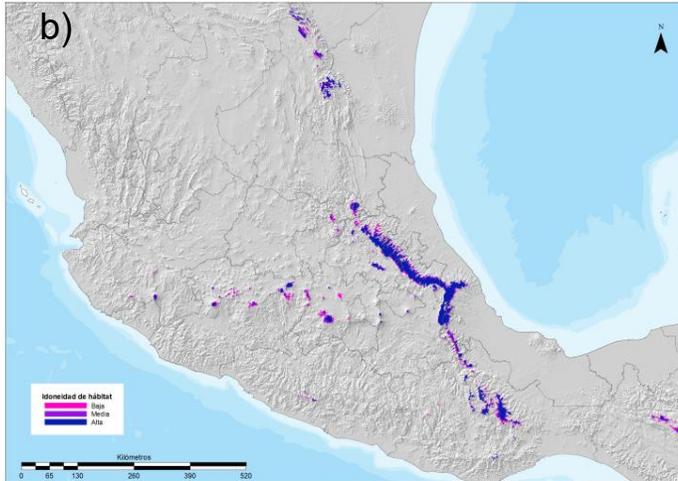
De todas las especies, fue la única que presentó sus puntos de presencia en el Nevado de Colima, ya es considerada una nueva subespecie y con distribución solo en esta área. Los modelos mostraron que bajo los dos horizontes 2050 y 2070 sus sitios de idoneidad aumentarían exponencialmente (hasta 95%). Esto se debe a que la especie siguió el mismo patrón de idoneidad de hábitat que *Abies religiosa* la especie taxonómicamente más cercana a ésta, lo cual indica que esta especie puede sobrevivir bajo estas condiciones refugiándose en las montañas más altas y húmedas de la Sierra Madre Oriental; sin embargo, su nicho actual se verá perturbado ya que los modelos evidencian que para el Occidente de México las áreas de idoneidad se reducirían casi por completo (Figura 21).

En el Nevado de Colima, los modelos proyectaron que *Abies religiosa* subsp. *colimensis* tenderá a migrar a mayores altitudes. Los dos escenarios concuerdan que en el 2050 su superficie aumentará de un 9 a 11%, mientras que para el 2070 mostrarán reducciones en su hábitat de un 18 hasta un 44%, es decir los modelos sugieren que la superficie disminuirá significativamente hasta concentrarse a altitudes superiores de la montaña. Esta proyección puede ser sustentada con la gran producción y una amplia dispersión anemócora de sus semillas, lo que facilitaría el proceso de colonizar nuevas áreas (Williams, 2009) (Figura 22).

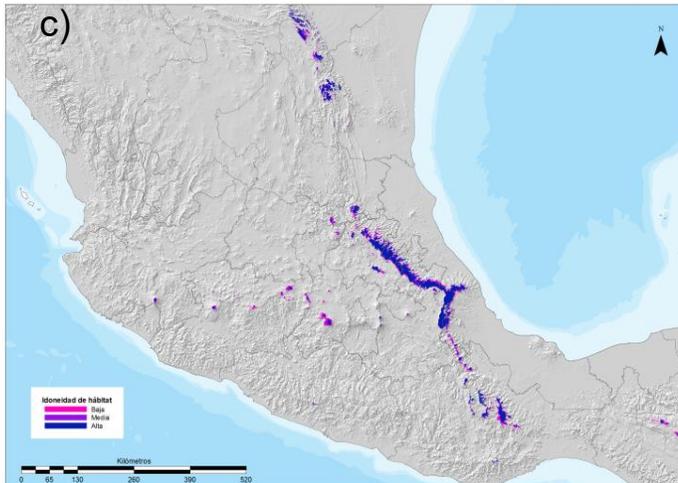
Distribución potencial actual de *Abies religiosa* subsp. *colimensis* (Rushforth & Narave F., H.) Silba.



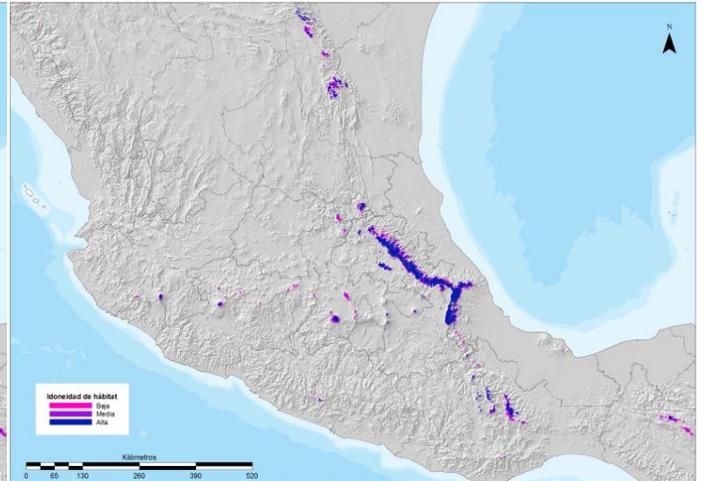
Distribución potencial de *Abies religiosa* subsp. *colimensis* (Rushforth & Narave F., H.) Silba bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 4.5 para el año 2050.



Distribución potencial de *Abies religiosa* subsp. *colimensis* (Rushforth & Narave F., H.) Silba bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 4.5 para el año 2070.



Distribución potencial de *Abies religiosa* subsp. *colimensis* (Rushforth & Narave F., H.) Silba bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 8.5 para el año 2050.



Distribución potencial de *Abies religiosa* subsp. *colimensis* (Rushforth & Narave F., H.) Silba bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 8.5 para el año 2070.

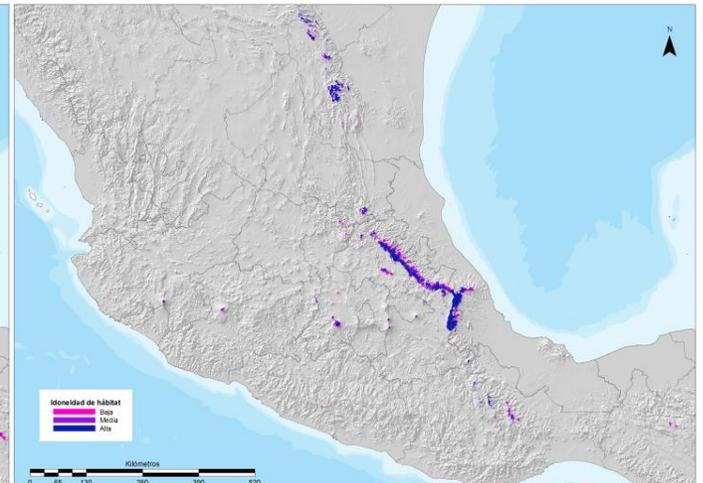
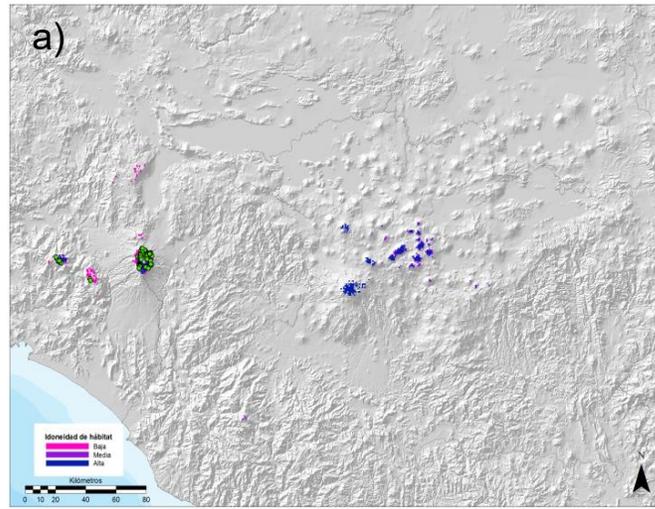


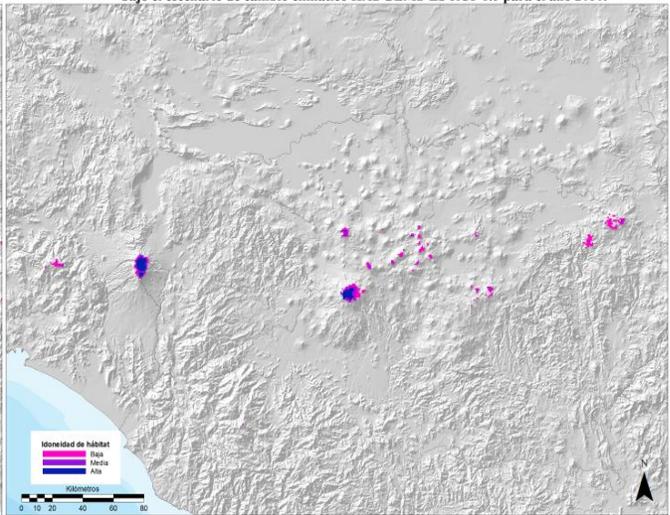
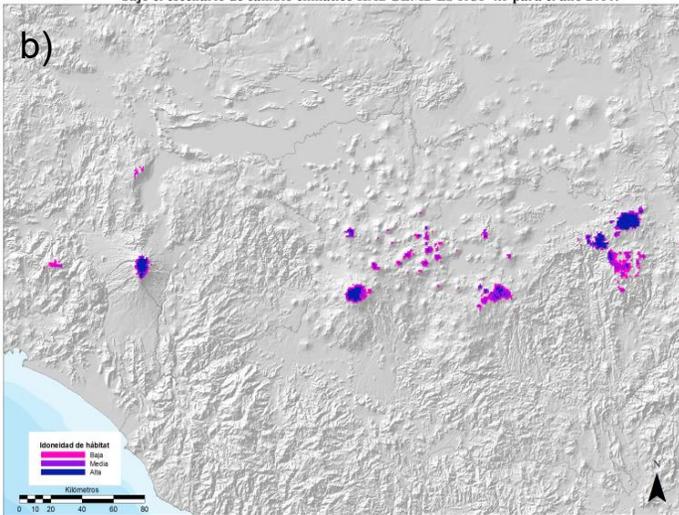
Figura 21. Distribución potencial actual (a) y a futuro para los años 2050 (b) y 2070 (c) ante los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5, para *Abies religiosa* subsp. *colimensis* en México.

Distribución potencial actual de *Abies religiosa* subsp. *colimensis* (Rushforth & Narave F., H.) Silba.



Distribución potencial de *Abies religiosa* subsp. *colimensis* (Rushforth & Narave F., H.) Silba bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 4.5 para el año 2050.

Distribución potencial de *Abies religiosa* subsp. *colimensis* (Rushforth & Narave F., H.) Silba bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 8.5 para el año 2050.



Distribución potencial de *Abies religiosa* subsp. *colimensis* (Rushforth & Narave F., H.) Silba bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 4.5 para el año 2070.

Distribución potencial de *Abies religiosa* subsp. *colimensis* (Rushforth & Narave F., H.) Silba bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 8.5 para el año 2070.

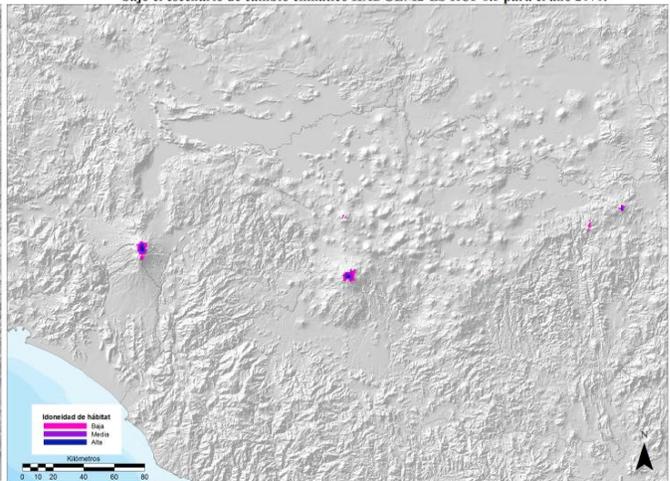
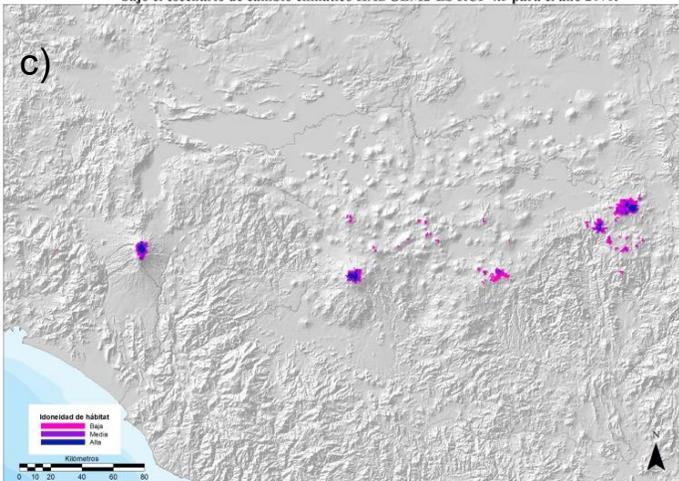


Figura 22. Distribución potencial actual (a) y para los años 2050 (b) y 2070 (c) ante los escenarios RCP4.5 y RCP8.5, para *Abies religiosa* subsp. *colimensis* en el Nevado de Colima.

***Abies flinckii* Rushforth.**

Particular oyamel, con requerimientos óptimos altos de humedad, se distribuye actualmente por la Sierra Madre del Sur y el Eje Neovolcánico. Sus áreas de idoneidad mostraron nuevos sitios en los que no se han reportado puntos de presencia para esta especie, tales como Mascota y Talpa de Allende, sin embargo, estas últimas áreas son ocupadas por *Abies jaliscana* (Martínez) Mantilla, Shalisko & A. Vázquez. Otra especie cercana perteneciente a la misma sección Grandis, a la que pertenece *A. flinckii*, lo que indica que ambas especies tienen un nicho ecológico similar, al menos con las variables climáticas y topográficas evaluadas. Los escenarios de cambio climático evidenciaron que para el 2050 se reducirá su distribución potencial entre 72 y 88%, concentrándose los hábitat idóneos en las montañas más altas del estado de Jalisco (Nevado de Colima y Manantlán) y Michoacán (volcán Tancítaro, Paricutín y cerro la Nieve). Además, en el 2070 su hábitat potencial se reducirá aún más entre un 97 y 98%, con la tendencia a desaparecer casi por completo. Los únicos sitios que funcionarían como refugios climáticos para esta especie serían el Nevado de Colima y el volcán de Tancítaro (Figura 23).

En el Nevado, *Abies flinckii* es la especie que se restringe en un rango altitudinal muy estrecho de los 2100 a los 2700 m s.n.m. Por lo que, su nicho actual se proyectó correctamente al presentar la idoneidad más alta en sitios donde se han tomado los registros de la especie. A futuro esta especie dejaría de tener las condiciones óptimas, con reducciones en su superficie de 76 y 85% para el año 2070 en ambos escenarios. Además, la idoneidad del hábitat tenderá a concentrarse en las partes más altas de la montaña, si es que esta especie pudiera colonizar estas áreas potenciales a futuro, lo cual es factible debido a su alta capacidad de producción y dispersión de las semillas a largas distancias (Williams, 2009). Finalmente, la distribución de esta especie de oyamel se verá afectada por completo en el estado de Jalisco, concentrándose en el Nevado Colima como único sitio para proteger y resguardar su hábitat (Figura 24).

***Salix paradoxa* Kunth.**

La proyección para el 2050, estima una reducción del 83 al 88% de la distribución potencial de *Salix paradoxa*. La distribución potencial se reducirá a la Faja Volcánica Transmexicana, la Sierra Madre del Sur y Sierra Madre Oriental; confinándose principalmente a los estados de Veracruz, Michoacán y Jalisco. Los escenarios para el 2070, evidencian que sus áreas

potenciales se verán drásticamente reducidas en un 90 y 92%; la capacidad de dispersión y su rápido crecimiento permitirá a la especie invadir otros ambientes de mayores elevaciones, por lo que *Salix* se concentraría en los refugios más altos de la Sierra Madre Oriental y Sierra Madre del Sur (Pico de Orizaba y Nevado de Colima) (Figura 25).

El nicho actual en el Nevado de Colima proyectó que esta especie se distribuye a elevaciones muy superiores con clima templado frío. Por lo que, ante los escenarios de cambio climático su hábitat se reduciría más de la mitad para el 2050, mientras que para el 2070 la distribución de esta especie tenderá a disminuir severamente hasta un 69%, conservando el hábitat óptimo en la cima de la montaña, con una superficie muy estrecha (Figura 26).

***Symplocos citrea* Lex. ex La Llave & Lex.**

Esta especie típica del bosque mesófilo de montaña concentró su distribución potencial actual en la Faja Volcánica Transmexicana y la Sierra Madre del Sur. En condiciones de cambio climático para el 2050 se observa una reducción muy drástica en sus áreas de idoneidad en casi toda la república, los únicos estados que presentaron una idoneidad alta son Jalisco y Michoacán. Para el 2070, la reducción proyectada será severa hasta en un 97% para el último escenario; esto lo confirma, ya que la especie presenta una dispersión restringida y su banco de semillas no son tan persistentes, ya que solo una de sus tres semillas es fértil (González-Espinosa *et al.*, 2012; Kelly *et al.*, 2016). Lo que cataloga a *Symplocos* como especie de alta montaña y muy susceptible a los cambios climáticos. Los sitios que funcionarían como refugios climáticos idóneos son el Nevado de Colima y el volcán de Tancítaro (Figura 27).

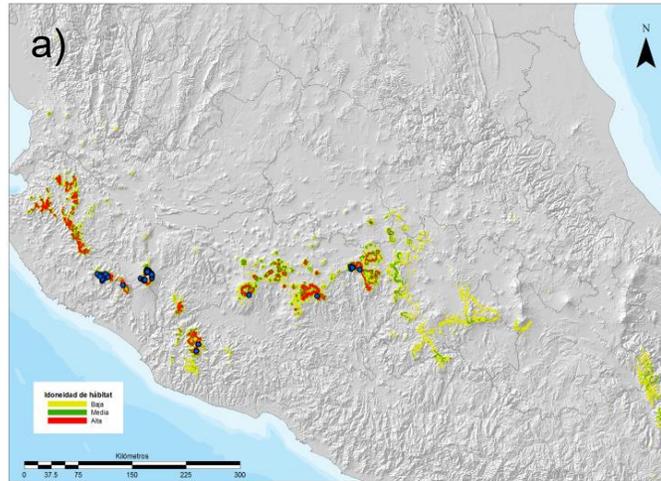
El nicho actual de *Symplocos* en el Nevado de Colima, correspondió a una distribución restringida, en un rango estrecho del gradiente altitudinal, con un porcentaje de idoneidad medio, esto pudo deberse a que los registros en el Nevado son reducidos o bien, los rangos que presenta el gradiente son medio óptimos para la especie. Los modelos mostraron una gran reducción en todos los escenarios para el 2050 y 2070, de hasta un 81% de la superficie actual. Este patrón delimitó que ante el cambio climático los porcentajes de idoneidad se concentrarán en la parte más alta del Nevado de Colima y la reducción total de su distribución en las montañas aledañas (Figura 28).

***Zinowiewia concinna* Lundell.**

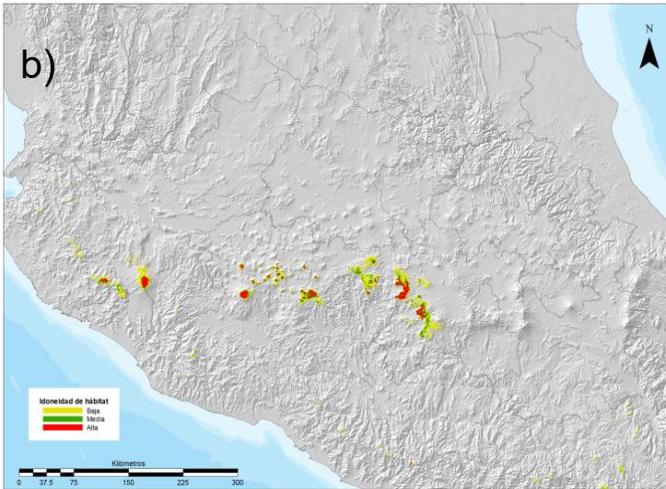
El mapa de distribución potencial actual concentró sus áreas de idoneidad a lo largo de la Sierra Madre del Sur y el Eje Neovolcánico. La mayor probabilidad de presencia de la especie se ubicó en los estados de Jalisco (con distribución en los bosques mesófilos de Mascota, Talpa de Allende, Manantlán, Nevado de Colima y el cerro de Pihuamo), y Michoacán (Coalcomán de Vázquez y el volcán de Tancítaro). En condiciones de cambio climático para el 2050, la especie mostró una reducción hasta del 51% para el RCP 8.5 muy notable en sus áreas de idoneidad donde evidencia que su hábitat potencial se fragmentará drásticamente hasta concentrarse únicamente en los sitios con idoneidad alta en volcán de Tancítaro y con probabilidades medias para el Nevado de Colima. Para el 2070, con reducciones de hasta un 86% su hábitat potencial quedará concentrado principalmente en la cima de las montañas del volcán de Tancítaro y Nevado de Colima, por lo que para encontrar idoneidad de hábitat alta esta especie necesitaría inmigrar a gradientes muy superiores a los que actualmente se distribuye (Figura 29).

Su distribución en el Nevado se encuentra restringida al gradiente altitudinal del bosque mesófilo presente solo en la vertiente sur, donde comparte una probabilidad alta junto con la Sierra de Manantlán, Sierra de Cacoma y el Cerro de Pihuamo. Ante los escenarios, para el año 2050 se estima que su nicho ecológico se recorra a mayores elevaciones del gradiente, lo que si se vio afectado fue la probabilidad de idoneidad del hábitat, para ambos escenarios (RCP 4.5 y 8.5) presentó probabilidades bajas y medias en todas sus áreas de distribución potencial actuales. Ante el cambio proyectado para el 2070, la especie reducirá su área de distribución potencial en un 50%. La viabilidad media que se presentó en los escenarios anteriores (2050) cambió a alta idoneidad de hábitat para el año 2070; sin embargo, las regiones aledañas de distribución potencial de la especie se extinguirán por completo y solo podrán permanecer sus hábitats potenciales del Nevado de Colima, sin cubrir por completo la cima de la montaña. Lo que indica que esta especie podría colonizar estas áreas por su rápido desarrollo y alta regeneración, solo que se limitaría a áreas específicas debido a que sus semillas no tienen una alta capacidad de dispersión a larga distancia (Santiago-Pérez *et al.*, 2009) (Figura 30).

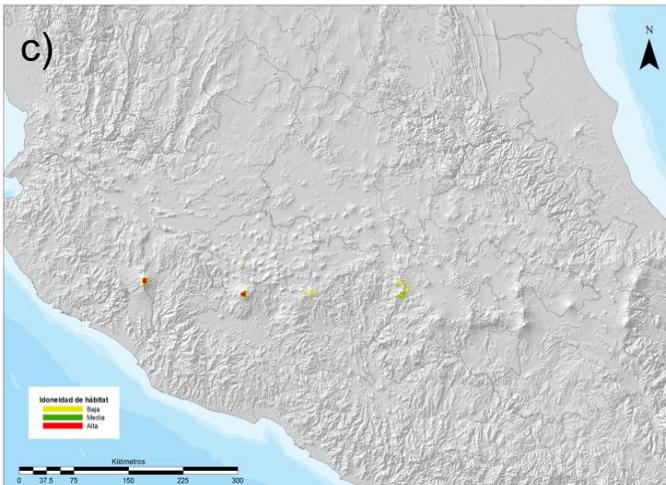
Distribución potencial actual de *Abies finckii* Rushforth.



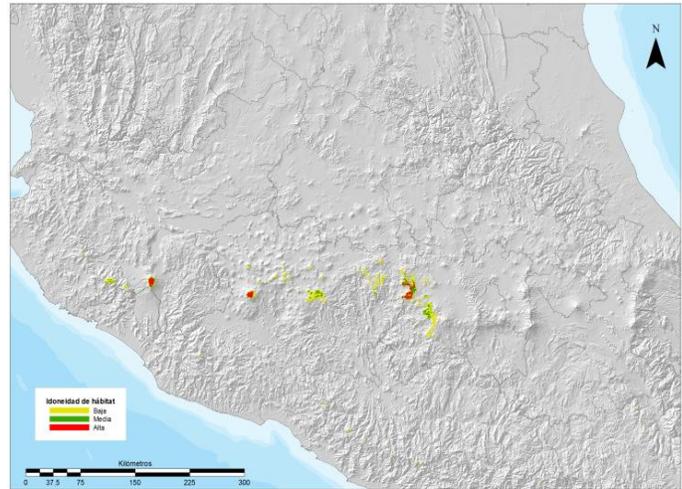
Distribución potencial de *Abies finckii* Rushforth bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 4.5 para el año 2050.



Distribución potencial de *Abies finckii* Rushforth bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 4.5 para el año 2070.



Distribución potencial de *Abies finckii* Rushforth bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 8.5 para el año 2050.



Distribución potencial de *Abies finckii* Rushforth bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 8.5 para el año 2070.

