



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

**Distribución de comunidades de
bosque mesófilo de montaña y de
Abies en dos gradientes altitudinales
del occidente de Jalisco, México**

**Tesis
que para obtener el grado de
Maestro en Ciencias en Biosistemática
y Manejo de Recursos Naturales y
Agrícolas**

Presenta

Ricardo Guerrero Hernández

Zapopan, Jalisco

Junio de 2016



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

**Distribución de comunidades de bosque
mesófilo de montaña y de *Abies* en dos
gradientes altitudinales del occidente de
Jalisco, México**

Tesis

que para obtener el grado de

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

Presenta

Ricardo Guerrero Hernández

DIRECTOR

Dr. Miguel Ángel Muñiz Castro

Zapopan, Jalisco

Junio de 2016



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

Distribución de comunidades de Bosque Mesófilo de Montaña y de *Abies* en dos gradientes altitudinales del occidente de Jalisco, México

Por
Ricardo Guerrero Hernández

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

24/05/2016

Fecha

Dr. José Antonio Vázquez García
Asesor del comité particular e integrante del jurado

24/05/2016

Fecha

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

24/05/2016

Fecha

Dr. Pablo Carrillo Reyes
Sinodal e integrante del jurado

24/05/2016

Fecha

Dr. Francisco Martín Huerta Martínez
Sinodal e integrante del jurado

24/05/2016

Fecha

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por haber destinado los impuestos del pueblo de México en mi formación como Maestro en Ciencias.

A la Universidad de Guadalajara, particularmente al posgrado BIMARENA por haberme brindado la oportunidad de realizar mis estudios.

Al Dr. Miguel Ángel Muñiz Castro, por su dirección en la investigación, brindarme siempre el apoyo durante las fases de investigación y darme la oportunidad de integrarme al equipo de trabajo del que forma parte.

Al Dr. Gerardo Hernández Vera, por sus comentarios acertados que ayudaron a mejorar el capítulo 2.

Al Dr. José Antonio Vázquez García, Dr. Ariel Ruiz Corral y al Dr. Francisco Martín Huerta Martínez, por sus sugerencias para mejorar la calidad del trabajo de investigación.

A Chuy, Enetzin, Fernando, Gerardo, Laura, Lucas, Mauricio, Miguel, Nacho, Nino, Nora y Wendy, por toda la ayuda en el trabajo de campo.

Una mención especial para los Sres. Jaime Arredondo y Modesto Peña por permitir el acceso a sus predios y su excelente hospitalidad.

DEDICATORIA

Este trabajo va dedicado a Laura y Sebastián, por su amor, confianza, paciencia y apoyo incondicional.....mis amores, mi familia.

A mis padres Ricardo y Socorro, por el gran apoyo que me han brindado toda la vida...espero respaldarlos pronto con la misma magnitud que lo hicieron conmigo.

Índice

Resumen	1
----------------------	---

Capítulo 1.-Introducción general

1.1 Introducción.....	3
1.2 Antecedentes.....	5
1.3 Objetivos.....	7
1.3.1 General.....	7
1.3.2 Particulares.....	7
1.4 Área de estudio.....	8
1.5 Literatura citada.....	10

Capítulo 2.- Guerrero-Hernández, R., Muñiz-Castro, M. A., Vázquez-García, J. A., y Ruiz-Corral, A. (201X) Relict temperate-like mountain forests dominated by <i>Abies jaliscana</i> in western Mexico: richness, structure and climatic issues. <i>European Journal of Forest Research</i>	16
--	----

Capítulo 3.- Distribución de comunidades de Bosque Mesófilo de Montaña y de *Abies* en dos gradientes altitudinales del occidente de Jalisco, México

3.1 Resumen.....	47
3.2 Summary.....	47
3.3 Introducción.....	48
3.4 Materiales y métodos.....	50
3.4.1 Muestreo de campo.....	50
3.4.2 Análisis de datos.....	53

3.5 Resultados.....	54
3.5.1 Composición florística.....	54
3.5.2 Estructura, riqueza y diversidad.....	54
3.5.3 Ordenación y clasificación.....	58
3.6 Discusión.....	66
3.7 Literatura citada.....	72
Capítulo 4.-Discusión general y conclusiones.....	79
4.1 Literatura citada.....	83
4.2 Apéndice.....	84

RESUMEN

En esta investigación se estudió la heterogeneidad ecológica y florística del bosque mesófilo de montaña y su continuidad con el bosque de *Abies*, en relación con dos gradientes altitudinales en La Bufa-Juanacatlán al occidente de Jalisco, México, con los siguientes aspectos: se utilizaron datos bioclimáticos y estructura de especies leñosas en bosques dominados por la especie relictual *Abies jaliscana* (**capítulo 2**), para explicar algunas cuestiones climáticas, tendencias de temperatura y precipitación. Se muestrearon 20 sitios de 0.1 ha en dos localidades, después el área basal, densidad, índice de Shannon y la riqueza fueron determinados en cada sitio. Fueron llevadas a cabo regresiones lineales para evaluar la relación entre las variables bioclimáticas y la altitud. Las condiciones climáticas se examinaron utilizando las zonas de vida de Holdridge y los tipos de bioma de Whittaker. El dendrograma de agrupamiento sugiere dos ensamblajes principales; bosque mixto de *Abies*-mesófilo de alta de montaña y bosque de *Abies*. El área basal y la abundancia de *Abies* fueron las únicas variables utilizadas, que mostraron diferencias significativas entre localidades. A lo largo del rango altitudinal en ambas localidades, la precipitación del trimestre más frío del año tuvo un incremento significativo. Los bosques de *Abies* en La Bufa-Juanacatlán parecen estar parcialmente adaptados a condiciones de temperatura y precipitación similares a aquellos observados en bosques con *Abies grandis* en el bioma “bosque pluvial templado”. En La Bufa fue detectado un fuerte disturbio, mientras que el bosque de abetos en Laguna Juanacatlán parece estar en una fase climax. Por otro lado, se analizaron los cambios en riqueza, estructura, florística y condiciones ambientales en el bosque mesófilo de montaña y su transición con el bosque de *Abies* a lo largo de dos gradientes altitudinales (**capítulo 3**), además se examinó y aclaró si existen comunidades discretas en relación con cambios ambientales y climáticos. Para lograr esto, se trazaron 32 sitios de 0.1 ha a lo largo de los rangos de elevación. En cada sitio fueron determinadas el área basal, altura de los individuos, abundancia, diversidad Shannon y riqueza. Se utilizaron análisis multivariados para explorar variables ambientales asociadas a grupos formados por los sitios a lo largo del rango altitudinal. A lo largo de los rangos elevacionales hubo patrones unimodales y monotónicos contrastantes en ambas localidades. El análisis de escalamiento multidimensional no métrico y el análisis de agrupamiento sugieren tres grupos principales: bosque mesófilo de baja montaña (*Carpinus caroliniana*,

Magnolia pacifica y *Quercus excelsa*) asociado a temperatura media anual, precipitación anual y pedregosidad; bosque mesófilo de alta montaña (*Abies jaliscana*, *Clethra hartwegii*, *Meliosma dentata* y *Symplocos citrea*) y bosque de coníferas (*Abies*) asociados a altitud y la precipitación del trimestre más frío del año. Además, existe la presencia de dos grupos influenciados por el alto disturbio dominados por *Quercus-Pinus*. El estudio muestra que distintas especies dominantes están asociadas a diferentes condiciones climáticas y apoyados tendencias dependiendo de la localidad: a) en La Bufa, la riqueza de especies se asocia positivamente con la precipitación anual y disminuye con la elevación; b) en Laguna Juanacatlán, la riqueza tiene un patrón unimodal. Se concluye que la altitud, precipitación anual y precipitación del trimestre más frío producen un cambio direccional en riqueza, área basal, altura de los individuos y de especies indicadoras.

La especie *Abies jaliscana* merece atención especial por su distribución restringida en altas montañas intertropicales, es un elemento relictual que prospera en refugios del Mioceno-Plioceno, localmente es dominante en solo cinco áreas forestales pequeñas (se le considera muy susceptible a la extinción), sin embargo estas áreas captan y retienen una alta cantidad de agua y carbono. El cambio climático global, junto con otros disturbios antropogénicos de manera simultánea podrían ocasionar alteraciones en los ciclos biogeoquímicos, por consiguiente cambios biogeográficos en el abeto y otras especies, como la reducción de su área de distribución, orillando a esta especie a una “migración hacia arriba”, sin embargo ya no tiene espacio para migrar por su restricción en las partes más altas de las montañas, por lo tanto aquí se considera urgente y prioritaria su protección legal y efectiva.

Palabras clave: *Abies jaliscana*, bosque de *Abies*, bosque mesófilo de montaña, diversidad de especies leñosas, especies indicadoras, estructura, gradiente altitudinal, precipitación del trimestre más frío, precipitación anual, temperatura media anual.

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1 INTRODUCCIÓN

El Bosque Mesófilo de Montaña (BMM) en México *sensu* Rzedowski (1978), forma parte del conjunto de comunidades vegetales en montañas intertropicales que se les conoce como *Tropical Montane Cloud Forest* (TMCF), los cuales se definen como “bosques que son afectados por niebla o nubes persistentes al nivel de la vegetación” (Grubb 1977; Stadtmüller 1987). El BMM, a pesar de ser uno de los ecosistemas más importantes por sus altos valores de generación de servicios ambientales, entre los que destacan su alta biodiversidad, captura y almacén de agua y carbono (Bruijnzeel 2000; Campos y Calvo 2000; Bubb et al. 2004), es uno de los más amenazados por su fragilidad y altas tasas de deforestación y fragmentación (Vázquez-García 1993, 1995; FAO 1993; Challenger 1998; Ramírez-Marcial et al. 2001; Cayuela et al. 2006; Mulligan 2010). Además, es insuficiente la conciencia pública y política sobre sus valores y estado actual (Bruijnzeel y Hamilton 2001). Este es un fenómeno que se agrava a su vez por un conocimiento científico insuficiente sobre su biodiversidad, factores bióticos y abióticos que determinan su presencia y distribución.

Estos bosques difieren entre sí en la composición de sus comunidades, adaptaciones estructurales y fisiológicas de sus plantas, también en sus condiciones hidroclimáticas (Mulligan 2010); además, se caracterizan también por su baja evapotranspiración (Bruijnzeel et al. 1993). En ellos abundan los suelos ricos en materia orgánica (histosoles) y su riqueza en términos de especies de hierbas, arbustos y epífitas puede ser relativamente alta si se compara con la del bosque tropical lluvioso de tierras bajas, *Lowland Tropical Rain Forest* (Hamilton et al. 1995). Su distribución es más frecuente en América tropical y el sureste de Asia que en África tropical (Stadtmüller 1987), y son encontrados en los trópicos húmedos en las laderas de las montañas, principalmente entre 500 y 3500 m de altitud (Doumenge et al. 1995).

El BMM en sitios conservados tiene varios estratos arbóreos con pobre desarrollo del herbáceo; las epífitas están bien representadas tanto por líquenes, musgos, pteridofitas, como también fanerógamas (Rzedowski 1978). Otro rasgo importante del BMM son sus

afinidades florísticas con el bosque caducifolio templado del este de Norteamérica (Miranda y Sharp 1950), el este de Asia y la región andina de Sudamérica (Rzedowski y McVaugh 1966; Tang y Ohsawa 1997; Alcántara y Luna 2001). A lo largo del este y sur de México estas comunidades cubren franjas casi continuas, mientras que en el occidente se restringe a cañadas húmedas (Rzedowski 1996) con una distribución discontinua que asemeja un archipiélago de fragmentos de bosque (Vázquez-García 1995). El rango de elevación del BMM en México se sitúa generalmente entre las cotas de 1250 y 2450 m s.n.m. (Alcántara et al. 2002), aunque puede distribuirse desde los 400 hasta los 2,700 m s.n.m. (Rzedowski 1978) y actualmente podría estar experimentando una ampliación de su distribución altitudinal hacia cotas superiores a los 2700 m, debido a los efectos del calentamiento global.

Las especies latifoliadas dominan, géneros de árboles caducifolios como *Tilia*, *Carpinus* y *Ostrya* prevalecen en barrancos templados y protegidos, mientras que especies perennifolias como *Arbutus*, *Ternstroemia* y *Symplocos* prefieren sitios más expuestos o los límites superiores del gradiente altitudinal del bosque, aunque suelen existir también en el límite inferior (Vázquez y Givnish 1998a). Las coníferas también están bien representadas, en especial por *Pinus*, *Podocarpus* y *Abies* (Rzedowski 1978, Vázquez et al. 2000). Por lo tanto, en México las poblaciones de alguna especie de *Abies* suelen sustituir en dominancia a las otras especies del bosque mesófilo en los pisos altitudinales superiores (zonas altas templado-frías intertropicales), incluso formar ecotonías y ensambles complejos estructuralmente con el mismo (Catalán-Heverástico et al. 2003; Ávila-Sánchez et al. 2010; Cuevas-Guzmán et al. 2011).

Con base en la elevación en la que se distribuye, el BMM puede presentar una temperatura media anual entre 12-23 °C y precipitación entre 1000-5800 mm anuales, aunque generalmente es alrededor de 2000 mm. La precipitación es más abundante en las montañas de la cuenca del Golfo de México que en las del Océano Pacífico, pues éstas regularmente no reciben más de 2000 mm (López-Mata et al. 2012). La altitud a la que se condensan las nubes es variable dependiendo de varios factores, por ejemplo la alta humedad atmosférica de montañas cercanas a las costas (Jarvis y Mulligan 2011).

Los BMM tienen una alta diversidad Beta (Rzedowski 1978; Vázquez-García 1995; Villaseñor 2010), pero este alto recambio de especies puede resultar de comparar ensamblajes de altitudes mayores y climas frescos, con zonas de menor altitud y climas más cálidos en una pequeña área. Por tales causas, el recambio de especies puede ser hasta seis veces mayor a lo largo de un gradiente altitudinal que a lo largo de un gradiente horizontal (Vázquez-García y Givnish 1998b). Hay especies de BMM de amplia distribución que abarcan casi todo el gradiente; también hay muchas de distribución altitudinal restringida, las cuales son capaces de ser dominantes o codominantes en su franja altitudinal (ver en Alcántara-Ayala et. al. 2002), por lo tanto en cada piso altitudinal pueden formar un subtipo de BMM que puede ser catalogado según la composición del ensamblaje y su relación con variables ambientales.

En este trabajo se estudió la heterogeneidad ecológica y florística del bosque mesófilo de montaña y su continuidad con el bosque de *Abies*, en relación con dos gradientes altitudinales en La Bufa-Juanacatlán al occidente de Jalisco, México, con los siguientes aspectos: se comparó la riqueza y diversidad de especies leñosas entre dos localidades dominadas por *Abies jaliscana* (Vázquez-García et al. 2014), además se examinó su estructura y el clima a través de dos estrechos rangos altitudinales (**Capítulo 2**); por otro lado, se analizaron los cambios en riqueza, estructura, florística y condiciones ambientales en el bosque mesófilo de montaña y su transición con el bosque de *Abies* en relación con dos gradientes altitudinales (**Capítulo 3**).

1.2 ANTECEDENTES

Los BMM de la región occidental de México han sido estudiados en forma extensa sólo en la Reserva de la Biósfera Sierra de Manantlán (RBSM), pero poco se sabe de su ecología y biogeografía en otras montañas de la región, donde también es un ecosistema importante con condiciones ambientales diferentes a las de la RBSM. Entre los trabajos que se han realizado a lo largo de un gradiente altitudinal se cuenta sólo con el de Vázquez y Givnish (1998a, 1998b) y el de Cuevas-Guzmán (2002). El primer estudio fue en una meseta caliza, el Cerro Grande de la RBSM, a través de un intervalo de 1500 a 2500 m s.n.m., pero la

parte inferior del gradiente (<1800 m) registró dominancia de otro tipo de vegetación (bosque tropical caducifolio), debido a que en éste gradiente se evitaron las cañadas. En el segundo estudio, en la parte de origen ígneo de la misma reserva (Cañada el Tecolote), fue trazado un transecto comprendido entre 550 y 1850 m s.n.m., aquí el BMM se presenta de los 1750 m de altitud hacia arriba; aunque también forma un ecotono desde 1550 hasta 1750 m con el bosque tropical subcaducifolio de altura.

Sin ser el BMM el enfoque de estudio, Cisneros-Lepe (2005) estudió los bosques de *Abies* en el occidente de Jalisco, los cuales integran una mezcla estructural y florística con elementos de BMM. En estos bosques las especies típicas de BMM más frecuentes fueron *Clethra hartwegii*, *Cleyera integrifolia*, *Ostrya virginiana*, *Symplocos citrea* y *Ternstroemia lineata*. Esta misma tendencia fue encontrada por Guerrero-Hernández et al. (2014) en las cercanías a la Laguna de Juanacatlán, Mascota, Jalisco. El registro de géneros como *Clethra*, *Symplocos* y *Ternstroemia* en los límites superiores del BMM concuerda con las observaciones de Alcántara-Ayala et al. (2002).

También hay estudios de BMM importantes en el occidente que se restringen a sitios puntuales en ciertos pisos altitudinales, sin formar amplios gradientes; como el de Santiago y Jardel (1993), que estudiaron ésta comunidad vegetal en dos áreas comprendidas entre los 1700 y los 2300 m. Jardel et al. (1996) describieron la estructura poblacional de *Acer skutchii* en el arroyo La Moza a una altitud de 1850 m. Vázquez-García et al. (2000) también estudiaron un BMM en Talpa de Allende, en el que las especies dominantes a 1800 m s.n.m fueron *Acer skutchii*, *Abies jaliscana* y *Podocarpus reichei*. También se han estudiado sitios correspondientes a la parte inferior del rango de distribución altitudinal del BMM en el occidente de México, como es el caso de Sánchez-Rodríguez et al. (2003), que describieron la estructura, composición florística y la diversidad de especies leñosas de un BMM ubicado entre 1000 y 1500 m de altitud en la RBSM, en donde tiene contacto con el bosque tropical subcaducifolio y caducifolio, y con el bosque de *Quercus*. La misma tendencia reporta Reynoso (2004), con las cañadas de “Milpillás” (1400 m de altitud) y “Bulera” (900 m de altitud) en San Sebastián del Oeste, Jalisco.

Por otro lado en el oriente del país, específicamente en el centro de Veracruz Williams-Linera et al. (2013) detectaron (con base en variables climáticas, estructura,

composición y diversidad) un límite discreto entre bosques de niebla (BMM) de alta y baja elevación (lower montane cloud forest y upper montane cloud forest), además concluyen que la elevación y la estacionalidad en precipitación producen un cambio direccional en riqueza y especies indicadoras, pero no en la estructura de la vegetación. En el sureste asiático Ohsawa (1991) también utiliza esta nomenclatura para los límites entre los bosques de niebla en relación con la elevación, composición florística y estructura.

Con base en estos estudios, es notable una deficiencia en el estudio del BMM en el occidente de México a lo largo de un gradiente altitudinal completo, ya que los dos trabajos más representativos están enfocados solo al gradiente y no al mesófilo, por ello el registro de otras comunidades vegetales. A la fecha no se ha realizado un análisis del BMM, que explore la relación de la variabilidad en riqueza, estructura, elevación y florística con variables climáticas, por lo que en el presente proyecto se plantea examinar esta relación, para contribuir al entendimiento del BMM, bosque de *Abies* y de los factores ambientales que influyen en su composición, estructura, diversidad y distribución.

1.3 OBJETIVOS

1.3.1 General

Estudiar los cambios en la estructura, composición, riqueza y diversidad de especies leñosas en relación con cambios en altitud, ubicación geográfica, precipitación y temperatura a lo largo de dos rangos de elevación en el occidente de México, donde el bosque mesófilo de montaña es sustituido por el bosque de *Abies*.

1.3.2 Particulares

1. Analizar la riqueza y estructura de los bosques dominados por *Abies* (densidad de individuos, área basal, categorías diamétricas, altura del dosel). Además de examinar las variables climáticas en las que se distribuyen a lo largo de dos rangos estrechos de elevación.
2. Estudiar y dilucidar las relaciones de estructura, composición y abundancia de especies del bosque mesófilo de montaña y su supuesta continuidad con el

bosque de *Abies* con algunas variables ambientales a lo largo de dos gradientes altitudinales.

1.4 ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio comprende dos localidades con un bosque mesófilo de montaña y bosque de *Abies*, las cuales se encuentran en la Sierra de Jolapa, en el occidente del Estado de Jalisco, México (Fig. 1). Se delimita entre las coordenadas 20°45'15" y 20°38'07" N y los 104°50'29" y 104°42'47" O (DATUM WGS 84), en los municipios de Mascota y San Sebastián del Oeste. Se registran dos intervalos altitudinales, el primero abarca de los 1500 a los 2450 m en la localidad de La Bufa (LB), y el segundo de los 1750 a los 2420 m en la localidad de Juanacatlán (J). La mayor parte de esta superficie está localizada dentro del Área de Protección de Recursos Naturales Río Ameca-Sierra de Vallejo. Se ubica en la cuenca hidrológica Ameca-Ixtapa, en la provincia morfotectónica de la Faja Volcánica Trans-Mexicana (FVTM), en una zona donde converge con algunos afloramientos ígneos intrusivos de la Sierra Madre del Sur (Gómez-Tuena et al. 2005). De acuerdo a las divisiones florísticas de México propuestas por Rzedowski (1978), la zona pertenece a la provincia de las Serranías Meridionales y éstas a su vez a la Región Mesoamericana de Montaña. El clima de acuerdo con Köppen modificado por García (2004) es templado subhúmedo con verano fresco largo y con lluvias en verano con un porcentaje de lluvia invernal <5%, el más húmedo de los subhúmedos [C (w₂) (w)]. Tiene una temperatura media anual que va desde las partes más bajas de los gradientes elevacionales, de 16.6 hasta 13.2°C y una precipitación anual que va desde 1228 hasta 1183 mm (Hijmans et al. 2005).

Los BMM en el occidente de México tienen dos particularidades con respecto a otros bosques de este tipo a nivel regional y mundial: una es la de tener un clima con una tendencia estacional anual en sus patrones de precipitación, con nueve meses de lluvias, de mayo a enero (Fig. 2, SMN 2016), mientras que el oriente y sureste de México tienen menor estacionalidad. Sin embargo, en áreas donde son valles, menos montañosas o tienen menor altitud, la estacionalidad es más marcada (estación seca de noviembre a mayo). Por lo tanto, debido a la prolongada estación seca en el occidente de México sus BMM dependen de la presencia de lluvia y niebla orográficas en los meses secos, esta nubosidad se presenta con mayor frecuencia en altitudes superiores y en vertientes cercanas al mar. En

consecuencia, éstos bosques sólo sobreviven en pequeños fragmentos relictuales en cañadas protegidas aislados unos de otros, lo que los hace más vulnerables a una mayor fragmentación antropogénica y mayores eventos de extinción de especies por el cambio climático. La segunda particularidad, es que estos bosques tienen una mezcla de elementos holárticos, los cuales dominan el dosel (*Abies*, *Carpinus*, *Quercus*, *Pinus*) con neotropicales (mezcla que no es frecuente en los bosques andinos, por ejemplo).

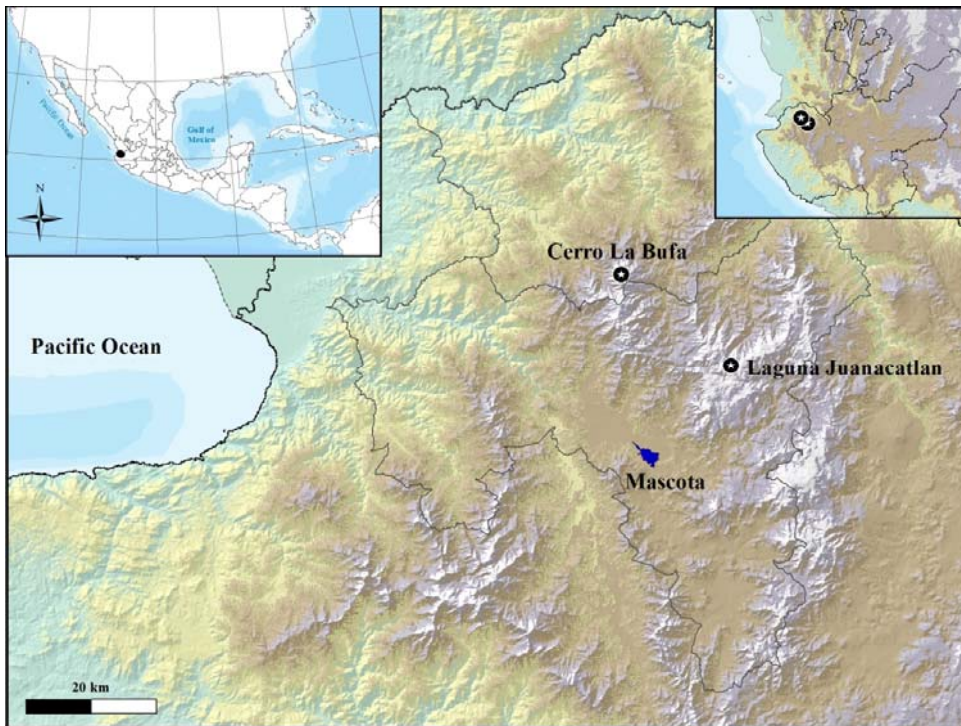


Figura 1. Mapa de localización de las dos áreas de bosque mesófilo de montaña y bosque de *Abies* en el occidente de Jalisco, México.