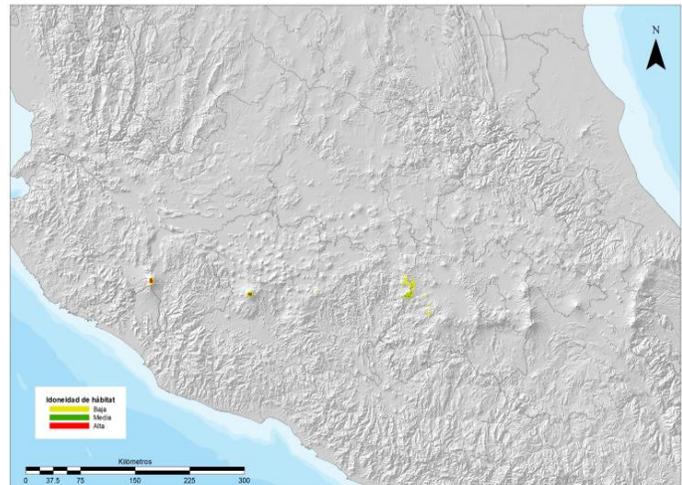
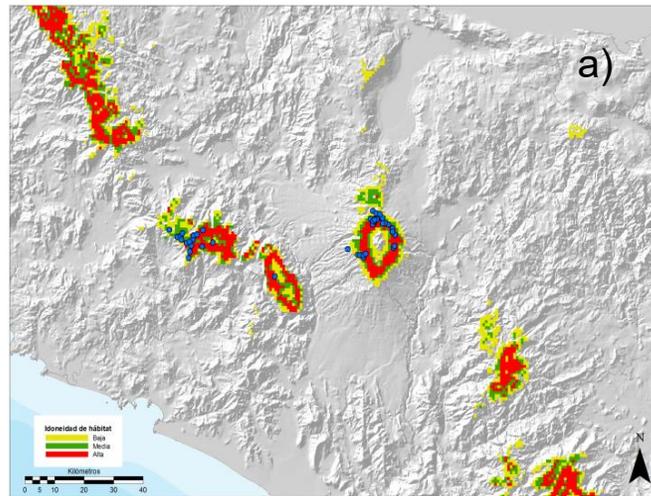
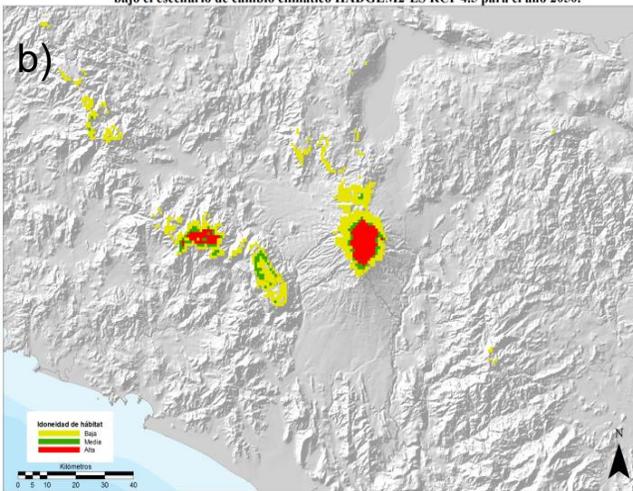


Figura 23. Distribución potencial actual (a) y a futuro para los años 2050 (b) y 2070 (c) ante los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5, para *Abies finckii* en México.

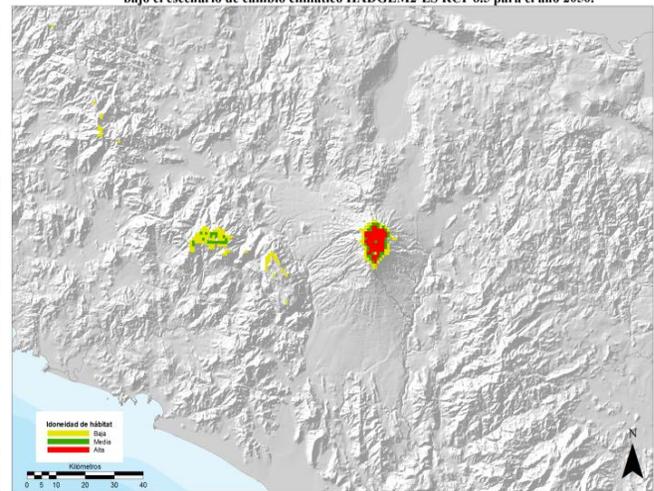
Distribución potencial actual de *Abies flinckii* Rushforth.



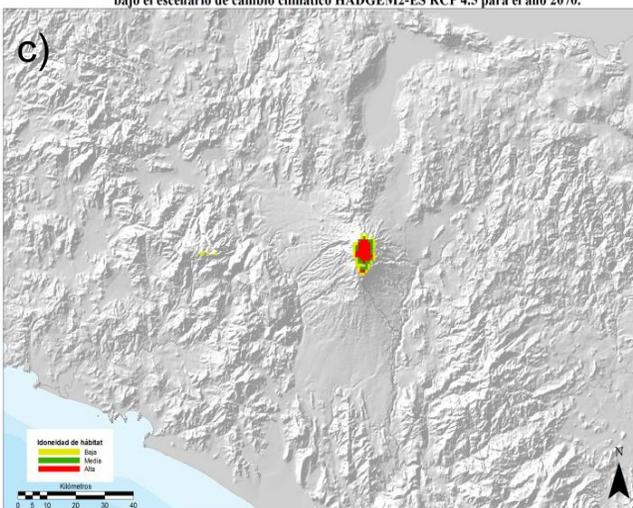
Distribución potencial de *Abies flinckii* Rushforth bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 4.5 para el año 2050.



Distribución potencial de *Abies flinckii* Rushforth bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 8.5 para el año 2050.



Distribución potencial de *Abies flinckii* Rushforth bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 4.5 para el año 2070.



Distribución potencial de *Abies flinckii* Rushforth bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 8.5 para el año 2070.

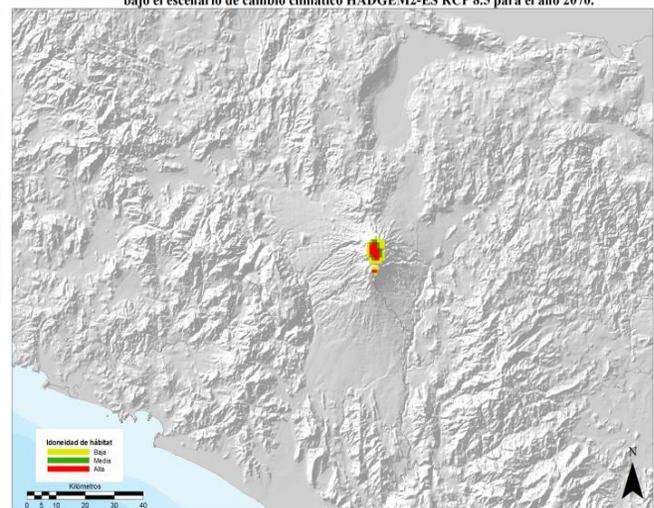
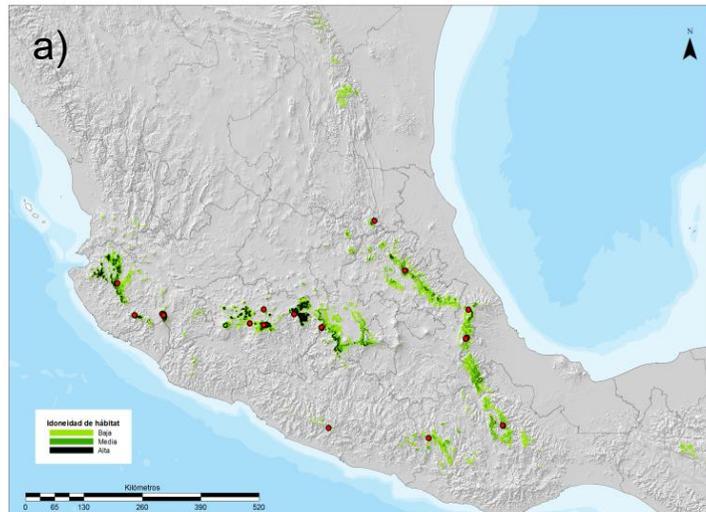


Figura 24. Distribución potencial actual (a) y a futuro para los años 2050 (b) y 2070 (c) ante los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5, para *Abies flinckii* en el Nevado de Colima.

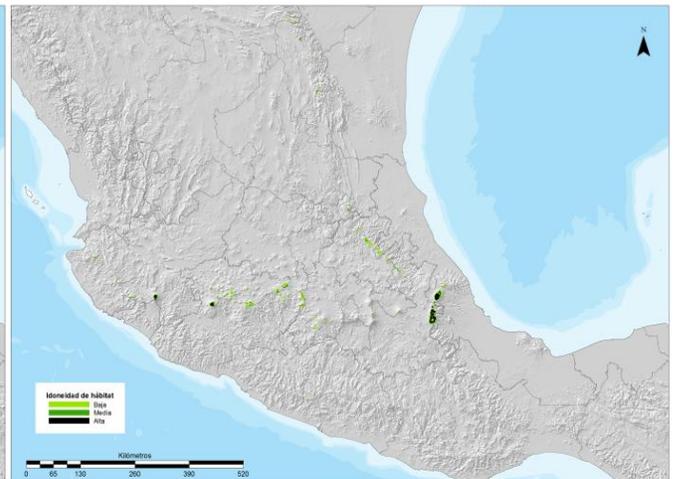
Distribución potencial actual de *Salix paradoxa* Kunth.



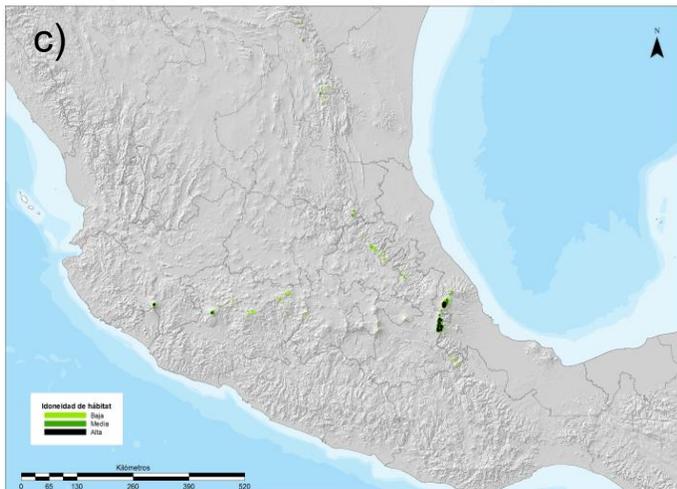
Distribución potencial de *Salix paradoxa* Kunth bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 4.5 para el año 2050.



Distribución potencial de *Salix paradoxa* Kunth bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 8.5 para el año 2050.



Distribución potencial de *Salix paradoxa* Kunth bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 4.5 para el año 2070.



Distribución potencial de *Salix paradoxa* Kunth bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 8.5 para el año 2070.

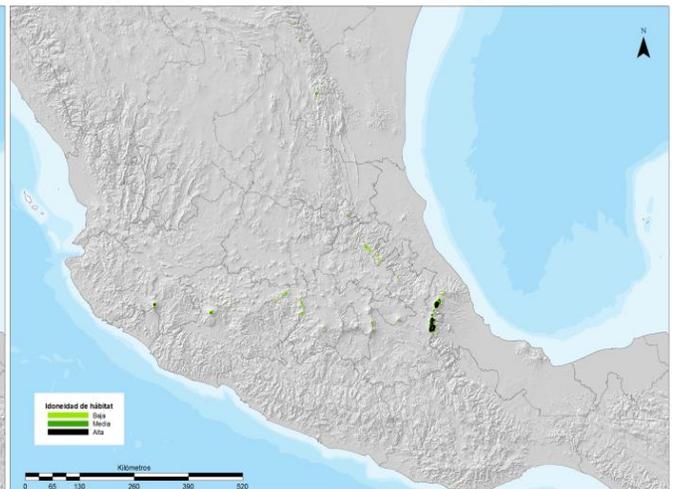
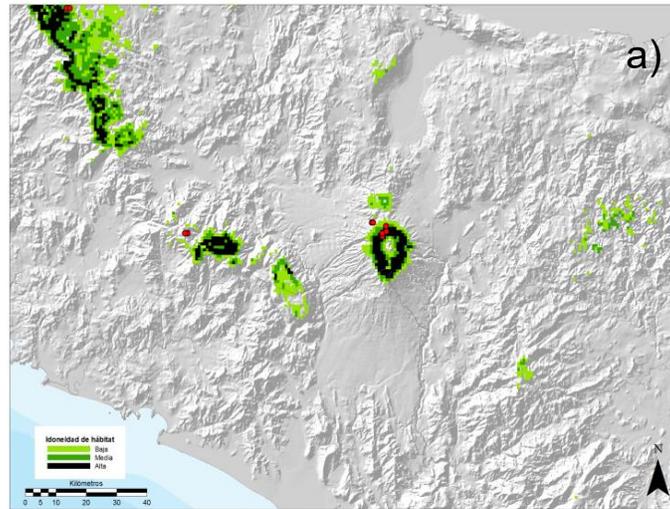
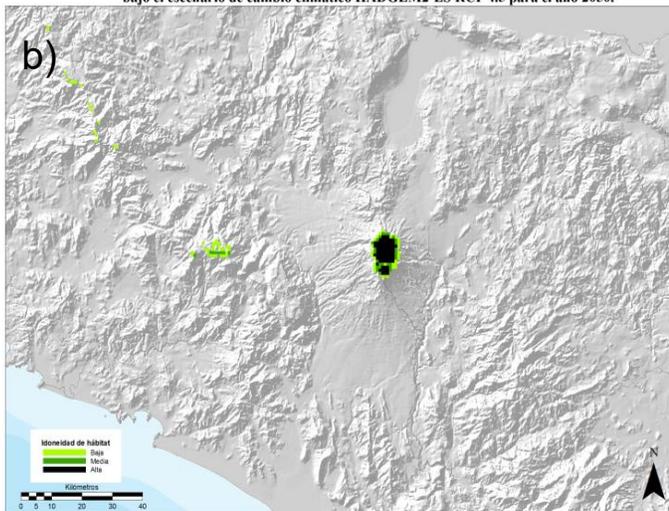


Figura 25. Distribución potencial actual (a) y a futuro para los años 2050 (b) y 2070 (c) ante los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5, para *Salix paradoxa* en México.

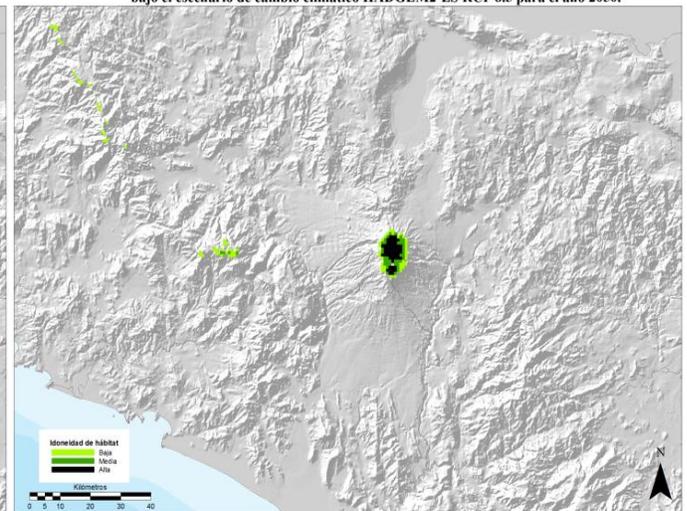
Distribución potencial actual de *Salix paradoxa* Kunth.



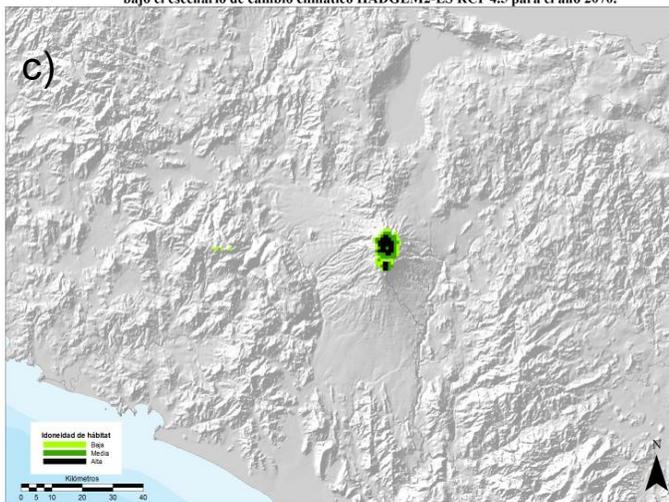
Distribución potencial de *Salix paradoxa* Kunth bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 4.5 para el año 2050.



Distribución potencial de *Salix paradoxa* Kunth bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 8.5 para el año 2050.



Distribución potencial de *Salix paradoxa* Kunth bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 4.5 para el año 2070.



Distribución potencial de *Salix paradoxa* Kunth bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 8.5 para el año 2070.

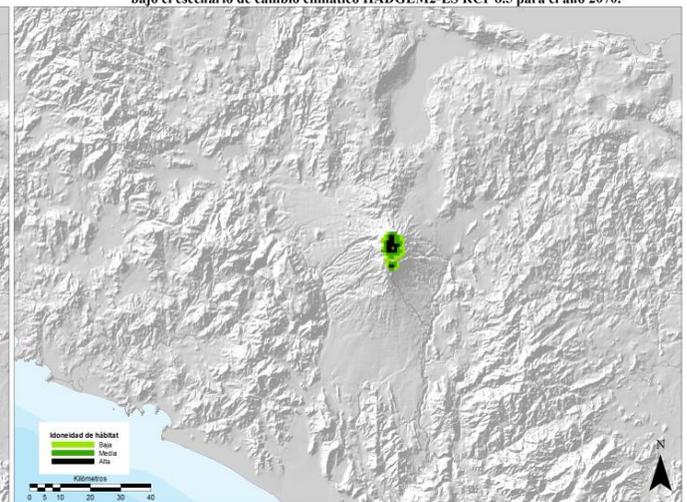
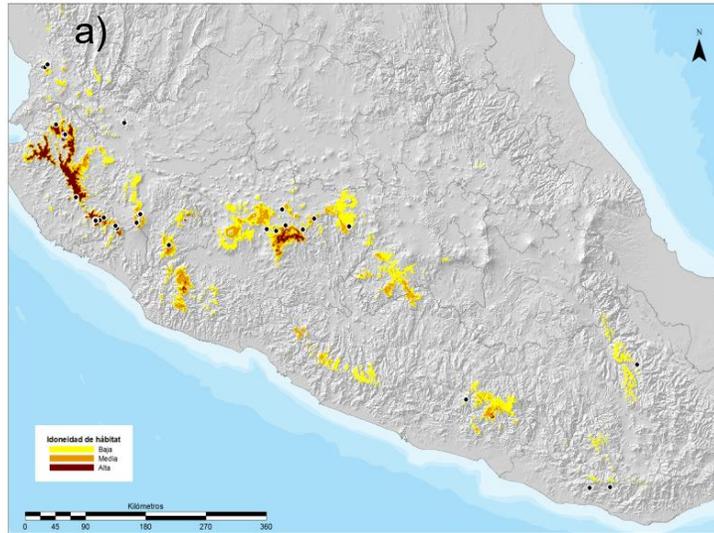
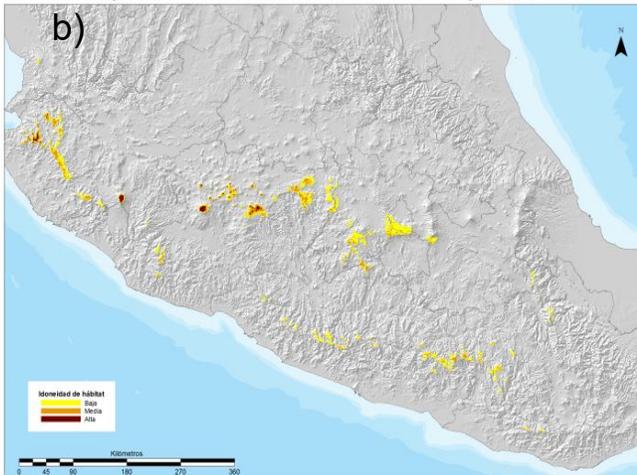


Figura 26. Distribución potencial actual (a) y a futuro para los años 2050 (b) y 2070 (c) ante los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5, para *Salix paradoxa* en el Nevado de Colima.

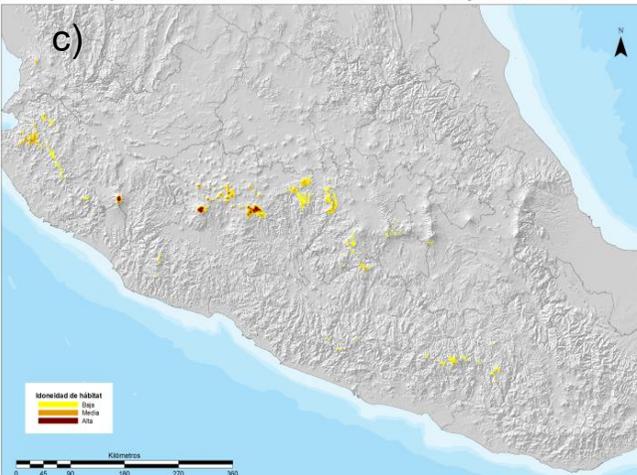
Distribución potencial actual de *Symplocos citrea* Lex. ex La Llave & Lex



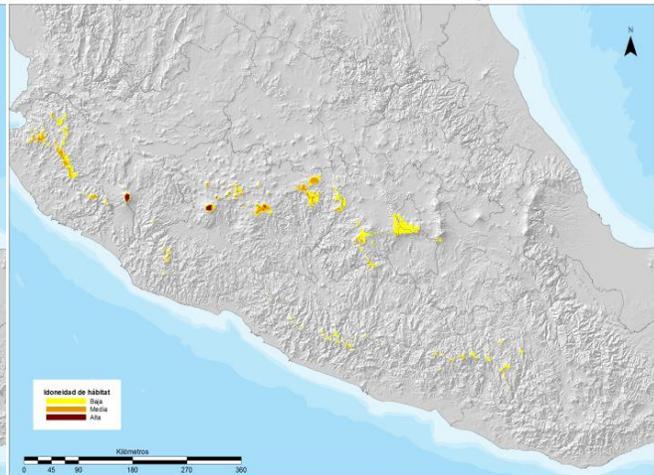
Distribución potencial de *Symplocos citrea* Lex. ex La Llave & Lex bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 4.5 para el año 2050.



Distribución potencial de *Symplocos citrea* Lex. ex La Llave & Lex bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 4.5 para el año 2070.



Distribución potencial de *Symplocos citrea* Lex. ex La Llave & Lex bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 8.5 para el año 2050.



Distribución potencial de *Symplocos citrea* Lex. ex La Llave & Lex bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 8.5 para el año 2070.

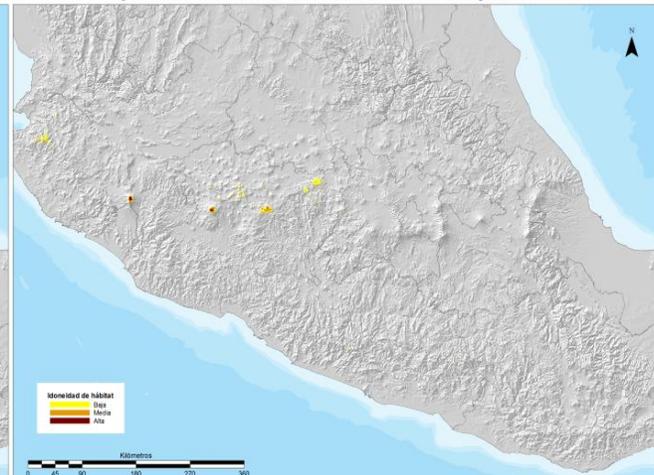
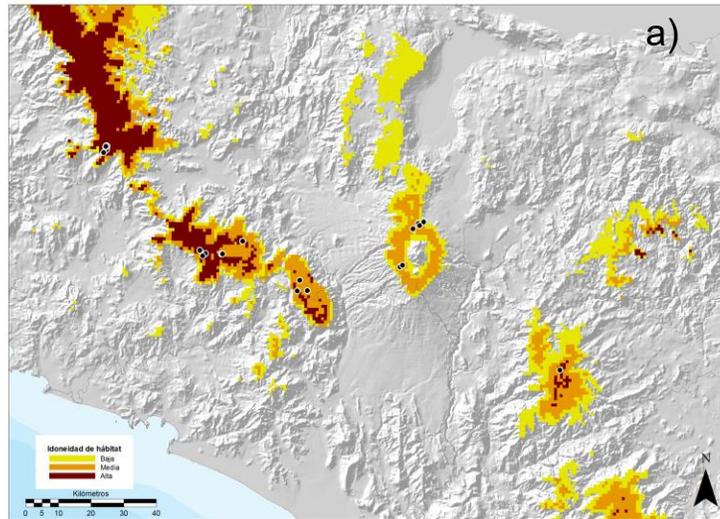
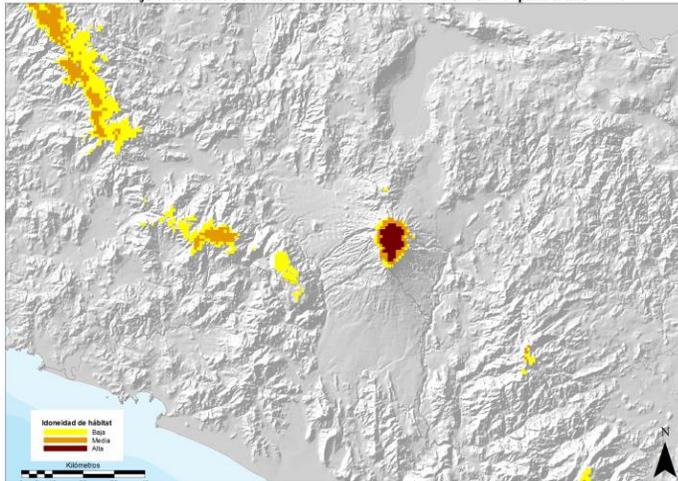


Figura 27. Distribución potencial actual (a) y a futuro para los años 2050 (b) y 2070 (c) ante los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5, para *Symplocos citrea* en México.

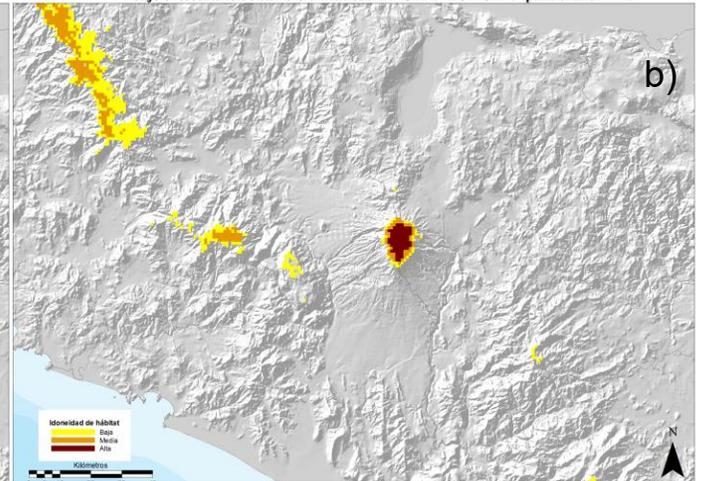
Distribución potencial actual de *Symplocos citrea* Lex. ex La Llave & Lex.



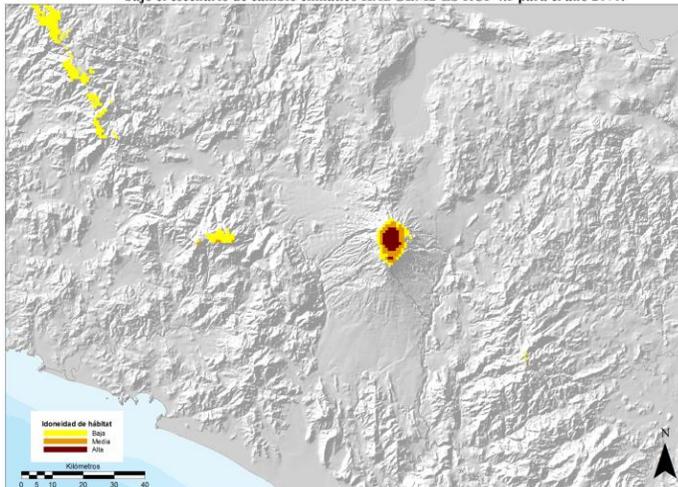
Distribución potencial de *Symplocos citrea* Lex. ex La Llave & Lex
bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 4.5 para el año 2050.



Distribución potencial de *Symplocos citrea* Lex. ex La Llave & Lex
bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 8.5 para el año 2050.



Distribución potencial de *Symplocos citrea* Lex. ex La Llave & Lex
bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 4.5 para el año 2070.



Distribución potencial de *Symplocos citrea* Lex. ex La Llave & Lex
bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 8.5 para el año 2070.

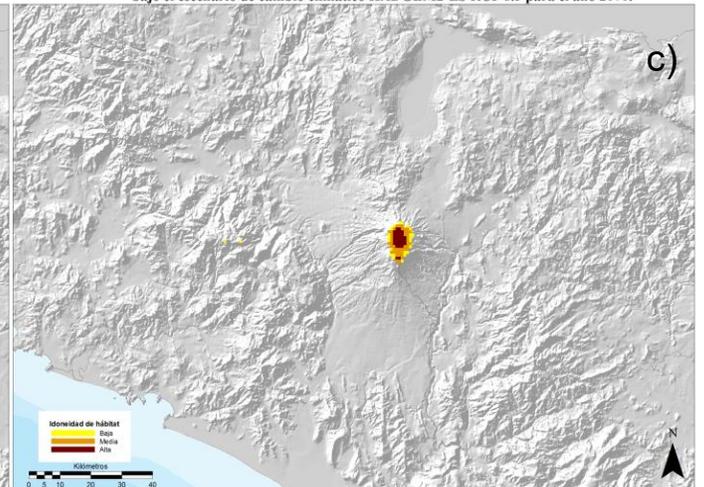
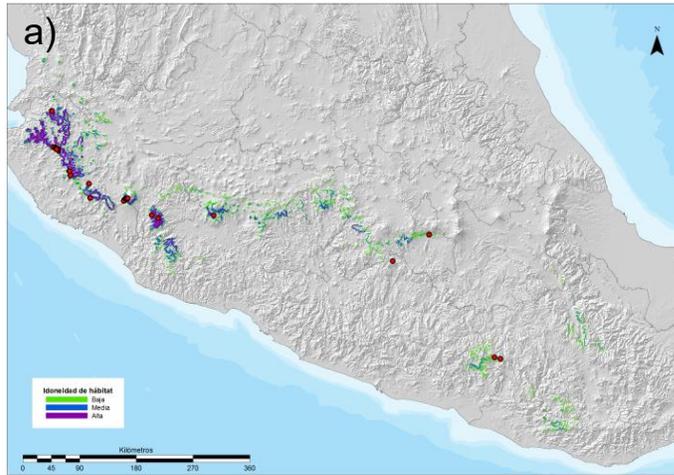
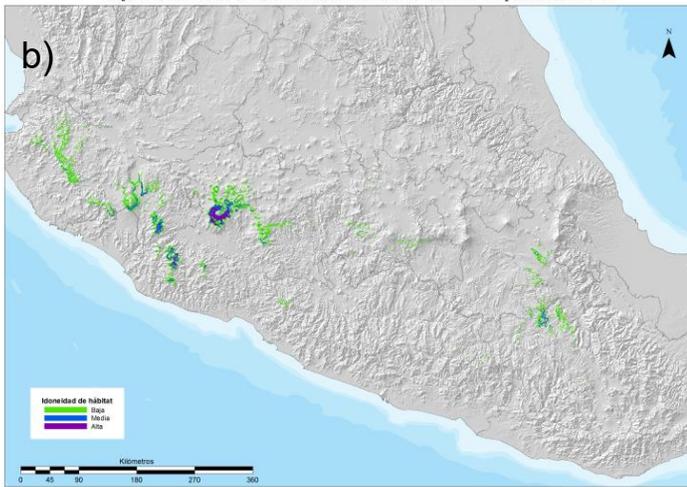


Figura 28. Distribución potencial actual (a) y a futuro para los años 2050 (b) y 2070 (c) ante los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5, para *Symplocos citrea* en el Nevado de Colima.

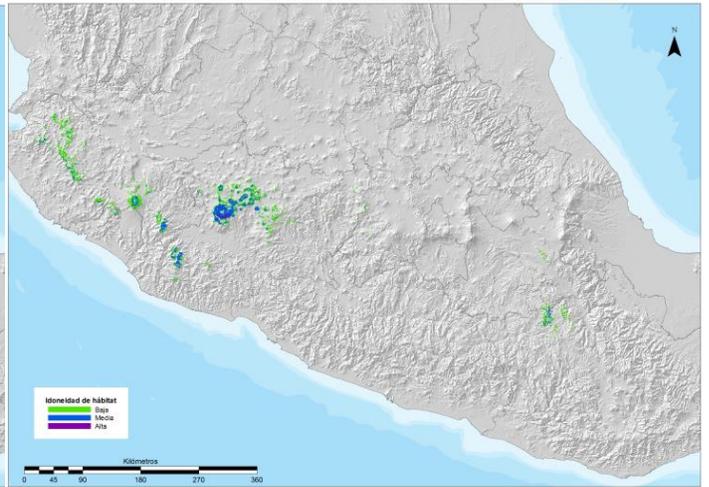
Distribución potencial actual de *Zinowiewia concinna* Landell.



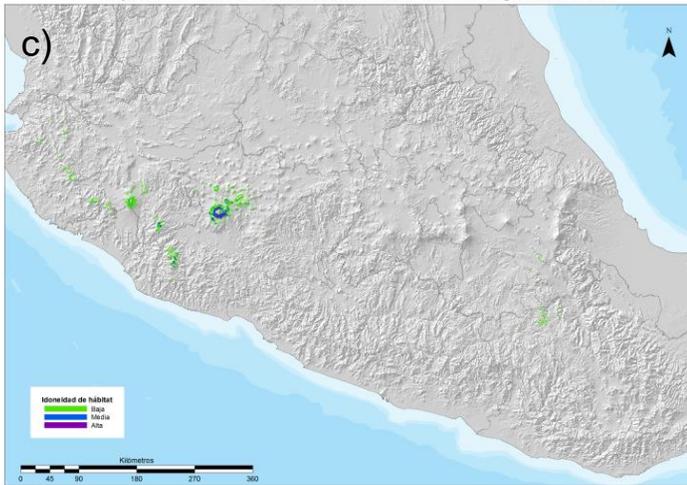
Distribución potencial de *Zinowiewia concinna* Landell bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 4.5 para el año 2050.



Distribución potencial de *Zinowiewia concinna* Landell bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 8.5 para el año 2050.



Distribución potencial de *Zinowiewia concinna* Landell bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 4.5 para el año 2070.



Distribución potencial de *Zinowiewia concinna* Landell bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 8.5 para el año 2070.

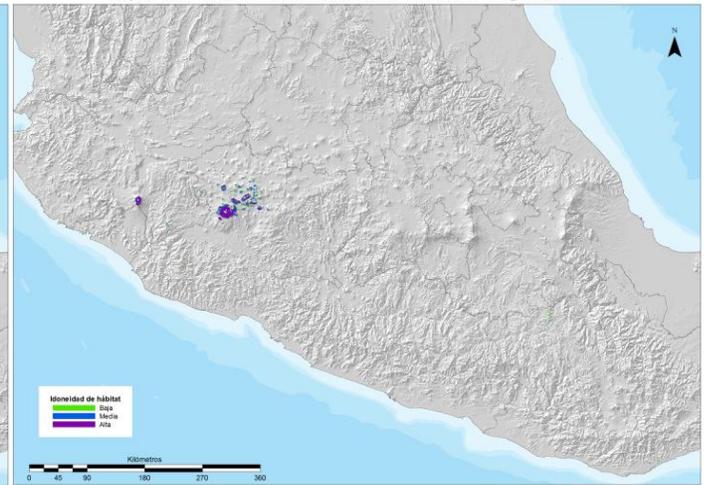
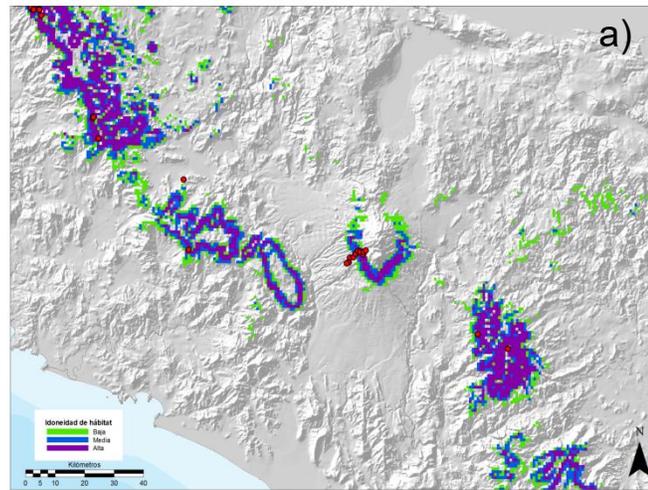
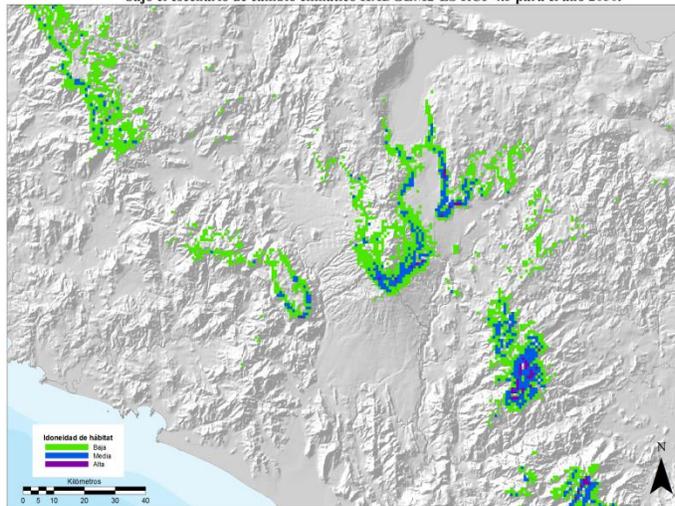


Figura 29. Distribución potencial actual (a) y a futuro para los años 2050 (b) y 2070 (c) ante los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5, para *Zinowiewia concinna* en México.

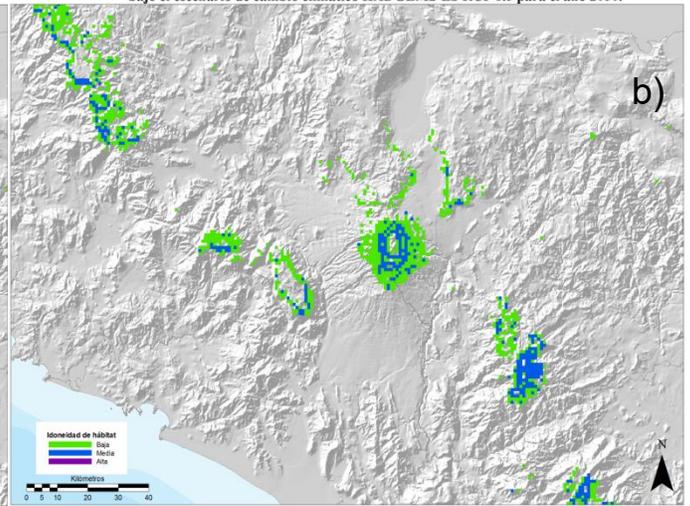
Distribución potencial actual de *Zinowiewia concinna* Lundell.



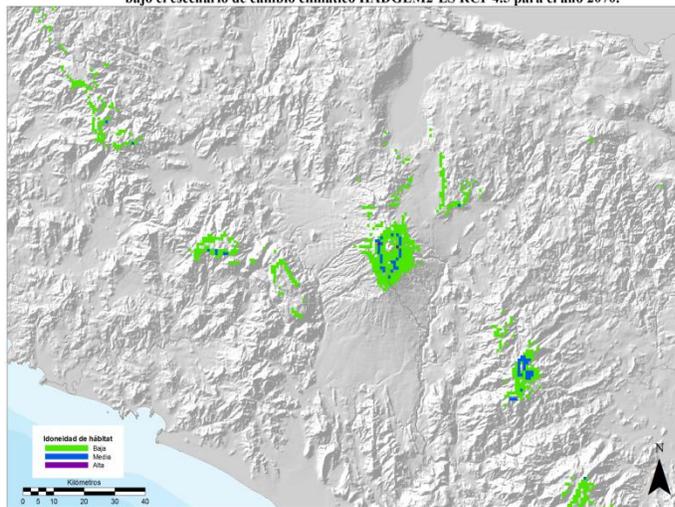
Distribución potencial de *Zinowiewia concinna* Lundell bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 4.5 para el año 2050.



Distribución potencial de *Zinowiewia concinna* Lundell bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 8.5 para el año 2050.



Distribución potencial de *Zinowiewia concinna* Lundell bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 4.5 para el año 2070.



Distribución potencial de *Zinowiewia concinna* Lundell bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 8.5 para el año 2070.

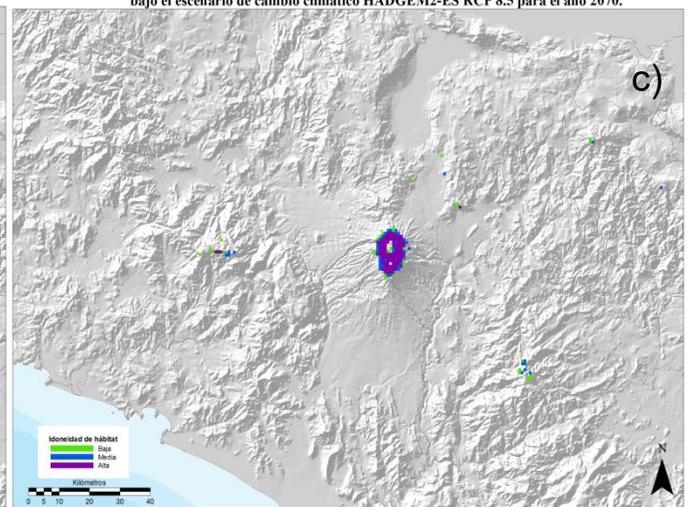


Figura 30. Distribución potencial actual (a) y a futuro para los años 2050 (b) y 2070 (c) ante los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5, para *Zinowiewia concinna* en el Nevado de Colima.

***Piper hispidum* Sw.**

Fue la única especie con hábito arbustivo que se consideró. Los modelos del nicho ecológico mostraron que actualmente es una especie de amplia distribución presente desde la Sierra Madre Oriental, Sierra Madre del Sur, Faja Volcánica Transmexicana, hasta la Sierra Juárez de la Sierra Madre Oriental y la Sierra Madre de Chiapas, con idoneidad de hábitat alta en la mayoría de su distribución en las franjas montañosas. Al proyectar su nicho ecológico ante escenarios de cambio climático para el 2050 se evidencia una reducción en su distribución potencial mucho menor si se compara con la de las otras especies. Sin embargo, su superficie se ve afectada en un 45 a 64%, con reducciones severas en la Sierra Madre Oriental, Sierra Juárez de Oaxaca y la Sierra de Chiapas; el hábitat potencial más idóneo se concentraría en las montañas de la Sierra Madre del Sur. La distribución potencial de *Piper hispidum* para el 2070 disminuirá más de la mitad en el territorio mexicano, el RCP 8.5 exhibe que la Sierra Madre del Sur fungiría como refugio a esta especie, debido a que la reducción de su superficie fue mucho mayor para la Sierra Madre Oriental, la Sierra Juárez de Oaxaca y Sierra Madre de Chiapas, en donde no quedarían más que reducidos archipiélagos de sus poblaciones distribuidos en las montañas más húmedas de Veracruz y Oaxaca. Lo contrario se estima para la otra vertiente, la del Pacífico, donde la idoneidad del hábitat se mantendría en las montañas de Colima, Jalisco y Michoacán (Figura 31).

En el Nevado de Colima, *Piper hispidum* se presentó en el rango altitudinal de 1200-1400 m s.n.m en vegetación de bosque mesófilo y su ecotonía con el bosque tropical subcaducifolio, con idoneidad media. Para todos los escenarios de cambio climático (RCP 4.5 y 8.5) para los años 2050 y 2070, *Piper hispidum* aumentará su hábitat potencial desde un 52 a un 91 %, lo que indica que esta especie tenderá a colonizar áreas desocupadas por otras especies, en las que se estima una reducción de hábitat. Esto aunado a la alta capacidad de dispersión de este arbusto por zoocoria, rápido crecimiento, semillas persistentes, capacidad de rebrote y alta plasticidad, ayudará a que esta especie sea favorecida ante las proyecciones futuras en lugar de ser vulnerable (Fleming, 2004) (Figura 32).

***Carpinus caroliniana* Walter.**

Especie típica del bosque mesófilo de montaña y del bosque templado caducifolio, se encuentra ampliamente distribuido en la república mexicana con una delimitada superficie óptima situada en la Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental y la Sierra Madre del

Sur, con probabilidad de hábitat sub-óptimo se presenta en áreas de la Sierra de Juárez en Oaxaca, Sierra Madre de Chiapas y en la Faja Volcánica Transmexicana. Al modelizar el efecto del cambio climático en su nicho ecológico se observó una tendencia a una reducción extrema en su proyección geográfica de distribución potencial, ya que se proyectó una reducción parcial y total en todas las regiones montañosas de la vertiente del Pacífico, caso contrario con las montañas de la vertiente del Golfo de México, donde mostró que la Sierra Madre Oriental le servirá a la especie como refugio ante estas condiciones adversas, con idoneidad de hábitat alta (Figura 33).

En el Nevado de Colima, *Carpinus caroliniana* se distribuye actualmente en las partes medias del gradiente altitudinal con probabilidad de idoneidad de hábitat alta. En particular es la especie que se presentó en sitios con mayor precipitación y humedad. Ante los escenarios futuros de cambio climático la especie dejará de tener las condiciones óptimas para su permanencia, sus áreas subóptimas se irán disminuyendo para el 2050 en ambos escenarios (RCP 4.5 y 8.5), y para el 2070 en el RCP 4.5 su superficie sería casi nula y se concentraría en las partes más altas de la montaña con una diminuta superficie, y bajo el RCP 8.5 tenderá a extinguirse por completo no solo en el Nevado, sino también en todas las montañas de Sierra Madre del Sur (Figura 34).

***Quercus acutifolia* Née.**

Es la especie con una distribución más amplia en los rangos altitudinales intermedios de la vertiente suroeste del Nevado de Colima, debido a que es una especie típica de bosques mesófilos de montaña. El modelo de nicho ecológico proyectó que esta especie presenta hábitat idóneo amplio en varias cordilleras del occidente y sur de México, como son: la Sierra Madre del Sur, Faja Volcánica Transmexicana, Sierra de Juárez y la Sierra Madre de Chiapas. Su distribución potencial se reducirá para el 2050 entre un 68 y 78 %, donde la probabilidad de idoneidad de hábitat potencial más alta se concentrará en Guerrero, Oaxaca, Michoacán y Jalisco. Mientras que para el 2070 se proyectó una disminución de su hábitat en un 75 al 88 %, por lo que su distribución tenderá a confinarse en las montañas más altas y húmedas de la Sierra Madre del Sur (Figura 35).

En el Nevado de Colima su nicho ecológico actual se distribuye en la parte media del gradiente altitudinal, con idoneidad óptima y subóptima. El modelo de nicho ecológico proyectó que la idoneidad óptima se concentrará en la Sierra de Manantlán, Sierra de Cacoma

y el Cerro de Pihuamo. Esta especie será tolerante a los cambios previstos por los escenarios ante el cambio climático; se prevé que para el 2050 las áreas de hábitat óptimo se incrementen en las partes medias y altas, con reducciones en las montañas aledañas. En cambio, para el 2070 el incremento será menor y las áreas de idoneidad se encontrarán dispersas en pequeños archipiélagos; esto se sustenta, ya que esta especie tiene alta capacidad competitiva, capacidad intermedia de dispersión y tolerancia a la sombra, alta capacidad reproductiva y de rebrote, y cierta amplitud ecológica, por lo que su nicho se mantendría casi intacto ante estas condiciones (González-Rodríguez, 2015) (Figura 36).

***Podocarpus matudae* Lundell**

Esta especie tiende a crecer en condiciones particulares, ya que es una planta especializada, es decir es una especie selectiva con el medio donde se desarrolla. Con base a nuestros resultados, *Podocarpus matudae* presentó una superficie muy restringida en el Nevado de Colima, pero amplia en la república mexicana. Los modelos de nicho ecológico ante los cuatro escenarios futuros de cambio climático utilizados señalaron que su distribución potencial no se verá amenazada, tan solo presentará decrementos en la Sierra Madre Occidental, Sierra de Juárez de Oaxaca y la Sierra de Chiapas (Figura 37).

En el Nevado de Colima los escenarios de cambio climático señalan que la especie podría verse beneficiada, con proyecciones al 2050 su superficie aumentaría de un 58 a 51% con idoneidad de hábitat subóptimo, ya que la mayor probabilidad se concentraría en las montañas de Manantlán, Cacoma y el Cerro de Pihuamo. En el escenario para el año 2070 se estima que esta especie se mantendría con dificultades con un hábitat subóptimo en el Nevado de Colima y las altas probabilidades se concentrarían en la Sierra de Manantlán, Cacoma y el Cerro de Pihuamo (Figura 38).

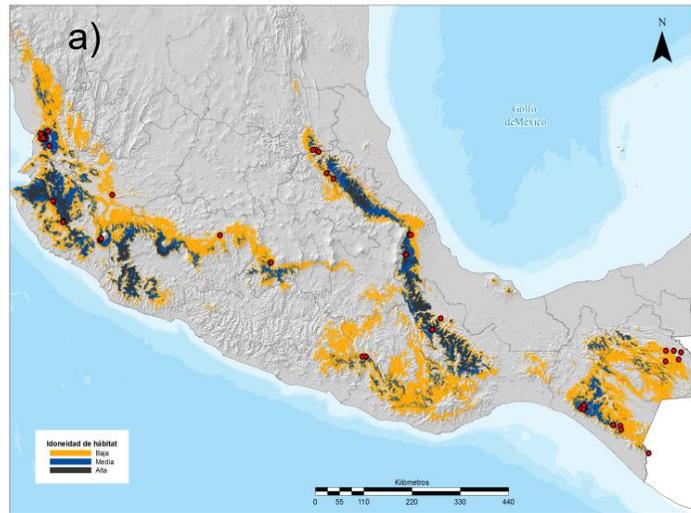
***Tilia americana* var. *mexicana* (Schltdl.) Hardin.**

Los modelos del nicho ecológico mostraron que la distribución potencial actual de esta especie se concentra principalmente en la Sierra Madre Occidental, Sierra Madre del Sur, Faja Volcánica Transmexicana y Sierra Madre Oriental. Los escenarios futuros de cambio climático sugieren que, para el año 2050, esta distribución se reducirá drásticamente entre 77 y 84 % y los hábitats óptimos se restringirán en las montañas de Jalisco, en el Nevado de Colima, Michoacán (volcán de Tancítaro y Cerro San Andrés) y el Cerro Tepeco en Hidalgo. En ambos escenarios del año 2070 se proyectó que la distribución potencial de la especie

disminuirá en un 87 % y los hábitats óptimos serían aún más estrechos en las partes más altas de las montañas del Nevado de Colima, el Cerro Tepeco, la Sierra Madre Oriental de Veracruz y Cerro el Tejocote (Querétaro), que serían los únicos sitios que preserven un hábitat idóneo. En esta especie la dispersión de su semilla (anemócora) y su germinación será una limitante si no cuenta con las condiciones óptimas, por lo que su permanencia y distribución bajo los escenarios futuros de cambio climático se verían afectadas para algunas regiones (Zurita-Valencia *et al.*, 2014) (Figura 39).