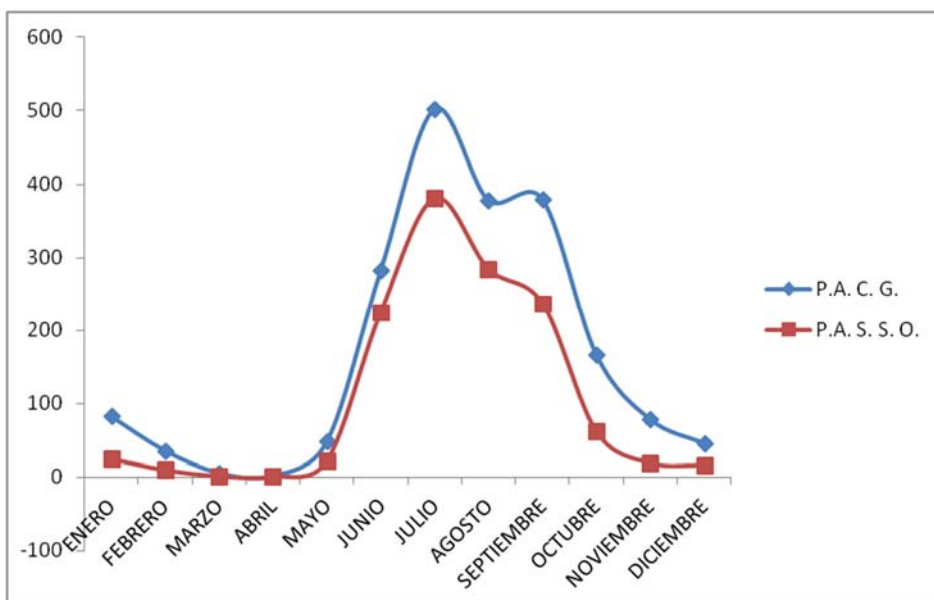


Figura 2. Distribución de la precipitación anual (mm) en dos estaciones climatológicas aledañas al bosque mesófilo de montaña en el occidente de México; (P. A. C. G.) precipitación anual Cumbre de Guadalupe en el municipio de Talpa de Allende, Jalisco; (P. A. S. S. O.) precipitación anual San Sebastián del Oeste en el municipio San Sebastián del Oeste.

1.5 Literatura citada

- Alcántara, A., O., y Luna-Vega, 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.
- Ávila-Sánchez, P., Sánchez-González, A., y Catalán-Everástico, C. (2010). Estructura y composición de la vegetación del Cañón del Zopilote, Guerrero, México. *Revista Chapingo. Serie ciencias forestales y del ambiente* 16 : 119–138.
- Bruijnzeel, L.A., Waterloo, M. J., Proctor, J., Kuiters, A.T., y Kotterink, B. (1993). Hydrological observations in montane rain forests on Gunung Silam, Sabah, Malaysia, with special reference to the ‘Massenerhebung’ effect. *Journal of Ecology* 81:141–167.

- 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, UNESCO-CATHALAC, Ciudad de Panamá, Panamá.
- Bruijnzeel, L. A., y Hamilton, L. S. (2001). Tiempo decisivo para las selvas de neblina. Asuntos y problemas relacionados con el agua en los trópicos húmedos y otras regiones cálido-húmedas. *IHP Programa Trópicos Húmedos Serie No. 13. UNESCO International Hydrological Programme*. IUCN The World Conservation Union. DFID Departement for International Development. 41 p.
- Bubb, P., May, I., Miles, L., y Sayer, J. (2004). Cloud Forest Agenda. UNEP-WCMC, Cambridge, UK. Online at: http://www.unep-wcmc.org/resources/publications/UNEP_WCMC_bio_series/20.htm
- Campos, J. J., y Calvo, J. (2000). Compensation for environmental services from mountain forests. *Mountain Forests and Sustainable Development. Mountain Agenda*. CDE, University of Berne, Switzerland.
- Catalán-Heverástico, C., López-Mata, L., y Terrazas, T. (2003). Estructura, composición florística y diversidad de especies leñosas de un bosque mesófilo de montaña de Guerrero, México. *Anales del Instituto de Biología, UNAM, Serie Botánica* 74: 209-230.
- Cayuela, L., Golicher, D. J., y Rey-Benayas, J. M. (2006). The extent, distribution, and fragmentation of vanishing montane cloud forests in the Highlands of Chiapas, Mexico. *Biotropica* 38: 544–554.
- Challenger, A. (1998). *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: Pasado, presente y futuro*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/ Instituto de Biología, UNAM. Agrupación Sierra Madre S. C. México, D. F. 847 p.
- Cisneros-Lepe, E. A. (2005). *Estructura, composición florística y diversidad de los bosques de Abies en el estado de Jalisco, México*. Tesis de Licenciatura, Universidad de Guadalajara. 101 p.

- Cuevas-Guzmán, R. (2002). *Análisis de gradientes de la vegetación de la cañada El Tecolote, en la sierra de Manantlán, Jalisco*. Tesis de Doctorado. Colegio de Posgraduados, Texcoco, México. 140 p.
- Cuevas-Guzmán, R., Cisneros, E. A., Jardel, E. J., Sánchez-Rodríguez, E. V., Guzmán, L., Núñez, N. M., y Rodríguez, C. (2011). Análisis estructural y de diversidad en los bosques de *Abies* de Jalisco, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82: 1219–1233.
- Doumenge, C., Gilmour, D., Ruíz-Pérez, M., y Blockhus, J. (1995). Tropical Montane Cloud Forest: Conservation Status and Management Issues. *En*: Hamilton L.S., Juvik J.O. y Scatena F.N. (eds.) *Tropical Montane Cloud Forests*. Ecological Studies 110, pp 24–37, Springer-Verlag, Nueva York.
- Food and Agriculture Organization. (1993). *Forest resources assessment 1990. Tropical countries*, FAO Forestry Paper 112, Roma, Italia.
- García, E. (2004). *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*, 5ª edición, Serie Libros Núm. 6. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 90 p.
- Gómez-Tuena, A., Orozco-Esquivel, M. T., y Ferrari, L. (2005). Petrogénesis ígnea de la Faja Volcánica Transmexicana. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 3: 227-283.
- Grubb, P. J. (1977). Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: with special reference to mineral nutrition. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8: 83–107.
- 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.
- Hamilton, L. S., Juvik, J. O., y Scatena, F. N. (1995). *Tropical montane cloud forests*. Springer, New York, USA.
- 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.

- Jardel, E., Cuevas-Guzmán, R., Santiago, A. L., Muñoz, M. E., y Aragón, J. (1996). Nueva localidad y características de la población de *Acer skutchii* Rehder en la Sierra de Manantlán, Jalisco, México. *Acta Botánica Mexicana* 35: 13–24.
- Jarvis, A., y Mulligan, M. (2011). The climate of cloud forests. *En*: L. A. Bruijnzeel, F. N. Scatena, L. S. Hamilton (eds.) *Tropical Montane Cloud Forests: Science for Conservation and Management*. International Hydrological Series, pp. 39–58, Cambridge University Press, N. Y.
- 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.
- Miranda, F. y Sharp, A. J. (1950). Characteristics of the vegetation in certain temperate regions of Eastern México. *Ecology* 31: 313-333.
- Mulligan, M. (2010). Modeling the tropics wide-extent and distribution of cloud forests and cloud forest loss, with implications for conservation priority. *En*: L. A. Bruijnzeel, F. N. Scatena, L. S. Hamilton (eds.) *Tropical Montane Cloud Forests: Science for Conservation and Management*. International Hydrological Series, pp. 14–38, Cambridge University Press, N. Y.
- Ohsawa, M. (1991). Structural comparison of tropical montane rain forests along latitudinal and altitudinal gradients in south and east Asia. *Vegetatio* 97: 1–10.
- Ramirez-Marcial, N., Gonzalez-Espinosa, M., y Williams-Linera G. (2001). Anthropogenic disturbance and tree diversity in montane rain forests in Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management* 154: 311-326.
- Reynoso, J.J. (2004). *Florística y fitogeografía de la flora arbórea del bosque mesófilo de montaña en San Sebastián del Oeste, Jalisco, México*. Tesis de maestría. Universidad de Guadalajara, Jalisco, México. 97 p.
- Rzedowski, J. (1978). *Vegetación de México*. Editorial Limusa. México, D.F.
- 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., y McVaugh, R. (1966). La vegetación de Nueva Galicia. *Contributions from the University of Michigan Herbarium* 1: 1–123.

- Sánchez-Rodríguez, E. V., López-Mata, L., García-Moya E., y Cuevas-Guzmán, R. (2003). Estructura, composición florística y diversidad de especies leñosas de un bosque mesófilo de montaña en la sierra de Manantlán, Jalisco. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 73:17–34.
- Santiago, A., y Jardel, E. (1993). Composición y estructura del bosque mesófilo de montaña en la sierra de Manantlán. *Biotam* 5: 13–26.
- Servicio Meteorológico Nacional (2016) smn. cna. gob. mx. Comisión Nacional del Agua. <http://smn.cna.gob.mx/> (consultado en enero 2016).
- Stadmüller, T. (1987). *Los bosques nublados en el trópico húmedo*. Universidad de las Naciones Unidas, Turrialba. 85 p.
- 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.
- Vázquez-García, J.A. (1993). *Cloud Forest Archipelagos: Preservation of Fragmented Montane Ecosystems in Tropical America*. At San Juan, Puerto Rico, East- West Center, Honolulu, Hawaii, USA., In: Hamilton, L. S., J. O. Juvik, F. S. Scatena (eds.), *Tropical Montane Cloud Forests - Proceedings of an International Symposium* Pages 1-16.
- Vázquez-García, J.A. (1995). *Cloud forest archipelagos: Preservation of fragmented montane ecosystems in tropical America*. En: Hamilton L.S., Juvik J.O. y Scatena F.N. (eds.) *Tropical Montane Cloud Forests*. Pp. 315–332, Springer-Verlag, Nueva York.
- Vázquez, G. J. A., y Givnish, J. T. (1998a). Vegetation of the Cerro Grande massif, Sierra de Manantlán, Mexico: Ordination of a long altitudinal gradient with high species turnover. *Boletín del Instituto de Botánica de la Universidad de Guadalajara* 6: 2-3, 227-250.
- Vázquez-García, J.A. y Givnish T. (1998b). 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-Rodríguez, Y. L., y Aragón, F. (2000) Descubrimiento de un bosque de *Acer-Podocarpus-Abies* en el municipio de Talpa de Allende, Jalisco, México. *Ibugana* 7: 159–183
- Villaseñor, J.L. (2010). *El Bosque Húmedo de Montaña en México y sus Plantas Vasculares: Catálogo Florístico-Taxonómico*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Mexico, D.F
- 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.

CAPÍTULO 2

Relict temperate-like mountain forests dominated by *Abies jaliscana* in western Mexico: richness, structure and climatic issues

Ricardo Guerrero-Hernández¹, Miguel Angel Muñoz-Castro^{1*}, J. Antonio Vazquez-García¹ and Ariel Ruiz Corral²

*¹Correspondence: Miguel Ángel Muñoz Castro, Instituto de Botánica, Departamento de Botánica y Zoología, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara. Camino Ramón Padilla Sánchez No. 2100 Nextipac, Zapopan, Jalisco, México. Phone: +52 (33)3777 1150 ext. 33275.

E-mail: miguelmunizcastro@gmail.com

² Campo Experimental Centro Altos Jalisco, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP). Km 8, Carretera Libre Tepatitlán-Lagos de Moreno, Apartado Postal Num. 56, CP. 47600, Tepatitlán de Morelos, Jalisco, México.

Acknowledgments This work was supported by CONACYT (through a Master's degree scholarship 364124 to the first author, BIMARENA postgraduate program, University of Guadalajara) and PROINPEP program of the Secretaría de Educación Pública (SEP). We wish to thank the people for assistance during field work, Jaime Arredondo and Modesto Peña for providing access to their land. We also want to thank Idea Biometrica Ambiental y Empresarial Sustentable S. C. (IBAES) by supplementary material and the comments of Gerardo Hernández-Vera that greatly improved the manuscript.

Abstract Relict genera in conifer-dominated mountain forests such as *Abies* in high altitudes and tropical latitudes, represent an opportunity for assessing the relationship between floristic composition and populations structure with climate. Here we use bioclimatic data, woody species and stand structure in forests dominated by *Abies jaliscana* to explain some climatic issues, precipitation and temperature trends. Twenty sites of 0.1 ha were sampled in two locations of western Jalisco, Mexico. Basal area, abundance, Shannon index and richness were determined at each site. Linear regressions were conducted to

assess the relationship between bioclimatic variables and elevation. Climatic conditions were examined using Holdridge life's zones and Whittaker biomes. A total of 67 species were recorded and a cluster dendrogram suggests two main assemblies; mixed fir-upper montane cloud forest and fir forest. Basal area and abundance were the only variables that showed significant differences between localities. Along the elevation gradient, in both localities the precipitation of coldest quarter had a significant increase. Fir forests in La Bufa-Juanacatlán appear to be partially adapted to temperature and precipitation conditions similar to those observed in forests with *Abies grandis* of the North American temperate rain forest biome. A strong evidence of disturbance was detected in La Bufa, whereas the *Abies* forest in Laguna Juanacatlán seems to be in climax phase. The western fir forest should be declared as a protected area because it represents a Miocene-Pliocene refugium, its woody species richness in general is higher than their northwestern North American analogues.

Keywords: *Abies jaliscana* · Forest structure · Precipitation of coldest quarter · Western Jaliscan fir · Woody species diversity

Introduction

The distribution, diversity and structure of plant communities are strongly driven by climate (Holdridge 1947; Stephenson 1990). Human impact and other environmental conditions such as physiographical, biological and edaphic factors also play an important role (Olvera-Vargas et al. 2010; Linares et al. 2011). Forest structural analysis, based on sized data it is a valuable tool that can provide a better understanding about the disturbance history of plant communities (Taylor and Halpern 1991; Arista 1995). Additionally, this methodology has proved to be very useful in establishing the relationship between floristic composition, communities and populations structure with climatic and environmental factors along elevation ranges (Sánchez-Velásquez et al. 1991; Dang et al. 2010; Williams-Linera et al. 2013). Furthermore, these relationships could be useful to disentangle the optimal habitat conditions in which the dominant species grows.

Relict genera in conifer-dominated mountain forests such as *Abies* in high altitudes and tropical latitudes, represent a unique opportunity for assessing these relationships,

particularly climatic requirements analogous to those coniferous forests in boreal areas. Mexican firs are influenced and distributed in tropical and mediterranean macroclimate (Peinado et al. 1994; Giménez de Azcárate and Ramírez 2004; Giménez de Azcárate et al. 2013), but due to its temperate and boreal origin they are restricted to high mountain zones with low temperatures, thus compensating the lack of long and intense winters in tropical and subtropical latitudes (Rzedowski 1978). Mexican *Abies* forests are relicts of a more extended distribution during the late Miocene (Graham 1999); currently the genus in Mexico probably grows at the threshold of its ecological and climatic requirements, therefore it needs cool microhabitats with very high humidity, a condition which also makes them vulnerable to global climate change.

Fir forests structure has been widely studied in boreal (Kneeshaw and Bergeron 1998; Antos and Parish 2001), Mediterranean (Arista 1995; Linares et al. 2011) and temperate (Pauley and Clebsch 1990; Cogbill and White 1991) regions. In subalpine belts from North America and Asia, *Abies lasiocarpa*, *A. fargesii* and *A. georgei* var. *smithii* have been studied in terms of community structure, population dynamics and growth shifts (Whittaker and Niering 1975; Dang et al. 2010; Liang et al. 2010). Other fir species in the western United States have been analyzed structurally, e.g. *Abies magnifica* A. Murray Bis in California (Taylor and Halpern 1991), *A. concolor* and *A. nobilis* in Oregon (Whittaker 1960). In Mexico, there are several studies on structural analysis and a few descriptive ones about floristic composition (Sánchez-González et al. 2006; Encina-Domínguez et al. 2008; Cuevas-Guzmán et al. 2011; Guerrero-Hernández et al. 2014). In addition, Martínez-Méndez et al. (2016) determined ecological niche models for eight species and two varieties of *Abies* currently recognized in Mexico, but none study has examined climatic conditions to detect boundaries between Mexican fir forests and upper montane cloud forest and try to draw an analogy with the taiga and its transition with temperate forests. There is a lack of studies on changes in heterogeneity and structure of fir forest in relation to changes in precipitation and temperature along the elevation ranges. Only Ávila et al. (1994) analyzes the environmental variables related to structure, but the temperature was measured only for 10 days and did not record precipitation.

We focus on the local framework of forests with restricted distribution in climatic refugia during the Miocene and middle Pliocene (Jaramillo-Correa et al. 2008; Aguirre-

Planter et al. 2012) as is the case for those dominated by *Abies jaliscana*, which exhibits a remarkably isolated distribution in the western Mexican cloud forests (*Upper Montane Cloud forest sensu* Ohsawa 1995; Guerrero-Hernández et al. 2014). This fir is a Tertiary-relict and mesic temperate species endemic to Mexico, which thrives in a tropical region at middle and high mountains in the Mexican state of Jalisco (Vázquez-García et al. 2014). Although *A. jaliscana* is locally abundant, it has been recorded in less than 5 areas on the western Trans-Mexican Volcanic Belt (TMVB) and the extreme northwestern range of the Sierra Madre del Sur in the Pacific Basin (Cuevas-Guzmán et al. 2011; Vázquez-García et al. 2014; Guerrero-Hernández et al. 2014). On the other hand, Velázquez et al. (2000) mention that the fir forests in Mexico occurs on very steep to moderate slopes at 2800-3500 m elevation. But, some of these forests are found as low as 1500 m a.s.l. in the mountains of this basin, therefore this could be because these slopes are colder in the same altitudinal belt than the rest of the TMVB or are ecotypes of subtropical affinity (Rzedowski and Mcvaugh 1966; Ávila et al. 1994). It is also possible that the proximity to the ocean plays an important role in setting the altitudinal distribution of the community.

This study was designed to look at floristic heterogeneity, differences in the structure and richness between locations, and verify shifts in precipitation and temperature over narrow ranges of elevation between two areas with fir forest in western Jalisco, México. We examined whether it is possible to explain an analogy with the coniferous forests of the Northern hemisphere and detect boundaries between coniferous and cloud forest zone. We hypothesized that: (1) the different proximity to the ocean and increasing elevation from each of the localities modulate the rainfall and temperature; and consequently the structural changes, species richness and the altitudinal distribution of Mexican western fir-dominated mountain forests (2) Mexican fir forests have been considered a fraction of the boreal forest by some authors (Leopold 1950; Lomolino et al. 2010), therefore must exhibit similar floristic and climatic conditions.

Hence, the objectives of this study were (1) to quantify and characterize stands with tree richness, structural attributes and climatic variables to compare between localities and along an altitudinal gradient (2) to discuss some climatic parameters of the western Mexican fir forest, and thus dilucidate an analogy with another fir Northern Hemisphere or boreal forest.

Materials and methods

Tree species

Abies jaliscana (Martínez) Mantilla, Shalisko & A. Vázquez is a relict species belonging to the section *Grandis*, in a group from western Mexico which includes *A. flinckii* Rushforth and *A. durangensis* Martínez. *A. jaliscana* was previously known as *A. guatemalensis* Rehder var. *jaliscana* Martínez (1948), however Rushforth (1989) included this variety in *A. flinckii* populations, until Vázquez-García et al. (2014) provided evidence that morphological, phenological and geographical differences allow separating some populations as a distinct species. At present, *A. jaliscana* is locally distributed only in steep coast mountains and humid ravines from Jalisco (western Mexico), mainly on seaward and north-facing slopes at 2000 m a. s. l. and higher.

Study area

This study was conducted in the north distribution limit of *A. jaliscana* in two locations: Laguna Juanacatlán (J), with highest elevation 2420 m. a.s.l., at 55 km from the ocean, mainly at exposed to the inland valleys slopes and Cerro La Bufa (B), highest elevation 2600, at 40 km from the ocean, mainly at exposed to the coast slopes. These sites are located in western Jalisco state, Mexico (Fig. 1), near the Pacific coast. The study area is located in the Trans-Mexican Volcanic Belt where it overlaps with the Sierra Madre del Sur range. In addition, this forest is part of the Natural Resources Protected Area 043, Río Ameca (CONANP 2014). It is remarkable the presence of disturbances around the forests such as logging, grazing, farming and past land-use changes like mineral extraction. The origin of these mountains is the result of intermediate mafic volcanism, covering the late Pliocene to Quaternary (Gómez-Tuena et al. 2005). The soils have been classified as Andosols; the texture is sandy loam with high cation exchange capacity and high organic matter content. The nearest meteorological station is located in the town of Sebastian del Oeste at 1403 m of elevation (SMN 2016), which registers a total mean temperature of 18.8 °C and annual precipitation of 1354.7 mm in 38 years. Nevertheless, at the lower and upper sides of the study area, mean annual temperature values are 16.6 and 13.2 °C respectively, and the annual precipitation ranges from 1228 mm in the lower sites to 1183 mm in the

upper sites. As a cross-reference, a weather station was installed in the *Abies* forest stand J2374 (at 2374 m a.s.l.) during one year (2014-2015) and the annual mean temperature was 13.6 °C. Also, the meteorological station from the town of Mascota (at 12 km SW from Juanacatlán locality), Jalisco was checked to verify the downloaded bioclimatic data from Worldclim. The localities were defined the criteria by the presence of *A. jaliscana* inside and replacing clouds forests along altitudinal range in which is from 1750 to 2450 m in two areas spaced apart for *Pinus-Quercus* forests.

Field sampling

A total of 20 *A. jaliscana* stand sites were selected and located in mainly windward slopes, after an extensive field survey in both localities. Ten of these were located at Laguna Juanacatlán (2100-2413 m. a.s.l.), another ten stands were chosen at Cerro La Bufa (1755-2447 m. a.s.l.) near to the summit (2600 m elevation) (Table 1), two peaks which form part of a mountain range near to the sea, with fir forest and a high incidence of fog (Fig. 2). Each 0.1 ha stand site consisted of ten 0.01 ha circular plots each one (Vázquez and Givnish 1998), in each plot all woody individuals ≥ 2.5 cm were tallied by species and basal area (BA), with the latter measured by tape at breast height. Growth-form (tree, shrub, and vine) of each species was recorded in the field. Fertile specimens were collected and deposited at the IBUG herbarium.

Climate information included 19 variables extracted from the WorldClim database (Hijmans et al. 2005) for each site, of which only 4 were selected because they were the most significant and decisive in the narrow altitudinal gradient. Annual mean temperature (BIO1) and annual precipitation (BIO 12) are the basic variables that several authors consider as key variables (e.g. Williams-Linera et al 2013; Toledo-Garibaldi and Williams-Linera 2014). Likewise, precipitation of the warmest quarter (BIO 18) and precipitation of the coldest quarter of the year (BIO 19) are very important because fir forests are mesic and humid, therefore precipitation and high humidity play an important role in the distribution of these forests (Rzedowski 1978; Ávila et al 1994). Downloaded climate data were verified in the field with data obtained from the nearest meteorological stations to the elevation gradient; WorldClim data are adequate enough to describe climate variation among sites.

Data analysis

Abies basal area (m²/ha), *Abies* density (stems/ha), richness (S) and the Shannon Diversity Index (H' , natural log) were calculated as descriptive measures of the tree community for each site. The Shannon Index and richness were computed using EstimateS ver. 9.1.0 (Colwell 2015). Statistical analyses for differences in mean values of such descriptive measures (response variables) were performed using a t-test in SIGMAPLOT 11.0; the level of significance was fixed as $\alpha=0.05$. All the trees were also grouped into size classes at 10 cm intervals according to DBH in each site, and vertical stratification was done by altitudinal belts, graphing the fir stems vs. height strata. This allowed divided into six vertical strata: 1(1.3-10 m height), 2 (11-20 m), 3 (21-30 m), 4 (31-40 m), 5 (41-50 m), 6 (51-56 m). The bioclimatic variables annual mean temperature, annual precipitation, precipitation of warmest quarter and precipitation of coldest quarter of the year, were used to fit linear equations with SIGMAPLOT 11.0 and plotted using the statistic software STATGRAPHICS Centurion XV.II (Nau 2007). The climatic conditions that characterize the boundary between the coniferous and the tropical upper montane cloud forest zone were examined using Holdridge life's zones (Holdridge 1947) and Whittaker biomes (Whittaker 1975).