En el Nevado de Colima esta especie dominó en el bosque mesófilo, por lo que su distribución potencial se delimitó a una franja altitudinal con porcentajes de probabilidad alta. Los escenarios del cambio climático proyectaron que *Tilia americana* var. *mexicana* tenderá a inmigrar a altitudes superiores para mantener su permanencia, con una marcada disminución del hábitat en las zonas aledañas al Nevado de Colima. Con base en los modelos de nicho ecológico se estima que esta montaña funcionaría como refugio para esta especie ante el cambio climático, pese a que el escenario para el año 2070 mostró que la mayor idoneidad de hábitat está en la cima de la montaña, la superficie que éste representa es muy pequeña y por tanto, su distribución se encontrará fragmentada y muy estrecha (Figura 40).

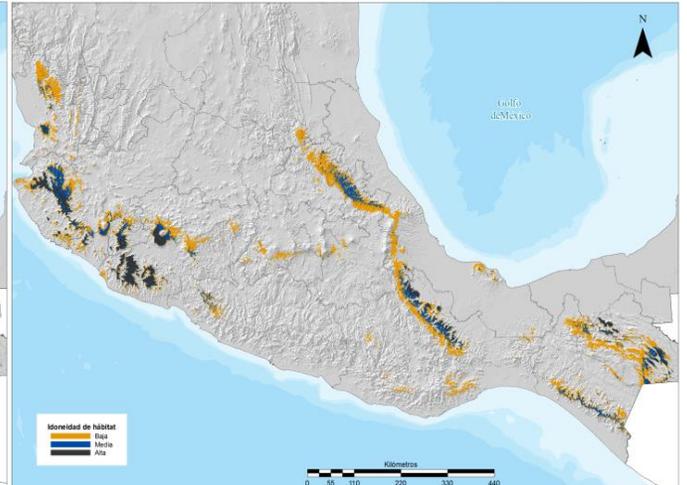
Distribución potencial actual de *Piper hispidum* Sw.



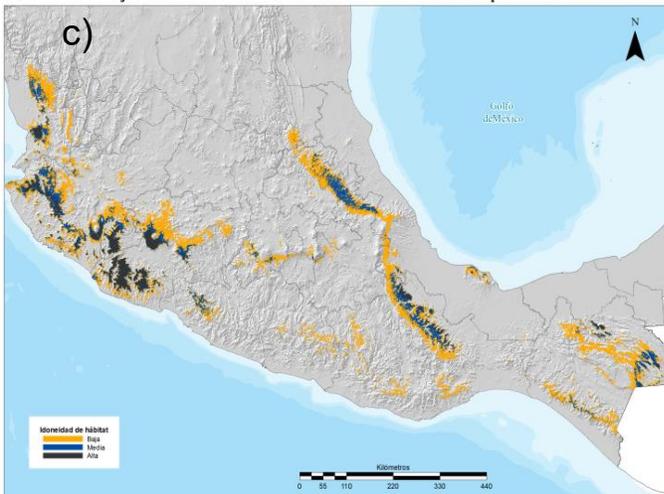
Distribución potencial de *Piper hispidum* Sw
bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 4.5 para el año 2050.



Distribución potencial de *Piper hispidum* Sw
bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 8.5 para el año 2050.



Distribución potencial de *Piper hispidum* Sw
bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 4.5 para el año 2070.



Distribución potencial de *Piper hispidum* Sw
bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 8.5 para el año 2070.

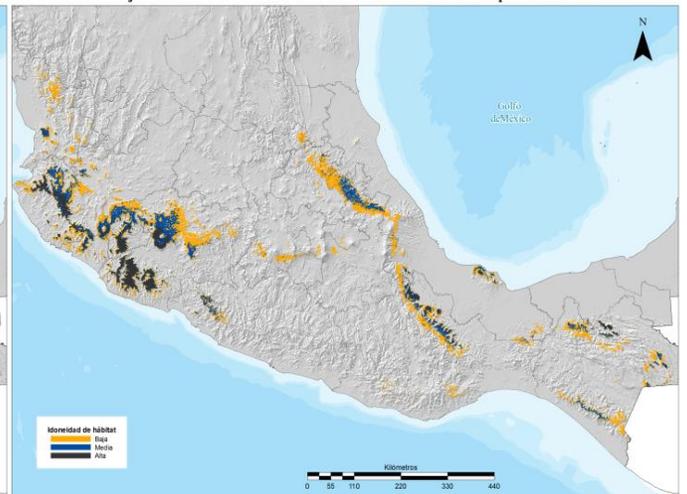
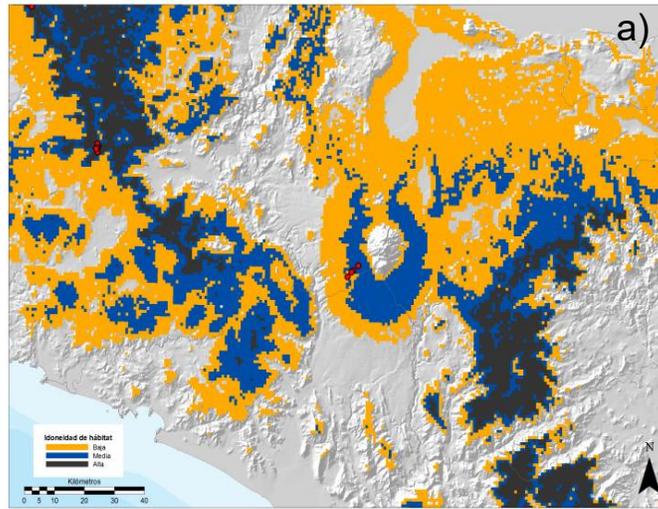
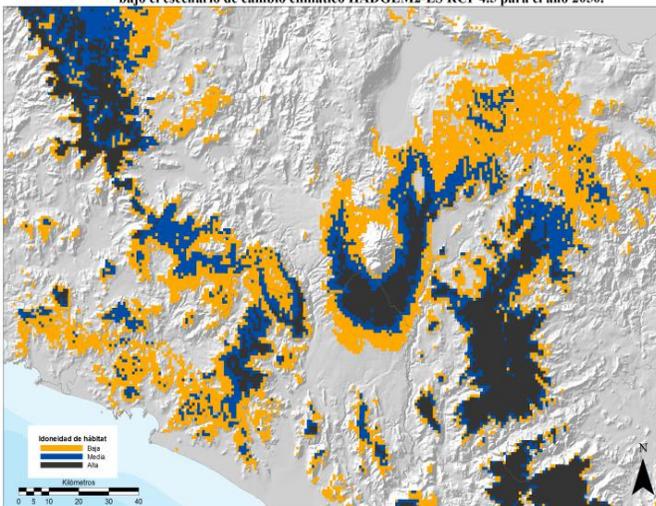


Figura 31. Distribución potencial actual (a) y a futuro para los años 2050 (b) y 2070 (c) ante los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5, para *Piper hispidum* en México.

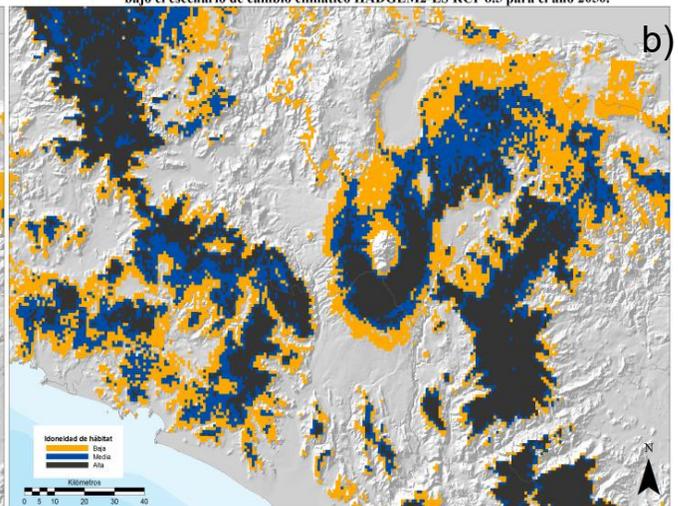
Distribución potencial actual de *Piper hispidum* Sw.



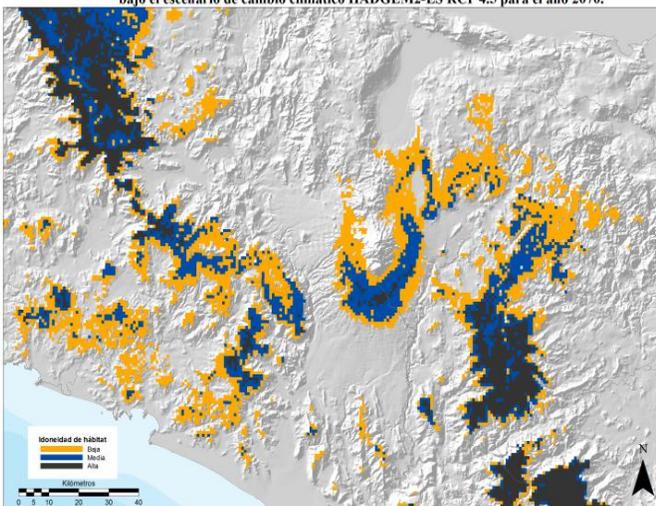
Distribución potencial de *Piper hispidum* Sw bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 4.5 para el año 2050.



Distribución potencial de *Piper hispidum* Sw bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 8.5 para el año 2050.



Distribución potencial de *Piper hispidum* Sw bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 4.5 para el año 2070.



Distribución potencial de *Piper hispidum* Sw bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 8.5 para el año 2070.

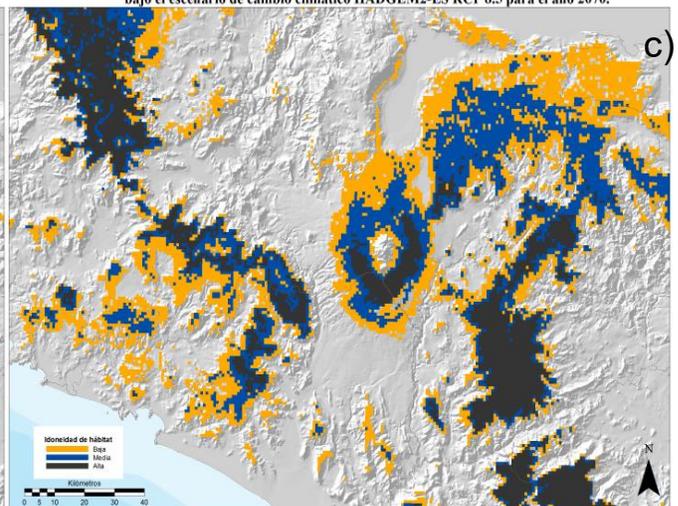
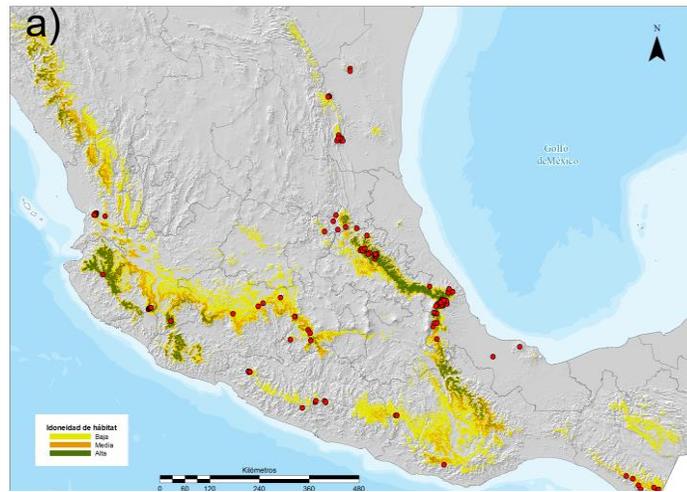
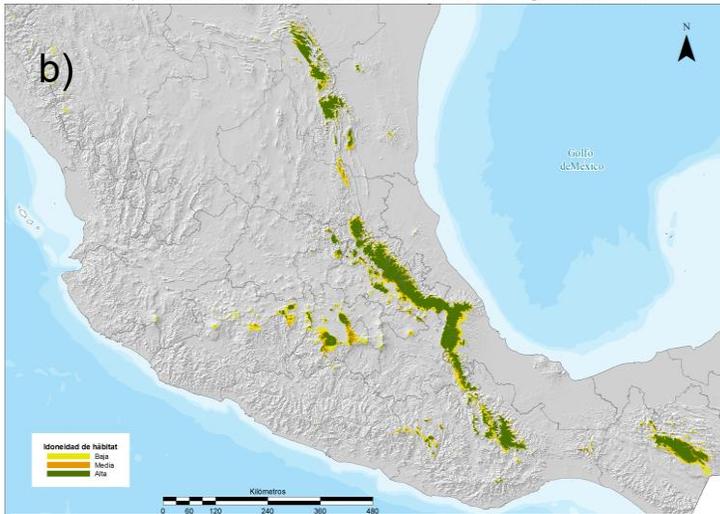


Figura 32. Distribución potencial actual (a) y a futuro para los años 2050 (b) y 2070 (c) ante los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5, para *Piper hispidum* en el Nevado de Colima.

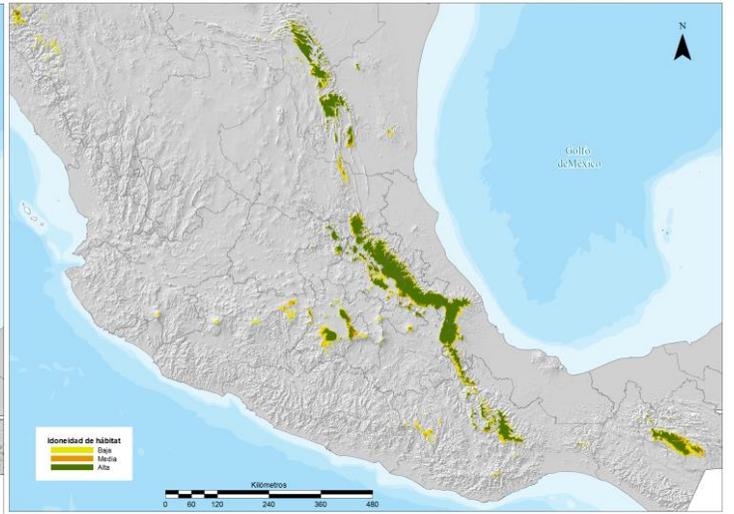
Distribución potencial actual de *Carpinus caroliniana* Walter.



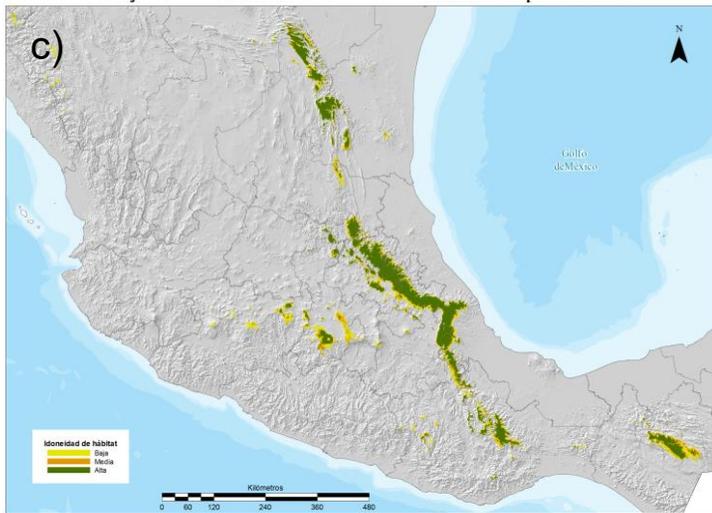
Distribución potencial de *Carpinus caroliniana* Walter bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 4.5 para el año 2050.



Distribución potencial de *Carpinus caroliniana* Walter bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 8.5 para el año 2050.



Distribución potencial de *Carpinus caroliniana* Walter bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 4.5 para el año 2070.



Distribución potencial de *Carpinus caroliniana* Walter bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 8.5 para el año 2070.

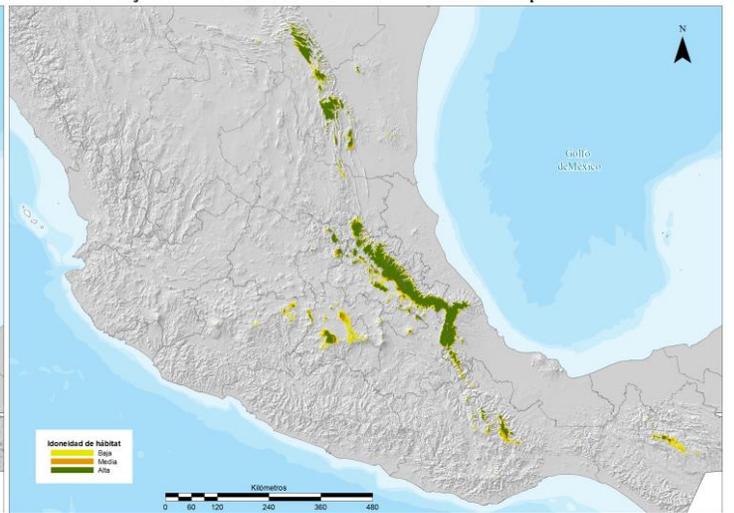
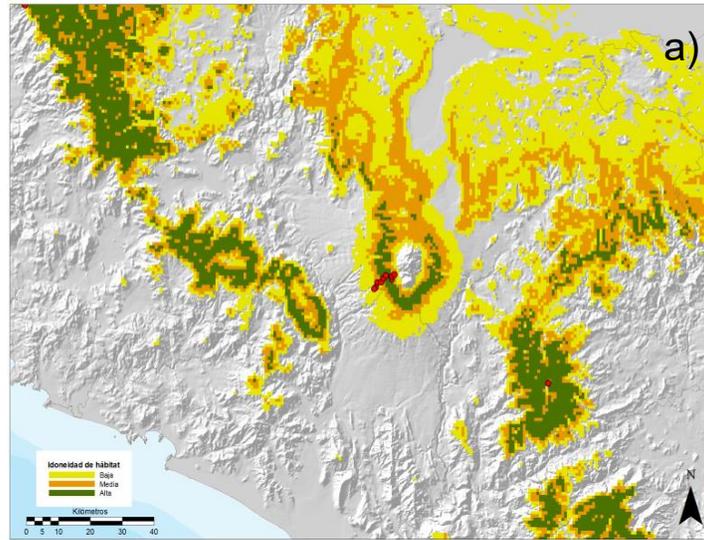


Figura 33. Distribución potencial actual (a) y a futuro para los años 2050 (b) y 2070 (c) ante los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5, para *Carpinus caroliniana* en México.

Distribución potencial actual de *Carpinus caroliniana* Walter.



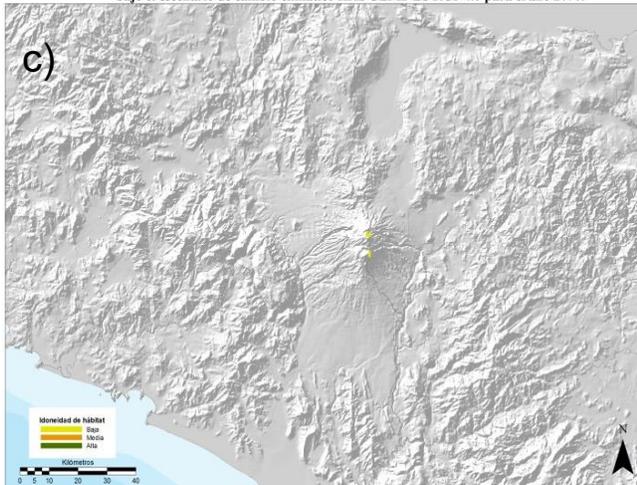
Distribución potencial de *Carpinus caroliniana* Walter bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 4.5 para el año 2050.



Distribución potencial de *Carpinus caroliniana* Walter bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 8.5 para el año 2050.



Distribución potencial de *Carpinus caroliniana* Walter bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 4.5 para el año 2070.



Distribución potencial de *Carpinus caroliniana* Walter bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 8.5 para el año 2070.

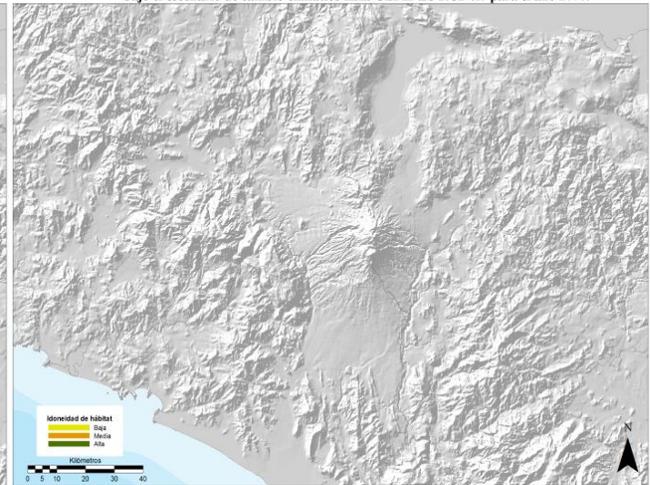
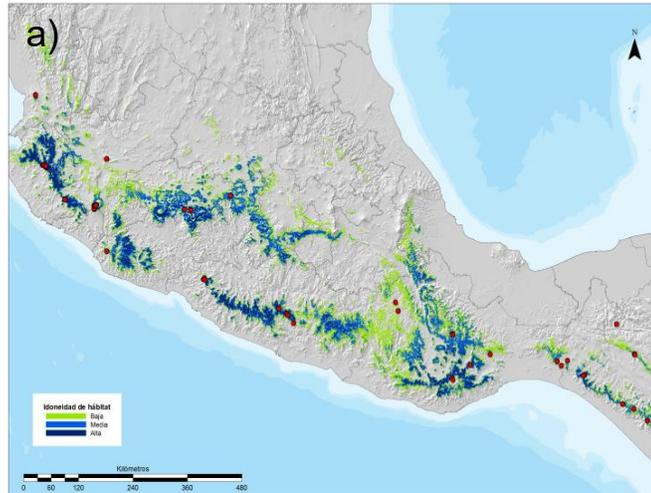
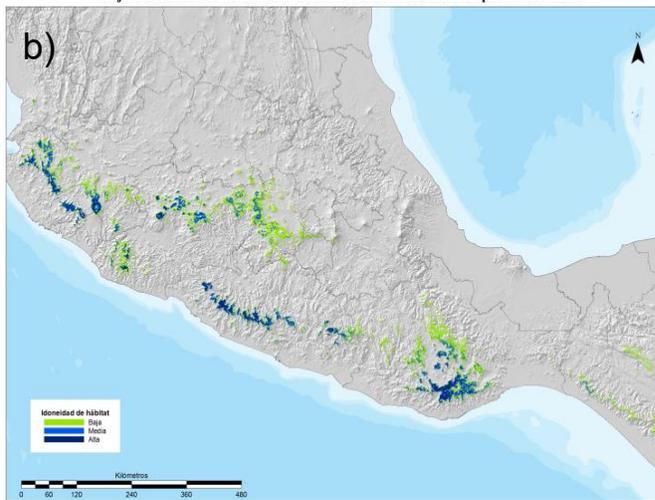


Figura 34. Distribución potencial actual (a) y a futuro para los años 2050 (b) y 2070 (c) ante los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5, para *Carpinus caroliniana* en el Nevado de Colima.

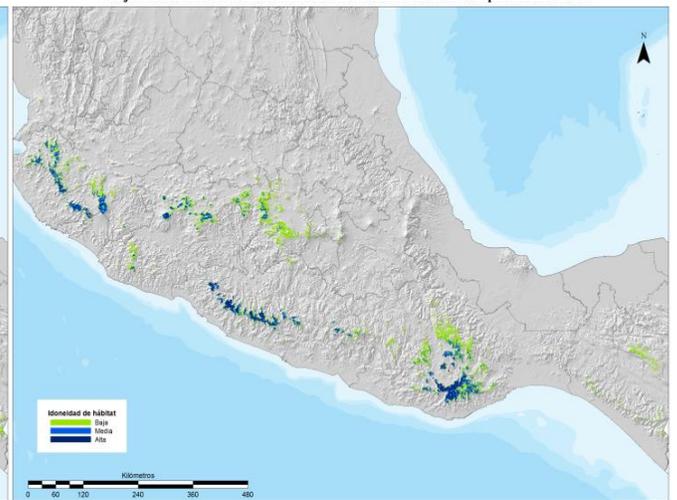
Distribución potencial actual de *Quercus acutifolia* Née.



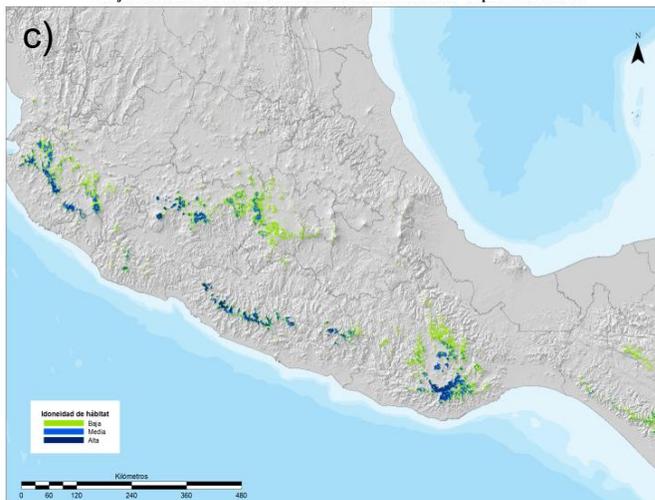
Distribución potencial de *Quercus acutifolia* Née bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 4.5 para el año 2050.



Distribución potencial de *Quercus acutifolia* Née bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 8.5 para el año 2050.



Distribución potencial de *Quercus acutifolia* Née bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 4.5 para el año 2070.



Distribución potencial de *Quercus acutifolia* Née bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 8.5 para el año 2070.

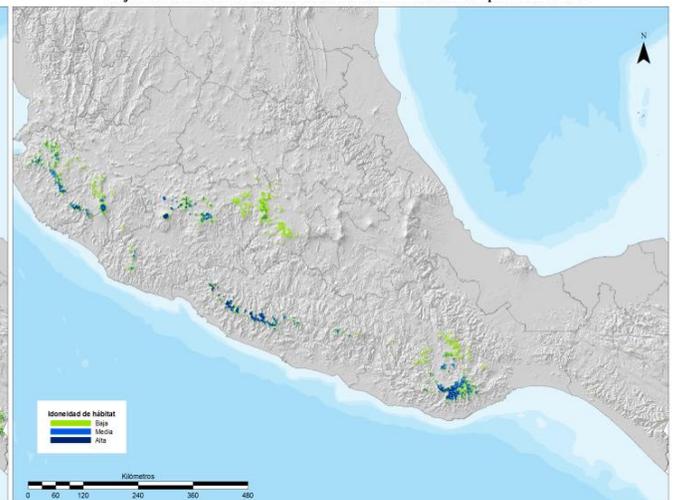
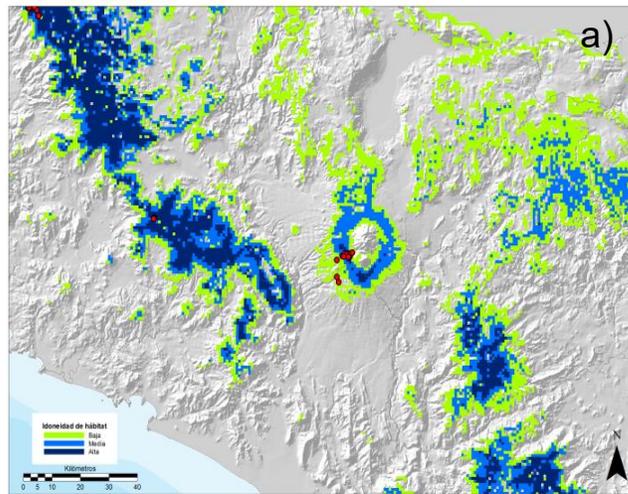
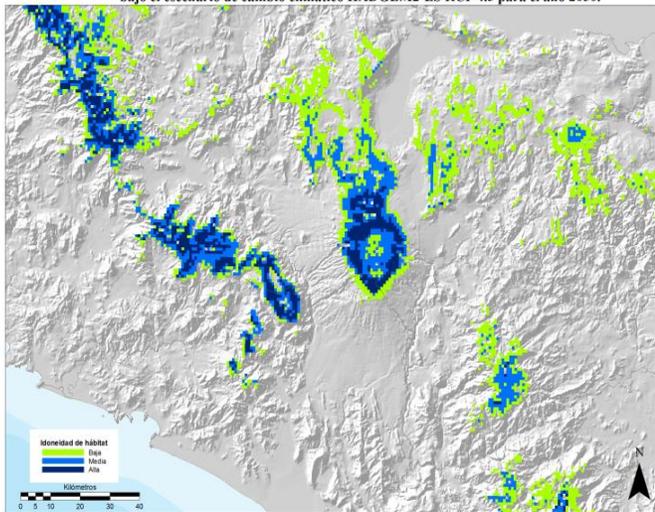


Figura 35. Distribución potencial actual (a) y a futuro para los años 2050 (b) y 2070 (c) ante los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5, para *Quercus acutifolia* en México.

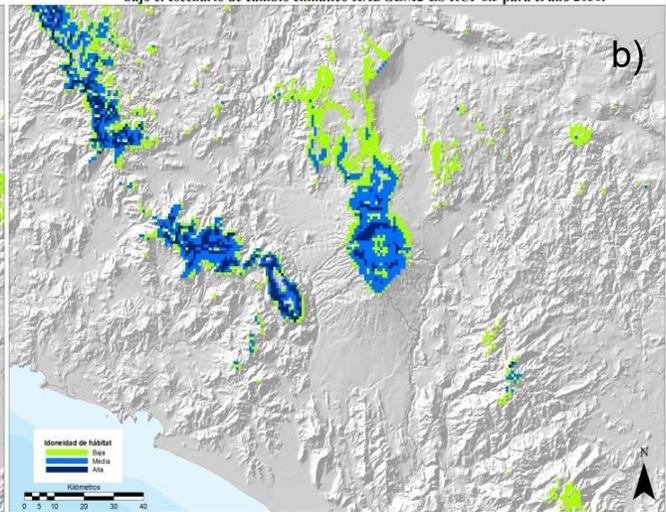
Distribución potencial actual de *Quercus acutifolia* Née.



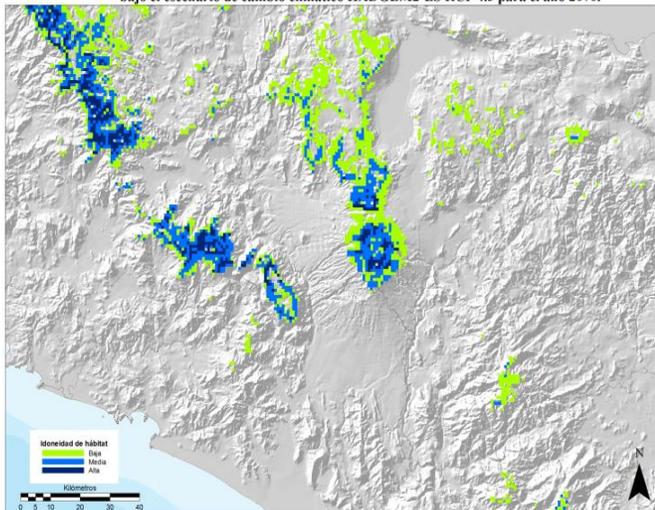
Distribución potencial de *Quercus acutifolia* Née bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 4.5 para el año 2050.



Distribución potencial de *Quercus acutifolia* Née bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 8.5 para el año 2050.



Distribución potencial de *Quercus acutifolia* Née bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 4.5 para el año 2070.



Distribución potencial de *Quercus acutifolia* Née bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 8.5 para el año 2070.

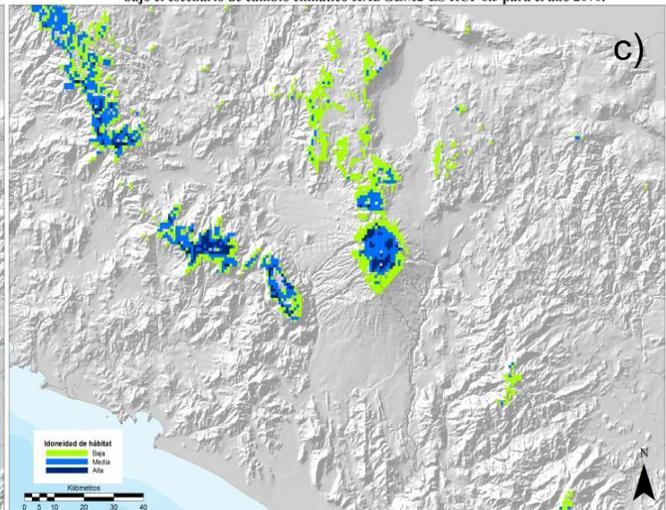
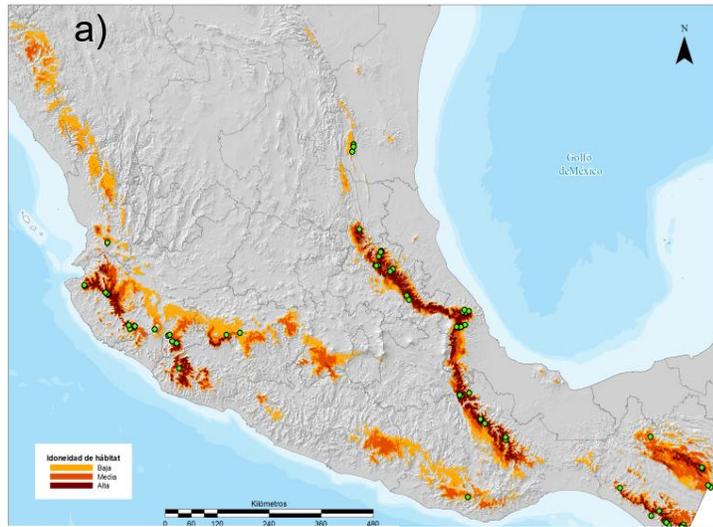
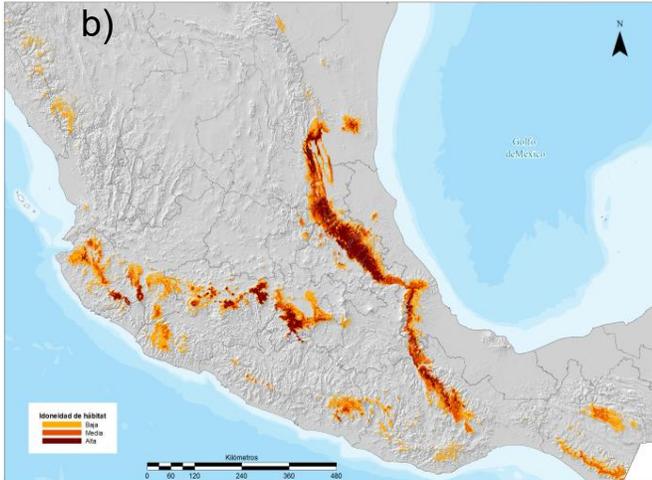


Figura 36. Distribución potencial actual (a) y a futuro para los años 2050 (b) y 2070 (c) ante los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5, para *Quercus acutifolia* en el Nevado de Colima.

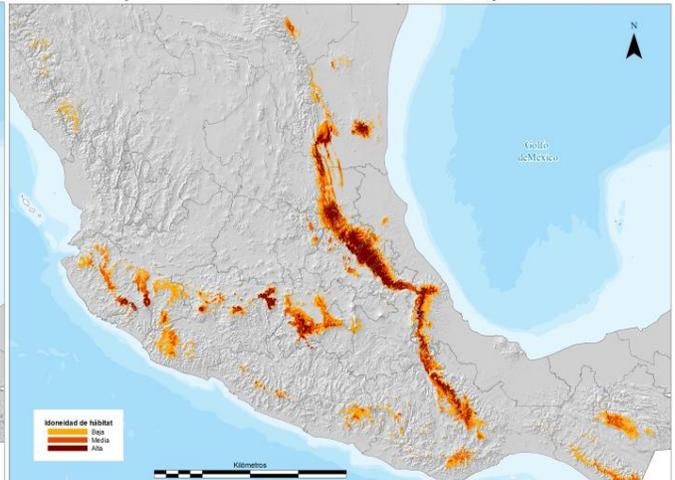
Distribución potencial actual de *Podocarpus matudae* Lundell.



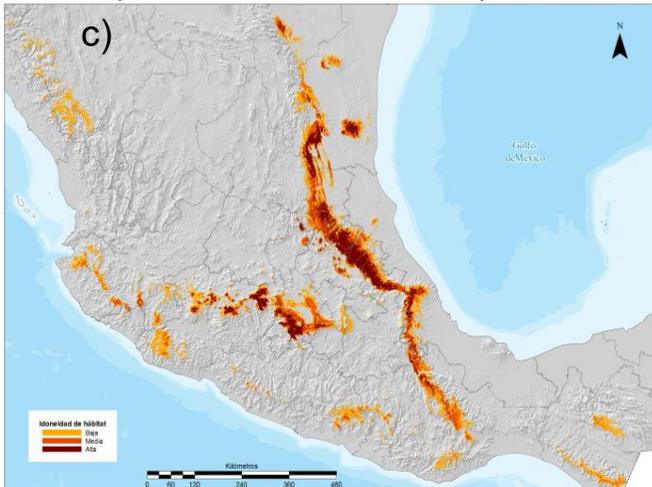
Distribución potencial de *Podocarpus matudae* Lundell bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 4.5 para el año 2050.



Distribución potencial de *Podocarpus matudae* Lundell bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 8.5 para el año 2050.



Distribución potencial de *Podocarpus matudae* Lundell bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 4.5 para el año 2070.



Distribución potencial de *Podocarpus matudae* Lundell bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 8.5 para el año 2070.

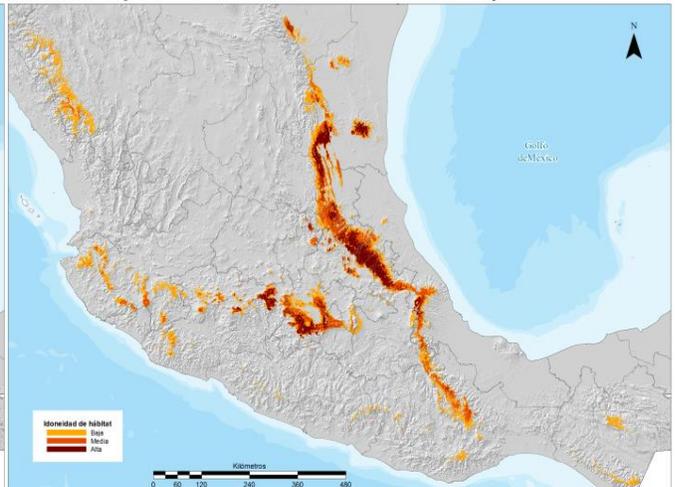
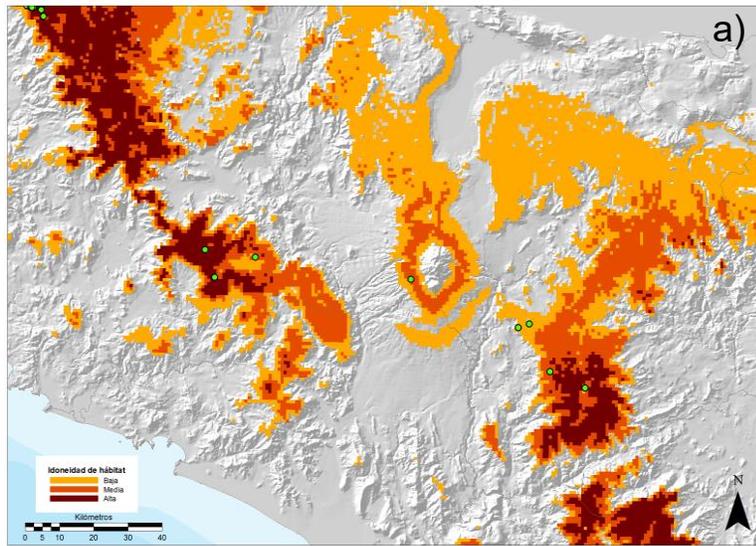
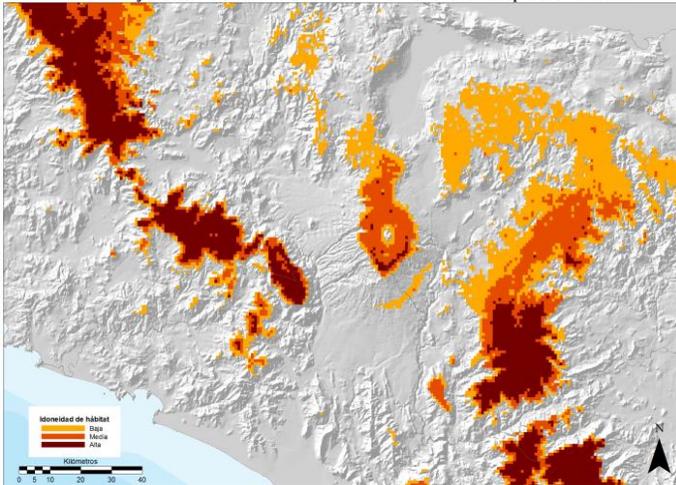


Figura 37. Distribución potencial actual (a) y a futuro para los años 2050 (b) y 2070 (c) ante los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5, para *Podocarpus matudae* en México.

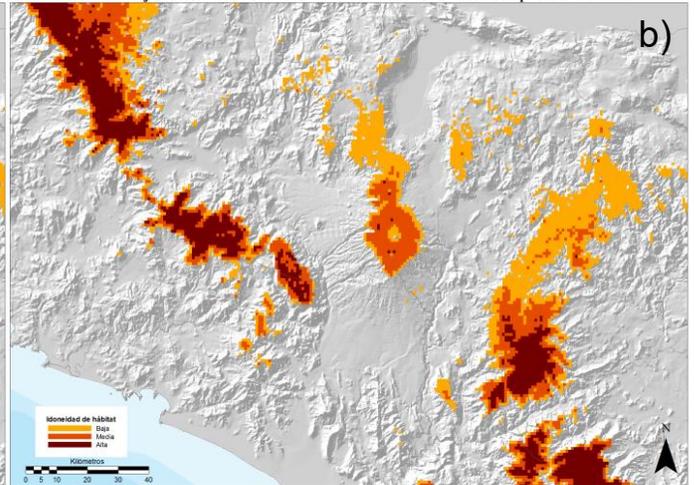
Distribución potencial actual de *Podocarpus matudae* Lundell.



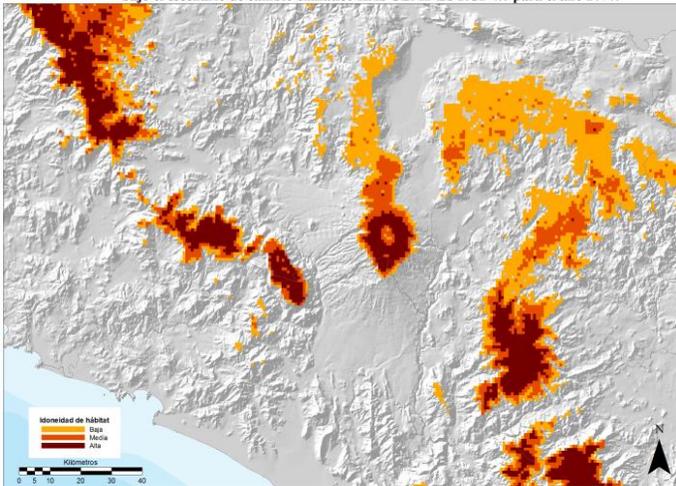
Distribución potencial de *Podocarpus matudae* Lundell bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 4.5 para el año 2050.



Distribución potencial de *Podocarpus matudae* Lundell bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 8.5 para el año 2050.



Distribución potencial de *Podocarpus matudae* Lundell bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 4.5 para el año 2070.



Distribución potencial de *Podocarpus matudae* Lundell bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 8.5 para el año 2070.

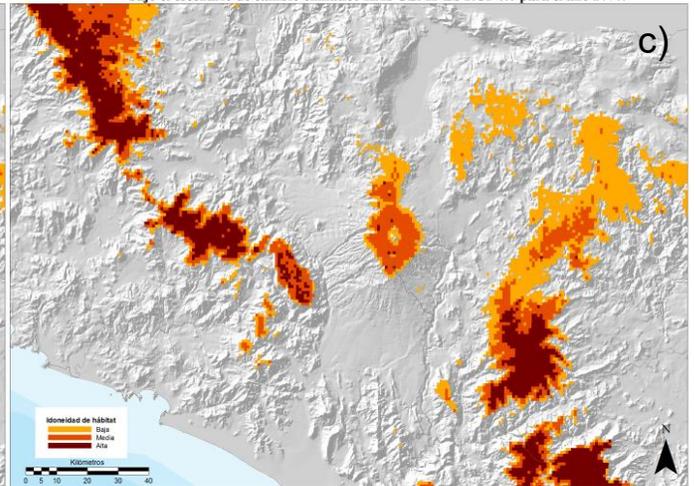
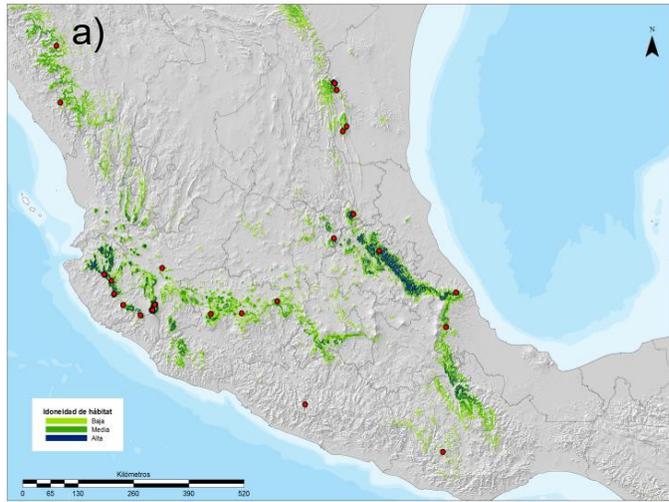
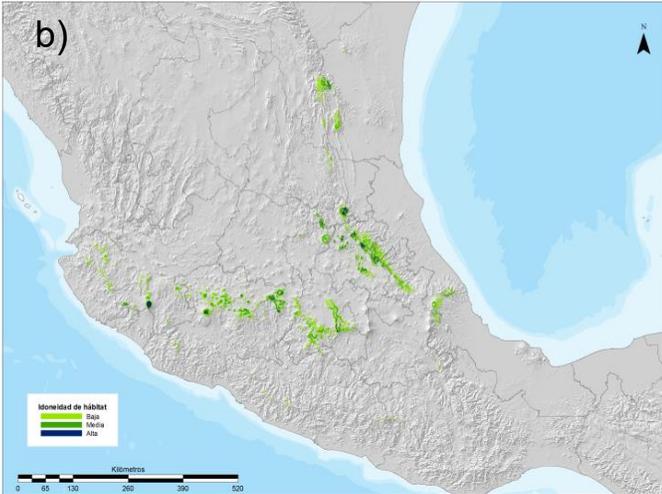


Figura 38. Distribución potencial actual (a) y a futuro para los años 2050 (b) y 2070 (c) ante los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5, para *Podocarpus matudae* en el Nevado de Colima.

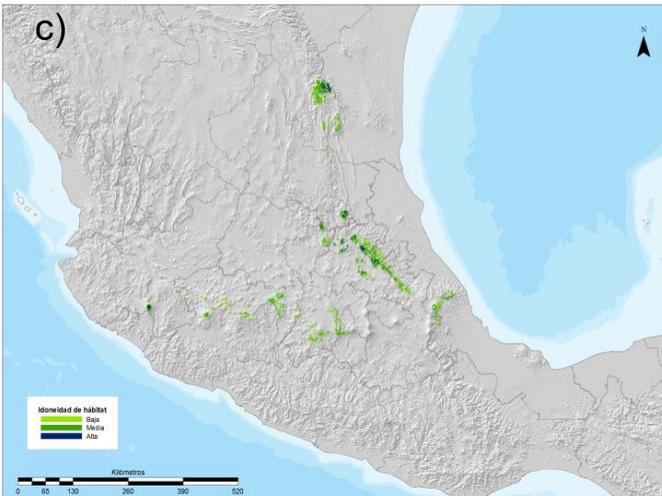
Distribución potencial actual de *Tilia americana* var. *mexicana* (Schltdl.) Hardin.



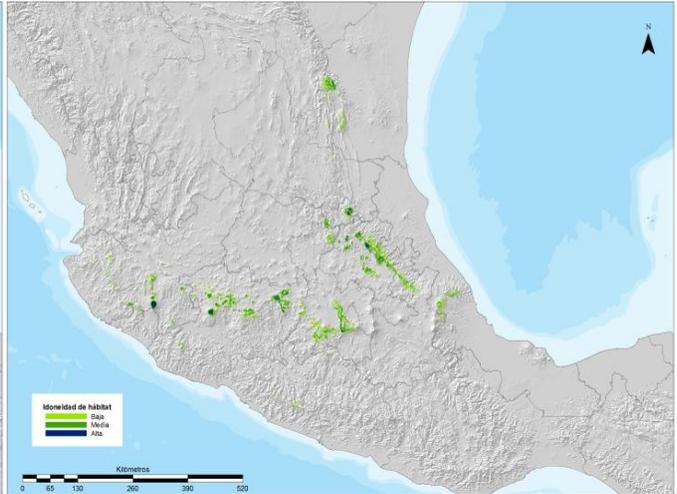
Distribución potencial de *Tilia americana* var. *mexicana* (Schltdl.) Hardin bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 4.5 para el año 2050.



Distribución potencial de *Tilia americana* var. *mexicana* (Schltdl.) Hardin bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 4.5 para el año 2070.



Distribución potencial de *Tilia americana* var. *mexicana* (Schltdl.) Hardin bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 8.5 para el año 2050.



Distribución potencial de *Tilia americana* var. *mexicana* (Schltdl.) Hardin bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 8.5 para el año 2070.