We analyzed the tree data collected in the 20 sample plots using cluster analysis with the software PC-ORD (McCune and Grace 2002) to determine the presence of groups of sites. This analysis was carried out using Sorensen (Bray-Curtis) distance measurements with the flexible beta linkage (beta = -0.25). Indicator species analysis (ISA) was used as a quantitative, objective criterion to prune the dendrogram resulting from the hierarchical clustering. ISA yields an indicator value and a statistical significance for this value using a Monte Carlo technique based on 1,000 randomizations. Differences in tree composition among groups of sites were tested with a multiresponse permutation procedure (MRPP; McCune and Grace 2002). When all the species within groups are identical, the within-group agreement statistic A reaches its maximum value ($A = 1$). When the heterogeneity within groups equals the level expected by chance, then $A = 0$, and when there is more heterogeneity within groups than the level expected by chance, then $A < 0$. In MRPP a p

value is given for each test group comparison. Classification and statistical tests were performed using the software PC-ORD 6.0 (McCune and Grace 2002).

Results

A total of 2378 stems was recorded in 20 sites (2 ha) belonging to 67 species, which highlights the genus *Quercus* (10 species). In general, species richness was relatively higher in La Bufa (55 species) than at Laguna Juanacatlán (34 species); however, the estimated species richness (S , $t = -0.19902$, $P > 0.05$) and Shannon index (H' , $t = -1.92711$, $P > 0.05$) does not showed statistically significant differences between localities (Fig. 3c-d). The species present in most sites were *Abies jaliscana* (20 sites), *Quercus obtusata* (14 sites), *Styrax argenteus* (10 sites), *Clethra hartwegii* (10 sites), *Symplocos citrea* (8 sites), *Oreopanax xalapensis* (8 sites), *Q. castanea* (9 sites), *Ostrya virginiana* (8 sites), *Q. candicans* (7 sites) and *Meliosma dentata* (7 sites). The plots with less tree species richness in Laguna Juanacatlán were at the highest elevations (sites 8, 9 and 10), whereas in La Bufa were the sites 6 and 8.

Classification

Beta diversity is the degree of replacement of species through environmental gradients and can be assessed with qualitative, quantitative and classification methods. Here, we tested the heterogeneity or replacement of species with a cluster analysis (classification method), which confirms recognizable groups. The dendrogram from the cluster analysis of the sites (Fig. 4), was cut at 50% of the remaining information scale, clustering the sites in 6 groups; the heterogeneity within groups tended to equal what it would be expected by chance (MRPP, $T = -6.91$, $A = 0.31$, $p = 0.00000019$). The first group included sites located at low elevations (sites 1-3 at La Bufa), the second, third and sixth groups included mixed fir forest-upper montane cloud forest (sites 4, 5, 6, 8 and 10 La Bufa; sites 2, 6 and 7 Laguna Juanacatlán). In contrast, the fourth and fifth groups included the most monospecific *Abies* dominated forests (sites 7 and 9 La Bufa; sites 1, 3, 4, 5, 8, 9 and 10 Laguna Juanacatlán). The ISA identified ten species as strong indicators of the groups ($p < 0.05$) (Table 2). Maximum indicator values ≥ 0.50 and p-values were calculated using a Monte Carlo

permutation test for each species. Observed maximum indicator values varied between 0 and 1.

Fir forest structure

In addition to *A. jaliscana*, in the Laguna Juanacatlán (J) fir forest other 33 tree species occur, which exhibit low relative basal areas. In contrast, in La Bufa (B) other 54 species grow, but La Bufa firs have less relative basal area and relative density than Laguna Juanacatlán ones. In both localities *A. jaliscana* exhibits the highest basal area followed by *Quercus castanea*, *Q. excelsa*, and *Q. obtusata*. Likewise, *A. jaliscana* shows the highest abundance followed by *Clethra hartwegii*, *Styrax argenteus* and *Symplocos citrea* (Table 3). Basal area of the fir population was higher at Laguna Juanacatlán than at La Bufa (BA, $t = 2.40$, $P=0.027$; Fig. 3a); fir tree density (N, $t = 2.19$, $P = 0.042$; Fig. 3b) also showed significant differences across locations, being higher at J. The DBH_{max} in J was 1.45 and B was 1.15 m and with respect to height, the maximum value to J was 56 and B was 50 m.

The diameter distributions of western Jalisco fir within the studied forest are shown in Fig. 5.a-b. At the lower belt in Laguna Juanacatlán there is a high proportion in the first category and few individuals in the last category; on the other hand, the upper belt has lower recruitment, high survival and twice as old individuals than the previous belt (Fig. 5.a). In La Bufa, the lower belt shows low recruitment and survival with a high number of old individuals. Middle elevations showed a J-inverse distribution but with more individuals in the last class than the other belts (Fig. 5.b); unlike to what it is observed in Laguna Juanacatlán, at La Bufa the upper belt the small firs trees $DBH < 10$ cm accounted for 35.7% (vs. 26.4% at J) of the total fir trees in this belt and large trees $DBH > 70$ cm were less in proportion (4.1%, vs. 11.5% at J). In general, basal area, tree density, height and DBH varied among the different belts in both localities (Table 4).

Height distribution showed six strata in both localities (Fig. 5.c-d). In Laguna Juanacatlán, the second stratum (11-20 m height) in upper belt had the highest percentage of individuals with 30.8% followed by the canopy trees (>30 m) (23.1%). In contrast, at the lower belt the first and second stratum were the highest (41.3 and 21.9% respectively) and the first stratum was higher than the last stratum (> 30 m) (16.9%). On the other hand, in La Bufa the canopy trees have the highest proportion at the lower belt with 57.1%, the middle

belt showed J-inverse distribution being the individuals with height 1.3-10 m with the highest percentage of occurrence (43.1%). In the upper belt, the first and second stratum exhibits 40.1 and 34.7% of the individuals respectively and the rest of strata have the least amount of stems.

Climatic characterization

Both localities showed over 1000 mm of annual precipitation, and the sites with higher elevation exhibit an annual thermal regime below 14°C (Table 5). In fact, the annual mean temperature showed no significant difference between the two locations (Mann-Whitney $U = 45.500$, $P = 0.74$). Annual precipitation was particularly high in La Bufa, whereas at Laguna Juanacatlán it was relatively low (Mann-Whitney $U = 0.000$, $P < 0.001$). In both localities it was found that the annual mean temperature (BIO 1) had a significant decrease in relation to increase the altitude. The annual precipitation (BIO 12) occurred without significant trend along elevational range at La Bufa (no graph); in contrast to Laguna Juanacatlán where there was statistically significant decrease ($P = 0.0150$) in relation to increasing altitude. Along elevational gradient in both localities, the precipitation of the coldest quarter (BIO 19) had a significant increase. The bioclimatic variables BIO 5, BIO 6 and BIO 18 were highly correlated with annual mean temperature and annual precipitation, therefore graphs were omitted except precipitation of the warmest quarter (BIO 18) in La Bufa because there is $P < 0.001$ in relation with altitude, therefore it has a different trend than the annual precipitation in La Bufa (Fig. 6).

The climatic features of these forests were examined using Holdridge life's zones (Table 5). Only one plot (dominant species *Magnolia pacifica*, *Quercus excelsa* and *Pinus douglasiana*) corresponds to the subtropical belt and region, because indicates annual mean temperature = 16.6 °C, but too close the frost line (annual mean temperature = 16°C). The rest of the sites exhibits *Abies*-microphyllous-notophyllous trees forest (understory species *Clethra hartwegii*, *Ilex toluicana*, *Meliosma dentata*, *Ostrya virginiana*, *Styrax argenteus* and *Symplocos citrea*) and *Abies* forest, which are located in the moist forest realm of the warm temperate region (annual mean temperature = 15.1-13.2 °C, annual precipitation = 1217-1183 mm) (Table 5), and some of them thrives relatively near cool temperate belt.

Discussion

Fir forests from western Mexico in the lower and middle belt of its altitudinal distribution mix with tropical montane cloud forest (Vazquez García et al. 2000; Cuevas-Guzmán et al. 2011), thus we can hypothesize that air is kept sufficiently moist for support *Abies* communities at higher altitudes, while the temperature falls. This is perhaps due to high atmospheric humidity and fog incidence, favored by windward exposure and proximity to the ocean, which in turn might promote high species richness. Accordingly, tree species richness and diversity have been positively correlated with high precipitation, elevation middle belts, proximity to the ocean and hump-shaped pattern by some authors (Wangda and Ohsawa 2011; Lopez-Mata et al. 2012; Williams-Linera et al. 2013). Nevertheless, in our comparison between the two studied localities there were no significant changes, although it is notable more tree species in La Bufa partly because of its wider altitudinal range distribution and higher annual precipitation. Moreover, in the study area we can see an interesting replacement from the tropical upper montane evergreen microphyllous forests (e.g. indicators elements such as *Ilex*, *Meliosma*, *Myrsine* and *Symplocos*) to “temperate conifer” forest towards the higher elevations. This replacement has also been observed in montane forests of south Mexico, western of Guatemala and Southeast Asia (Hartshorn 1988; Ohsawa 1995). Additionally, the cluster analysis dendrogram shows that groups 4 and 5 are very similar, because to the high density of *Abies* individuals. The stands J2374, J2401, J2413 have the lowest tree species richness, the highest elevation in Laguna Juanacatlán, *Abies* highest basal area relative and consequently tend to be more monospecific forests. This coincides with the findings by Arista (1995) and Cuevas-Guzmán et al. (2011) in the higher stands where *Abies* occurs. On the other hand, in Cerro La Bufa the plot B2282 has the highest fir basal area and abundance, but the plots B2345, B2374 and B2447 show a decrease in basal area, therefore this adjust to registered by Dang et al (2010) about *Abies fargesii* in the Qinling Mountains, China. Some authors have identified this pattern in the peaks above 3500-3600 m s.n.m. of the Trans-Mexican Volcanic Belt, here the precipitation, temperature, richness, basal area and density from *Abies* declined abruptly (Sánchez-Velasquez and Pineda-Lopez 1991; Sánchez-Gonzalez

and López-Mata 2003; Toledo-Garibaldi and Williams-Linera 2014). This trend could be attributed to lower moisture conditions above this level altitudinal, which is not enough to thrive firs. Therefore, in La Bufa this trend was unexpected due western Mexican firs grows favorably in the slopes, summits, coolest and humid sites from the middle size mountains (above 2000 m and below 3000 m). To complement this, it is notable, higher density and basal area of *Abies jaliscana* in the upper belt elevation in Laguna Juanacatlán, while in La Bufa was observed in the middle belt (Table 4). A peculiarity in La Bufa was the high abundance of heliophilous species, such as *Ageratina areolaris*, *Roldana angulifolia* and *Rumfordia floribunda*, which suggest high disturbance being of anthropogenic origin such as grazing, logging etc. and perhaps slopes above 45 degrees. This disturbance could explain the low density and basal area from *Abies* in the highest elevations and in general from this location; that could also have influenced its positively species richness. Significant changes were found in fir population basal area and density when comparing the two locations, but not as expected again, being that Laguna Juanacatlán was higher in both structural variables. Although it is assumed that here is less humid than La Bufa, and it was thought more moisture would be positively correlated with a better development of *Abies*.

In Mexican fir forests some authors found a J-inverse shaped diameter size class distribution (Encina-Domínguez et al. 2008; Cuevas-Guzmán et al. 2011). On the other hand, Dang et al. (2010) found a bell-shaped size distribution pattern at each elevation zone along of an altitudinal gradient in the Quinling Mountains, China. In contrast, the stands in Laguna Juanacatlán showed high recruitment but low survival in the lower belt, whereas in the upper belt there was high survival in the major categories even in the canopy trees, which there were twice times than the lower belt. This suggests than the fir population grows more favorably at lower temperatures and higher altitudes, which was expected. In Cerro La Bufa the lower belt had the highest concentration percentage of individuals in the canopy trees; and the rest of belts showed a J-inverse pattern, this contrast with findings by previous authors in the present study. Again, this is perhaps due to a strong disturbance gradient, which has been detected in this study. Most of Mexican fir forests develop in pure stands (Madrigal 1967; Rzedowski 1978), but *Abies jaliscana* mixed in its lower altitude level with a lot of broadleaf trees and as it reaches a higher altitude, it becomes in a nearly

monospecific community. This can be seen with increasing fir basal area, diameter size and height in Laguna Juanacatlán (Table 4).

It has been stated that boreal forest extend south through the cordilleras of western North America to southern Mexico and much of highland Mexico is covered by boreal forest (e.g. *Picea* and *Abies*) (Lomolino et al. 2010). However, this analogy is questioned because the upper limit of annual mean temperature from the taiga is around 2 to 3 °C, which is closer to temperate subalpine forest (e.g. spruce-fir forest in the Great Smoky Mountains). Even subalpine belts in the tropics have a close range with the taiga or subarctic-subalpine needle-leaved forests (3-6°C) (Holdridge 1947; Whittaker 1975; Wolfe 1979; Coghill and White 1991). In contrast, the Mexican “boreal forest” shows 9.1-10 °C in its upper limit distribution (Sánchez-Velásquez et al. 1991; Sánchez-González and López-Mata 2003). Vazquez-Garcia et al. (2014) argue that *Abies jaliscana* grows in transitional ecotone between mesic subtropical and temperate climate; in contrast, Jaramillo-Correa et al. (2008) mention that the Mesoamerican *Abies* lives in subtropical montane ecosystems. In fact, the terms “tropical” and “subtropical” have a geographic sense, nonetheless several authors distinguish tropical macrobioclimate, also tropical and subtropical belts with a climate emphasis (Holdridge 1947; Wolfe 1979; Rivas-Martínez et al. 2011). Based on the above criteria and the obtained climatic variables, we propose that particularly *A. jaliscana* forms monospecific forests in the temperate-warm region or belt (annual mean temperature, 12-16 °C) (Table 5) in a tropical montane ecosystem (geographical criteria, below 23°N latitude). In this case, the frost line appears to be a limit between broadleaf and conifer trees in terms of canopy cover. Moreover, we distinguish all the Mexican firs are distributed in subtropical (23° to 35°N, *sensu* Rivas-Martínez et al. 2011) and tropical latitudinal zones from the geographical point of view, because Mexico is located between the 32° and 14° north latitude, so it fits perfectly between 35th parallel and the equator, and it is mostly influenced by the tropical macrobioclimate (Giménez de Azcárate et al 2013). This proposal is supported by the rainfall and temperature ranges of the monospecific Jalisco fir forest (groups 4 and 5 of the cluster analysis) from our study area, which extends from 1217 to 1183 mm and 15.1 to 13.2 °C respectively. Therefore, the closest analogy according to climate would be with the temperate rain forest biome (TRFB) (Whittaker 1975; Lomolino et al. 2010), specifically the mixed broad-leaved evergreen and coniferous

forest of eastern Asia and Redwood forest with *Abies grandis* (only temperature and precipitation parameters) of western North America (Table 6) (Wolfe 1979; Noss 1999), which belong to the warm-temperate and cool temperate regions (Holdridge 1947). Floristically, they are sharing broad-leaved evergreen and deciduous genres including: *Alnus*, *Arbutus*, *Cornus*, *Fraxinus*, *Garrya* and *Quercus*; also there are similar genres in Southeastern Asia in the downward transition with the cloud forest, which was already discussed. The climate of this biome (TRFB) in North America is cool and maritime, with abundant winter rainfall (mediterranean macrobioclimate) and much summer cloudiness and fog. These last attributes coincide partly with the *A. jaliscana* forest, which exhibits a high incidence of fog throughout the year, although the highest rainfall occurs in summer by the influence of tropical macrobioclimate. Nevertheless in our study area there is an increasing precipitation of coldest quarter of the year in relation with altitude. Then, this increasing suggest more condensation of moist air in higher elevations than lower sites, thus favoring the growth of fir individuals. Previously it was mentioned than the presence of fir forest in Mexico besides low temperatures is conditioned by the constant high humidity. In addition, orographic cloud and rain in the winter due to the incidence of polar fronts, balance the low humidity of the westerlies in this season. Also, the windward of this region is exposed to the Pacific Ocean moisture which is associated with the jet stream crossing Mexico from the mid-Pacific to the Gulf of Mexico (Servicio Meteorologico Nacional 2016); thus, the air mass cools adiabatically and reaches its condensation level if the humidity is high enough (Ayllon 2009), then fog or rain is formed on the higher belts of these mountains. Based on Rivas-Martinez (2011), the oceanic and continental bioclimates cannot be considered inside the tropical macrobioclimate, although Fang et al. (1996) include the terms continentality and maritime in tropical, subtropical and temperate geographic areas in relation to the altitudinal gradient. According to this, we cannot deny that there is significant humidity from the ocean that can influence the forests distribution, even in tropical regions. Therefore, La Bufa has more maritime influence than Laguna Juanacatlán, this probably causes *Abies* distribution has a wider elevation range in the first location, whereas the lower limit of fir forest in Laguna Juanacatlán is higher by 350 m (2100-2400 m above sea level) than in La Bufa (1750 m), even though both locations have windward orientation (Figure 7). An alternative assumption would be the so-called

“mountain mass elevation effect” (*Massenerhebung*) (Grubb 1971). For instance, in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve (MBBR) Giménez de Azcárate and Ramírez (2004) described *Cleyero integrifoliae-Abietetum religiosae* association in the altitudinal range 2700-3100 m with characteristic genera were *Abies*, *Clethra*, *Cleyera*, *Cornus*, *Garrya*, *Styrax*, *Symplocos* and *Ilex*, then these fir associated genera in our study area grow in the 2100-2360 m. a. s. l. belt. Hence, in the MBBR the *Massenerhebung* effect is higher than the smaller mass mountain of western Jalisco ranges. So it is advisable to make one study of *Abies* forest elevational belts along 19-20° latitude from 97° W to 104° W longitude in the TMVB to examine these differences. On the other hand, due to such climatic and floristic similarities with temperate forests including *Abies* in the northern hemisphere, it is plausible name to *Abies jaliscana* as a relict temperate-like element; a term already used by Linares and Carreira (2009).

In summary, the fir forests in La Bufa-Juanacatlán, like the rest of Mexican fir forests of the TMVB appear to be partially adapted to conditions temperature and precipitation similar or close to forests like those dominated by *Abies grandis* which inhabits the northwest area of the North American temperate rain forest biome; with the oddity that *Abies jaliscana* develop from lower to upper elevation mountains. Even, some individuals descend into warmer temperatures to mix with the tropical montane cloud forest.

Particularly, in La Bufa it was detected a strong evidence of disturbance, caused mainly by the San Sebastian del Oeste town mining activities carried out between the late 19th century and the first third of the twentieth. In addition to the latter cause of disturbance there must be other more recent, such as selective logging, ranching, forest fires and steep slopes, as it was observed in this locality a high density of fast growing heliophilous species, which in turn appear to be effective in reducing fir seedling recruitment.

Finally, *Abies* forest in Laguna Juanacatlán seems to be in climax phase, and the forest should be able to maintain itself if not severely disturbed by humans. Accordingly, the western fir forest should be declared protected areas, because several reasons as they represent Miocene-Pliocene refugium, contains relictual flora, regulate runoff, retain water, carbon and soil, and as it is mixed with tropical montane cloud forests, its woody species richness in general is higher than their northwestern North American analogues (Whittaker

1960; Whittaker and Niering 1975). In addition to other anthropogenic disturbances such as logging and grazing, global climate change could contribute to reduce its extension because the upward migration of these fir forests, specially *Abies jaliscana*, wouldn't be possible, being they grow almost on its mountain summits.

References

- Aguirre-Planter É, Jaramillo-Correa J P, Gómez-Acevedo S, Khasa D P, Bousquet J, Eguiarte L E (2012) Phylogeny, diversification rates and species boundaries of Mesoamerican firs (*Abies*, Pinaceae) in a genus-wide context. *Mol Phyl Evol* 62: 263–274
- Antos J A, Parish R (2002) Structure and dynamics of a nearly steady-state subalpine forest in south-central British Columbia, Canada. *Oecol* 130: 126–135
- Arista M (1995) The structure and dynamics of an *Abies pinsapo* forest in southern Spain. *For Ecol and Manag* 74: 81–89
- Ávila C H, Aguirre J R, García E (1994) Variación estructural del bosque de oyamel (*Abies hickelii* Flous & Gaussen) en relación con factores ambientales en el Pico de Orizaba, México. *Investigación Agraria. Sist Rec For* 3: 5–17
- Ayllon T (2009) Elementos de meteorología y climatología. Editorial Trillas, México D. F
- Berrill J P, Beal C B, LaFever D H, Dagley C M (2013) Modeling Young Stand Development towards the Old-Growth Reference Condition in Evergreen Mixed-Conifer Stands at Headwaters Forest Reserve, California. *Forests* 4: 455–470
- Cogbill C V, White P S (1991) The latitude-elevation relationship for spruce-fir forest and treeline along the Appalachian mountain chain. *Vegetatio* 94: 153–175
- Colwell R (2015) EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species for samples. Version 9.1.0. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates/>
- Cuevas-Guzmán R, Cisneros-Lepe E A, Jardel-Peláez E J, Sánchez-Rodríguez E V, Guzmán-Hernández L, Núñez-López N M, Rodríguez-Guerrero C (2011) Análisis estructural y de diversidad en los bosques de *Abies* de Jalisco, México. *Rev Mex Biodivers* 82: 1219–1233

- CONANP Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (2014) Cuenca alimentadora del Distrito de Riego 043 estado de Nayarit, en lo respectivo a las subcuencas de los ríos Ameca, Atenguillo, Bolaños, Grande de Santiago Juchipila, Atengo y Tlaltenango
<https://simec.conanp.gob.mx/Info_completa_ext.php?id_direccion=198>
(consulted September 1, 2014)
- Dang H, Zhang Y, Zhang K, Jiang M, Zhang Q. (2010). Age structure and regeneration of subalpine fir (*Abies fargesii*) forest across and altitudinal range in the Qinling Mountains, China. *For Ecol Manage* 259: 547–554
- Encina-Domínguez JA, Encina-Domínguez F J, Mata-Rocha E, Valdés-Reyna J (2008) Aspectos estructurales, composición florística y caracterización ecológica del bosque de oyamel de la Sierra de Zapalinamé, Coahuila, México. *Bol Soc Bot Méx* 83:13–24
- Fang J Y, Ohsawa M, Kira T (1996) Vertical vegetation zones along 30 N latitude in humid East Asia. *Vegetatio* 126: 135–149
- Franklin J S, Dyrness C T (1969) *Vegetation of Oregon and Washington*: U. S. Forest Service Research Paper PNW–80: 216 p
- Giménez de Azcárate J, Ramírez I (2004) Análisis fitosociológico de los bosques de oyamel [*Abies religiosa* (H. B. K.) Cham. y Schlecht.] de la sierra de Angangueo, región central de México. *Fitosociología* 41: 91–100
- Giménez de Azcárate J, Macías-Rodríguez M A, Gopar-Merino F (2013) Bioclimatic belts of Sierra Madre Occidental (México): A preliminary approach. *Int J Geobot Res* 3: 19–35
- Gómez-Tuena A, Orozco-Esquivel M T, Ferrari L (2005) Petrogénesis ígnea de la Faja Volcánica Transmexicana. *Bol Soc Geol Mex* 3: 227–283
- Graham A (1999) The tertiary history of the northern temperate element in the northern Latin America biota. *Amer J Bot* 86: 32–38
- Griffin J R, Critchfield W B (1972) *The distribution of forest trees in California*: U. S. Forest Service Research Paper PSW–82: 114 p
- Grubb P J (1971) Interpretation of the ‘Massenerhebung’ effect on tropical mountains. *Nature* 229: 44–45

- Guerrero-Hernández R, González-Gallegos J G, Castro-Castro A (2014) Análisis florístico de un bosque de *Abies* y el bosque mesófilo de montaña adyacente en Juanacatlán, Mascota, Jalisco, México. *Bot Sci* 92: 541–562
- Hartshorn G S (1988) Tropical and subtropical vegetation of Meso-America. North American Terrestrial Vegetation. Cambridge University Press, Cambridge, UK: 365–390
- Hijmans R J, Cameron S E, Parra J L, Jones P G, Jarvis A (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int J Clim* 25: 1965–1978
- Holdridge L (1947) Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science* 105: 367–368
- Jaramillo-Correa J P, Aguirre-Planter E, Khasa D P, Eguiarte L E, Piñero D, Furnier G R, Bousquet J (2008) Ancestry and divergence of subtropical montane forest isolates: molecular biogeography of the genus *Abies* (Pinaceae) in southern México and Guatemala. *Mol Ecol* 17: 2476–2490
- Kneeshaw D D, Bergeron Y (1998) Canopy gap characteristics and tree replacement in the southeastern boreal forest. *Ecology* 79: 783–794
- Leopold A S (1950) Vegetation zones of Mexico. *Ecology* 31: 507–518
- Liang E, Wang Y, Xu Y, Liu B, Shao X (2010) Growth variation in *Abies georgei* var. *smithii* along altitudinal gradients in the Sygera Mountains, southeastern Tibetan Plateau. *Trees* 24: 363–373
- Linares J C, Carreira J A (2009) Temperate-like stand dynamics in relict Mediterranean-fir (*Abies pinsapo*, Boiss.) forests from southern Spain. *Ann For Sci* 66: 1–10
- Linares J C, Carreira J A, Ochoa V (2011) Human impacts drive forest structure and diversity. Insights from Mediterranean mountain forest dominated by *Abies pinsapo* (Boiss). *Eur J For Res* 130: 533–542
- Lomolino M V, Riddle B R, Whittaker R J, Brown J H (2010). *Biogeography*. Sinauer. Sunderland, MA. 1–624
- López-Mata L, Villaseñor J L, Cruz-Cárdenas G, Ortiz E, Ortiz-Solorio C (2012) Predictores ambientales de la riqueza de especies de plantas del bosque húmedo de montaña de México. *Bot Sci* 90: 27–36