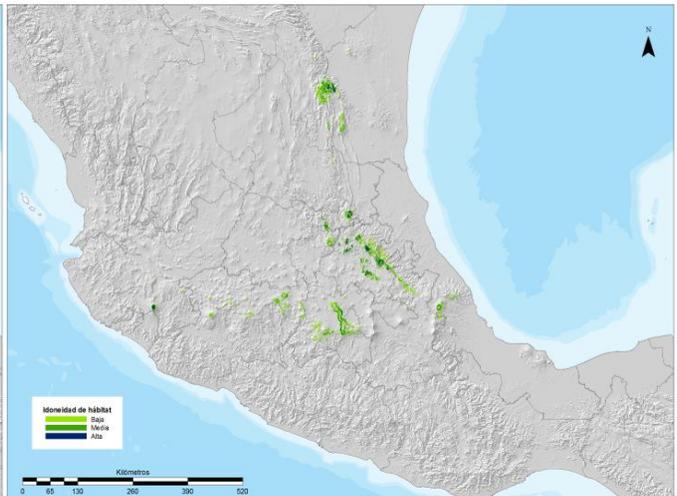
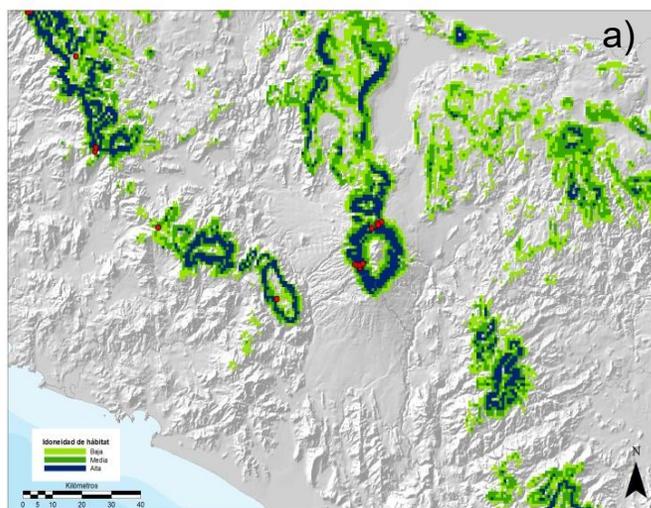
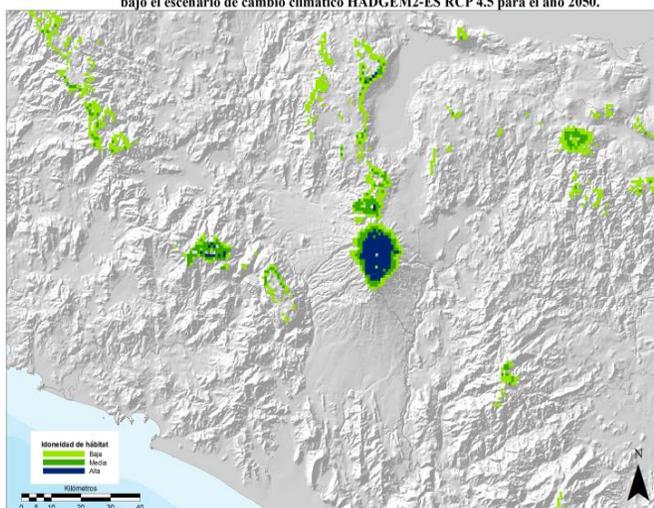


Figura 39. Distribución potencial actual (a) y a futuro para los años 2050 (b) y 2070 (c) ante los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5, para *Tilia americana* var. *mexicana* en México.

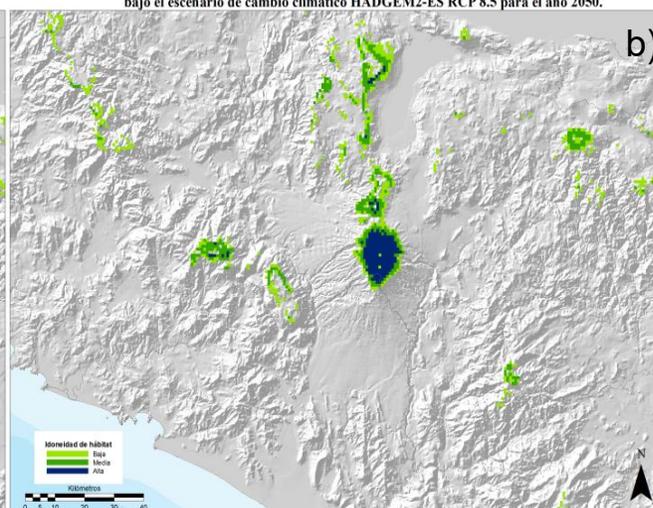
Distribución potencial actual de *Tilia americana* var. *mexicana* (Schltdl.) Hardin.



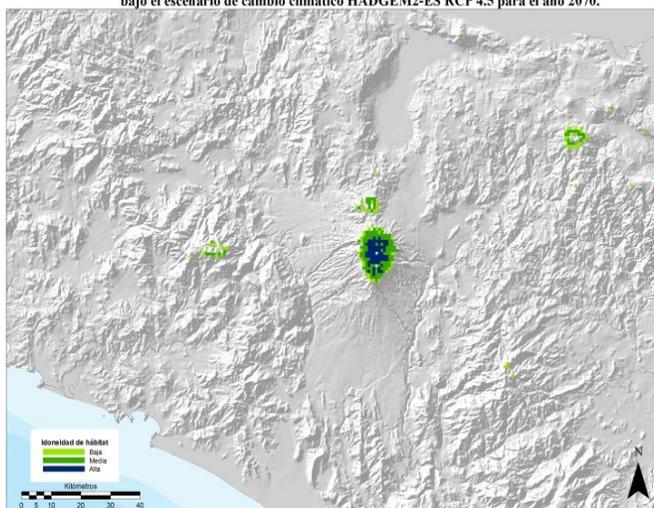
Distribución potencial de *Tilia americana* var. *mexicana* (Schltdl.) Hardin bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 4.5 para el año 2050.



Distribución potencial de *Tilia americana* var. *mexicana* (Schltdl.) Hardin bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 8.5 para el año 2050.



Distribución potencial de *Tilia americana* var. *mexicana* (Schltdl.) Hardin bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 4.5 para el año 2070.



Distribución potencial de *Tilia americana* var. *mexicana* (Schltdl.) Hardin bajo el escenario de cambio climático HADGEM2-ES RCP 8.5 para el año 2070.

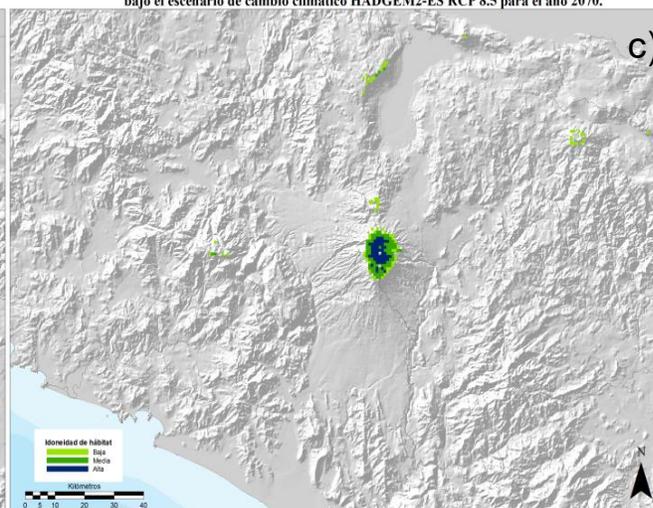


Figura 40. Distribución potencial actual (a) y para los años 2050 (b) y 2070 (c) ante los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5, para *Tilia americana* var. *mexicana* en el Nevado de Colima.

3.4. Discusión

Las especies se han expuesto a cambios del clima a lo largo de su historia evolutiva, pero el ritmo y rapidez de los cambios actuales provocados por el efecto invernadero debido al uso intensivo de combustibles fósiles, deforestación, ganadería y otros factores antropogénicos supera por mucho los patrones del pasado (Thuiller *et al.*, 2011). Debido a esto, los principales componentes climáticos que determinarían la distribución de las especies serían la reducción en la precipitación media anual hasta en un (20%) y el aumento de la temperatura media anual (hasta 5 °C) (IPCC, 2013). Estos cambios, podrían generar nuevas condiciones ecológicas que facilitarían o inhibirían la distribución del conjunto de especies arbóreas (Steinman *et al.*, 2009) que definen al bosque húmedo de montaña (Espinosa *et al.*, 2008). Nuestros resultados refuerzan la opinión ampliamente aceptada de que durante el siglo XXI se producirán cambios importantes en la vegetación de las montañas, como resultado del cambio climático (Arriaga y Gómez, 2004; Nogués- Bravo *et al.* 2007; Bassler *et al.* 2011; Ruiz-Labourdette *et al.*, 2012).

Las proyecciones de los modelos de nicho ecológico de las diez especies leñosas del Nevado de Colima coinciden con estudios previos donde señalan que las especies responderán ante el cambio climático con migraciones a altas elevaciones, adaptaciones a nuevas condiciones climáticas o finalmente la extinción (Peterson *et al.*, 2001; Téllez-Valdés *et al.*, 2006; Gómez-Mendoza y Arriaga, 2007; Maiorano *et al.*, 2011; Ruiz-Labourdette *et al.*, 2012). De las diez especies que se modelaron, las que presentaron condiciones más restringidas en su distribución potencial ante escenarios futuros del cambio climático fueron, del bosque mesófilo *Zinowiewia concinna*, *Carpinus caroliniana*, *Symplocos citrea* y *Tilia americana*, y del bosque de oyamel *Salix paradoxa*, *Abies flinckii* y *Abies religiosa* subsp. *colimensis*. Todas estas especies mostraron decrementos muy notorios en sus áreas de distribución potencial comparadas con las otras especies analizadas en este estudio. Trabajos que han reportado similares proyecciones de disminución de área en especies de bosques de coníferas son los de Sáenz-Romero *et al.* (2012), Guitérrez y Trejo (2014), y Cruz-Cárdenas *et al.* (2016). En el caso de *Piper hispidum*, *Podocarpus matudae* y *Quercus acutifolia*, a pesar de presentar áreas de distribución potencial amplias, también proyectaron reducciones hasta en un 55%. De acuerdo a la lista de especies en riesgo del Anexo III de la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT, 2010), de las especies estudiadas,

Podocarpus matudae y *Abies flinckii* se encuentran como especies Sujetas a Protección Especial (Pr), *Carpinus caroliniana* como especie amenazada (A), y *Tilia americana* var. *mexicana* y *Zinowiewia concinna* como taxones en Peligro de Extinción (P). Por otra parte, de acuerdo con el grupo de especialistas de la Lista Roja de la IUCN (International Union for Conservation of Nature) *Quercus acutifolia* se cataloga en la categoría de especies VU (Vulnerables) (Wenzell y Kenny, 2015); *Symplocos citrea*, *Carpinus caroliniana* y *Abies religiosa* subsp. *colimensis* en la categoría de Casi Amenazada (NT, Near Threatened); *Zinowiewia concinna* y *Podocarpus matudae* En Peligro de Extinción (EN, Endangered) (González-Espinosa *et al.*, 2011). Los cambios proyectados a futuro no consideran la situación de riesgo actual de las especies, por lo que estas podrían desaparecer mucho antes de lo previsto por la reducción de su hábitat predecida por los modelos de nicho ecológico (Ureta *et al.*, 2012).

Si tomamos a las diez especies estudiadas como modelos de los bosques húmedos de montaña, su reducción en áreas de distribución potencial ante escenarios futuros de cambio climático coincide con la pérdida del 13 % que se pronostica para estos bosques en México (Villers-Ruiz y Trejo-Vázquez, 1997, 1998; Téllez-Valdés *et al.*, 2006; Dawson y Spannagle, 2009; Rojas-Soto *et al.*, 2012; López-Mata *et al.*, 2012). En términos generales, las especies arbóreas de clima frío-templado serían las más susceptibles a un aumento de temperatura y disminución en la precipitación (Casalegno *et al.*, 2010; García y Allue, 2010; Kirschbaum y Watt, 2011). Los modelos de nicho ecológico proyectan una progresiva fragmentación del bosque húmedo de montaña bajo los escenarios futuros de cambio climático, esta fragmentación obligará a las especies a la búsqueda de mejores condiciones (espacio de crecimiento y calidad del sitio) (Gugger *et al.*, 2011; Atkins y Travis, 2010; Holwerda *et al.*, 2010), lo cual conduciría a éstas a un probable desplazamiento en lapsos de tiempo variables y de acuerdo a sus estrategias de dispersión, crecimiento y reproducción. En el presente estudio resultó que no todas las especies responderían de la misma manera ante los cambios climáticos futuros (Atkins y Travis, 2010; Vitt *et al.*, 2010).

Los modelos de nicho ecológico del presente estudio proyectan una pérdida del 63 a 77 % del área de distribución potencial de las especies evaluadas del bosque húmedo de montaña, en los RCP 4.5 y RCP 8.5 en la república mexicana. En un estudio reciente se estimó que las áreas climáticamente adecuadas para los bosques nubosos en México se

reducirán en un 68 % para el año 2080 poniendo en peligro la persistencia de las especies de vertebrados endémicos del bosque nuboso (Ponce-Reyes *et al.*, 2012), este porcentaje de reducción estimado concuerda con lo estimado en el presente estudio para la mayoría de las especies evaluadas y con otros estudios que reportan pérdidas previstas de hasta un 65 % de bosque nuboso para Costa Rica (Tosi *et al.*, 1992), una pérdida del 46 al 58 % de BMM (Villers-Ruiz y Trejo-Vázquez, 1997; Arriaga y Gómez 2004). Por lo tanto, los bosques húmedos de montaña enfrentan una seria amenaza por el cambio climático proyectado para el año 2070, ya que serían obligados a una migración rápida a elevaciones más altas, a lo que muchas especies, sobre todo las plantas leñosas, no están adaptadas debido a mecanismos limitados de dispersión y lentas tasas crecimiento (Opdam y Wascher, 2004, Vos *et al.*, 2008; Hampe, 2011; Gray y Hamann, 2013), además de que en las partes altas de las montañas la superficie disponible es menor que se traduce en una reducción de los hábitats idóneos para las especies de los bosques húmedos.

La mayoría de los nichos actuales de las especies de bosque húmedo de montaña en el país se encuentran en la Sierra Madre Oriental, Sierra Madre Occidental, Faja Volcánica Transmexicana, Sierra Madre del Sur, Sierra de Juárez y la Sierra Madre de Chiapas. Al proyectar los modelos de nicho ecológico de las especies del bosque mesófilo y de oyamel en el occidente de México ante escenarios futuros de cambio climático, se estima que con el calentamiento global disminuirán sus áreas de distribución potencial, caso contrario al oriente de México, ahí tenderá a aumentar, las condiciones más adecuadas se encontrarían en las montañas húmedas y altas de la Sierra Madre Oriental y Sierra de Juárez, esto coincide con lo que reportaron Ramírez-Amezcuca *et al.* (2016) en su estudio en el que señalaron que el Pico de Orizaba parece ser la mejor opción para conservar áreas para los nichos de tales especies debido a su elevación y extensión.

Por su parte Velázquez *et al.* (2002) y Alcántara y Luna (2001) enfatizaron que la franja de la Sierra Madre Oriental posee la mayor extensión de bosque mesófilo de montaña y que ésta debiera ser protegida ya que es hábitat de especies endémicas o vulnerables como *Carpinus caroliniana*, *Magnolia dealbata*, *Tilia americana* var. *mexicana*, entre otras. El hecho que *Carpinus caroliniana* proyecte la desaparición de su nicho en la Sierra Madre Occidental, Sierra Madre del Sur y parte de Faja Volcánica Transmexicana, no indica que se deba a que la especie sea forzada a inmigrar hasta la cima por una mayor temperatura, sino

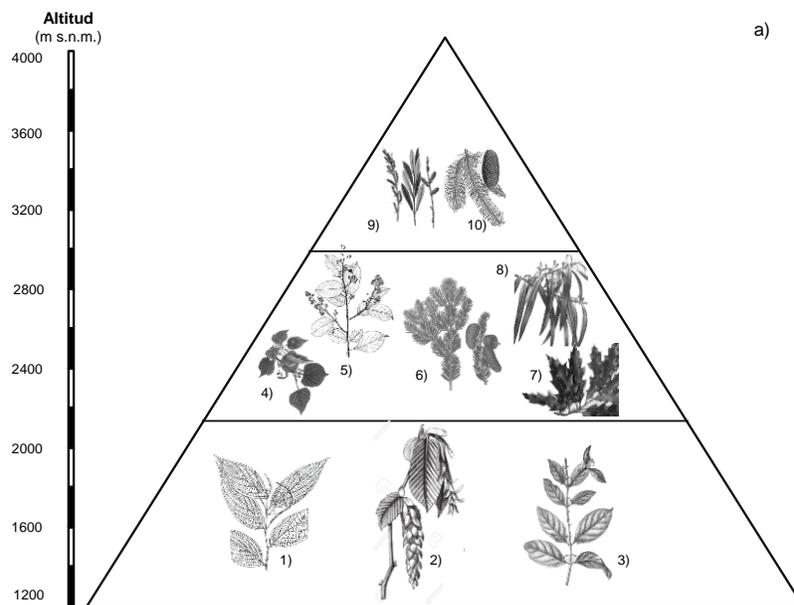
por una menor humedad (Manthey *et al.*, 2011). Las especies tenderán a migrar a mayor altitud (aproximadamente de 150 a 200 m), por lo que en las montañas más pequeñas su nicho desaparecería. De acuerdo a los resultados del presente estudio ante el calentamiento global futuro las especies se refugiarían en las montañas más altas y húmedas ubicadas en Jalisco, Michoacán, Hidalgo y Veracruz. Sin embargo, en México la mayoría de la superficie del bosque húmedo no ésta protegida, por lo que se pone en peligro su permanencia (Toledo-Aceves *et al.*, 2011), ya que una gran parte de los escenarios arrojan que las áreas no protegidas son las más vulnerables a la pérdida de áreas de distribución potencial, esto coincide con lo reportado por Ponce-Reyes *et al.* (2012) para los bosques de niebla de la Sierra Madre Oriental, Sierra Juárez de Oaxaca, Chiapas, Sierra Madre del Sur, Eje Transvolcánico y Sierra Madre Occidental en donde analizó la vulnerabilidad de éstos bajo condiciones protegidas y no protegidas. Es importante mencionar y reconocer que la pérdida de la biodiversidad no sólo se debe al cambio climático, sino también a otros factores asociados, los cuales tienen efectos en corto plazo como la fragmentación del hábitat, el cambio de uso del suelo, especies invasoras, etc. (Gavilán, 2008; Challenger y Soberón, 2008), por lo que la pérdida de especies probablemente será mucho mayor que la que pérdida de hábitat potencial que se proyecta en este trabajo.

El Nevado de Colima ubicado en la convergencia de la Faja Volcánica Transmexicana y la Sierra Madre del Sur, representó para las especies de bosque mesófilo y de oyamel que se distribuyen en el occidente de Jalisco el lugar con idoneidad óptima para refugiarse ante el cambio climático. Esto se debe a que con las proyecciones futuras se prevé que las condiciones climáticas óptimas para éstas especies inmigren a mayores elevaciones y en el estado de Jalisco, el Nevado de Colima, con su cima a los 4,260 m de altitud, representa la montaña más alta del occidente de México, una de las pocas montañas donde la migración altitudinal ascendente puede ser posible, ya que en esta región son muy pocas las montañas que sobrepasan los 2,500 m de altitud. La migración ascendente de la distribución potencial de las coníferas a elevaciones superiores que se proyectó en el Nevado de Colima, también ha sido reportada en estudios previos en Hidalgo, Michoacán y Veracruz (Monterroso-Rivas, 2013; Guitierrez y Trejo, 2014; Estrada-Contreras *et al.*, 2015), esto es consistente también para otras zonas del mundo, como lo reportado por Ni (2000) en la región del Tíbet, en donde se observó que a pesar de la gran reducción de áreas templadas y alpinas, entre otras, hubo

un considerable aumento en el área de bosque de coníferas templado-frío y de vegetación templada. Además, el patrón que siguieron las especies del bosque mesófilo en las proyecciones futuras de cambio climático, de cambiar su nicho a elevaciones superiores, donde actualmente se distribuyen los bosques de coníferas, es similar al que reportaron Benítez *et al.* (2008) para la región de Veracruz con el modelo HadCM2 para el año 2020 y 2050, estas previsiones, más allá de coincidir con los nuestros, son interesantes porque ponen de manifiesto las interacciones que probablemente enfrentaran las comunidades de plantas en un futuro. En el caso concreto del Nevado de Colima, los resultados sugieren que la distribución potencial de siete de las diez especies se reducirá en más de un 75 % y las restantes aumentarían su hábitat en un 25 %. En un estudio similar en la región Cerrado de Brasil por Ferreira de Siqueira y Peterson (2003) se reportó la pérdida de más del 50 % en la distribución potencial de la mayoría de las especies de árboles; Estrada-Contreras *et al.* (2015) encontró que 24 de las 51 especies modeladas podrían sufrir pérdidas superiores al 50% en su distribución potencial para el año 2050.

Por tanto, la preservación de estos ecosistemas es importante y debe ser prioridad en la política de la conservación en México. Tal conservación deberá conciliar los intereses de las comunidades que habitan cerca y dentro del BHM, así como el uso de los servicios ambientales por parte de las poblaciones urbanas (Arriaga y Gómez, 2004; Cantú *et al.*, 2004). Las discrepancias que pudiese presentar el presente trabajo con respecto a otros, puede atribuirse al diferente uso de los métodos, tales como los modelos de circulación general que se empleen, la elección de los escenarios de cambio climático y los puntos de presencia que se consideren para las especies. Pero eso no quita el gran peso de las predicciones del presente estudio, debido a que coinciden en que las condiciones idóneas donde habitan las especies de montaña se reducirán drásticamente (Peng y Huang, 2014). La modelización de nicho ecológico está diseñada para especies individuales, por lo que la distribución potencial de comunidades enteras es difícil de abordar desde la perspectiva del nicho ecológico, coincidiendo con la teoría individualista de Gleason (1926) que se refiere a que las comunidades ecológicas tienden a ser un cúmulo de especies con cierta independencia, es decir que tienden a funcionar en forma individualista, aunque haya un gran número de interacciones positivas y negativas entre ellas, es por ello que para el análisis de distribución de comunidades tales como el bosque mesófilo de montaña o el bosque de oyamel, en este

estudio se consideró conveniente modelar su distribución a través de sus especies indicadoras o representativas, ya que la respuesta de aclimatación fisiológica varía en cada especie, además de muchos otros factores biológicos, por ejemplo, la presencia y abundancia diferencial de polinizadores, dispersores, competidores, etc., en diferentes condiciones geográficas e históricas (Thomas *et al.*, 2004). Es por tanto que en el presente trabajo se realizó el análisis de estas comunidades con las especies más representativas y se observó que cada una presentará respuestas diferentes en su distribución potencial. En respuesta al cambio en temperatura y humedad, la distribución de las especies en el Nevado de Colima tendrán tres opciones: 1) inmigrar a zonas más altas que su distribución actual, 2) mantenerse y adaptarse a las nuevas condiciones climáticas, o sea, cambiar de nicho ecológico, y 3) extinguirse. Cada especie presentó nichos ecológicos muy diferentes y esto hace que algunas sean más vulnerables al cambio climático que otras (Figura 41).



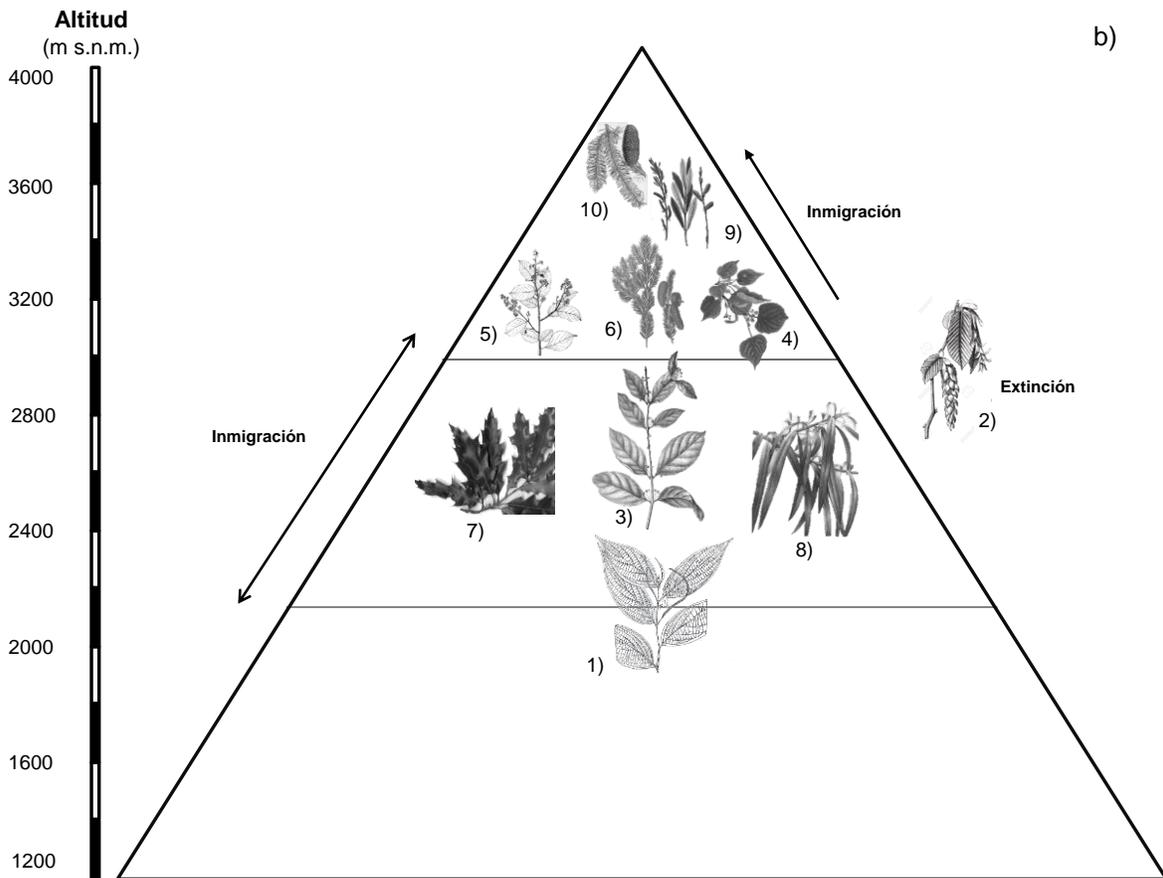


Figura 41. Distribución potencial actual (a) y futura (b) de diez especies representativas del bosque húmedo de montaña en un gradiente altitudinal del Nevado de Colima. 1) *Piper hispidum*, 2) *Carpinus caroliniana*, 3) *Zinowiewia concinna*, 4) *Tilia americana* var. *mexicana*, 5) *Symplocos citrea*, 6) *Abies flinckii*, 7) *Quercus acutifolia*, 8) *Podocarpus matudae*, 9) *Salix paradoxa* y 10) *Abies religiosa* subsp. *colimensis*.

3.5. Conclusiones

- Las diez especies evaluadas del bosque mesófilo montaña y de oyamel presentes en el Nevado de Colima, y representativas del occidente de México, con el calentamiento global proyectado con el modelo HadGEM2_ES, tenderán a disminuir drásticamente sus áreas de distribución potencial para los años 2050 y 2070, sobre todo para éste último, ante ambos escenarios de emisiones RCP 4.5 (optimista) y RCP 8.5 (pesimista); en cambio en el oriente de México tenderán a preservar las condiciones de humedad, por lo que la Sierra Madre Oriental será considerada una importante zona para las preservar los hábitats potenciales de tales especies.

- De las diez especies evaluadas del bosque húmedo de montaña del Nevado de Colima las más vulnerables por el cambio climático serán *Symplocos citrea*, *Carpinus caroliniana*, *Zinowiewia concinna*, *Tilia americana* var. *mexicana*, *Salix paradoxa*, *Abies flinckii* y *Abies religiosa* subsp. *colimensis*. Por tanto, será necesario implementar medidas para su conservación ya que en la actualidad la mayoría de las especies pertenecen a alguna categoría de amenaza.
- Tres de las diez especies evaluadas en el presente estudio e indicadoras del bosque húmedo de montaña (*Podocarpus matudae*, *Quercus acutifolia* y *Piper hispidum*), podrían encontrar mejores condiciones climáticas en el Nevado de Colima ante escenarios futuros de cambio climático, lo que las podría convertir en especies dominantes, al menos en su abundancia, ya que para la mayoría de las demás especies se prevé una reducción drástica en sus áreas de distribución potencial por condiciones climáticas desfavorables para éstas. En general, los modelos de distribución de especies del escenario de emisiones altas (RCP 8.5 Wm⁻²) presentaron mayores reducciones de áreas de hábitat idóneo en comparación con los escenarios de emisiones bajas (RCP 4.5 Wm⁻²).
- El Nevado de Colima, resultó ser un una importante montaña refugio que podrá albergar a las especies de bosque húmedo de montaña bajo condiciones de cambio climático, por la condición del gran gradiente que presenta comparado con las otras montañas más bajas del occidente de México, en donde se pronostica con base en los modelos de nicho ecológico, que los hábitats con condiciones climáticas optimas tenderán a disminuir drásticamente e incluso desaparecer para tales especies.
- Los modelos de nicho ecológico nos brindan la oportunidad para identificar espacialmente las áreas que contienen las características ambientales que las especies de seres vivos requieren, y con esto, de hacer planes adecuados para su conservación. Los resultados de los modelos de nicho ecológico de las especies leñosas del BHM del Nevado de Colima sugieren que se debe proteger todo el gradiente altitudinal para permitir la libre migración e inmigración de especies ante los cambios principalmente altitudinales en la distribución de sus nichos ecológicos, y también proteger una amplia zona, debido a que las especies del BHM tienen requerimientos distintos cada una y esto hace que algunas sean más vulnerables al cambio climático que otras.

- Las especies representantes del bosque mesófilo de montaña y el bosque de *Abies* presentarán reducciones muy drásticas en sus áreas de distribución potencial ante el cambio climático que se predice para el año 2070 con los modelos HadGEM2; aunado a esto, estos ecosistemas sufren de otras amenazas tales como cambios de uso de suelo, deforestación, ganadería y los daños por plagas. Por lo que si se consideran todos estos factores, estos bosques podrían desaparecer mucho antes de lo proyectado.

3.6. Literatura citada

- Alcántara, A. O. y Luna, V. I. 2001. Análisis florístico de dos áreas con bosque mesófilo de montaña en el estado de Hidalgo, México: Eloxochitlán y Tlahuelompa. *Acta Botánica Mexicana*, **54**: 51-87.
- Andrews, T., Gregory, J. M, Webb, M. J. y Taylor, K. E. 2012. Forcing, feedbacks and climate sensitivity in CMIP5 coupled atmosphere–ocean climate models. *Geophysical Research Letters*, **39**.
- Araujo, M., Pearson, R., Thuiller, W. y Erhard, M. 2005. Validation of species-climate impact models under climate change. *Global Change Biology*, **11**: 1504-1513.
- Arriaga, L. y Gómez, L. 2004. Posibles efectos del cambio climático en algunos componentes de la biodiversidad en México. En J. Martínez y A. Fernández (eds.), *Cambio climático: una visión desde México* (pp. 255-265). México: Instituto Nacional de Ecología-Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales.
- Atkins, K. E. y Travis, J. M. J. 2010. Local adaptation and the evolution of species' ranges under climate change. *Journal of Theoretical Biology*, **266**: 449-457.
- Austin, M. P. y Van Niel, K. P. 2011. Improving species distribution models for climate change studies: variable selection and scale. *Journal of Biogeography*, **38**: 1-8.
- Ayala, O. A. y Vega, I. L. 2001. Análisis florístico de dos áreas con bosque mesófilo de montaña en el estado de Hidalgo, México: Eloxochitlán y Tlahuelompa. *Acta Botánica Mexicana*, 51-87.
- Baena, M. L., Halfpeter, G., Lira-Noriega, A. y Soberón, J. 2008. Extinción de especies. *Capital natural de México*, **1**: 263-282.

- Barve, N., Barve, V., Jiménez-Valverde, A., Lira-Noriega, A., Maher, S. P., Peterson, A. T., Soberón, J. y Villalobos, F. 2011. The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling*, **222**: 1810-1819.
- Bassler, C., Muller, J., Hothorn, H., Kneib, T., Badeck, F. y Dziok, F. 2011. Estimation of the extinction risk for high-montane species as a consequence of global warming and the assessment of their suitability as cross-taxon indicators. *Ecological Indicators*, **10**:341–352.
- Begon, M., Harper, J. L. y Townsend. 1990. Ecology individuals, populations and communities. *Blackwell Scientific Publications*, **2**: 47-12.
- Benítez, B. G., Hernández, H. A., Equihua, Z. M. E., Medina, C. A., Álvarez, P. J. L., Ibañez, B. S. y Delfin, A. C. 2008. Biodiversidad y cambio climático. En B. A. Cejudo, Z. M. E. Equihua, y García, L. T. (eds.), *Programa Veracruzano ante el Cambio Climático* (pp. 37). Xalapa, México: Universidad Veracruzana - Instituto de Ecología, A.C.
- Beniston, M., Rebetez, M., Giorgi, F. y Marinucci, M. R. 1994. An analysis of regional climate change in Switzerland. *Theoretical and applied climatology*, **49**: 135-159.
- Brodie, J., Post, E. y Laurance, W. F. 2012. Climate change and tropical biodiversity: a new focus. *Trends in ecology & evolution*, **27**: 145-150.
- Bruijnzeel, L. A. 2000. Hydrology of tropical montane cloud forests: a reassessment. En J. S. Gladwell (Ed.). *Proceedings of the Second International Colloquium on Hydrology and Water Management in the Humid Tropics* (pp. 383–353). Ciudad de Panamá, Panamá: UNESCO-CATHALAC.
- Bolin, B., Doos, B. O., Warrick, R., y Jaeger, J. 1986. The greenhouse effect, climatic change, and ecosystems. *Chichester England and New York, John Wiley and Sons*, 475-521.
- Bonan, G. B. 2008. Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*, **320**: 1444-1449.
- Bubb, P., May, I. A., Miles, L. y Sayer, J. 2004. Cloud forest agenda. *UNEP-World Conservation Monitoring Centre*. Cambridge, UK. Recuperado de http://www.unep-wcmc.org/resources/publications/UNEP_WCMC_bio_series/20.htm.

- Cantu, C., Wright, R. G., Scott, J. M. y Strand, E. 2004. Assessment of current and proposed nature reserves of Mexico based on their capacity to protect geophysical features and biodiversity. *Biological Conservation*, **115**: 411-417.
- Camino, E. R., Ruggeroni, J. R. P. y Hernández, F. H. 2014. Quinto informe de evaluación del IPCC: Bases físicas. *Tiempo y Clima*, **5**.
- Campos, J. J. y Calvo, J. 2000. The mountains of Costa Rica: Compensation for environmental services from mountain forests. En Mountain Agenda (pp. 26-27), *Mountains of the World: Mountain Forests and Sustainable Development*. Berme: Centre for Development and Environment.
- Casado, M. J., Pastor, M. A. y Doblas-Reyes, F. J. 2008. Euro-Atlantic circulation types and modes of variability in winter. *Theoretical Applied Climatology*, **96**: 17-29.
- Casalegno, S., Amatulli, G., Camia, A., Nelson, A. y Pekkarinen, A. 2010. Vulnerability of *Pinus cembra* L. in the Alps and the Carpathian mountains under present and future climates. *Forest Ecology and Management*, **259**: 750-761.
- Cavazos, T. y Arriaga-Ramírez, S. 2012. Downscaled climate change scenarios for Baja California and the North American monsoon during the twenty-first century. *Journal of Climate*, **25(17)**: 5904-5915.
- Cavazos, T., Salinas, J. A., Martínez, B., Colorado, G., de Grau, P., Prieto-González, R., Conde, A. C., Quintanar, A., Santana, J. S., Romero, R., Magaña, M. E., Rosario de la Cruz, J. G., Ayala, E., Carrillo, H., Santiesteban, O. y Bravo, M. E. 2013. Actualización de escenarios de cambio climático para México como parte de los productos de La quinta comunicación nacional. *Informe Final del Proyecto al INECC*. Recuperado de <http://escenarios.inecc.gob.mx/index2.html>.
- Cayuela, L., Golicher, D. J. y Rey-Benayas, J. M. 2006. The extent, distribution, and fragmentation of vanishing montane cloud forest 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*. Distrito Federal, México: CONABIO/ Instituto de Biología, UNAM y Agrupación Sierra Madre S. C.
- Challenger, A. y Soberón, J. 2008. Los ecosistemas terrestres. En J. Soberon, G. Halffter y J. Llorente-Bousquets (eds.), *Capital natural de México, Conocimiento actual de la biodiversidad* (Vol. 1, pp. 87-108). México: CONABIO.
- Chen, I. C., Hill, J. K., Ohlemüller, R., Roy, D. B. y Thomas, C. D. 2011. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science*, **333**: 1024-1026.
- Collins, W. J., Bellouin, N., Doutriaux-Boucher, M., Gedney, N., Hinton, T., Jones, C. D., Liddicoat, S., Martin, G., O'Connor, F., Rae, J., Senior, C., Totterdell, I., Woodward, S., Reichler, T. y Kim, J. 2009. Evaluation of HadGEM2 Model. *Met Office Hadley Centre Technic Note*, **74**: 47.
- Collins, W. J., Bellouin, N., Doutriaux-Boucher, M., Gedney, N., Halloran, P., Hinton, T., ... y Martin, G. 2011. Development and evaluation of an Earth-system model—HadGEM2. *Geoscientific Model Development*, **4**: 1051-1075.
- Colwell, R. K. y Rangel, T. F. 2009. Hutchinson's duality: the once and future niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**: 19651-19658.
- CONABIO. 2010. *El Bosque Mesófilo de Montaña en México: Amenazas y Oportunidades para su Conservación y Manejo Sostenible*. México: CONABIO.
- CONABIO, 2015. *Biodiversidad Mexicana; categorías de riesgo en México*. Recuperado de <http://www.biodiversidad.gob.mx/Mexico.html> (acceso 17 de julio de 2016).
- Conde-Álvarez, C., Estrada, F., Martínez, B., Sánchez, O. y Gay, C. 2011. Regional climate change scenarios for Mexico. *Atmósfera*, **24**: 125-140.
- Contreras-Medina, R., Luna-Vega, I. y Ríos-Muñoz, C. A. 2010. Distribution of *Taxus globosa* (Taxaceae) in Mexico: ecological niche modeling, effects of land use change and conservation. *Revista Chilena de Historia Natural*, **83**: 421-433.
- Cruz-Cárdenas, G., Villaseñor, J. L., López-Mata, L., Martínez-Meyer, E. y Ortiz, E. 2014. Selección de predictores ambientales para el modelado de la distribución de especies en Maxent. *Revista Chapingo. Serie ciencias forestales y del ambiente*, **20**: 187-201.

- Cruz-Cárdenas, G., López-Mata, L., Silva, J. T., Bernal-Santana, N., Estrada-Godoy, F. y López-Sandoval, J. A. 2016. Potential distribution model of Pinaceae species under climate change scenarios in Michoacán. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, **22**: 135-148.
- 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.
- Dawson, M. y Spangnagle, 2009. *The Complete Guide to Climate Change*. London: Routledge, New York.
- Dormann, C. F. 2007. Promising the future? Global change projections of species distributions. *Basic and Applied Ecology*, **8**: 387-397.
- Dormann, C. F., Purschke, O., Márquez, J. R. G., Lautenbach, S. y Schröder, B. 2008. Components of uncertainty in species distribution analysis: a case study of the great grey shrike. *Ecology*, **89**: 3371-3386.
- Elith, J. y Barry, S. 2006. Error and uncertainty in habitat models. *Journal of Applied Ecology*, **43**: 413-423.
- Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudik, M., Chee, Y. E. y Yates, C. J. 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, **17**:43–57.
- Emanuel, W. R., Shugart, H. H. y Stevenson, M. P. 1985. Climatic change and the broad-scale distribution of terrestrial ecosystem complexes. *Climatic change*, **7**: 29-43.
- Escalante, T., Llorente, J., Espinosa, D. y Soberón, J. 2000. Bases de datos y sistemas de información: aplicaciones en biogeografía. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, **24**: 325-341.
- Escudero, A., García-Camacho, R., García-Fernández, A., Gavilán, R. G., Giménez-Benavides, L., Iriondo, J. M., Lara-Romero, C., Morente, J. y Pescador, D. S. 2012. Vulnerabilidad al cambio global en la alta montaña mediterránea. *Revista Ecosistemas*, **21**: 63-72.

- Espinosa, D., Ocegueda, S., Aguilar, C., Flores, O., Llorente-Bousquets, J. y Vázquez, B. 2008. El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural. *Capital natural de México*, **1**: 22-65.
- Esperón-Rodríguez, M. y Barradas, V. L. 2015. Comparing environmental vulnerability in the montane cloud forest of eastern Mexico: A vulnerability index. *Ecological Indicators*, **52**: 300-310.
- Estrada-Contreras, I., Equihua, M., Castillo-Campos, G. y Rojas-Soto, O. 2015. Cambio climático y sus efectos en la vegetación de Veracruz, México: una aproximación mediante modelado de nicho ecológico. *Acta Botánica mexicana*, 73-93.
- Farjon, A. y Rushforth, K. D. 1989. A classification of *Abies miller* (Pinaceae). *Notes Roy Bot Gard Edinburgh*, **46**: 59-79.
- Ferreira de Siqueira, M. y Peterson, A. T. 2003. Consequences of global climate change for geographic distributions of Cerrado tree species. *Biota Neotropica*, **3**: 1-14.
- Fleming, T. H. 2004. Dispersal Ecology of Neotropical *Piper* Shrubs and Treelets. En L. A. Dyer y A. Palmer (Eds). *Piper: A Model Genus for Studies of Phytochemistry, Ecology, and Evolution*. New York: Kluwer Academic–Plenum Publishers.
- Foster, P. 2001. The potential negative impacts of global climate change on tropical montane cloud forests. *Earth-Science Reviews*, **55**: 73-106.
- Freeman, E. A. y Moisen, G. G. 2008. A comparison of the performance of threshold criteria for binary classification in terms of predicted prevalence and kappa. *Ecological Modelling*, **217**: 48–58.
- García-López, J. M. y Allué, C. 2010. Effects of climate change on the distribution of *Pinus sylvestris* L. stands in Spain. A phytoclimatic approach to defining management alternatives. *Forest Systems*, **19**: 329-339.
- Gavilán, R. G. 2008. La vegetación de alta montaña. En M. Redondo, M. Palacios, F. López, T. Santamaría y D. Sánchez (eds.), *Avances en biogeografía* (pp. 165-174). Madrid: Universidad Complutense de Madrid, Facultad de Geografía e Historia.
- Guerrero-Hernández, R., González-Gallegos, J. G. y Castro-Castro, A. 2014. Análisis florístico de un bosque de *Abies* y el bosque mesófilo de montaña adyacente en Juanacatlán, Mascota, Jalisco, México. *Botanical Sciences*, **92**: 541-562.

- Giorgi, F. y Mearns, L. O. 2002. Calculation of average, uncertainty range, and reliability of regional climate changes from AOGCM simulations via the “reliability ensemble averaging” (REA) method. *Journal of Climate*, **15**: 1141-1158.
- Gleason, H. A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 7-26.
- Gómez-Díaz, J., Etchevers, J., Monterroso, A., Gay, C., Campo, J. y Martínez, M. 2008. Spatial estimation of mean temperature and precipitation in areas of scarce meteorological information. *Atmósfera*, **21**:35-56.
- Gómez-Mendoza, L. y Arriaga, L. 2007. Modeling the effect of climate change on the distribution of oak and pine species of Mexico. *Conservation Biology*, **21**: 1545– 1555.
- González-Márquez, E., Guzmán-Pérez, F.A. y Castell-Carillo, J. M. 2009. Decreto. *El estado de Jalisco, periódico oficial. Secretaria General del Gobierno del estado de Jalisco*. Recuperado de http://www.conacyt.mx/cibiogem/images/cibiogem/sistema_nacional/documentos/ANPL/Jal/NEVADO-DE-COLIMA.pdf (consultado 5 mayo 2015).
- González-Espinosa, M., Meave, J. A., Lorea-Hernández, F. G., Ibarra-Manríquez, G., y Newton, A. C. 2011. *The red list of Mexican cloud forest trees*. Fauna & Flora International.
- González-Espinosa, M., Toledo-Aceves, T., Meave, J.A. y Ramírez-Marcial, N. 2011. Tropical montane cloud forests: current threats and opportunities for their conservation and sustainable management in Mexico. *Journal of Environmental Management*, **92**: 974-981.
- González-Espinosa, M., Meave, J. A., Ramírez-Marcial, N., Toledo-Aceves, T., Ibarra-Manríquez, G., y Lorea-Hernández, F. G. 2012. Los bosques de niebla de México: conservación y restauración de su componente arbóreo. *Ecosistemas*, **21**: 36-52.
- Gray, P. A. 2005. Impacts of climate change on diversity in forested ecosystems: Some examples. *The Forestry Chronicle*, **81**: 655-661.
- Gray, L. K. y Hamann, A. 2013. Tracking suitable habitat for tree populations under climate change in western North America. *Climatic Change*, **117**: 289–303
- Gugger, P. F., González-Rodríguez, A., Rodríguez-Correa, H., Sugita, S. y Cavender-Bares, J. 2011. Southward Pleistocene migration of Douglas-fir into Mexico: phylogeography,

- ecological niche modeling, and conservation of ‘rear edge’ populations. *New Phytologist*, **189**: 1185-1199.
- Guitérrez, E. y Trejo, I. 2014. Efecto del cambio climático en la distribución potencial de cinco especies arbóreas de bosque templado en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, **85**: 179-188.
- Hanley, J. A. y McNeil, B. J. 1982. The meaning and use of the area under a receiver operating characteristic (ROC) curve. *Radiology*, **143**: 29-36.
- Hampe, A. 2011. Plants on the move: The role of seed dispersal and initial population establishment for climate-driven range expansions. *Acta Oecologica*, **37**: 666–673.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G. y Jarvis, A. 2004. The WorldClim interpolated global terrestrial climate surfaces. Version 1.3. Recuperado de <http://biogeo.berkeley.edu>.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G. y Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, **25**: 1965-1978.
- Holwerda, F., Bruijnzeel, L. A., Muñoz-Villers, L. E., Equihua, M. y Asbjornsen, H. 2010. Rainfall and cloud water interception in mature and secondary lower montane cloud forests of central Veracruz, Mexico. *Journal of Hydrology*, **384**: 84-96.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. *Population Biology Animal Ecology and Demography, Cold Spring Harbor Symposia Quantitative Bioogy.*, **22**: 415–427.
- Intergovernmental Panel of Climate Change-IPCC, 2013. Resumen para responsables de políticas. En T. F. Stocker, D. Qin, G. K. Plattner, M. Tignor, S. K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex y P.M. Midgley (eds.), *Cambio Climático 2013: Bases físicas. Contribución del Grupo de trabajo I al Quinto Informe de Evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático*. Cambridge, Reino Unido y Nueva York, Estados Unidos de América: Cambridge University Press.
- PNUD-SEMARNAT. 2008. *Compendio de Estadísticas Ambientales*. México.
- Jiménez-Valverde, A. y Lobo, J. M. 2007. Threshold criteria for conversion of probability of species presence to either-or presence-absence. *Acta Oecologica*, **31**:361–369.

- Kauppi, P. y Posch, M. 1985. Sensitivity of boreal forests to possible climatic warming. *Climatic Change*, **7**: 45-54.
- Kelly, L. M., Almeda, F. y Fritsch, P. W. 2016. A taxonomic revision of Mexican and Central American Symplocos (Symplocaceae). *Phytotaxa*, **264**: 1-115.
- Kirschbaum, M. U. y Watt, M. S. 2011. Use of a process-based model to describe spatial variation in *Pinus radiata* productivity in New Zealand. *Forest Ecology and Management*, **262**: 1008-1019.
- Liu, C., Berry, P. M., Dawson, T. P. y Pearson, R. G. 2005. Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography*, **28**:385–393.
- 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.
- Luna, I., Velázquez, A. y Velázquez, E. 2001. México. En M. Kappelle y A. D. Brown (eds.), *Bosques Nublados de Neotrópico* (p. 183-229). Costa Rica: Instituto Nacional de Biodiversidad.
- Magaña, V. 2010. Guía para generar y aplicar escenarios probabilísticos regionales de cambio climático en la toma de decisiones. Distrito Federal, México: Centro de Ciencias de la Atmósfera, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Maiorano, L., Falcucci, A., Zimmermann, N. E., Psomas, A., Pottier, J., Baisero, D., ... y Boitani, L. 2011. The future of terrestrial mammals in the Mediterranean basin under climate change. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **366**: 2681-2692.
- Manthey, M., Fridley, J. D. y Peet, R. K. 2011. Niche expansion after competitor extinction? A comparative assessment of habitat generalists and specialists in the tree floras of south-eastern North America and south-eastern Europe. *Journal of Biogeography*, **38**: 840-853.
- Martin, T. G., McDonald-Madden, E., Runge, M. C. y Possingham, H. P. 2011. Optimal timing for managed relocation of species faced with climate change. *Nature Climate Change*, **1(5)**: 261-265.
- Martin, P. H. y Bellingham, P. J. 2016. Towards integrated ecological research in tropical montane cloud forests. *Journal of Tropical Ecology*, **32**: 345-354.

- Martínez, M. L., Pérez-Maqueo, O., Vázquez, G., Castillo-Campos, G., García-Franco, J., Mehlreter, K., Equihua, M. y Landgrave, R. 2009. Effects of land use change on biodiversity and ecosystem services in tropical mountain cloud forests of México. *Forest Ecology and Management*, **258**: 1856-1863.
- Milad, M., Schaich, H., Bürgi, M. y Konold, W. 2011. Climate change and nature conservation in Central European forests: a review of consequences, concepts and challenges. *Forest Ecology and Management*, **261**: 829-843.
- Milesi, F. A. y de Casenave, J. L. 2005. The niche concept in Applied Ecology: there's many a slip twixt the reality and the niche. *Ecología Austral*, **15**:131-148.
- Monterroso-Rivas, A. I. 2009. *El bosque mesófilo de montaña en el estado de Hidalgo: perspectiva ecológica frente al cambio climático*. México: Universidad Autónoma Chapingo.
- Monterroso-Rivas, A. I., Conde, C., Gómez, J. D., Gay, C., Villers, L. y López, J. 2011. Chapter 17: Sensitivity of Mexico's Farmers: A Sub National Assessment of Vulnerability to Climate Change. En J. Blanco and H. Kheradmand (eds.), *Climate Change, Socioeconomic Effects* (pp. 325 -340). Croatia: Published by InTech.
- Monterroso-Rivas, A. I., Gómez-Díaz, J. D. y Tinoco-Rueda, J. A. 2013. Bosque mesófilo de montaña y escenarios de cambio climático: una evaluación en Hidalgo, México. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, **19**: 29-43.
- Morales, N. 2012. Modelos de distribución de especies: Software MaxEnt y sus aplicaciones en Conservación. *Conservación Ambiental*, **2**.
- Moss, R., Babiker, M., Brinkman, S., Calvo, E., Carter, T., Edmonds, J., Elgizouli, I., Emori, S., Erda, L., Hibbard, K., Jones, R., Kainuma, M., Kelleher, J., Lamarque, J. F., Manning, M., Matthews, B., Meehl, J., Meyer, L., Mitchell, J., Nakicenovic, N., O'Neill, B., Pichs, R., Riahi, K., Rose, S., Runci, P., Stouffer, R., van Vuuren, D., Weyant, J., Wilbanks, T., VanYpersele, J. P. y Zurek, M. 2008. Towards new scenarios for analysis of emissions, climate change, impacts and response strategies. En Intergovernmental Panel on Climate Change. *Expert Meeting Report: Towards New Scenarios* (pp. 132). Geneva, Switzerland: IPCC.