- Madrigal Sánchez X (1967) Contribución al conocimiento de la ecología de los bosques de oyamel (*Abies religiosa* (HBK) Schl. et Cham.) en el Valle de México. Boletín Técnico No. 18. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, México D. F.
- Martínez M (1948) Los *Abies* mexicanos. Anales Inst Biol Univ Nac Autón México. Bot 19: 11–104
- Martínez-Méndez N, Aguirre-Planter E, Eguiarte L E, Jaramillo-Correa J P (2016) Modelado de nicho ecológico de las especies del género *Abies* (Pinaceae) en México: Algunas implicaciones taxonómicas y para la conservación. Bot Sci 94: 5–24
- McCune B, Grace J B (2002) Analysis of ecological communities. MjM Software, Gleneden Beach
- Nau R (2007) Statgraphics XV: Overview and tutorial guide
- Noss R F (1999) The redwood forest: history, ecology, and conservation of the coast redwoods. Island Press
- Ohsawa M (1995) The montane cloud forest and its gradational changes in southeast Asia. In: Hamilton, F. S., Juvik, J. O. & Scatena, F. N. (eds.) Tropical Montane Cloud Forests, Springer-Verlag, New York, pp. 254–265
- Olvera-Vargas M, Figueroa-Rangel B L, Vázquez-López J M (2010) Is there environmental differentiation in the *Quercus*-dominated forest of west-central Mexico? Plant Ecol 211: 321–335
- Pauley E F, Clebsch E E C (1990) Patterns of *Abies fraseri* regeneration in a Great Smoky Mountains spruce-fir forest. Bull Torr Bot Club 117: 375–381
- Peinado M, Bartolomé C, Delgadillo J; Aguado I (1994) Pisos de vegetación de la Sierra de San Pedro Mártir, Baja California México. Acta Bot Mex 29: 1–30
- Pelt R V, Franklin J F (2000) Influence of canopy structure on the understory environment in tall, old-growth, conifer forests. Can J Forest Res 30: 1231–1245
- Rivas-Martínez S, Rivas-Sáenz S, Penas A (2011) Worldwide bioclimatic classification system. Glob Geobot 1: 1–634
- Rushforth K D (1989) Two new species of *Abies* (Pinaceae) from western Mexico. Notes Roy Bot Gard Edinburgh 46: 101–109
- Rzedowski J (1978) Vegetación de México. Editorial Limusa, México, DF

- Rzedowski J, McVaugh R (1966) La vegetación de Nueva Galicia. Contrib. from the University of Michigan Herbarium. 9: 1–123. Ann Arbor, Michigan
- Stephenson N L (1990) Climatic control of vegetation distribution: The role of the water balance. Amer Nat 5:649–670
- Sánchez-Velásquez L R, Pineda-López M R, Hernández-Martínez A (1991) Distribución y estructura de la población de *Abies religiosa* (H. B. K.) Schl. et Cham., en el Cofre de Perote, estado de Veracruz, México. Acta Bot Mex 16: 45–55
- Sánchez-González A, López-Mata L (2003) Clasificación y ordenación de la vegetación del norte de la Sierra Nevada, a lo largo de un gradiente altitudinal. Anales Inst Biol Univ Nac Autón México. Bot 74: 47–71
- Sánchez-González A, López-Mata L, Vibrans H (2006) Composición y patrones de distribución geográfica de la flora del bosque de oyamel del cerro Tláloc, México. Bol Soc Bot Mex 79:67–78
- Servicio Meteorológico Nacional (2016) smn. cna. gob. mx. Comisión Nacional del Agua. <http://smn.cna.gob.mx/> (consulted in January 2016)
- SIGMAPLOT (2008) Sigmaplot 2008 V.11.0. Systat Software Inc., Point Richmond, California
- Taylor A H, Halpern C B (1991) The structure and dynamics of *Abies magnifica* forests in the southern Cascade Range, USA. J Veg Sci 2: 189–200
- Toledo-Garibaldi M, Williams-Linera G (2014) Tree diversity patterns in successive vegetation types along an elevation gradient in the Mountains of Eastern Mexico. Ecol Res 29: 1097–1104
- Vázquez J A, Givnish T J (1998) Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure and diversity in the Sierra de Manantlán. J Ecol 86: 999–1020
- Vázquez-García J A, Vargas-Rodríguez Y L, Aragón F (2000) Descubrimiento de un bosque de *Acer-Podocarpus-Abies* en el municipio de Talpa de Allende, Jalisco, México. Ibugana 7: 159–183
- Vázquez-García J A, Shalisko V, Cuevas-Guzmán R, Muñoz-Castro M A, Mantilla-Blandón M R (2014) *Abies jaliscana* (Pinaceae): A new combination in section *Grandis* and a key to the species of *Abies* in western Mexico. Phytotaxa 183: 27–36

- Velázquez A, Toledo V M, Luna I (2000) Mexican temperate vegetation. In: Barbour M G, Billings W D (eds.) North American terrestrial vegetation. Cambridge: Cambridge Univ. Press, pp. 573–592
- Wangda P, Ohsawa M (2010) 15 Temperature and humidity as determinants of the transition from dry pine forest to humid cloud forests in the Bhutan Himalaya. In: Bruijnzeel, L.A., Scatena, F.N. y Hamilton, L.S. (eds.) Tropical Montane Cloud Forests: science for conservation and management. Cambridge: Cambridge Univ. Press, pp. 156–163
- Whittaker R H (1960) Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. Ecol Monogr 30: 279–338
- Whittaker R H (1975) Communities and Ecosystems. Macmillan, University of California. Pp 385
- Whittaker R H, Niering W A (1975) Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona. V. Biomass, Production, and Diversity along the Elevation Gradient. Ecology 56: 771–790
- Williams-Linera G, Toledo-Garibaldi M, Gallardo-Hernández C (2013) How heterogeneous are the cloud forest communities in the mountains of central Veracruz, Mexico. Plant Ecol 214: 685 – 701
- Wolfe J A (1979) Temperature parameters of humid to mesic forests of eastern Asia and relation to forests of other regions of the northern hemisphere and Australasia (No. 1106). US Govt. Print. Off

FIGURE LEGENDS

Fig. 1 North distribution of *Abies jaliscana* forests in western Mexico and study sites locations.

Fig. 2 Landscape and stands pictures of La Bufa-Juanacatlán in western Jalisco, Mexico. (a) Fog incidence in a stand of Laguna Juanacatlán; (b) monospecific fir forest in Laguna Juanacatlán; (c) stand B2282 in Cerro La Bufa with high disturbance in the forest margins; (d) orographic cloud rising in Cerro La Bufa.

Fig. 3 Box plots of basal area (a), stem density (b), species richness (c) and Shannon diversity index (d), of fir population per locality. Boxes depict standard deviation of the

mean (filled circles); lines depict 95% confidence interval; Cerro La Bufa (B) and Laguna Juanacatlán (J).

Fig. 4 Cluster analysis dendrogram of the study area between 1750 and 2447 m a.s.l. in fir forests of western Jalisco, México, using Sorenson distance and flexible beta (-0.25) linkage method, cut at 50% of the information remaining scale; Cerro La Bufa (B) and Laguna Juanacatlán (J).

Fig. 5 Size class distribution (DBH) of the fir trees at different elevation belts in Laguna Juanacatlán (a) and Cerro La Bufa (b) in western Jalisco, Mexico; Size class: 1= 2.5–10 cm, 2= 11–20 cm, 3= 21–30 cm, 4= 31–40 cm, 5= 41–50 cm, 6= 51–60 cm, 7= 61–70 cm, 8 >70 cm. Height class distribution of the fir trees at different elevation belts in Laguna Juanacatlán (c) and Cerro La Bufa (d) in western Jalisco, Mexico; Height stratum: 1= 1.3–10 m, 2= 11–20 m, 3= 21–30 m, 4= 31–40 m, 5= 41–50 m, 6= 51–60 m.

Fig. 6 Trends in annual mean temperature BIO 1 (a, b), precipitation of warmest quarter BIO 18 (c), annual precipitation BIO 12 (d), and precipitation of coldest quarter BIO 19 (e, f) in relation to elevation; Cerro La Bufa (B) and Laguna Juanacatlán (J).

Fig. 7 Altitudinal distribution of the two locations with western Mexican fir forest, which they are oriented towards the windward and are separated by 17 km.

Table 1. Characteristics of the studied *A. jaliscana* sites in western Jalisco, México

Site Number	N Latitude	W Longitude	Elevation (m s.n.m.)	Slope (°)	Aspect (°)	AP (mm)	T mean (°)	PQC (mm)
La Bufa								
1	20°44'55. 7"	104°49'30' '	1755	25	327	1228	16.6	73
2	20°44'42. 2"	104°49'13. 1"	1937	19	315	1215	15.1	79
3	20°44'39. 2"	104°49'11. 6"	2020	33	315	1215	15.1	79
4	20°44'33. 3"	104°49'9.1 "	2102	29	315	1215	15.1	79
5	20°44'17. 2"	104°49'35. 2"	2170	32	270	1220	14.7	82
6	20°43'50. 3"	104°49'47. 6"	2265	35	358	1217	13.2	89
7	20°44'2.2 "	104°48'52. 4"	2282	20	10	1215	14.5	79
8	20°43'47. 5"	104°49'43. 1"	2345	31	341	1217	13.2	89

9	20°43'51. 7"	104°49'38. 9"	2374	37	315	1217	13.2	89
10	20°43'43. 6"	104°49'37. 7"	2449	29	329	1217	13.2	89
Laguna Juanacatlán								
1	20°37'15. 5"	104°43'11. 3"	2100	28	317	1200	15.1	77
2	20°36'45. 8"	104°41'59' '	2170	32	292	1188	14.3	80
3	20°36'58. 9"	104°41'42. 3"	2256	31	297	1188	14.3	80
4	20°36'58. 1	104°41'50. 4"	2280	21	280	1188	14.3	80
5	20°36'57. 2"	104°41'42. 1"	2298	18	250	1188	14.3	80
6	20°36'33. 2	104°42'5" "	2353	20	280	1193	14.6	79
7	20°37'48. 4"	104°42'2.2 "	2360	28	280	1187	13.8	83
8	20°37'36. 6	104°42'3.7 "	2374	10	160	1187	13.8	83
9	20°37'48. 1"	104°41'48. 4"	2401	12	225	1183	13.9	81
10	20°37'46. 9"	104°41'43. 1"	2413	12	100	1183	13.9	81

Geographical coordinates, elevation, slope, aspect, annual precipitation (AP), annual mean temperature (T mean), precipitation of coldest quarter (PQC)

Table 2. Groups of fir forest determined by indicator species analysis

Species	Maximum indicator value	<i>P</i>
Group 1		
<i>Ageratina areolaris</i>	0.745	0.0284
<i>Clethra fragans</i>	1	0.003
<i>Magnolia pacifica</i>	0.542	0.6415
<i>Miconia albicans</i>	0.791	0.0614
<i>Quercus excelsa</i>	0.853	0.0098
<i>Rumfordia floribunda</i>	0.661	0.0496
<i>Xylosma flexuosa</i>	0.853	0.0104
Group 2		
<i>Quercus gentryi</i>	0.674	0.2
<i>Quercus scytophylla</i>	0.674	0.1194
Group 3		
<i>Quercus martinezii</i>	0.853	0.0108
<i>Telanthophora jaliscana</i>	0.503	0.3319
Group 4		
<i>Cupressus lusitanica</i>	0.674	0.2002

<i>Quercus crassifolia</i>	1	0.0112
Group 5		
<i>Pinus leiophylla</i>	0.5	0.163
<i>Prunus serotina</i>	0.504	0.1666
<i>Quercus castanea</i>	0.692	0.0006
<i>Quercus obtusata</i>	0.354	0.0422
<i>Styrax argenteus</i>	0.598	0.0008
Group 6		
<i>Cleyera integrifolia</i>	0.535	0.146
<i>Meliosma dentata</i>	0.593	0.0854
<i>Oreopanax xalapensis</i>	0.535	0.1538
<i>Symplocos citrea</i>	0.535	0.1476

Table 3. Species composition of the fir (*Abies jaliscana*) forests in western Jalisco, Mexico.

Laguna Juanacatlán

Species	Density (stems/ha)	Basal area (m ² /ha)	Relative density	Relative basal area
<i>Abies jaliscana</i>	383	46.04	26.62	68.93
<i>Quercus obtusata</i>	60	4.57	4.17	6.84
<i>Quercus castanea</i>	28	2.2	1.95	3.3
<i>Pinus pseudostrabus</i>	14	2.18	0.97	3.26
<i>Clethra hartwegii</i>	110	2.04	7.64	3.05
<i>Arbutus xalapensis</i>	30	1.8	2.08	2.69
<i>Symplocos citrea</i>	88	1.36	6.12	2.04
<i>Styrax argenteus</i>	394	0.96	27.38	1.43
<i>Pinus oocarpa</i>	5	0.88	0.35	1.31
<i>Ostrya virginiana</i>	14	0.8	0.97	1.19
Other 24 species	313	3.98	21.75	5.96
Totals	1439	66.81	100	100

La Bufa

<i>Abies jaliscana</i>	191	23.6	20.34	52.07
<i>Quercus excelsa</i>	61	4.13	6.5	9.11
<i>Clethra hartwegii</i>	46	2.77	4.9	6.12
<i>Quercus martinezii</i>	39	2.12	4.15	4.68
<i>Quercus scytophylla</i>	15	1.48	1.6	3.27
<i>Arbutus xalapensis</i>	12	1.24	1.28	2.72
<i>Quercus obtusata</i>	20	1.14	2.13	2.51
<i>Ostrya virginiana</i>	51	1.11	5.43	2.46
<i>Quercus rugosa</i>	20	1.04	2.13	2.29
<i>Meliosma dentata</i>	4	0.59	0.43	1.31
Other 45 species	480	6.1	51.11	13.46
Totals	939	45.32	100	100

Table 4. Structural characteristics of *A. jaliscana* population at different altitudinal belts in La Bufa and Laguna Juanacatlán in western Jalisco, Mexico.

Altitudinal belt	Elevation(m)	DBH (cm)	BA (m ² /ha)	Density (stems/ha)	Height (m)
La Bufa					
Lower belt	1750-2000	52.76 ± 1.33	19.76	70	30.90 ± 6.69
Middle belt	2100-2300	30.40 ± 7.14	26.26	180	16.52 ± 2.58
Upper belt	2300-2449	21.87 ± 4.28	23.89	326.66	15.89 ± 2.01
Laguna Juanacatlán					
Lower belt	2100-2300	24.69 ± 3.20	35.91	402	17.78 ± 1.67
Upper belt	2300-2413	33.03 ± 4.33	56.18	364	20.91 ± 1.84

Table 5. Holdridge Life zone biomas corresponding to the plots of fir forests in western Jalisco, Mexico.

Plot	Altitude	BIO 1	BIO 12	Holdridge Life zone biomas
1	1755	16.6	1228	Moist Forest, Subtropical region
2	1930	15.1	1215	Moist Forest, Temperate warm region
3	2020	15.1	1215	Moist Forest, Temperate warm region
4	2100	15.1	1200	Moist Forest, Temperate warm region
5	2102	15.1	1215	Moist Forest, Temperate warm region
6	2170	14.6	1188	Moist Forest, Temperate warm region
7	2170	14.7	1220	Moist Forest, Temperate warm region
8	2256	14.3	1188	Moist Forest, Temperate warm region
9	2265	13.2	1217	Moist Forest, Temperate warm region
10	2280	14.3	1188	Moist Forest, Temperate warm region
11	2282	14.4	1215	Moist Forest, Temperate warm region
12	2298	14.3	1188	Moist Forest, Temperate warm region
13	2345	13.2	1217	Moist Forest, Temperate warm region
14	2353	14.5	1193	Moist Forest, Temperate warm region
15	2360	13.8	1187	Moist Forest, Temperate warm region
16	2374	13.8	1187	Moist Forest, Temperate warm region
17	2374	13.2	1217	Moist Forest, Temperate warm region
18	2401	13.9	1183	Moist Forest, Temperate warm region
19	2413	13.9	1183	Moist Forest, Temperate warm region
20	2447	13.2	1217	Moist Forest, Temperate warm region

Table 6. Annual mean temperature (AMT) and annual precipitation (AP) in forests with *Abies* and other conifers. Note: (*) Data were obtained at WorldClim based on coordinates of this study.

Location	Latitude	Altitude (m a.s.l.)	AMT (°C)	AP (mm)	Reference	Species/ Genus
----------	----------	---------------------	----------	---------	-----------	----------------

Sierra de Grazalema Natural Park, Spain	36°	900-1400	15	2000	Arista 1995	<i>Abies pinsapo</i>
Sierra of Zapalinamé, México	25°	2668-3025	12-13	560-600	Encina-Domínguez et al. 2008	<i>Abies vejarii</i>
Sierra Nevada, Mexico	19°	3100-3500	10-12	900-1000	Sánchez-González and López-Mata 2003	<i>Abies religiosa</i>
South-Central B. C., Canada	51°	1890-1950	1	>1000	Antos and Parish 2001	<i>Abies lasiocarpa</i>
Bull Creek, California, USA	41°	31	14	1460	Pelt and Franklin 2000	<i>Abies grandis</i>
Headwaters Forest Reserve, California, USA	40°	482	10.3	1671	Berrill et al. 2013	<i>Abies grandis</i>
Humboldt County, California, USA	40°-41°	-	15.9-15.0	1222-1679	Noss 1999	<i>Abies grandis</i>
Qinling Mountains, China	33°	2300-2800	1-6	950-1200	Dang et al. 2010	<i>Abies fargesii</i>
Eastern Asia	-	-	10-13	-	Wolfe 1979	<i>Abies & Tsuga</i>
Upper belt Western Jalisco, Mexico*	20°	2300-2413	13.2-14.5	1183-1217	This study	<i>Abies jaliscana</i>

Figure 1

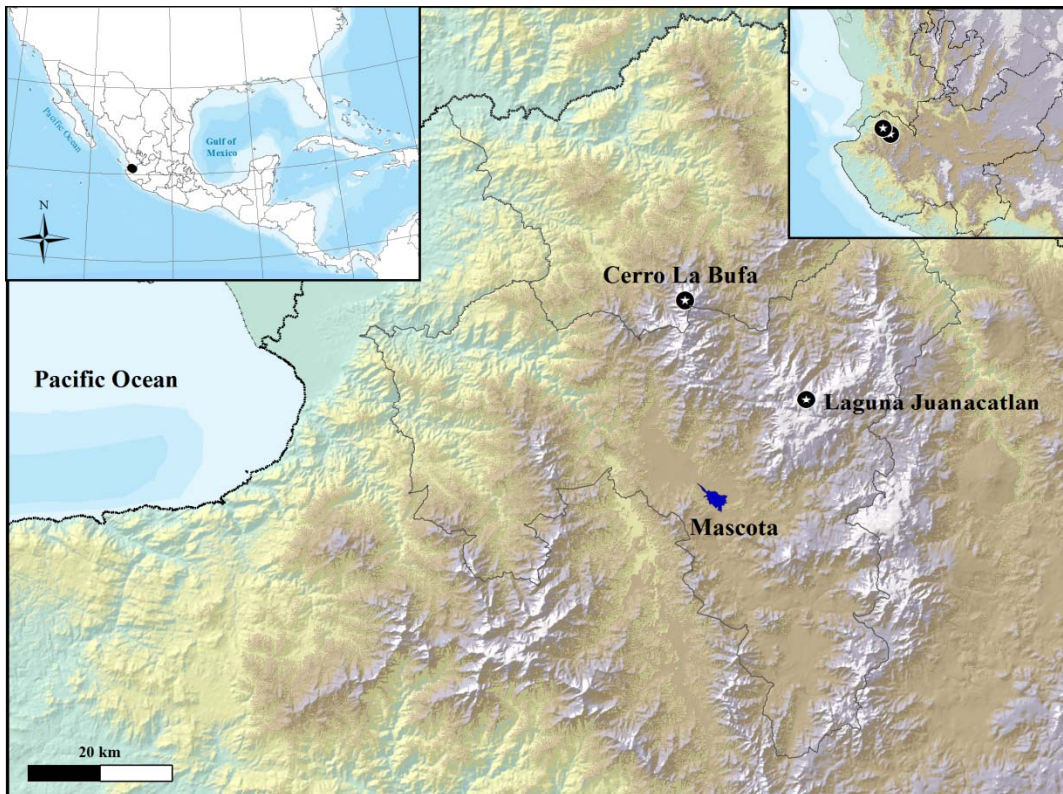


Figure 2

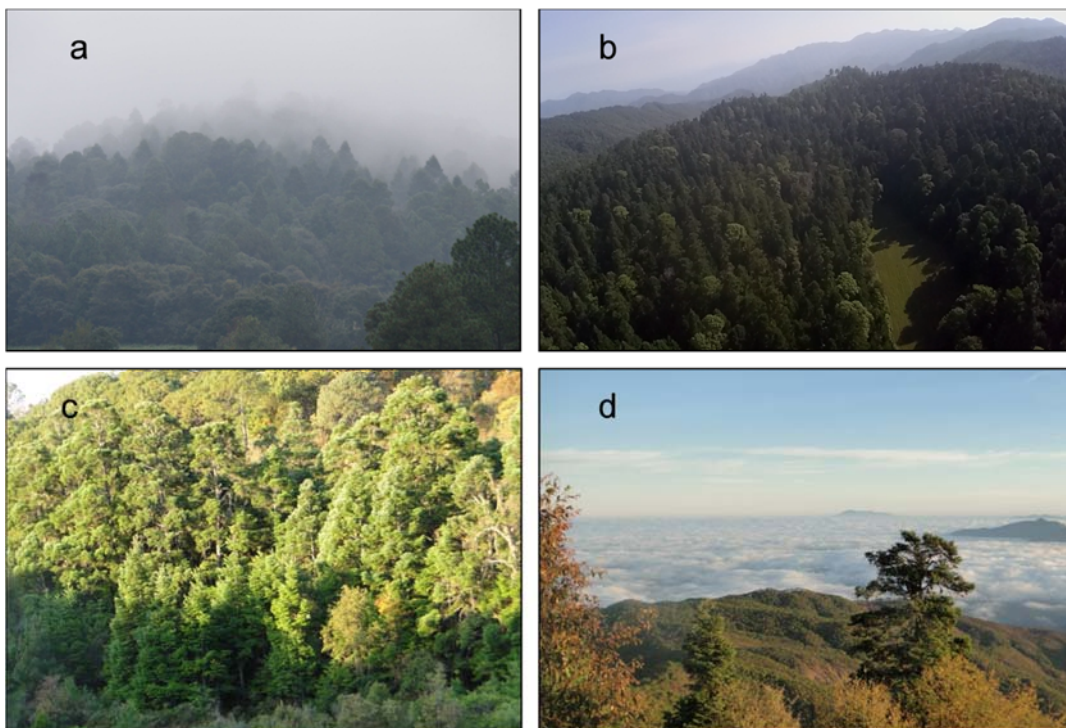


Figure 3

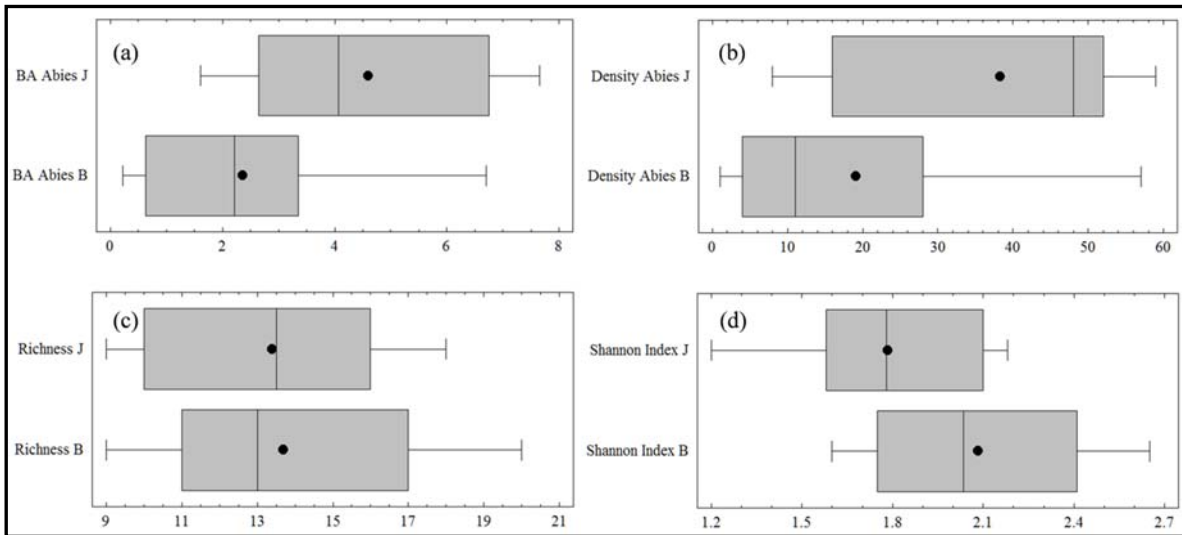


Figure 4

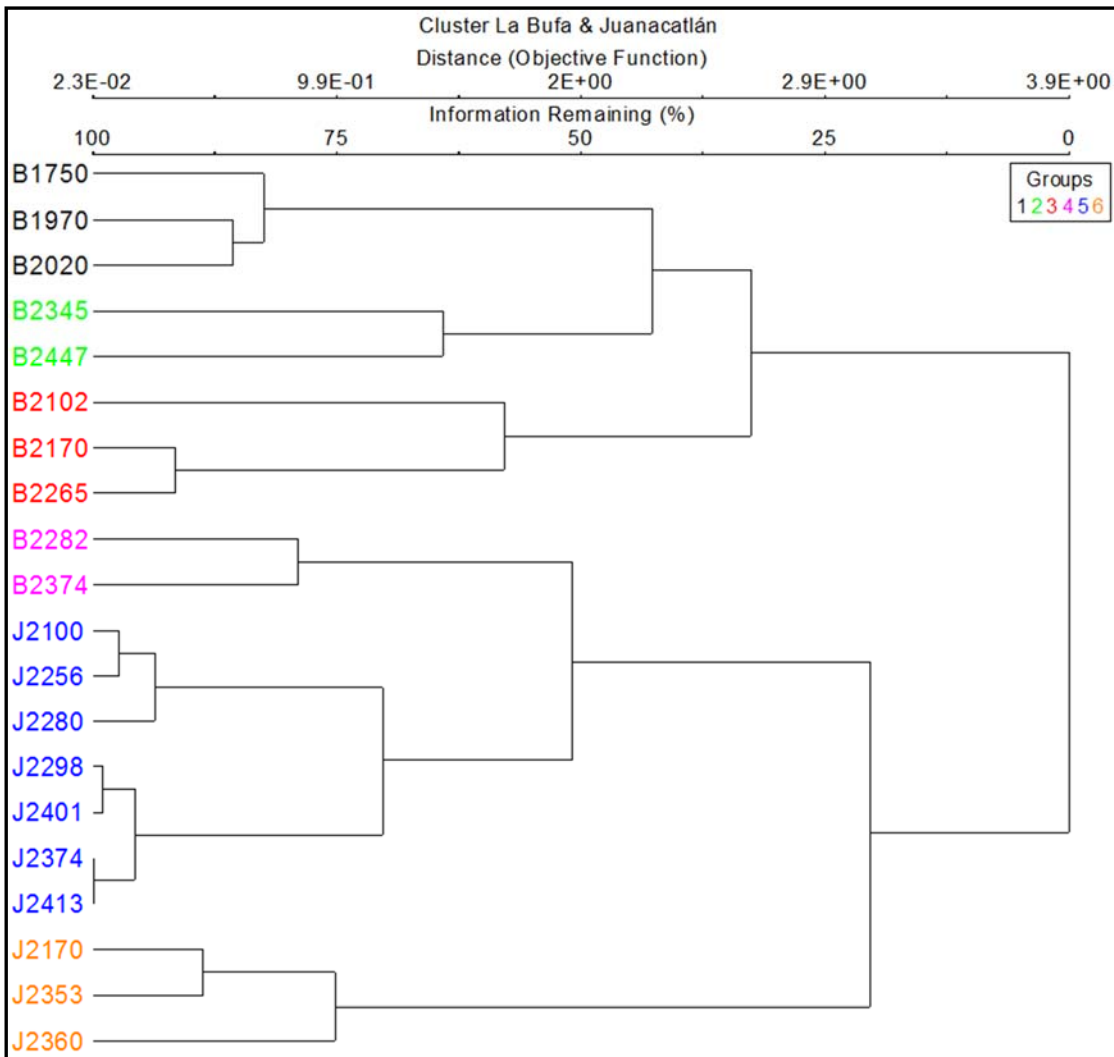


Figure 5

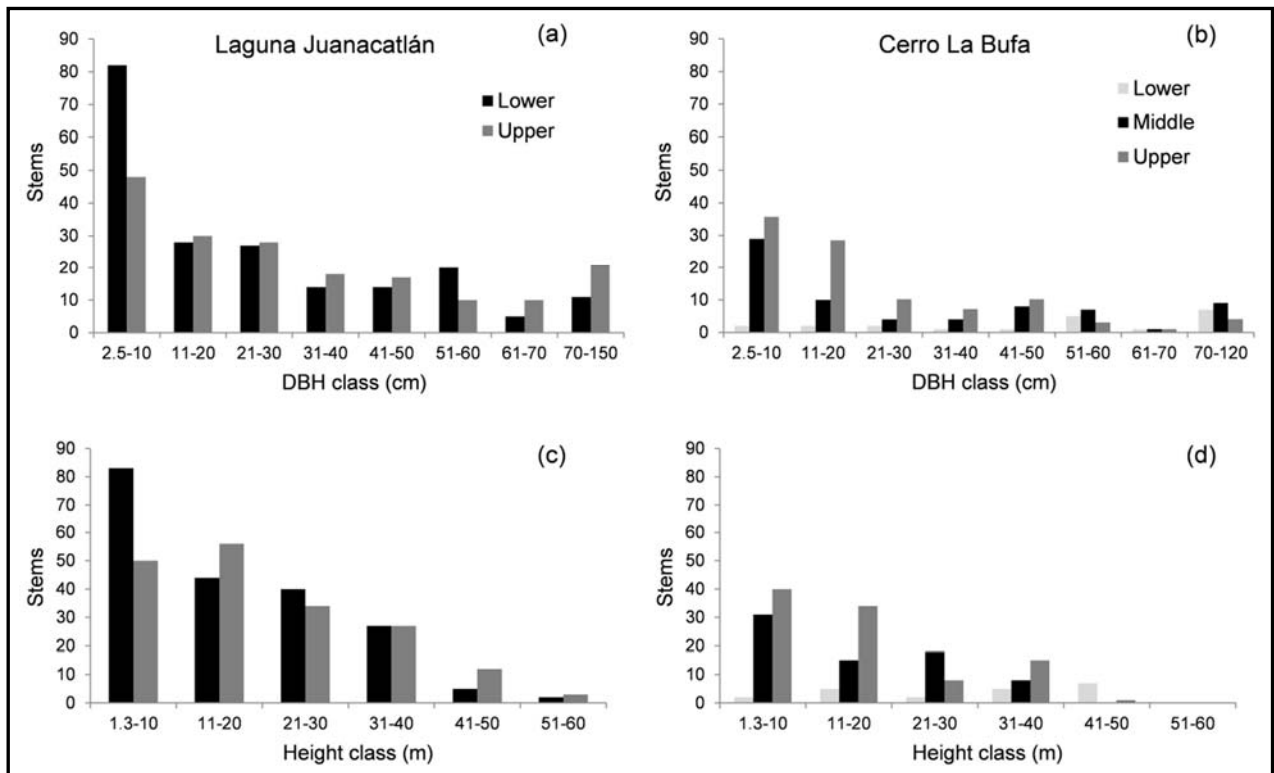


Figure 6

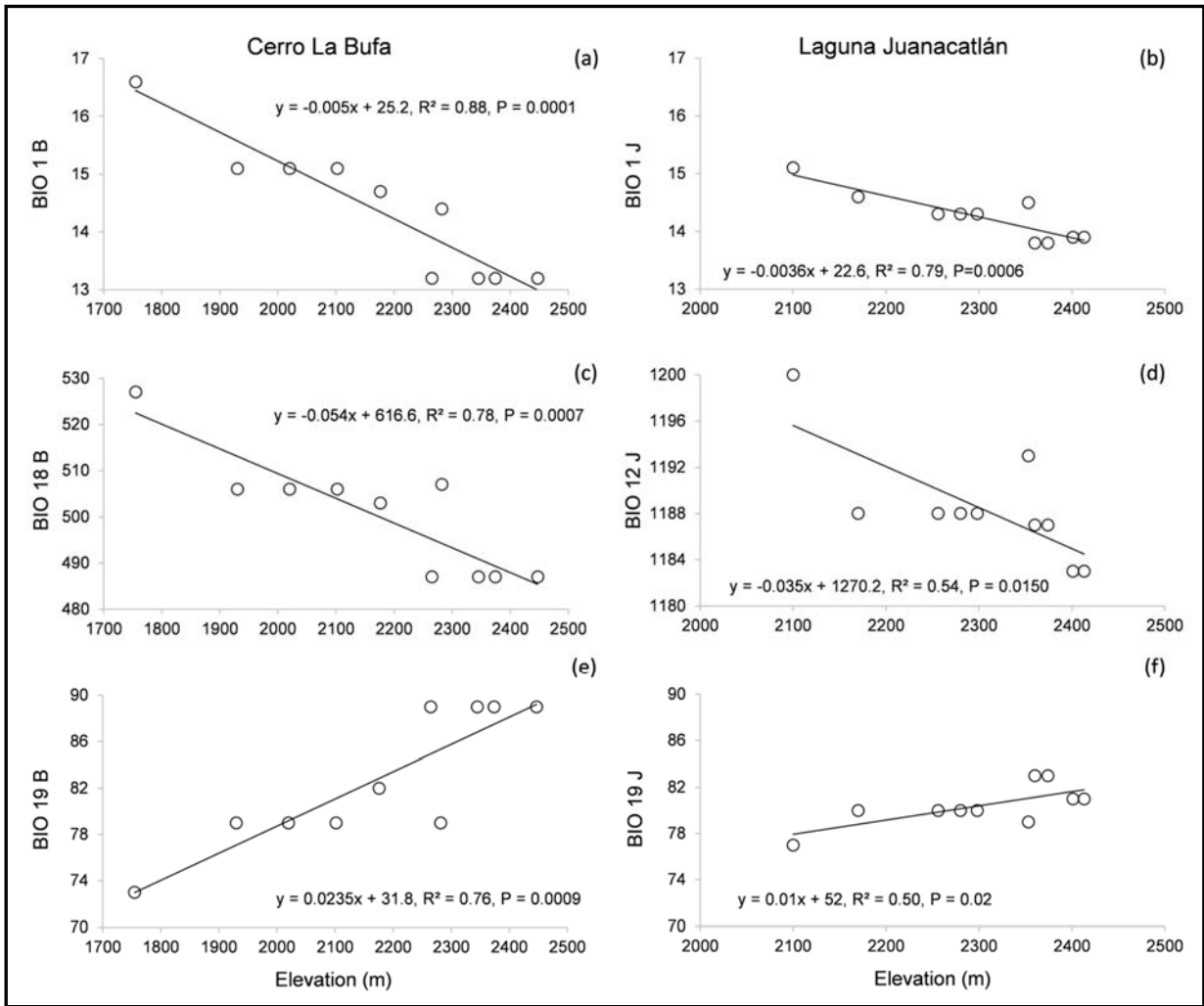
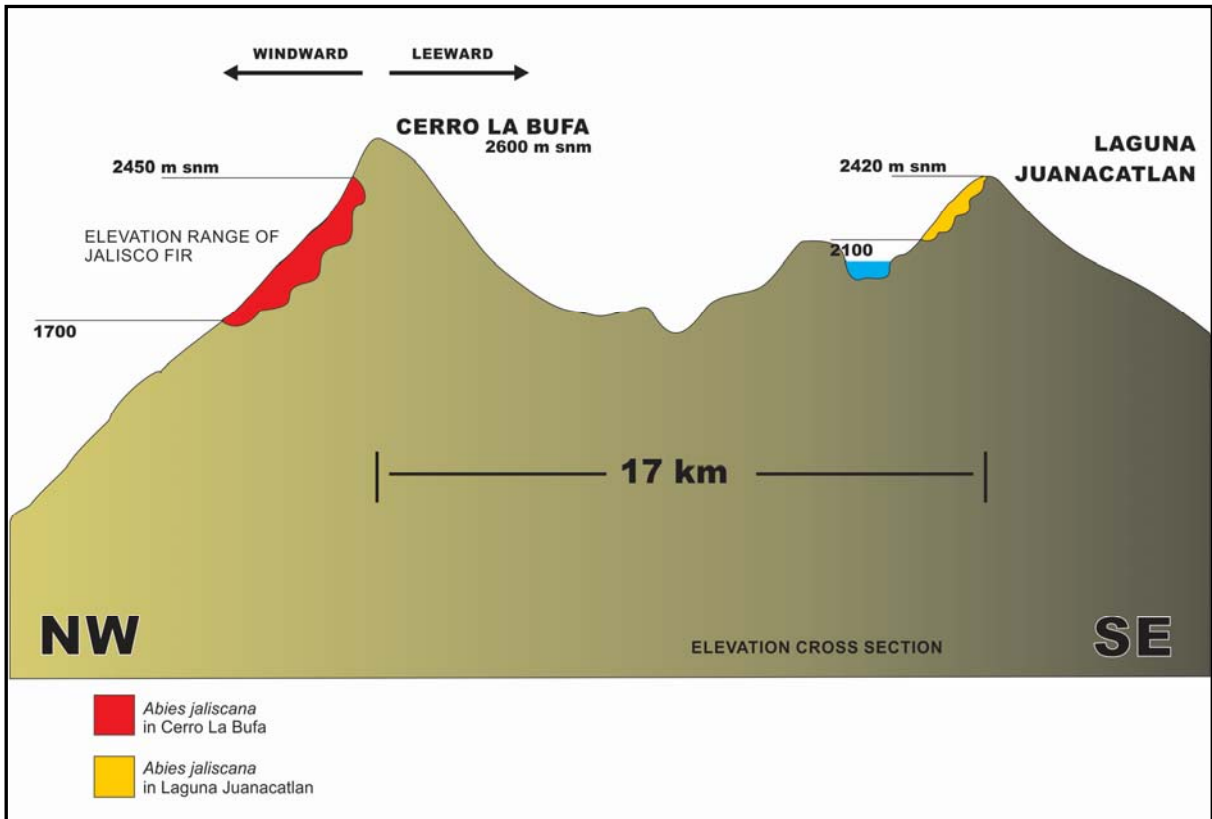


Figure 7



CAPÍTULO 3

Distribución de comunidades de Bosque Mesófilo de Montaña y de *Abies* en dos gradientes altitudinales del occidente de Jalisco, México

3.1. RESUMEN

En el occidente de Jalisco, se analizaron cambios estructurales, de riqueza y diversidad de especies leñosas de bosque mesófilo de montaña con relación a dos gradientes altitudinales, además se examinó y aclaró si existen comunidades discretas ó hay continuidad entre éstas con relación a cambios ambientales y climáticos. Para lograr esto, fueron trazados 32 sitios de 0.1 ha a lo largo de los rangos de elevación. En cada sitio fueron determinadas el área basal, altura de los individuos, abundancia, diversidad Shannon y riqueza. Se utilizaron análisis multivariados para explorar variables ambientales asociadas a grupos formados por los sitios a lo largo del rango altitudinal. A lo largo de los rangos elevacionales hubo patrones unimodales y monotónicos contrastantes en ambas localidades. El análisis de escalamiento multidimensional no métrico y el análisis de agrupamiento sugieren tres grupos principales: bosque mesófilo de baja montaña asociado a temperatura media anual, precipitación anual y pedregosidad; bosque mesófilo de alta montaña y bosque de coníferas (*Abies*) asociados a altitud y la precipitación del trimestre más frío del año. Además, existe la presencia de dos grupos influenciados por el alto disturbio dominados por *Quercus-Pinus*. El estudio muestra que distintas especies dominantes están asociadas a diferentes condiciones climáticas y apoya dos tendencias dependiendo de la localidad: a) en La Bufa, la riqueza de especies se asocia positivamente con la precipitación anual y disminuye con la elevación; b) en Laguna Juanacatlán, la riqueza tiene un patrón unimodal. Se concluye que la altitud, precipitación anual y precipitación del trimestre más frío producen un cambio direccional en riqueza, área basal, altura de los individuos y de especies indicadoras.

Palabras clave: Bosque de *Abies*, bosque mesófilo de montaña, especies indicadoras, gradiente altitudinal, precipitación, temperatura.

3.2. SUMMARY

In western Jalisco, we analyzed richness, diversity and structural changes of cloud forest woody species on two altitudinal gradients, also it was examined and clarified if there are

discrete communities or exists continuity between these in relation to climatic and environmental changes. To achieve this, we fitted 32 sites of 0.1 ha in relation to elevation ranges. At each site basal area, stems height, abundance, Shannon diversity index and species richness were determined. Multivariate analysis was used to explore environmental variables associated to groups of sites based species composition and abundance along the altitudinal gradient. Along the elevation ranges, there were unimodal and monotonic patterns contrasting in both locations. Nonmetric multidimensional scaling and cluster analysis suggest three major groups: lower montane cloud forest associated to annual mean temperature, annual precipitation and top soil rockiness; upper montane cloud forest and coniferous forest (*Abies*) associated to elevation and precipitation of coldest quarter year. Also, there is a presence of two disturbance influenced groups dominated by *Quercus-Pinus*. Our study shows that different dominant species are associated to distinct climatic conditions and support two hypotheses depending on the location: a) at La Bufa, species richness is associated positively with the annual precipitation and decreases with the elevation b) in Laguna Juanacatlán, richness exhibits a unimodal pattern. We conclude that elevation, annual precipitation and precipitation of coldest quarter produce a directional change in richness, basal area, individual height and indicator species.

Keywords: Fir forest, cloud forest, indicator species, elevational gradient, precipitation, temperature.

3.3. INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas de montaña del occidente de México son interesantes para el estudio comparativo de sus comunidades vegetales en climas húmedos y subhúmedos, debido en gran parte a su extensión continua en un sentido orográfico-climático, que va desde fajas tropicales hasta templadas, por lo tanto esta transición se expresa en los elementos florísticos que alberga. Particularmente el bosque mesófilo de montaña (BMM) (Miranda 1947; Rzedowski 1978) o bosque de niebla en México (en inglés Tropical Montane Cloud Forest, TMCF), con elementos de distinta afinidad biogeográfica, representa una gran oportunidad para evaluar su heterogeneidad fisonómica y florística, la cual ya ha sido documentada previamente a nivel mundial (Vázquez-García 1995; Hamilton et al. 1995; Bruijnzeel et al. 2011) y en México-Centroamérica (Lieberman et al. 1996; Alcántara-

Ayala y Luna-Vega 1997; Catalán-Heverástico et al. 2003; Williams-Linera et al. 2013). Esta diversidad fisonómica puede ser consistente con diferencias climáticas, a causa de la amplitud altitudinal en la que los TMCF están distribuidos, aunque generalmente con restricción a cañadas profundas (Rzedowski y McVaugh 1966; Ohsawa 1991; Alcántara-Ayala et al. 2002).

Los bosques de niebla han sido relacionados con la altitud en cuanto a características de riqueza y estructurales como el área basal y estructura vertical, encontrando así diferentes patrones, como unimodales o de disminución y aumento monótonico (Tang y Ohsawa 1997; Rahbeck 2005; Homeier et al. 2010; Salas-Morales y Meave 2010; Krömer et al 2013; Williams-Linera et al. 2013). Las mismas tendencias han sido reportadas en áreas donde se estudió toda la vegetación que abarcó el transecto altitudinal, aunque no sea exclusivamente TMCF (Kitayama 1992; Vázquez y Givnish 1998; Reich et al. 2010; Hemp 2010; Toledo-Garibaldi y Williams-Linera 2014).

En el sureste de Asia, algunos investigadores han separado los TMCF en bosque de niebla de baja montaña (lower montane cloud forest), bosque de niebla de alta montaña (upper montane cloud forest) y bosques de niebla dominados por coníferas (Ohsawa 1991; 1995; Wangda y Ohsawa 2011), acorde a la franja latitudinal y altitudinal en la que se distribuyan. También varios autores han tratado de distinguir límites discretos (Grubb 1977; Martin et al. 2010; Hemp 2010; Bach y Gradstein 2011), aunque otros argumentan que los cambios estructurales en composición de especies se dan continuamente a través del gradiente (Lieberman et al. 1996). En contraste, en México no se ha aceptado el enfoque de separar el BMM en fajas de baja y alta montaña, aunque en algunos estudios se han reconocido subtipos de bosque (Luna et al. 1989; Mejía-Domínguez et al. 2004; Williams-Linera et al. 2013) y diferencias en cuanto a ensamblajes de especies dominantes, pero sin perder continuidad y traslape una con otra (Rodríguez-González 2015).

Para partir bajo estas premisas, se tiene el precedente que la porción occidental de Jalisco alberga archipiélagos de bosque mesófilo de montaña (Vázquez-García 1995), que al igual que en la vertiente del Golfo tienen alta riqueza de especies arbóreas y raras (Jardel et al. 1996; Vázquez-García et al. 2000; Sánchez-Rodríguez et al. 2003; Morales-Arias y Rodríguez-Hernández 2012; Guerrero-Hernández et al. 2014; Rodríguez-González 2015). A pesar de esto, la mayoría no figuran como una ecoregión terrestre importante dentro de

los hotspots de biodiversidad en la WWF, excepto Sierra de Manantlán (Cuevas-Guzmán et al. 1997). Por tales circunstancias, es necesario seguir generando conocimiento e información para el entendimiento y en consecuencia la conservación de los BMM en el occidente de México.

En este estudio, se explora si existen tendencias similares entre dos localidades de la misma cordillera en relación con composición, riqueza, diversidad de especies leñosas y cambios estructurales discretos en relación con variables ambientales y climáticas, a lo largo de los rangos altitudinales donde el bosque mesófilo de montaña parece ser reemplazado por el bosque de *Abies* en su límite superior de distribución. En una de estas localidades el gradiente abarca desde lo que parece ser un bosque mesófilo mixto con los géneros *Quercus-Pinus* como dominantes, a un bosque mesófilo de montaña con una estrecha distribución altitudinal y hasta el bosque de coníferas (Laguna Juanacatlán). En la otra localidad, el rango de elevación se desarrolla desde un bosque mesófilo de montaña ampliamente distribuido hasta un bosque de coníferas (La Bufa).

Por lo tanto, la hipótesis que se planteó es que con el aumento de la altitud, hay un cambio progresivo y continuo en la distribución de los árboles dominantes, estructura y una disminución monotónica de la riqueza de especies. Además que la transición con el bosque de *Abies* está positivamente asociada con la altitud, disminución de temperatura y disponibilidad de agua en los meses más secos y fríos del año. Nuestros objetivos específicos fueron (i) analizar cambios estructurales, de riqueza y diversidad de árboles con relación a dos gradientes altitudinales, (ii) examinar y aclarar si existen comunidades discretas ó hay continuidad entre éstas con relación a cambios ambientales y climáticos.

3.4. MATERIALES Y MÉTODOS

3.4.1. Muestreo de campo

El método de muestreo fue el utilizado por Vázquez-García y Givnish (1998) con algunas modificaciones, y consistió originalmente en ubicar tres repeticiones de sitio para cada intervalo o piso altitudinal ubicado a cada 100 m a lo largo de cada uno de los dos gradientes elevacionales de estudio. Pero como la extensión del área del bosque en algunos pisos altitudinales fue insuficiente se optó por definir el total de puntos de muestreo en 17 sitios para la localidad del Cerro de La Bufa y 15 sitios en la localidad aledaña a la Laguna

de Juanacatlán, distribuidos lo más homogéneamente posible a lo largo de los rangos altitudinales. Cada sitio de 0.1 ha consistió de un rectángulo tipo rejilla de 60 × 48 m, dividido en 20 cuadrados de 12 × 12 m. De éstos últimos se seleccionaron 10 en forma estratificada aleatoria, dentro de cada uno se ubicó una subparcela circular central de 100 m² (5.64 m de radio), en la que se identificó, registró y midió el diámetro a la altura del pecho (1.3 m, DAP) y la altura de copa de todas las especies leñosas con DAP ≥ 2.5 cm. Los ejemplares no identificados en campo se colectaron para ser determinados y herborizados en el herbario IBUG. Esta metodología también ha sido usada en varios estudios de rangos altitudinales y de estructura de BMM y bosque de *Abies* del occidente de México (Vázquez-García et al. 2000, Cuevas-Guzmán 2002; Sánchez-Rodríguez et al. 2003; Sahagún-Godínez 2004; Cisneros-Lepe 2005; Cuevas-Guzmán et al. 2011; Rodríguez-González 2015). Se recopilaron datos de variables ambientales tales como las 19 variables climáticas de WorldClim (Hijmans et al. 2005), edáficas y topográficas. Las variables edáficas se determinaron mediante análisis físicoquímico de muestras mixtas de la capa superior del suelo (a una profundidad de 30 cm) de cada sitio de estudio. Las variables geográficas y topográficas recopiladas, fueron latitud, longitud, altitud, exposición e inclinación (Tabla 1) de ladera y posición de las subparcelas con respecto a las cañadas.