- Moss, R. H., Edmons, J. A., Hibbard, K. A., Manning, M. R., Rose, S. K., van Vuuren, P., Carter, T. R., Emori, S., Kainuma, M., Kram, T., Meehl, G. A., Mitchell, J. F., Nakicenovic, N., Riahi, K., Smith, S. J., Stouffer, R. J., Thomson, A. M., Weyant, J. P. y Wilbanks, T. J. 2010. The next generation of scenarios for climate change research and assessment. *Nature*, **463**: 747-755.
- Ni, J. 2000. A simulation of biomes on the Tibetan Plateau and their responses to global climate change. *Mountain Research and Development*, **20**: 80-89.
- Nogués-Bravo, D. 2003. El estudio de la distribución espacial en la biodiversidad: concepto y métodos. *Cuadernos de investigación geográfica*, 67-82.
- Nogués-Bravo, D., Araujo, M. B., Errea, M. P. y Martínez-Rica, J. P. 2007. Exposure of global mountain systems to climate warming during the 21st Century. *Global Environmental Change*, **17**: 420-428.
- Opdam, P. y Wascher, D. 2004. Climate change meets habitat fragmentation: linking landscape and biogeographical scale levels in research and conservation. *Biological conservation*, **117**: 285-297.
- Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 637-669.
- Parry, M., Canziani, O. F., Palutikof, J., van der Linden, P. y Hanson, C. 2007. Resumen para responsables de políticas. *En cambio climático 2007: Impacto, adaptación y vulnerabilidad. Contribución del grupo de trabajo II al cuarto informe de evaluación del IPCC*. Grupo intergubernamental de Expertos sobre Cambio Climático.
- Pearson, R. G. y Dawson, T. P. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful?. *Global Ecology and Biogeography*, **12**: 361-371.
- Peng J., Dan L. y Huang M. 2014. Sensitivity of Global and Regional Terrestrial Carbon Storage to the Direct CO₂ Effect and Climate Change Based on the CMIP5 Model Intercomparison. *PLoS ONE*, **9**:e95282.
- Peterson, A. T., Sánchez-Cordero, V., Soberón, J., Bartley, J., Buddemeier, R. W. y Navarro-Sigüenza, A. G. 2001. Effects of global climate change on geographic distributions of Mexican Cracidae. *Ecological modelling*, **144**:21–30.

- Peterson, A. T., Ortega-Huerta, M. A., Bartley, J., Sánchez-Cordero, V., Soberón, J., Buddemeier, R. H. y Stockwell, D. R. 2002. Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature*, **416**: 626-629.
- Peterson, A. T. y Nakazawa, Y. 2008. Environmental data sets matter in ecological niche modelling: an example with *Solenopsis invicta* and *Solenopsis richteri*. *Global Ecology and Biogeography*, **17**: 135-144.
- Peterson, A. T. 2011. Ecological niche conservatism: A time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography*, **38**: 817-827.
- Peterson, A. T., Soberón, J., Pearson, R. G., Anderson, R. P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M. y Araujo, M. B. 2011. *Ecological Niches and Geographic Distributions*. Monographs in population biology. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Peterson, A. T. y Soberón, J. 2012. Species distribution modeling and ecological niche modeling: getting the concepts right. *Natureza & Conservação*, **10**: 102-107.
- Phillips, S. J., Dudick, M. y Schapire, R. E. 2004. *A maximum entropy approach species distribution modeling*. En proceedings of the 21th international conference on machine learning (pp. 655-662). New York: ACM Press.
- Phillips, S. J., Dudick, M. y Schapire, R. E. 2006. A maximum entropy approach species geographic distribution. *Ecological Modeling*, **190**: 231-259.
- Phillips, S. J. y Dudík, M. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, **31**: 161-175.
- Ponce-Reyes, R., Reynoso-Rosales, V. H., Watson, J. E., VanDerWal, J., Fuller, R. A., Pressey, R. L. y Possingham, H. P. 2012. Vulnerability of cloud forest reserves in Mexico to climate change. *Nature Climate Change*, **2**: 448-452.
- Ponce-Reyes, R., Nicholson, E., Baxter, P. W., Fuller, R. A. y Possingham, H. 2013 Extinction risk in cloud forest fragments under climate change and habitat loss. *Diversity and Distributions*, **19**: 518-529.

- Porrúa, M. E. 2001. Cambio climático global: Causas y consecuencias. *Revista de información y análisis*, **16**: 7-17.
- Pounds, J. A., Fogden, M. P. y Campbell, J. H. 1999. Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature*, **398**: 611-615.
- Ramírez-Amezcuca, Y., Steinmann, V. W., Ruiz-Sánchez, E. Y Rojas-Soto, O. R. 2016. Mexican alpine plants in the face of global warming: potential extinction within a specialized assemblage of narrow endemics. *Biodiversity and Conservation*, **25**: 865-885.
- Rebelo, H., Tarroso, P. y Jones, G. 2010. Predicted impact of climate change on European bats in relation to their biogeographic patterns. *Global Change Biology*, **16**: 561-576.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Distrito Federal, México: Limusa.
- Root, T. L., Price, J. T., Hall, K. R., Schneider, S. H., Rosenzweig, C. y Pounds, J. A. 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, **421**: 57-60.
- Rojas-Soto, O. R., Sosa, V. y Ornelas, J. F. 2012. Forecasting cloud forest in eastern and southern Mexico: conservation insights under future climate change scenarios. *Biodiversity and Conservation*, **21**: 2671-2690.
- Ruiz-Labourdette, D., Nogués-Bravo, D., Ollero, H. S., Schmitz, M. F. y Pineda, F. D. 2012. Forest composition in Mediterranean mountains is projected to shift along the entire elevational gradient under climate change. *Journal of Biogeography*, **39**: 162-176.
- Rzedowski, J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botánica Mexicana*, **35**: 25-44.
- Sáenz-Romero, C., Rehfeldt, G. E., Duval, P., y Lindig-Cisneros, R. A. 2012. *Abies religiosa* habitat prediction in climatic change scenarios and implications for monarch butterfly conservation in Mexico. *Forest Ecology and Management*, **275**: 98-106.
- Santiago-Pérez, A. L. y 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. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **85**:31-49.
- SEMARNAT-Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. 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. 30 de diciembre de 2010, Segunda Sección. México. Recuperado de http://www.semarnat.gob.mx/temas/gestionambiental/vidasilvestre/Documents/NOM_059_SEMARNAT_2010.pdf; última consulta: 06.06.2016.

Silba, J. 2008. An international census of the Coniferae. Part II. Pinaceae. *Journal of International Conifer Preservation Society*, **15**: 44.

Sinclair, S. J., White, M. D. y Newell, G. R. 2010. How useful are species distribution models for managing biodiversity under future climates. *Ecology and Society*, **15**.

Sobek-Swant, S., Kluza, D. A., Cuddington, K. y Lyons, D. B. 2012. Potential distribution of emerald ash borer: What can we learn from ecological niche models using Maxent and GARP?. *Forest Ecology and Management*, **281**: 23-31.

Soberón, J. y Nakamura, M. 2009. Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **106**: 19644-19650.

Soberón, J. M. 2010. Niche and area of distribution modeling: a population ecology perspective. *Ecography*, **33**: 159-167.

Soberón J. y Peterson T. 2011. Ecological niche shifts and environmental space anisotropy: a cautionary note. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, **82**:1348-1355.

Steinmann, K., Linder, H. P. y Zimmermann, N. E. 2009. Modelling plant species richness using functional groups. *Ecological Modelling*, **220**: 962-967.

Still, C. J., Foster, P. N. y Schneider, S. H. 1999. Simulating the effects of climate change on tropical montane cloud forests. *Nature*, **398**: 608-610.

Stocker, T. F., Qin, D., Plattner, G. K., Tignor, M., Allen, S. K., Boschung, J., Nauels, A., Xia, Y., Bex, V. y Midgley, B. M. 2013. IPCC, 2013: climate change 2013: the physical science basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change.

Stockhause, M., H. Höck, F. Toussaint, y M. Lautenschlager, 2012. Quality assessment concept of the World Data Center for Climate and its application to CMIP5 data. *Geoscientific Model Development*, **5**: 1023-1032.

- Stott, P., Good, P., Jones, G., Gillett, N. y Hawkins, E. 2013. The upper end of climate model temperature projections is inconsistent with past warming. *Environmental Research Letters*, **8**: 014024.
- Taylor, K., Stouffer, R.J. y Meehl, G.A. 2012: An Overview of CMIP5 and the Experiment Design. B. *American Meteorological Society*, **93**: 485-498.
- Téllez-Valdés, O., Dávila-Aranda, P. y Lira-Saade, R. 2006. The effects of climate change on the long-term conservation of *Fagus grandifolia* var. *mexicana*, an important species of the Cloud Forest in Eastern Mexico. *Biodiversity and Conservation*, **15**:1095–1107.
- Thomas, C., Cameron, A., Green, R. E., Bakkenes, M. y Beaumont, L. J. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature*, **427**:145-149.
- Thomas, C. D., Anderson, B. J., Moilanen, A., Eigenbrod, F., Heinemeyer, A., Quaipe, T., Roy, D. B., Gillings, S., Armsworth, P. y Gaston, K. J. 2013. Reconciling biodiversity and carbon conservation. *Ecology letters*, **16**: 39-47.
- Thuiller, W., Albert, C., Araújo, M. B., Berry, P. M., Cabeza, M., Guisan, A., Hickler, T., Midgley, C. F., Paterson, J., Schurr, F. M., Sykes, M. T. y Zimmermann, N. 2008. Predicting global change impacts on plant species' distributions: future challenges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **9**: 137-152.
- Thuiller, W., S. Lavergne, C. Roquet, I. Boulangeat y Araújo, M. B. 2011. Consequences of climate change on the Tree of Life in Europe. *Nature*, **448**: 550-552.
- Toledo-Aceves, T., Meave, J. A., González-Espinosa, M. y Ramírez-Marcial, N. 2011. Tropical montane cloud forests: current threats and opportunities for their conservation and sustainable management in Mexico. *Journal of Environmental Management*, **92**: 974-981.
- Tosi, J. A. J., Watson, V. y Echeverría, J. 1992. *Potential impacts of climatic change on the productive capacity of Costa Rican forests: a case study*. San José, Costa Rica: Tropical Science Center.
- Urban, M. C. 2015. Accelerating extinction risk from climate change. *Science*, **348**: 571-573.
- Ureta, C., Martínez-Meyer, E., Perales, H. R. y Álvarez-Buylla, E. R. 2012. Projecting the effects of climate change on the distribution of maize races and their wild relatives in Mexico. *Global Change Biology*, **18**: 1073–1082.

- Van-Vuuren, D. P., Edmonds, J., Kainuma, M., Riahi, K., Thomson, A., Hibbard, K., Hurtt, G., Kram, T., Krey, V., Lamarque, J. F., Masui, T., Meinshausen, M., Nakicenovic, N., Smith, S. J. y Rose, S. 2011. The representative concentration pathways: an overview. *Climatic Change*, **109**: 5-31.
- Vázquez, D. P. 2005. Reconsiderando el nicho hutchinsoniano. *Ecología Austral*, **15**: 149-158.
- Velázquez, A., Mas, J. F., Gallegos, J. R. D., Mayorga-Saucedo, R., Alcántara, P. C., Castro, R., Fernández, T., Bocco, G., Ezcurra, E. y Palacio, J. L. 2002. Patrones y tasas de cambio de uso del suelo en México. *Gaceta ecológica*, 21-37.
- Villaseñor, J. L. 2010. *El Bosque Húmedo de Montaña en México y sus Plantas Vasculares: Catálogo Florístico-Taxonómico*. Distrito Federal, México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Villaseñor, J. L. y Ortiz, E. 2014. Biodiversidad de las plantas con flores (División Magnoliophyta) en México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 85: 134-142.
- Villers-Ruiz, L. y Trejo-Vázquez, I. 1997. Assessment of the vulnerability of forest ecosystems to climate change in Mexico. *Climate Research*, **9**: 87-93.
- Villers, L. y Trejo, I. 1998. El impacto del cambio climático en los bosques y áreas naturales protegidas de México. *Interciencia*, **23**:10–19.
- Villers-Ruiz, L. y Trejo-Vázquez, I. 2004. Evaluación de vulnerabilidad en los ecosistemas forestales. En J. Martínez y A. Fernández-Bremauntz (eds.) *Cambio Climático: una visión desde México* (pp. 239-259). México: SEMARNAT/INE.
- Vitt, P., Havens, K., Kramer, A. T., Yates, E. y Sollenberger, D. 2010. Assisted migration of plants: changes in latitudes, changes in attitudes. *Biological conservation*, **143**: 18-27.
- Vos, C. C., Berry, P., Opdam, P., Baveco, H., Nijhof, B., O’Hanley, J., Bell, C. y Kuipers, H. 2008. Adapting landscapes to climate change: examples of climate-proof ecosystem networks and priority adaptation zones. *Journal of Applied Ecology*, **45**: 1722-1731.
- Walton, D., Meyerson, J., Neelin, J., D. 2013. Accessing, downloading, and viewing CMIP5 data. Earth system grid federation. 25 p.
- Walther, G. R., Beißner, S. y Burga, C. A. 2005. Trends in the upward shift of alpine plants. *Journal of Vegetation Science*, **16**: 541-548.

- Warren, D. L., Glor, R. E. y Turelli, M. 2010. ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography*, **33**: 607-611.
- Wenzell , K. y Kenny, L. 2015. *Quercus acutifolia*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015:e.T78803712A78803830.<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-4.RLTS.T78803712A78803830.en>.
- Williams, S. E., Bolitho, E. E. y Fox, S. 2003. Climate change in Australian tropical rainforests: an impending environmental catastrophe. Proceedings of the Royal Society of London B: *Biological Sciences*, **270**: 1887-1892.
- Williams-Linera, G. 2007. *El bosque de niebla del centro de Veracruz: Ecología, Historia y destinos en tiempos de fragmentación y cambio climático*. Xalapa, Veracruz: CONABIO-Instituto de Ecología, A. C.
- Williams C. G. 2009. *Conifer Reproductive Biology*. Dordrecht: Springer.
- Williams-Linera, G. 2015. El bosque mesófilo de montaña, veinte años de investigación ecológica ¿qué hemos hecho y hacia dónde vamos?. *Madera y bosques*, **21**: 51-61.
- Young, B. E. 2007. Endemic species distributions on the east slope of the Andes in Peru and Bolivia. Nature Serve, Arlington, Virginia, USA.
- Zurita-Valencia, W., Gómez-Cruz, J. E., Atrián-Mendoza, E., Hernández-García, A., Granados-García, M. E., García-Magaña, J. J., Salgado-Garciglia, R. y Sánchez-Vargas, N. M. 2014. Establecimiento de un método eficiente de germinación in vitro y micropropagación del cirimo (*Tilia mexicana* schlecht.)(Tiliaceae). *Polibotánica*, 129-144.

CAPÍTULO IV

Conclusiones generales

El gradiente altitudinal de bosques húmedos de montaña del volcán Nevado de Colima, que tiene un rango entre los 1200 y los 3700 m s.n.m., además de presentar cambios notables en su estructura y composición de especies leñosas, mostró tres tipos de vegetación, cuya distribución estuvo marcada por la presencia y abundancia de varias especies dominantes e indicadoras: 1) el bosque mesófilo de montaña de baja altitud, en ecotonía con el bosque tropical subcaducifolio en su extremo inferior, de los 1200 a los 1900 m; 2) el bosque mixto, compuesto por elementos de bosque mesófilo de montaña de alta elevación y de bosque de oyamel (*Abies flinckii* principalmente), de los 1900 a 2700 m; y 3) el bosque de oyamel dominado por las coníferas *Abies religiosa* subsp. *colimensis* y *Pinus hartwegii*, de los 2700 a 3700 m.

La altitud fue la principal variable ambiental con la que estuvieron relacionada la presencia y abundancia de las especies leñosas del bosque húmedo de montaña del Nevado de Colima y a su vez ésta variable estuvo positivamente asociada con la precipitación media anual y la del trimestre más frío, con la humedad del suelo y la evapotranspiración potencial anual, mientras que tuvo una relación negativa con la temperatura media anual, la del trimestre más seco, la del trimestre más frío, el punto de rocío y el índice de humedad. El que las variables correlacionadas con la humedad y la temperatura fueran las más relevantes, sugiere que los regímenes pluviales variables y las sequías prolongadas limitarían la distribución de las especies en el Nevado de Colima. Algunas especies presentaron preferencias por ambientes subhúmedos templados o templado-fríos tales como *Symplocos citrea*, *Tilia americana* var. *mexicana*, *Podocarpus matudae*, *Abies religiosa* subsp. *colimensis*, *Abies flinckii* y de transición entre esos ambientes y los subcálido-subhúmedos *Piper hispidum*, *Carpinus caroliniana*, *Quercus acutifolia* y *Zinowiewia concinna*.

Las especies evaluadas ante escenarios futuros de cambio climático presentaron diferentes resultados, las que mostraron mayor tolerancia al calentamiento global fueron *Piper hispidum*, *Quercus acutifolia* y *Podocarpus matudae*; la situación contraria fue para *Abies*

flinckii, *A. religiosa* subsp. *colimensis*, *Salix paradoxa*, *Zinowiewia concinna*, *Tilia americana* var. *mexicana* y *Symplocos citrea*, que presentaron una distribución potencial más restringida y desplazada hacia las partes más altas de la montaña, por lo que éstas especies se consideran muy vulnerables al cambio climático en el Nevado de Colima. Por su parte la especie que mostró una reducción drástica en su distribución potencial para el futuro fue *Carpinus caroliniana*, lo que la hace la especie más vulnerable y que sugiere una posible extinción local en el Nevado de Colima e incluso en todo el occidente de México.

Los bosques húmedos de coníferas en el Nevado de Colima, en especial las especies del género *Abies*, ante el calentamiento global pronosticado presentarán reducciones en su espacio climáticamente apto lo cual provocará decrementos drásticos en su hábitat. Similarmente, las especies del bosque mesófilo de montaña también enfrentarán presiones de desplazamiento altitudinal, pero en el caso de estas especies en el Nevado de Colima en su gran mayoría dispondrán de cotas superiores para expandirse, sin embargo, el desplazamiento del nicho ecológico o de las especies, o la reducción de áreas de distribución potencial, no sólo dependerán de cambios en variables relacionadas con la temperatura, sino también de variables relacionadas con la precipitación, y en este sentido, algunas especies de bosque mesófilo que requieren ambientes demasiado húmedos tenderán a reducir sus áreas de distribución debido a una disminución de la humedad, aunque tengan espacios con temperaturas adecuadas disponibles hacia las partes altas del Nevado, tal es el caso de la especie *Carpinus caroliniana*, para la cual incluso se prevé una posible extinción local en el Nevado de Colima y en el occidente de México. Los modelos de nicho ecológico ante escenarios de cambio climático también sugieren que los riesgos serán mucho mayores en las montañas más bajas, debido a que en éstas no hay cotas superiores hacia donde puedan desplazarse tanto los nichos ecológicos como las especies. En México, ante los escenarios de cambio climático más drásticos, los macizos montañosos más elevados (los volcanes Nevado de Colima, Pico de Orizaba, Cofre de Perote, Tancítaro, Iztaccíhuatl, Nevado de Toluca, La Malinche y Tacaná), serán importantes refugios para las especies ya que pueden ofrecer espacios de mayor altitud hacia donde pueden inmigrar las especies del bosque húmedo de montaña.

Los modelos de nicho ecológico ante escenarios de cambio climático proyectaron reducciones en las áreas de distribución potencial de las diez especies evaluadas de entre un 63 a 77 %. En los escenarios de cambio climático global del modelo HADGEM2_ES (RCP 4.5 y RCP 8.5), para los años 2050 y 2070, los principales componentes que estarían determinando la probable distribución de las especies arbóreas serían la reducción en la precipitación media anual (hasta en un 20%) y el aumento de la temperatura media anual (hasta 5 °C), estos cambios serán más acentuados en los puntos más elevados y podrían generar nuevas situaciones ecológicas de las especies que facilitarían o inhibirían su distribución.

De acuerdo a los resultados del presente estudio el volcán Nevado de Colima representa, ante un cambio climático, uno de los refugios más importantes de la flora de la región del occidente de México, esto se debe entre otros factores a su gran gradiente altitudinal, su cercanía relativa a la fuente de humedad del Océano Pacífico y a su posición de confluencia de dos de los más grandes sistemas montañosos mesoamericanos, la Faja Volcánica Transversal Mexicana y la Sierra Madre del Sur, además de estar en la zona de transición entre dos regiones biogeográficas, la región Neártica y la Neotropical, todo ello conduciendo a que albergue un importante componente de biodiversidad del occidente de México. Desde el punto de vista de la conservación, la alta diferencia florística entre sitios en distintos pisos altitudinales del Nevado de Colima sugiere que se deben delimitar áreas de conservación que incluyan los diferentes pisos altitudinales, es decir, a lo largo de todo el gradiente altitudinal, para proteger gran parte de su biodiversidad, ecosistemas y permitir la libre migración altitudinal de individuos, poblaciones y comunidades enteras ante eventos de cambio climático. Esto se debe tomar en cuenta, debido a que nuestros resultados ponen de manifiesto que estos ecosistemas van a experimentar impactos previsibles como consecuencia del cambio climático proyectado. Las diez especies seleccionadas en este trabajo se encuentran en su mayoría en terrenos de relieve desfavorable y suelos diversos, lo cual hace que sean especies muy vulnerables a su capacidad de readaptación debido a su crecimiento lento. Esto sin tomar en cuenta que los efectos del cambio en el clima implicarán presiones que superarán la plasticidad y la capacidad de aclimatación de muchas especies, que sus respuestas evolutivas no sean viables en el corto plazo en el que se producirán los cambios, y que la efectividad de las migraciones de las especies como mecanismo de

supervivencia no sean suficientes para compensar las extinciones locales, por la capacidad limitada de dispersión de las especies. Por lo que, para próximos estudios se deberán considerar todos estos criterios y así poder inferir de manera más exacta su vulnerabilidad ante el cambio climático, y con esa información justificar la importancia de su conservación en la actualidad.

Las estimaciones de cambios en las áreas de distribución potencial de las especies de bosque húmedo de montaña en el Nevado de Colima son solo una primera aproximación donde se consideraron solo algunas especies, pero si consideramos a otras especies importantes tales como *Pinus hartwegii*, cuyos requerimientos y tolerancias son hasta cierto punto parecidas a las de *Abies religiosa*, podríamos inferir que tendría una similar o peor reducción en sus áreas de distribución potencial con un consiguiente riesgo de extinción, ya que esta especie tiene aún una menor superficie hacia donde migrar ascendentemente en las montañas. Por lo tanto, los resultados de los modelos de nicho ecológico ante cambio climático parecen encontrar apoyo con lo observado en campo, ya que se avistó una elevada densidad de árboles de *Abies* muertos en pie en sitios más bajos, asimismo la presencia de los mismos aunque muy dispersos en altas elevaciones en su límite superior de su distribución actual, donde no se habían reportado anteriormente. Pese a esto, consideramos que la mayor amenaza a estos ecosistemas no solo sea el cambio climático, sino las transformaciones del ecosistema por otras causas humanas, lo que llevaría a la pérdida de su biodiversidad mucho antes de lo pronosticado por los modelos de nicho ecológico ante escenarios de cambio climático.

El presente estudio demuestra que los bosques húmedos de montaña del Nevado de Colima, tanto de sus bosques mesófilos de montaña como sus bosques de oyameles son un componente muy importante de la biodiversidad alfa y beta de este complejo montañoso y del occidente de México, sin embargo, resultó ser un ecosistema muy vulnerable ante los posibles efectos del cambio climático, ya que siete de las diez especies mostrarán reducciones en su distribución potencial. Además, este macizo montañoso resultó ser un refugio crucial para la migración altitudinal de las especies ante distintos escenarios de cambio climático, por estas dos grandes razones se sugiere priorizar las acciones de conservación tanto dentro de sus áreas naturales protegidas como fuera de ellas.

4.1. Apéndice

Apéndice 1. Listado de especies leñosas muestreadas en el gradiente de los 1200 a los 3700 m s.n.m. en el Nevado de Colima, Jalisco, México; las letras representan los sitios de Amixtlán y El Borbollón (A) y Floripondio (F).

Especie	Acrónimo de las especies *	Sitios																													
		A 1	A 2	A 3	A 4	A 5	A 6	A 7	A 8	A 9	A 10	A 11	F 1	F 2	F 3	F 4	F 5	F 6	F 7	F 8	F 9	F 0	F 1	F 2	F 3	F 4	F 5	F 6	F 7	F 8	F 9
Aquifoliaceae		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ilex brandegeana</i> Loes.	ILEBRA	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Actinidiaceae		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Saurauia serrata</i> DC.	SARSER	-	X	X	-	-	-	X	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Adoxaceae		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Viburnum acutifolium</i> Benth.	VIBACU	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	X	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Viburnum hartwegii</i> Benth.	VIBHAR	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Anacardiaceae		-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Rhus radicans</i> L.	RHURAD	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Annonaceae		-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Annona reticulata</i> L.	ANNRET	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Araliaceae		X	X	X	X	X	X	X	X	-	-	X	-	-	X	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planch.	DENARB	X	X	X	X	X	X	X	X	-	-	X	-	-	X	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Oreopanax echinops</i> (Schltdl. & Cham.) Decne. & Planch.	OREECH	-	X	-	-	-	-	X	-	-	X	-	-	X	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Oreopanax xalapensis</i> (Kunth) Decne. & Planch.	OREXAL	X	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	X	-	-	X	X	X	X	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Asteraceae		-	-	-	-	-	-	X	-	-	X	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Ageratina areolaris</i> (DC.) Gage ex B.L. Turner	AGEARE	-	-	-	-	-	-	X	-	-	X	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Ageratina cerifera</i> (McVaugh) R.M. King & H. Rob.	AGECER	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	X	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	