Tabla 1. Características de los sitios de estudio a lo largo de dos rangos altitudinales en el occidente de Jalisco, México

Sitio	W		Alt (m snm)	m (°)	Exp (°)	P _a (mm)	T m anual (°)	P _{TS} (mm)	P _{TF} (mm)
	N Latitud	Longitud							
La Bufa									
1	20°45'1 5.6"	104°50' 14.8"	1534	16	314	1256	18	29	64
2	20°45'1 0.4"	104°50' 8.2"	1581	22	294	1256	18	29	64
3	20°44'5 9.6"	104°49' 55.6"	1630	25	298	1228	17.1	30	73
4	20°44'5 9.9"	104°49' 38.7"	1680	14	293	1228	17.1	30	73
5	20°44'5 3.6"	104°49' 51.9"	1720	34	270	1228	16.6	30	73
6	20°44'5 5.7"	104°49' 30"	1755	25	327	1228	16.6	29	73
7	20°44'5 2.7"	104°49' 22.9"	1814	15.5	285	1215	15.1	29	79
8	20°44'4 7.2"	104°49' 18"	1860	35	315	1215	15.1	29	79
9	20°44'4	104°49'	1937	19	315	1215	15.1	29	79

	2.2"	13.1"							
10	20°44'3 9.2"	104°49' 11.6"	2020	33	315	1215	15.1	29	79
11	20°44'3 3.3"	104°49' 9.1"	2102	29	315	1215	15.1	29	79
12	20°44'1 7.2"	104°49' 35.2"	2170	32	270	1220	14.7	29	82
13	20°43'5 0.3"	104°49' 47.6"	2265	35	358	1217	13.2	32	89
14	20°44'2. 2"	104°48' 52.4"	2282	20	10	1215	14.5	29	79
15	20°43'4 7.5"	104°49' 43.1"	2345	31	341	1217	13.2	32	89
16	20°43'5 1.7"	104°49' 38.9"	2374	37	315	1217	13.2	32	89
17	20°43'4 3.6"	104°49' 37.7"	2447	29	329	1217	13.2	32	89
Laguna Juanacatlán									
1	20°38'2 4.1"	104°46' 6"	1780	5	20	1217	16.5	29	72
2	20°38'2 2.1"	104°45' 55.2"	1810	20	270	1215	16.3	29	73
3	20°38'1. 6"	104°45' 43.6"	1887	8	22	1215	16.3	29	73
4	20°37'5 0.5"	104°45' 26.5"	1923	17	296	1215	16.1	29	74
5	20°37'3 0.5"	104°44' 34"	1975	22	322	1211	15.7	28	75
6	20°37'1 5.5"	104°43' 11.3"	2100	28	317	1200	15.1	29	77
7	20°36'4 5.8"	104°41' 59"	2170	32	292	1188	14.3	30	80
8	20°36'5 8.9"	104°41' 42.3"	2256	31	297	1188	14.3	30	80
9	20°36'5 8.1	104°41' 50.4"	2280	21	280	1188	14.3	30	80
10	20°36'5 7.2"	104°41' 42.1"	2298	18	250	1188	14.3	30	80
11	20°36'3 3.2	104°42' 5"	2353	20	280	1193	14.6	30	79
12	20°37'4 8.4"	104°42' 2.2"	2360	28	280	1187	13.8	30	83
13	20°37'3 6.6	104°42' 3.7"	2374	10	160	1187	13.8	30	83
14	20°37'4 8.1"	104°41' 48.4"	2401	12	225	1183	13.9	30	81
15	20°37'4 6.9"	104°41' 43.1"	2413	12	100	1183	13.9	30	81

Coordenadas geográficas, elevación(Alt), pendiente (m), exposición (Exp), precipitación anual (P_a), temperatura media anual (T_m anual), precipitación del trimestre más seco del año (P_{TS}) y precipitación del trimestre más frío del año (P_{TF}).

3.4.2. Análisis de datos

Los promedios de las variables estructurales de área basal, densidad de individuos, altura media, altura máxima y la diversidad de Shannon-Wiener y riqueza de especies leñosas de los 32 sitios se ajustaron a modelos de regresión lineales y polinomiales para evaluar su tendencia de cambio a lo largo del rango altitudinal. Fueron utilizados modelos lineales generalizados (GLM) en los casos en los que la distribución de los errores no era normal sino de Poisson, como el caso de los conteos de densidad y riqueza de especies. Se seleccionó el mejor modelo entre modelos lineales o polinomiales (cuadráticos) como el que mejor se ajustaba a los datos de acuerdo al criterio de información de Akaike's corregido (AIC_c) (Burnham y Anderson 2002) y se utilizó el software R project 2.5.1 (R 2007). Los coeficientes de determinación R^2 y valores de significancia P fueron calculados para cada modelo.

Para analizar la relación entre la composición y abundancia de especies leñosas de los sitios y su relación con 24 variables ambientales (que incluyen variables climáticas, edáficas y topográficas), se utilizó el NMDS (Non-Metric Multidimensional Scaling Analysis). Este mismo análisis fue realizado para determinar la presencia de grupos con base en los sitios de muestreo, junto con un Análisis Jerárquico de Agrupamiento (Cluster Analysis), con una matriz de datos de abundancia con 32 sitios y 103 especies. Este análisis fue implementado utilizando medidas de distancia Sørensen (Bray-Curtis) y el método de ligamiento Beta Flexible ($\beta = -0.25$). Las diferencias en la composición de especies entre los grupos obtenidos del Análisis de Agrupamiento de los sitios fue evaluada estadísticamente mediante el Procedimiento de Permutación Multi-Respuesta (MRPP por sus siglas en inglés) (McCune y Grace, 2002). La prueba estadística (T) describe la separación entre grupos (valores más negativos reflejan separaciones mayores). El estadístico de concordancia intragrupal de aleatoriedad corregida (A) describe el grado de homogeneidad intragrupal, comparado con lo esperado al azar. Cuando todas las especies dentro de un grupo son idénticas A alcanza su valor mayor ($A = 1$). Cuando la heterogeneidad al interior de los grupos iguala el nivel esperado al azar entonces $A = 0$, y cuando existe mayor heterogeneidad dentro de los grupos que el nivel esperado al azar entonces $A < 0$. En el Procedimiento de Permutación Multi-Respuesta el valor de p es dado

para cada prueba de comparación grupal. Para identificar en forma objetiva y cuantitativa a las especies indicadoras de cada uno de los grupos del dendrograma del Análisis de Agrupamiento, se corrió el Análisis de Especies Indicadoras (ISA, por sus siglas en inglés) con el método de Tichy y Chytry (2006). Estos análisis multivariados se realizaron usando la distancia Sorensen. El Análisis de Especies Indicadoras muestra las especies más representativas en cada uno de los grupos detectados en el análisis de agrupamiento y NMDS, por lo tanto se utilizó un valor resultante del producto de la abundancia relativa y la frecuencia relativa de las especies en cada grupo seleccionado previamente (McCune y Grace 2002). Este análisis arroja el valor indicativo máximo para cada grupo y la significancia estadística utilizando la técnica de Monte Carlo basado en 4999 aleatorizaciones. Las pruebas estadísticas de ordenación NMS, clasificación, MRPP e ISA fueron ejecutadas con el programa computacional PC-ORD 6.0 (McCune y Grace, 2002).

3.5. RESULTADOS

3.5.1. Composición florística

En 32 sitios (3.2 ha) a lo largo de casi 1000 m de intervalo altitudinal en las dos localidades, un total de 3801 individuos de especies leñosas fueron registrados, los cuales pertenecen a 103 especies, 63 géneros, 42 familias y se incluyen seis morfoespecies (Apéndice 1). Las familias mejor representadas en términos de especies fueron: Fagaceae (15 especies), Pinaceae (8 especies) y Asteraceae (6 especies). Se resalta que *Quercus* (15) y *Pinus* (7) fueron los géneros con más riqueza, mientras que la mayoría de géneros tuvieron una especie. Las especies presentes en la mayoría de los sitios fueron *Abies jaliscana* (23 sitios), *Arbutus xalapensis* (19), *Quercus obtusata* (16), *Clethra hartwegii* (12), *Quercus castanea* (12), *Rumfordia floribunda* (12), *Styrax argenteus* (12), *Roldana angulifolia* (11) y *Ternstroemia lineata* (11). Estas especies representaron el 44.36 % del número total de individuos.

3.5.2. Estructura, riqueza y diversidad

Con relación al rango altitudinal, Laguna Juanacatlán mostró tendencias de aumento lineales significativas en área basal, altura máxima y altura media (Figs. 1 y 2), mientras que la densidad, índice de Shannon y la riqueza de especies tuvieron un patrón unimodal

con un pico alrededor de los 2300 (N) y 2100 (H' y S) m. s.n.m., respectivamente (Figs. 1 y 3). Aquí, se construyó un modelo polinomial cuadrático (modelo lineal generalizado) y se utilizó una distribución de Poisson para densidad y riqueza (esta última para las dos localidades) y los valores de X^2 se muestran en la Tabla 2. En contraste, La Bufa no tuvo tendencias de cambio significativas en el índice de Shannon-Wiener y área basal (Fig. 1 y 3). Por otro lado, la densidad disminuyó significativamente con la altitud y la altura media aumentó, mientras que la altura máxima tuvo un patrón unimodal con un pico en el intervalo de 1900 a 2100 m. s.n.m (Fig. 2 y 3). Por último, la riqueza mostró una disminución monotónica en relación con la altitud ($P= 0.0001$) (Tabla 2; Fig. 3).

Tabla 2. Resultados del ajuste de modelos lineales y modelos lineales generalizados a las variables de estructura y diversidad de especies leñosas en 17 sitios de un gradiente altitudinal en La Bufa y 15 sitios en Juanacatlán, en función de la altitud. Se muestra la comparación entre los AICc de modelos lineales y cuadráticos (polinomiales)..

VARIABLES DE ESTRUCTURA Y DIVERSIDAD	Modelo mínimo adecuado	AICc	Intercepto (a)	Pendiente (b)	Constante cuadrática (c)	R² o X²	Valor de P
LA BUFA							
DENSIDAD	Lineal lm	178.4 < 180.0	273.46	-0.07925		0.29	0.0262*
ÁREA BASAL	Lineal lm	69.3 < 72.6	3.15	0.00077		0.02	0.5585 n.s.
ALTURA MEDIA	Lineal lm	81.8 < 84.4	1.14	0.00429		0.26	0.0367*
ALTURA MÁXIMA	Polinomial cuadrático lm	124.3 < 125.9	219.2	0.2479	0.000059	0.38	0.0341*
RIQUEZA (S)	Lineal glm (dist. Poisson)	91.9 < 94.7	4.35	-0.00081		X ² = 9.07	0.0001***
DIVERSIDAD (H')	Lineal lm	18.9 < 21.5	3.26	-0.00057		0.2	0.0725 n.s.
JUANACATLÁN							
DENSIDAD	Polinomial cuadrático glm (dist. Poisson)	274.9 < 331.2	-23.2	0.02571	-0.0000051	X ² = 168.5	<0.0001***
ÁREA BASAL	Lineal lm	54.2 < 57.7	-12.1	0.00812		0.72	<0.0001***
ALTURA MEDIA	Lineal lm	64.2 < 67.1	-0.55	0.00518		0.35	0.02128*
ALTURA MÁXIMA	Lineal lm	118.9 < 122.1	-46.1	0.0404		0.45	0.0058**
RIQUEZA (S)	Polinomial cuadrático glm (dist. Poisson)	78.7 < 81.2	-23.1	0.024	-0.0000055	X ² = 5.82	0.01714 *

DIVERSIDAD (H')	Polinomial cuadrático lm	4.4 < 14.4	-29.4	-0.0299	-0.000007	0.6	0.0039**
--------------------	--------------------------------	---------------	-------	---------	-----------	-----	----------

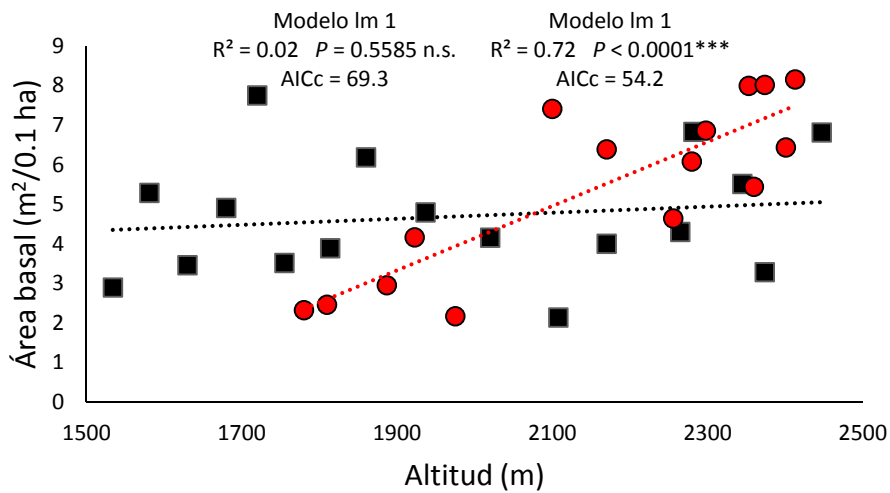
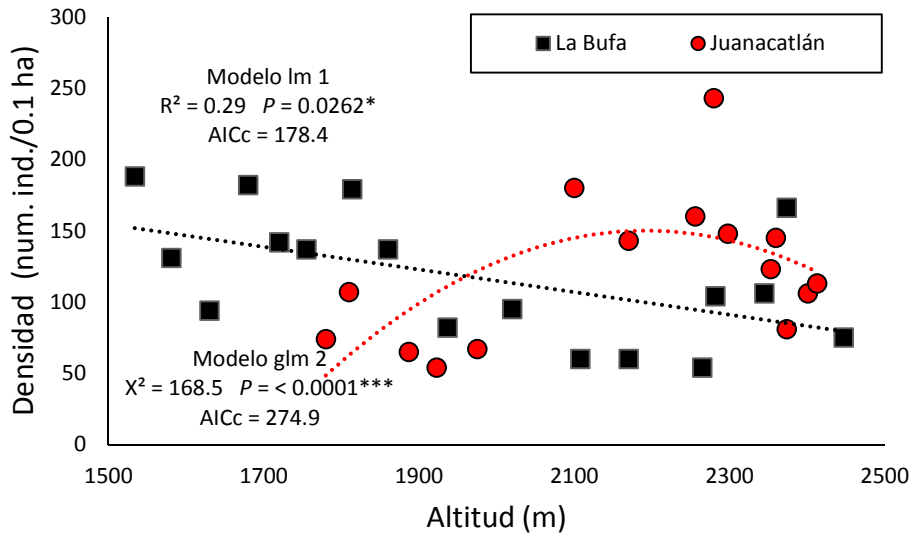


Figura 1. Modelos mínimos adecuados, ajustados a la densidad y área basal de plantas leñosas de 32 sitios de BMM-bosque de *Abies* en dos localidades del occidente de México; La Bufa (cuadros) y Juanacatlán (círculos), en función de la altitud. Modelo lineal (lm), modelo lineal generalizado (glm), modelo 1 (función lineal $y = a + bx$), modelo 2 (función polinomial cuadrática $y = a + bx + cx^2$). AICc (Criterio de Información Akaike corregido).

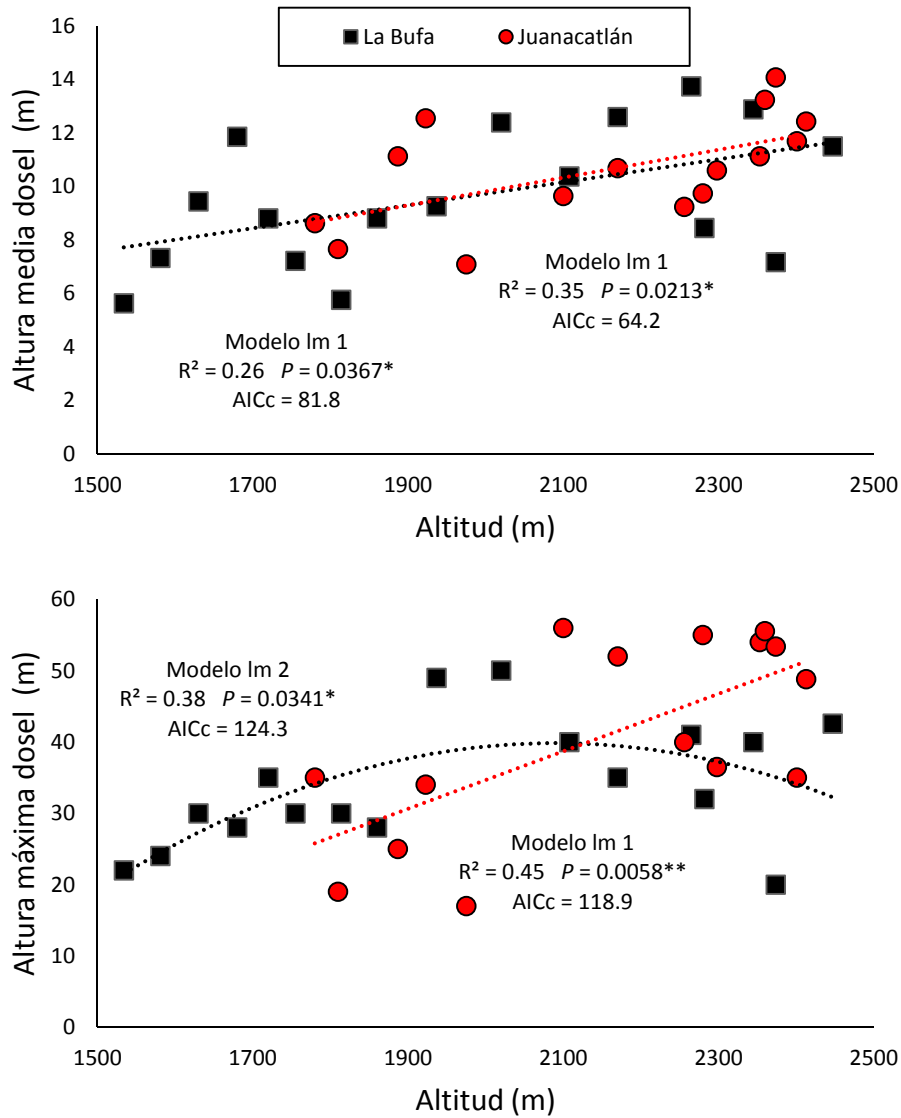


Figura 2. Modelos mínimos adecuados, ajustados a la altura promedio y altura máxima de plantas leñosas de 32 sitios de BMM-bosque de *Abies* en dos localidades del occidente de México; La Bufa (cuadros) y Juanacatlán (círculos), en función de la altitud. Modelo lineal (lm), modelo lineal generalizado (glm), modelo 1 (función lineal $y = a + bx$), modelo 2 (función polinomial cuadrática $y = a + bx + cx^2$). AICc (Criterio de Información Akaike corregido).

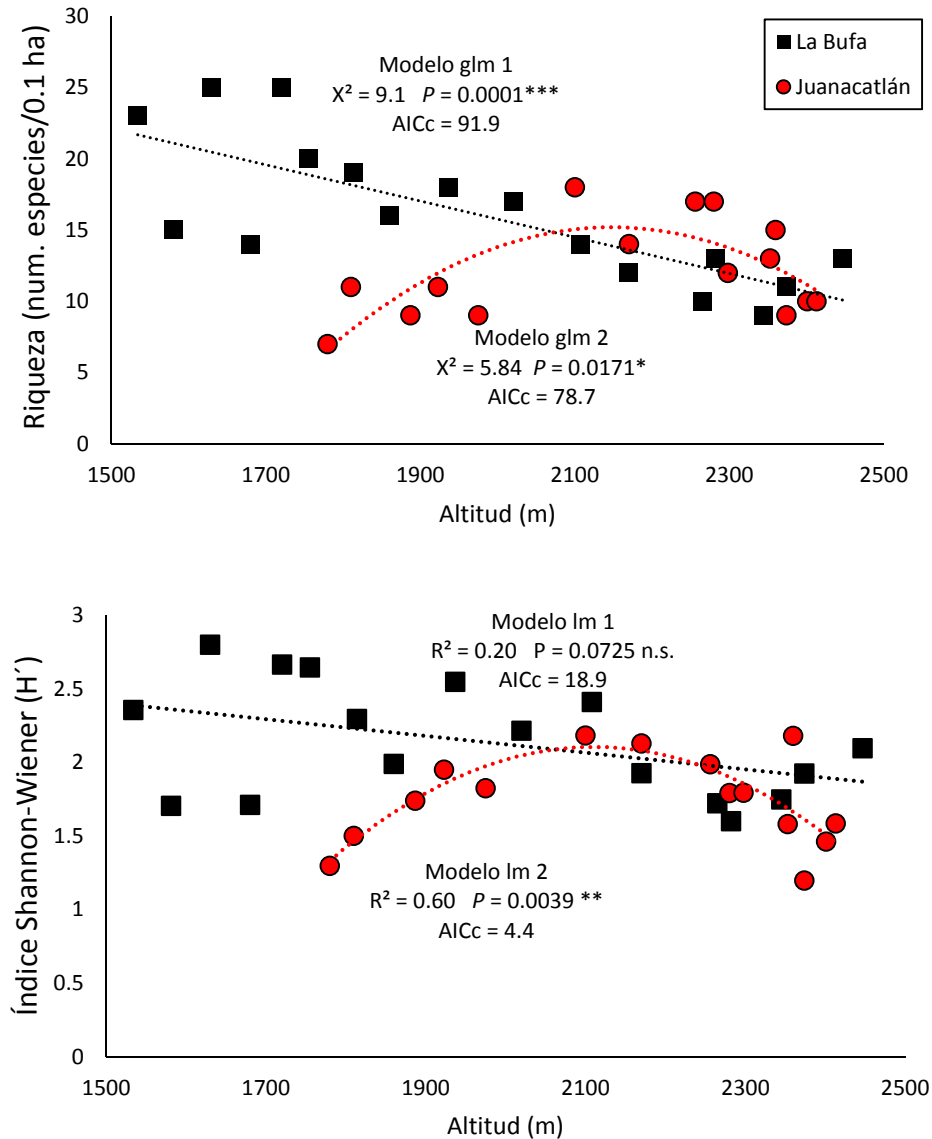


Figura 3. Modelos mínimos adecuados, ajustados a la riqueza observada (S) y a los valores del Índice de Shannon-Wiener (H') de plantas leñosas de 32 sitios de BMM-bosque de *Abies* en dos localidades del occidente de México; La Bufa (cuadros) y Juanacatlán (círculos), en función de la altitud. Modelo lineal (lm), modelo lineal generalizado (glm), modelo 1 (función lineal $y = a + bx$), modelo 2 (función polinomial cuadrática $y = a + bx + cx^2$). AICc (Criterio de Información Akaike corregido).

3.5.3. Ordenación y clasificación

Para la ordenación indirecta NMDS de los 32 sitios (17 de La Bufa y 15 de Juanacatlán) con base en la abundancia de las especies leñosas, se eligió una solución final de dos dimensiones o ejes (stress final: 16.04, 250 iteraciones) (Figs. 4 y 5). La proporción de varianza acumulada fue $R^2 = 0.65$ (coeficiente de determinación R^2 para las correlaciones

entre las distancias de la ordenación y las distancias en el espacio n-dimensional original: $R^2 = 0.41$ representado por el Eje 1, y $R^2 = 0.24$ por el Eje 2). La prueba de Monte Carlo indicó que la probabilidad de que un estrés final similar pudiera haber sido obtenida al azar fue de $p = 0.004$.

Las variables ambientales que obtuvieron mayor relación con alguno de los dos ejes, haciendo un corte a un mínimo de 0.20 del valor de r^2 fueron, para el eje uno: altitud ($r^2=0.64$), precipitación media anual ($r^2=0.67$), temperatura media anual ($r^2=0.45$), pedregosidad ($r^2=0.39$) y precipitación del trimestre más frío ($r^2=0.28$); y para el eje dos: la pendiente topográfica ($r^2=0.33$), temperatura media anual ($r^2=0.21$), la capacidad de intercambio catiónico del suelo ($r^2=0.40$), el contenido de calcio del suelo ($r^2=0.43$), y de los cationes K ($r^2=0.21$) y Ca ($r^2=0.44$) (Fig. 5).

El NMDS claramente separó parcelas localizadas en elevaciones más bajas de aquellas ubicadas en elevaciones mayores a lo largo del eje uno. Además, los bosques de más alta elevación también fueron separados a lo largo del eje dos en: bosques de encino (J1887, J1975 y B2108), bosques de alta montaña (J1923, B2170, J2170, B2265, B2345, J2353, J2360 y B2447) y bosques dominados por *Abies* (J2100, J2256, J2280, B2282, J2298, B2374, J2374, J2401 y J2413) inmersos en los bosques de alta montaña. En la parte izquierda del eje 1 se encuentran los sitios de más baja elevación, los cuales están dominados por *Carpinus caroliniana*, *Magnolia pacifica* y *Quercus aff. excelsa* (Fig. 5) y en la parte derecha los de mayor elevación (*Abies jaliscana*, *Clethra hartwegii*, *Quercus obtusata*). El gráfico de ordenación sugiere fuertemente que hay una separación significativa entre sitios de bosque mesófilo de baja y alta montaña, además de dos grupos dominados por bosques de encino, entonces son cuatro grupos y un grupo inmerso (bosque de *Abies*) en el grupo de alta montaña (Fig. 4), lo cual coincide parcialmente con la segregación en cinco grupos con un 35% de información remanente del Análisis de Agrupamiento Jerárquico (Fig. 6). Como ya se mencionó previamente, cinco grupos de bosques pudieron ser discriminados a lo largo de los rangos altitudinales. De acuerdo a estos análisis de ordenación y clasificación, los bosques de los 32 sitios fueron nombrados con base en dos criterios, el primero nombrado por sus principales especies dominantes y en el segundo se utilizó la nomenclatura de Ohsawa (1991; 1995) para bosques de niebla (Tropical Montane Cloud Forest):

Bosque mesófilo de baja montaña (Lower montane cloud forest zone; grupo 1), 1500-2020 m s.n.m. Este el rango más amplio de bosque, aquí se mezclan especies perennifolias con caducifolias. Los elementos perennifolios como *Magnolia pacifica*, *Symplocarpon purpusii*, *Inga hintonii*, *Clusia salvinii* y *Symplocos novogaliciana* fueron encontrados en el estrato del dosel y subdosel. Las especies caducifolias por su parte, fueron representadas principalmente por *Carpinus caroliniana*, *Quercus* aff. *excelsa*, *Quercus nixoniana* y en el límite superior altitudinal del grupo, *Ostrya virginiana*. Las mayores alturas del dosel fueron dadas por *Abies*, *Carpinus* y *Magnolia*.

Bosque de Quercus-Pinus, 1780-2100 m s.n.m. (grupos 2 y 4, parcelas J1780, J1810, J1887, J 1975, B2108). Este es un fragmento del gradiente en el que normalmente debería haber BMM, sin embargo hay vestigios de explotación forestal y otros fuertes disturbios, lo que generó un bosque secundario dominado en el dosel por *Quercus castanea*, *Q. coccolobifolia*, *Q. martinezii*, *Q. obtusata*, *Q. scytophylla* y *Pinus oocarpa*. Entre los elementos mesófilos destacan *Alnus acuminata*, *Oreopanax xalapensis*, *Ostrya virginiana*, *Persea hintonii* y algunos individuos de *Abies jaliscana*. Aquí resaltan las especies heliófilas *Baccharis salicifolia*, *Roldana angulifolia* y *Rumfordia floribundia* con una alta abundancia.

Bosque mesófilo de alta montaña (Upper montane cloud forest zone; grupo 3 y una fracción del grupo 5), 1920-2450 m. s.n.m. Aquí el dosel superior es dominado ampliamente por *Abies jaliscana*, en el cual se alcanzan alturas superiores a los 50 metros. A pesar de esto, existe un sotobosque bien desarrollado en diferentes estratos y está representado por los géneros *Arbutus*, *Clethra*, *Cleyera*, *Ilex*, *Meliosma*, *Myrsine*, *Ostrya*, *Quercus*, *Symplocos*, *Styrax* y *Ternstroemia*.

Bosque de Abies (Coniferous forest zone; una fracción del grupo 5, parcelas J2998, J2374, J2401, J2413). Este grupo fue exclusivamente dominado en todos los estratos por *Abies jaliscana*, aunque en el sotobosque pueden verse algunos individuos con tallas pequeñas de los géneros *Pinus*, *Prunus*, y *Quercus*. En esta franja elevacional la mayor altura registrada fue de *Abies* con 53 metros.

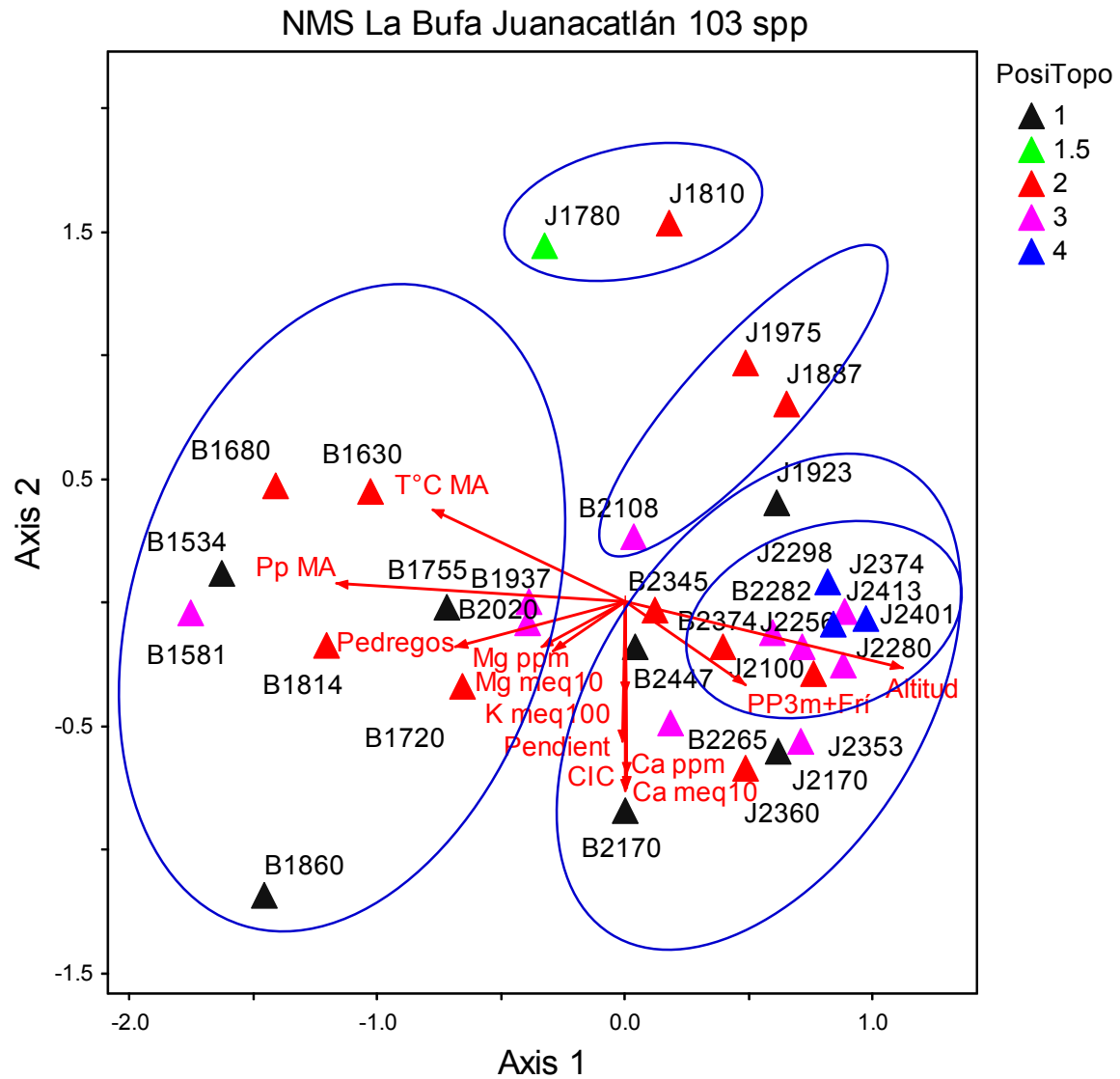


Figura 4. Nonmetric multidimensional scaling (NMDS) para los 32 sitios a lo largo del rango altitudinal en el occidente de Jalisco; (B) Sitios de La Bufa, (J) Sitios Laguna Juanacatlán; (T°C MA) Temperatura media anual, (P_pMA) Precipitación anual, (PP3m+Fri) Precipitación del trimestres más frío del año, (Ca ppm) Contenido de Calcio en el suelo, (Mg ppm) Contenido de Magnesio en el suelo, (Ca meq) Catión de Calcio, (K meq) Catión de Potasio, (Mg meq) Catión de Magnesio. PosiTopo = Posición topográfica: (1) arroyo, (1.5) planicie baja, (2) ladera baja, (3) ladera media y (4) ladera alta.

NMS La Bufa Juanacatlán

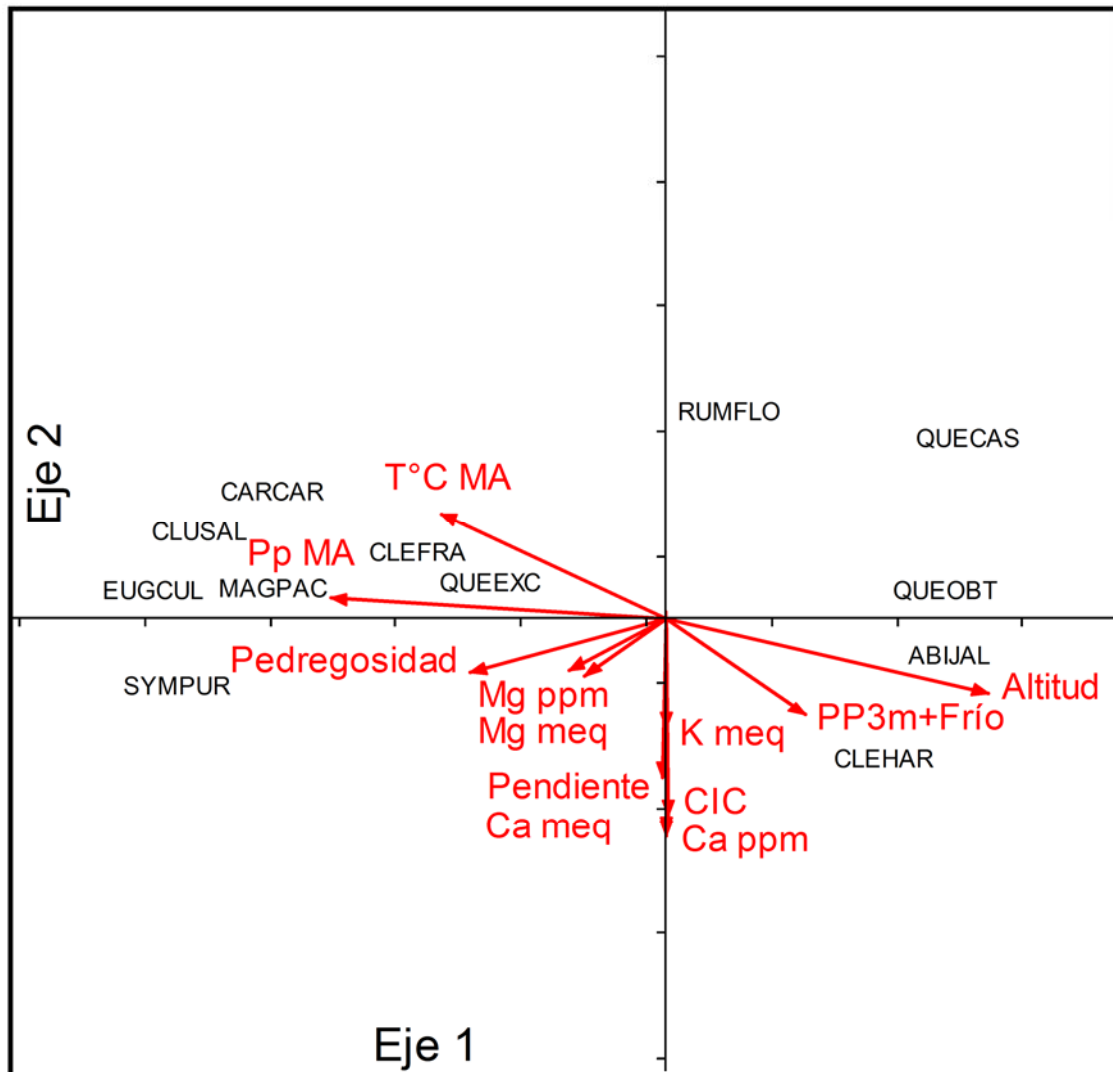


Figura 5. Nonmetric multidimensional scaling (NMS) en el que se muestran 12 especies indicadoras de las 103 especies leñosas a lo largo del rango altitudinal en el occidente de Jalisco, en dos localidades La Bufa y Laguna Juanacatlán; (T°C MA) Temperatura media anual, (P_pMA) Precipitación anual, (PP3m+Fri) Precipitación del trimestres más frío del año, (Ca ppm) Contenido de Calcio en el suelo, (Mg ppm) Contenido de Magnesio en el suelo, (Ca meq) Catión de Calcio, (K meq) Catión de Potasio, (Mg meq) Catión de Magnesio. Acrónimos; (ABIJAL) *Abies jaliscana*; (CARCAR) *Carpinus caroliniana*; (CLEFRA) *Clethra fragans*; (CLEHAR) *Clethra hartwegii*; (CLUSAL) *Clusia salvinii*; (EUGCUL) *Eugenia culminicola*; (MAGPAC) *Magnolia pacifica*; (QUECAS) *Quercus castanea*; (QUEEXC) *Quercus excelsa*; (QUEOBT) *Quercus obtusata*; (RUMFLO) *Rumfordia floribunda*; (SYMPUR) *Symplocarpon purpusii*.

El Análisis de Agrupamiento (Cluster Analysis) se realizó con el método de ligamiento beta flexible con un valor de -0.25, con el que resultó un dendrograma que clasifica cinco grupos al realizar un corte vertical con una información restante de 35 %, basado en la selección de longitudes significativas de las ramas principales de cada grupo. El primer grupo incluye sitios de La Bufa (B) localizados a baja altitud, de los 1534 m a los 2020 m, el segundo grupo incluyó dos sitios de Juanacatlán (J) de baja altitud de los 1887 y 1975 m y un sitio de B, el de 2108 m de altitud. El tercer grupo incluye sitios de B de entre 2170 y 2447 m y sitios de J de entre 1923 y 2360 m. El cuarto grupo comprende a los dos sitios de J de más baja elevación (1780 y 1810 m). El quinto grupo comprende a los sitios restantes de J de mayor elevación y a dos sitios de B de 2282 y 2374 m. Esta agrupación fue corroborada por el Procedimiento de Permutación Multirespuesta (MRPP), el cual proporcionó información máxima para hacer las separaciones de grupos, la homogeneidad dentro de los cinco grupos fue mayor que la esperada al azar ($T= -12.59$, $A= 0.22$, $p = 0.00000$).

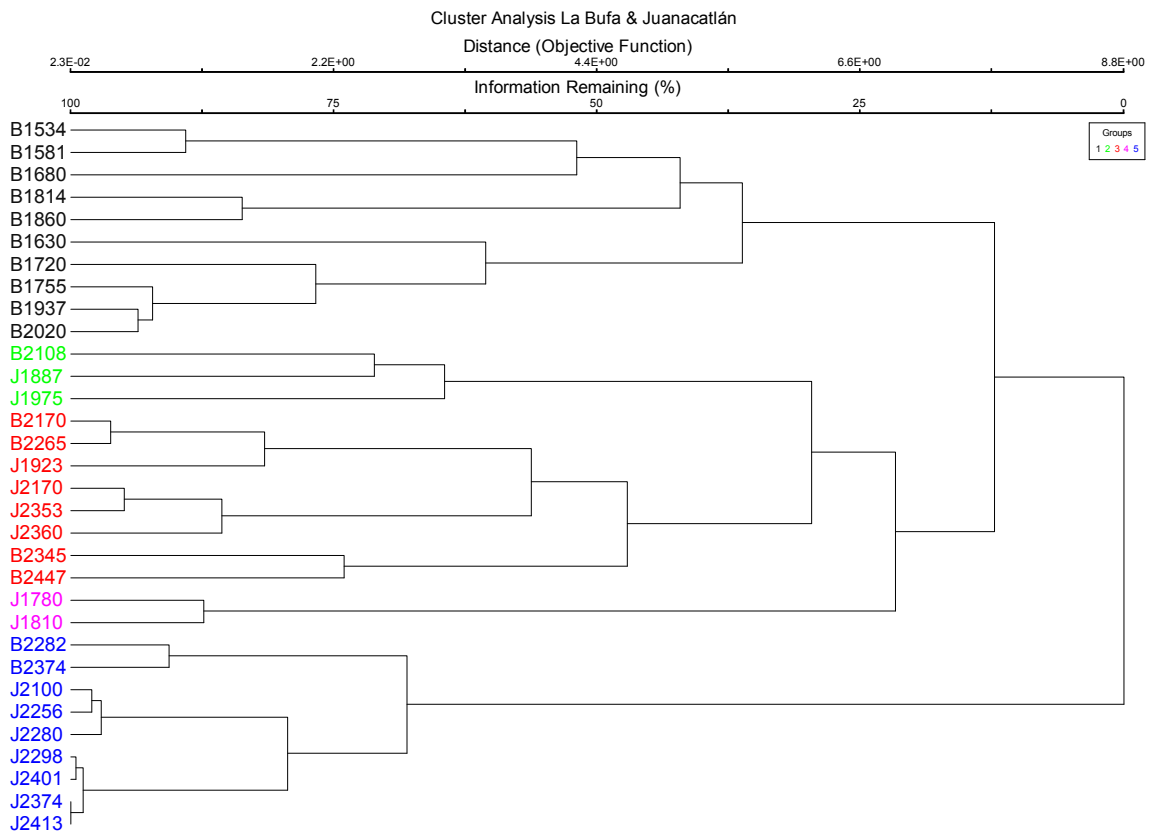


Fig. 6. Dendrograma del análisis de agrupamiento del área de estudio entre 1534 and 2447 m s.n.m. en bosque mesófilo de montaña y su transición con el bosque de *Abies* en el occidente de Jalisco, México, se utilizó distancia de Sorenson y el método de ligamiento beta flexible (-0.25); se realizó un corte vertical con una información restante del 35%; Cerro La Bufa (B) y Laguna Juanacatlán (J).

El Análisis de Especies Indicadoras (ISA) identificó 12 especies como fuertes indicadoras de los grupos ($p < 0.05$, Tabla 3). Para el grupo 1 fueron *Carpinus caroliniana*, *Clethra fragans*, *Clusia salvini*, *Eugenia culminicola*, *Magnolia pacifica*, *Quercus excelsa* y *Symplocarpon purpusii*; para el grupo 2 fueron *Quercus castanea* y *Rumfordia floribunda*; y para el grupo 3 fue solamente *Clethra hartwegii*; para el grupo 4 no hubo especies con valor indicador significativo; y para el grupo 5 las especies indicadoras fueron *Abies jaliscana* y *Quercus obtusata*. Resultaron también otras 26 especies que tuvieron valor indicador máximo mayor a 0.50, pero que fueron marginalmente no significativos.

Tabla 3. Especies indicadoras de los cinco grupos determinadas por el Análisis de Especies Indicadoras (ISA)

Especie	VIM	P	Especie	VIM	P
Grupo 1			Grupo 2		
<i>Carpinus caroliniana</i>	0.74	0.032	<i>Pinus oocarpa</i>	0.55	0.074
<i>Clethra fragans</i>	0.87	0.000	<i>Quercus castanea</i>	0.56	0.044
<i>Clusia salvinii</i>	0.67	0.024	<i>Rumfordia floribunda</i>	0.56	0.050
<i>Conostegia volcanilis</i>	0.51	0.071	Grupo 3		
<i>Eugenia culminicola</i>	0.81	0.000	<i>Clethra hartwegii</i>	0.56	0.001
<i>Eugenia sp.</i>	0.59	0.058	<i>Meliosma dentata</i>	0.55	0.056
<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	0.51	0.076	Grupo 4		
<i>Glossostipula concinna</i>	0.51	0.076	<i>Acaciella sp.</i>	0.67	0.059
<i>Inga hintonii</i>	0.59	0.060	<i>Clethra rosei</i>	0.67	0.062
<i>Magnolia pacifica</i>	0.74	0.032	<i>Quercus elliptica</i>	0.56	0.131
<i>Miconia albicans</i>	0.41	0.510	<i>Quercus magnoliifolia</i>	0.56	0.134
<i>Parathesis villosa</i>	0.51	0.072	<i>Quercus resinosa</i>	0.67	0.062
<i>Picramnia guerrerensis</i>	0.51	0.076	<i>Quercus scytophylla</i>	0.60	0.118
<i>Prunus cortapico</i>	0.51	0.080	<i>Solanum brachystachys</i>	0.56	0.120
<i>Quercus excelsa</i>	0.76	0.000	<i>Vaccinium stenophyllum</i>	0.667	0.0618
<i>Sommerera grandis</i>	0.51	0.076	Grupo 5		
<i>Symplocarpon purpusii</i>	0.87	0.000	<i>Abies jaliscana</i>	0.34	0.045
<i>Symplocos novogaliciana</i>	0.51	0.072	<i>Quercus obtusata</i>	0.56	0.001
<i>Synardisia sp.</i>	0.51	0.076			

<i>Verbesina fastigiata</i>	0.51	0.079
<i>Vitis sp.</i>	0.51	0.074
<i>Xylosma ciliatifolia</i>	0.52	0.074
<i>Xylosma flexuosa</i>	0.59	0.057

VIM= Valor Indicador Máximo

La distribución de las especies dominantes a lo largo de los dos gradientes altitudinales se muestran en la Fig. 7. En Laguna Juanacatlán se observa un cambio continuo y progresivo de las especies de *Quercus* en el intervalo de 1780-2100 m s.n.m., pero por encima de esas cotas (2100 m altitud) existe un cambio discreto en el cual la especie dominante es *Abies jaliscana*, simultáneamente *Quercus obtusata* forma parte de ese cambio, aunque se traslapa con *Q. scytophylla* y *Q. magnoliifolia* en el intervalo inferior. La misma tendencia se ajusta para La Bufa, pero el cambio discreto empieza a partir de los 1900 m s.n.m. y en el intervalo de 1500-1900 m s.n.m. ocurre un cambio continuo entre *Carpinus caroliniana*, *Magnolia pacifica* y *Q. aff. excelsa*.

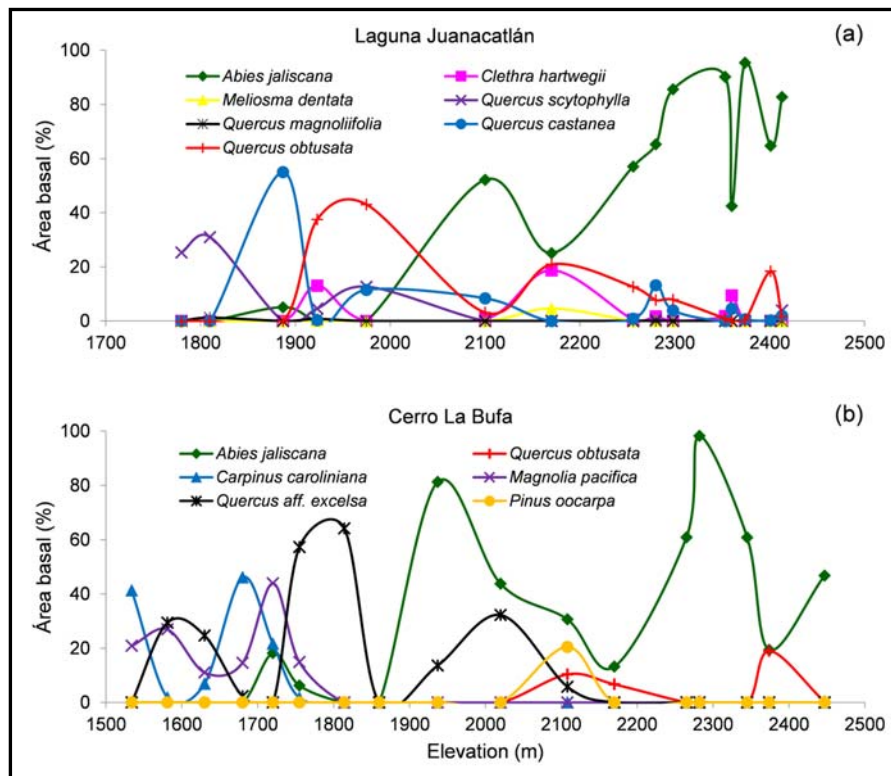


Fig. 7. Trayectoria de especies indicadoras y dominantes en área basal.

3.6. DISCUSIÓN

En los bosques tropicales y subtropicales de montaña se han encontrado distintas tendencias estructurales y de riqueza florística a lo largo de rangos elevacionales, las cuales son consistentes con estudios anteriores y apoyan interpretaciones en relación con parámetros climáticos, los que están asociados con la distribución de las especies y picos de riqueza (Holdridge et al. 1971; López-Mata et al. 2012; Salas-Morales y Meave 2012). La riqueza y diversidad de especies leñosas en Laguna Juanacatlán fue en aumento a partir de los 1780 hasta llegar a un pico a los 2100 m s.n.m., y disminuyó ligeramente hacia los 2413 m s.n.m. (tendencia unimodal), mientras que en La Bufa hubo una disminución monotónica tanto significativa en riqueza como no significativa con el índice de Shannon. El patrón encontrado en La Bufa coincide con lo reportado por otros estudios (Kitayama 1992; Lieberman et al. 1996; Aiba and Kitayama 1999; Behera y Kushwaha 2007; Homeier et al. 2010; Salas-Morales y Meave 2012), en los que se observó una disminución de especies leñosas a lo largo del gradiente altitudinal. En contraste, el pico en una elevación intermedia o patrón unimodal observado en Laguna Juanacatlán también ha sido encontrado en regiones tropicales y templadas (Tang y Ohsawa 1997; Sánchez-González y López-Mata 2003; Williams-Linera et al. 2013). En el caso de Cerro Grande en Sierra de Manantlán (Vázquez y Givnish 1998), apenas es perceptible una tendencia unimodal, aunque no significativa en la riqueza arbórea con relación a la altitud.

Varios autores mencionan que un pico de diversidad en una elevación intermedia a lo largo de gradientes de elevación podría ser el patrón general (Lomolino 2001; Rahbek 2005), mientras que Williams-Linera (2013) argumenta que la escala a utilizarse como objeto de estudio, es relevante para comparar estudios y hacer inferencias acerca de los cambios de estructura y riqueza en un rango altitudinal, por lo tanto este criterio es importante a considerar.

En otros trabajos como el de Williams-Linera et al. (2013) en el centro de Veracruz, y Rincón (2007) en La Chinantla, Oaxaca, se concluyó que no existía una tendencia de cambio significativo en área basal y densidad del estrato arbóreo con el incremento de la altitud. En contraste, en Laguna Juanacatlán la densidad y área basal aumentaron con la altitud, lo cual coincide con otras regiones estudiadas (Vázquez y Givnish 1998; Aiba y Kitayama 1999; Toledo-Garibaldi y Williams-Linera 2014). Por su parte, La Bufa muestra

una tendencia significativa a disminuir la densidad de árboles con el incremento de la elevación, mientras que en área basal no se encontró relación significativa, lo que se ajusta a tendencias no significativas reportadas en cuanto a disminución del área basal en otras áreas (Tang y Ohsawa 1997). Esta tendencia en La Bufa quizá se deba a que hay taxa de diámetros similares, tanto en las partes bajas (*Carpinus caroliniana* y *Magnolia pacifica*) como en las altas (*Abies jaliscana*) del rango altitudinal.

En distintas regiones del mundo, varios autores han encontrado diferentes patrones en cuanto a la altura del dosel con relación al gradiente de elevación. La tendencia mayormente reportada es una disminución de la altura media y máxima del dosel (Hamilton y Scatena 1995; Aiba y Kitayama 1999; Homeier et al. 2010; Krömer et al. 2013). En contraste, en los dos gradientes altitudinales estudiados existe un incremento significativo de la altura del dosel con relación a la elevación. El aumento de área basal y la altura del dosel en relación al gradiente elevacional en Laguna Juanacatlán, se debe a que en los sitios con mayor altitud hay rodales mixtos y casi puros de *Abies jaliscana*, lo que va vinculado también a grandes tamaños, diámetros y en consecuencia biomasa muy elevada de estas coníferas dominantes. En las áreas más elevadas del Monte Emei en China domina *Abies fabri* (Tang y Ohsawa 1997), sin embargo no alcanza las tallas de los *Abies* mexicanos, los cuales crecen hasta 50 m o más (Cuevas-Guzmán et al. 2011; Guerrero-Hernández et al. 2014). La presencia de coníferas pináceas en zonas altas templado-frías de las montañas de México-Norteamérica y del Este y Sudeste Asiático es un fenómeno que no se presenta en muchas montañas tropicales, sobre todo en los continentes e islas del hemisferio austral, es por ello que se tiende a generalizar que en los bosques de niebla tropicales de montaña (TMCFs) la altura del dosel disminuye monotónicamente con la altitud (Hamilton y Scatena 1995; Scatena et al. 2010), ya que no se considera esta presencia de pináceas.

Es plausible indicar que la alta producción de biomasa de los *Abies* depende de una mayor disponibilidad de agua, por ello la dominancia de los abetos está asociada con alta humedad (Rzedowski 1978; Ávila et al 1994). Esto podría contrastar con los datos de precipitación anual de WorldClim en la localidad de Laguna Juanacatlán, ya que muestran una precipitación más alta en los sitios más bajos que en los altos (Tabla 1). Tales valores difieren con los de la estación de La Cumbre de Guadalupe, situada aproximadamente a 50 km al sur de Laguna Juanacatlán, que muestra una precipitación anual de 2000 mm a 2120

m s.n.m. (SMN 2016) en un lugar donde *Abies jaliscana* también forma comunidades casi monoespecíficas, a 50 km aproximadamente de Laguna Juanacatlán. La otra alternativa, es que la niebla no se toma en cuenta en las variables de precipitación de WorldClim, la cual es decisiva para mantener la alta humedad en zonas de alta montaña donde dominan los *Abies*.

El presente estudio apoya la hipótesis de que a mayor precipitación y humedad mayor es la riqueza de especies, ya que la dominancia de *Pinus* y *Quercus* en lugar de elementos mesófilos en los sitios más bajos de Laguna Juanacatlán indica una menor humedad atmosférica y precipitación y esto está relacionado a una riqueza de especies leñosas menor si se compara con los dominados por *Abies* (Figura 3). Esta suposición tiene sentido, debido a que coincide con lo reportado por López-Mata et al. (2012) y Williams-Linera et al. (2013) quienes encontraron que la mayor riqueza de especies es explicada por variables relacionadas con mayor precipitación y humedad en elevaciones medias, aunque en la Sierra Madre del Sur, Oaxaca, la temperatura del aire fue la variable climática que explica mejor la variación de riqueza a lo largo del gradiente altitudinal (Salas-Morales et al. 2012). La relación riqueza-precipitación, es consistente con lo encontrado por Wangda y Ohsawa (2011) para los sitios de bosque de niebla en el Bután del Himalaya donde *Abies* y *Tsuga* dominan en la parte alta del gradiente elevacional, los cuales tienen mayor precipitación anual, humedad y riqueza arbórea. Por lo tanto, se deduce que en Laguna de Juanacatlán, la precipitación del trimestre más frío y el agua proporcionada por la niebla podrían estar relacionadas con el patrón unimodal.

La distribución de las especies leñosas a lo largo de los dos transectos altitudinales se pueden ajustar al continuum o hipótesis individualista de Gleason (1917, 1926), en esta hipótesis se distingue que no hay grupos bien definidos de especies con distribuciones similares, ya que los centros y límites de las especies están dispersos a lo largo de los rangos altitudinales (ver en Whittaker 1975, hipótesis 4 de la distribución de especies a lo largo de gradientes ambientales). Este punto de vista es fisonómico, aunque se hayan tomado en cuenta las especies indicadoras y dominantes. A esto hay que añadirle que la continuidad en la distribución de las especies, es probable que caracterice al bosque mesófilo de montaña y explique su transición hacia el bosque de *Abies* con la disminución de la temperatura y la humedad persistente. En contraste, varios estudios se han enfocado

en analizar solo el gradiente elevacional con muestreos tanto en cañadas, crestas, cimas como en elevaciones medias y tierras bajas, así encontrando tipos de vegetación distintos, comunidades discretas y discontinuidades (Vázquez y Givnish 1998; Hemp 2005; Ávila-Sánchez et al. 2010). Además se mezclan datos de distintas áreas con diferentes condiciones climáticas como es el caso de los estudios de Williams-Linera et al. (2013) y Toledo-Garibaldi y Williams-Linera (2014), lo que explica también el haber encontrado discreción y cambios abruptos de vegetación.

Hay evidencia suficiente de tendencias florísticas a través de los dos gradientes altitudinales. Dos grupos de bosques que forman un continuo y están definidos por altitud y composición del estrato arbóreo fueron detectados en el presente trabajo. Estos grupos, identificados por NMDS y el análisis de agrupamiento, son interpretados como bosque mesófilo de baja montaña (lower montane cloud forest) y bosque mesófilo de alta montaña (upper montane cloud forest), los cuales se distribuyen desde 1500 a 2020 y desde 1920 a 2447 m s.n.m., respectivamente. Es claro, que existe una transición gradual de estos dos bosques con las parcelas dominadas por *Abies jaliscana*, debido a que algunas, de acuerdo al NMDS, forman parte o están insertas en el grupo de bosque mesófilo de alta montaña, las cuales se localizan entre los 2100 y los 2413 m s.n.m.. De hecho *Abies* es localmente dominante, incluso en cinco parcelas de Laguna Juanacatlán es monodominante en cuanto a área basal y abundancia, en el rango altitudinal de 2300-2413 m. Los dos sitios con menor altitud en Laguna Juanacatlán formaron un grupo distinto, el cual está dominado tanto por área basal como abundancia por especies del género *Quercus* que no son muy mesófilas (Figura 7). Además, otro grupo de bosque pudo ser diferenciado principalmente por el alto disturbio, ya que la especie heliófila *Rumfordia floribunda* es una de sus especies indicadoras junto con los géneros dominantes *Pinus-Quercus*.

La altitud es la variable ambiental (variable proxy) más fuerte en determinar patrones de distribución y composición de especies leñosas en el bosque mesófilo de montaña, ya que funciona como un modulador de otras variables como la precipitación y humedad, las cuales están altamente relacionadas con picos de riqueza florística como se mencionó anteriormente. Por otro lado, a este estudio hay que sumarle que la ordenación con el NMDS reveló que la pedregosidad, temperatura media anual más elevada y altas concentraciones de potasio y magnesio se asocian con el bosque mesófilo de baja montaña

(dominado por *Carpinus caroliniana*, *Magnolia pacifica* y *Quercus* aff. *excelsa*). Un hallazgo interesante fue que el bosque mesófilo de alta montaña (*Clethra hartwegii*, *Meliosma dentata*, *Myrsine juergensenii* y *Symplocos citrea*) y en especial el bosque de *Abies*, se relacionan positivamente con la precipitación del trimestre más frío (PTMF). En contraste, Toledo-Garibaldi y Williams-Linera (2014) encontraron para la zona del oriente de México que el bosque mesófilo de montaña está asociado con la precipitación del trimestre más húmedo (PTMH), mientras el bosque de *Abies religiosa* solo con la altitud. Por su parte, López-Mata et al. (2012) también indicaron una alta correlación de la riqueza del BMM con la PTMH y altitud, además de la evapotranspiración anual, estacionalidad de la precipitación y el carbono orgánico en los suelos. Por otro lado, Wangda y Ohsawa (2011) encontraron en el Himalaya que la distribución del bosque de niebla con *Abies* está asociada a la mayor elevación del gradiente, además de la precipitación anual y humedad relativa más altas.

La distribución del bosque mesófilo de montaña ha sido ampliamente vinculada con nubes persistentes y niebla durante la mayor parte del año (Grubb 1977); consecuentemente en este estudio se infiere que, a partir de la alta biomasa, área basal, riqueza y su continuidad altitudinal con el BMM, el bosque de *Abies* está asociado a una alta humedad atmosférica también. Sentado esto, tales hallazgos sugieren que en el área de estudio existe una mayor influencia marítima en La Bufa que en Laguna Juanacatlán, debido a la amplia distribución y continua del bosque mesófilo de alta y baja montaña con el bosque de *Abies*. En contraste, Laguna Juanacatlán que es más continental presenta bosques de *Quercus-Pinus* con *Pinus oocarpa*, *Quercus coccolobifolia*, *Q. magnoliifolia* y *Q. scytophylla* como dominantes en cotas debajo de los 2000 m s.n.m. y son menos higrófilos que otros encinos como *Q.* aff. *excelsa* y *Q. martinezii*, los cuales prosperan en el bosque mesófilo de baja montaña de La Bufa. Por encima de esa elevación, la distribución del bosque mesófilo de alta montaña con *Abies*, también podría estar influenciada por niebla y lluvia orográfica a causa de la continentalidad, ya que en las cotas bajas donde predominan los *Quercus* hay dominio de la sombra de lluvia, originada en el sotavento de La Bufa. Esta ligera influencia más continental en Laguna Juanacatlán también podría ser atribuida al efecto “*Massenerhebung*” (Grubb 1971).

En resumen, las familias Fagaceae y Pinaceae fueron dominantes a lo largo de los dos gradientes, especialmente en Laguna Juanacatlán, como lo reportado para bosques templados en la Sierra Nevada del Estado de México, Sierra de Manantlán y el centro de Veracruz (Sánchez-Gonzalez y López-Mata 2003; Olvera-Vargas et al. 2010; Williams-Linera et al. 2013). A lo largo de los dos rangos elevacionales los patrones de riqueza, área basal y abundancia contrastan en ambas localidades. Por otro lado, coinciden en que las mayores alturas de los individuos están dadas por *Abies jaliscana*. Se pueden reconocer tres grupos continuos entre el bosque mesófilo de montaña y bosque de *Abies*, además de dos grupos dominados por *Pinus-Quercus*. La distribución de estos grupos está ligada principalmente a las diferencias en altitud y precipitación (la niebla es importante a considerar), después le siguen en importancia la pedregosidad, algunas variables edafológicas y por último el disturbio con la alta abundancia de *Rumfordia floribunda*. El contraste de todos estos rasgos con otros bosques mesófilos de montaña de México-Centroamérica y del mundo, sugiere que deben ser consideradas las afinidades biogeográficas, por ejemplo la presencia de *Abies* y otras especies típicas del bosque caducifolio templado.

Finalmente, los resultados indican un considerable avance en la definición de los distintos ensambles y continuidad de las especies en el bosque mesófilo de montaña. El bosque mesófilo de baja montaña, que incluye *Carpinus*, *Conostegia*, *Inga*, *Magnolia* y *Symplocarpon* es más diverso que el de alta montaña y de *Abies*. El estudio muestra que distintas especies dominantes están asociadas a diferentes condiciones climáticas y apoya dos tendencias: a) en zonas con mayor influencia marítima (La Bufa) la riqueza de especies se asocia con la mayor precipitación anual y disminuye con la elevación; b) en zonas con mayor influencia continental (Laguna Juanacatlán) la riqueza de especies puede tener un patrón unimodal, es decir aumenta al llegar a elevaciones medias y disminuye en las zonas más bajas por menor precipitación; y en las más elevadas por menor temperatura. Se resalta la alta relación del bosque de *Abies jaliscana* con la precipitación del trimestre más frío (invierno), lo que implica una alta fragilidad climática a la que se encuentra sujeto; todo esto vinculado a las fluctuaciones climáticas actuales, lo que es consistente con posibles cambios en el régimen invernal (por ejemplo, inviernos más secos). En consecuencia, es necesario reforzar políticas de conservación de estos bosques en especial en la vertiente del

Océano Pacífico donde también son muy heterogéneos (Vázquez-García et al. 2000; Sánchez-Rodríguez et al. 2003; Padilla-Velarde et al. 2008; Guerrero-Hernández et al. 2014), más discontinuos y relictuales que en la vertiente del Golfo de México (Vázquez-García et al. 1995; Vargas-Rodríguez et al. 2010; López-Mata et al. 2012). Al mismo tiempo, el realizar estudios acerca de la dinámica de comunidades contribuirían a discernir mejor su manejo y conservación, ante la presión antropogénica actual.

3.7. Literatura citada

- Aiba, S. I., y Kitayama, K. (1999). Structure, composition and species diversity in an altitude-substrate matrix of rain forest tree communities on Mount Kinabalu, Borneo. *Plant Ecology* 140: 139-157.
- Alcántara-Ayala, O., y Luna-Vega, I. (1997). Florística y análisis biogeográfico del bosque mesófilo de montaña de Tenango de Doria, Hidalgo, México. *Anales del Instituto de Biología serie Botánica* 68: 57-106.
- 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.
- Ávila, C. H., Aguirre, J. R., y García, E. (1994) Variación estructural del bosque de oyamel (*Abies hickelii* Flous & Gausson) en relación con factores ambientales en el Pico de Orizaba, México. *Investigación Agraria. Sistemas y Recursos Forestales* 3: 5–17.
- Ávila-Sánchez, P., Sánchez-González, A., y Catalán-Everástico, C. (2010). Estructura y composición de la vegetación del Cañón del Zopilote, Guerrero, México. *Revista Chapingo. Serie ciencias forestales y del ambiente* 16: 119–138.
- Bach, K., y Gradstein, R. (2011). A comparison of six methods to detect altitudinal belts of vegetation in tropical mountains. *Ecotropica* 17: 1–13.
- Behera, M. D., y Kushwaha, S. P. S. (2007). An analysis of altitudinal behavior of tree species in Subansiri district, Eastern Himalaya. *Biodiversity and Conservation* 16: 1851–1865.
- Bruijnzeel, L. A., Scatena, F. N., y Hamilton, L. S. (Eds.). (2011). *Tropical montane cloud forests: science for conservation and management*. Cambridge University Press.

- Burnham, K. P., y Anderson, D. R. (2003). *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer Science & Business Media.
- Catalán-Heverástico, C., López-Mata, L., y Terrazas, T. (2003). Estructura, composición florística y diversidad de especies leñosas de un bosque mesófilo de montaña de Guerrero, México. *Anales del Instituto de Biología, UNAM, Serie Botánica* 74: 209–230.
- Cisneros-Lepe, E. A. (2005). *Estructura, composición florística y diversidad de los bosques de Abies en el estado de Jalisco, México*. Tesis de Licenciatura, Universidad de Guadalajara. 101 p.
- Cuevas-Guzmán, R., Benz, B., Jardel, E., y Herrera-MacBryde, O. (1997). *Sierra de Manantlán región and Biosphere Reserve Mexico*. En: Davis S. D., Heywood V. H., Herrera-MacBryde O., Villa-Lobos J. y Hamilton A. C. Eds. *Centres of Plant Diversity: a Guide and Strategy for their Conservation*, pp. 148-152, Volumen 3. The World Wide Fund for Nature, Washington D. C.
- Cuevas-Guzmán, R. (2002). *Análisis de gradientes de la vegetación de la cañada El Tecolote, en la sierra de Manantlán, Jalisco*. Tesis de Doctorado. Colegio de Posgraduados, Texcoco, México. 140 p.
- Cuevas-Guzmán, R., Cisneros, E. A., Jardel, E. J., Sánchez, E. V., Guzmán, L., Núñez, N. M., y Rodríguez, C. (2011). Análisis estructural y de diversidad en los bosques de *Abies* de Jalisco, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82: 1219–1233.
- Gleason, H. A. (1917). The structure and development of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 43: 463-481.
- Gleason, H. A. (1926) The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53: 7–26.
- Grubb, P.J. (1971). Interpretation of the ‘*Massenerhebung effect*’ on tropical mountains. *Nature* 229:44–45.
- Grubb, P. J. (1977). Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: with special reference to mineral nutrition. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8: 83–107.
- Hamilton, L. S., Juvik, J. O., y Scatena, F. N. (1995). *Tropical montane cloud forests*. Springer, New York, USA.

- Hemp, A. (2010). 12 *Altitudinal zonation and diversity patterns in the forests of Mount Kilimanjaro, Tanzania*. En: Bruijnzeel, L.A., Scatena, F.N. y Hamilton, L.S. (eds.) *Tropical Montane Cloud Forests: science for conservation and management*. Pp. 134–141. Cambridge University Press.
- 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.
- Homeier, J., Breckle, S. W., Günter, S., Rollenbeck, R. T., y Leuschner, C. (2010). Tree Diversity, Forest Structure and Productivity along Altitudinal and Topographical Gradients in a Species-Rich Ecuadorian Montane Rain Forest. *Biotropica* 42: 140–148.
- Holdridge, L. R., Grenke, W. C., Hatheway, W. H., Liang, T., y Tosi, J. A. (1971) *Forest environments in tropical life zones: a pilot study*. Pergamon Press Oxford.
- Jardel, E., Cuevas-Guzmán, R., Santiago, A. L., Muñoz, M. E., y Aragón, J. (1996). Nueva localidad y características de la población de *Acer skutchii* Rehder en la Sierra de Manantlán, Jalisco, México. *Acta Botánica Mexicana* 35: 13–24.
- Kitayama, K. (1992). An altitudinal transect study of the vegetation on Mount Kinabalu, Borneo. *Vegetatio* 102: 149–171.
- Krömer, T., Acebey, A., Kluge, J., y Kessler, M. (2013). Effects of altitude and climate in determining elevational plant species richness patterns: a case study from Los Tuxtlas, Mexico. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 208: 197–210.
- Lieberman, D., Lieberman, M., Peralta, R., y Hartshorn, G. S. (1996). Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology* 137–152.
- Lomolino, M. V. (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.

- 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. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 59: 63–87.
- Martin, P. H., Fahey, T. J., y Sherman, R. E. (2011). Vegetation zonation in a neotropical montane forest: environment, disturbance and ecotones. *Biotropica* 43: 533–543.
- McCune, B., y Grace, J. B. (2002). *Analysis of ecological communities*. 2nd edn. MJM Software, Gleneden Beach.
- 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* 74: 13–29.
- Miranda, F. (1947). Estudio sobre la vegetación de México V. Rasgos de la vegetación de la Cuenca del Río Balsas. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 8: 95-114.
- Morales-Arias, J. G., y Rodríguez-Hernández, J. L. (2012). *Flora y vegetación de Villas de Cacoma en el Mpio. De Villa de Purificación, Jalisco, México*. Tesis de Licenciatura. Universidad de Guadalajara. 94 pp.
- Ohsawa, M. (1991). Structural comparison of tropical montane rain forests along latitudinal and altitudinal gradients in south and east Asia. *Vegetatio* 97: 1–10.
- Ohsawa, M. (1995) *The montane cloud forest and its gradational changes in southeast Asia* in: Hamilton, F. S., Juvik, J. O. & Scatena, F. N. Eds. *Tropical Montane Cloud Forests*. Pp. 254-265. Springer-Verlag, New York.
- Olvera-Vargas, M., Figueroa-Rangel, B. L., y Vázquez-López, J. M. (2010). Is there environmental differentiation in the Quercus-dominated forests of west-central Mexico? *Plant Ecology* 211: 321-335.
- Padilla-Velarde, E., Cuevas-Guzmán, R., y Koch, S. D. (2008). Plantas vasculares y vegetación de la parte alta del arroyo Agua Fría, municipio de Minatitlán, Colima, México. *Acta Botánica Mexicana* 84: 25-72.
- R (2007) R, a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <http://www.R-project.org>

- Rahbek, C. (2005). The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology letters* 8: 224–239.
- Reich, R. M., Bonham, C. D., Aguirre-Bravo, C., y Cházaro-Basañez, M. (2010). Patterns of tree species richness in Jalisco, Mexico: relation to topography, climate and forest structure. *Plant Ecology* 210: 67–84.
- Rincón, A. (2007). *Estructura y composición florística de los bosques tropicales húmedos de montaña de Santa Cruz Tepetotutla, Oaxaca, México*. Bachelor of Science thesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Rodríguez-Gonzalez, J. P. (2015). *Estructura y diversidad de las comunidades de especies leñosas de bosque mesófilo de montaña a lo largo de un gradiente altitudinal en la Sierra de Cacoma, Talpa de Allende, Jalisco*. Tesis de Licenciatura. Universidad de Guadalajara. 95 p.
- Rzedowski, J. (1978). *Vegetación de México*. Editorial Limusa. México, D.F.
- Rzedowski, J., y McVaugh, R. (1966). La vegetación de Nueva Galicia. *Contributions from the University of Michigan Herbarium* 1: 1–123.
- Scatena, F.N., Bruijnzeel, L.A., Bubb, P., y Das, S. (2010). *Setting the stage*. En: Bruijnzeel, L.A., Scatena, F.N. y Hamilton, L.S. (eds.) *Tropical Montane Cloud Forests: science for conservation and management*. Pp. 3–13. Cambridge University Press.
- Sahagún-Godínez, E. (2004). *Ordenación del bosque mesófilo en el cerro de La Mona, Sierra de Coalcomán, México, en el contexto del cambio climático*. Tesis de doctorado. Posgrado en Ciencias Biológicas (Área Sistemática Vegetal), Universidad de Guadalajara. 116 p.
- Salas-Morales, S. H., y Meave, J. A. (2012). Elevational patterns in the vascular flora of a highly diverse region in southern Mexico. *Plant Ecology* 213: 1209–1220.
- 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. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Botánica* 74: 47–71.
- 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.
- Servicio Meteorológico Nacional (2016). smn. cna. gob. mx. Comisión Nacional del Agua. <http://smn.cna.gob.mx/> (consultado in january 2016).
- 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.
- Tichy, L., y Chitry, M. (2006). Statistical determination of diagnostic species for site groups of unequal size. *Journal of Vegetation Science* 17: 809-818.
- 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.
- Vargas-Rodríguez, Y. L., Platt, W. J., Vázquez-García, J. A., y Boquin, G. (2010). Selecting relict montane cloud forests for conservation priorities: the case of western Mexico. *Natural Areas Journal* 30: 156-173.
- Vázquez-García, J.A. (1995). Cloud forest archipelagos: Preservation of fragmented montane ecosystems in tropical America. En: Hamilton L.S., Juvik J.O. y Scatena F.N. (eds.) *Tropical Montane Cloud Forests*, pp. 315–332, Springer-Verlag, Nueva York.
- 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.
- 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: Bruijnzeel, L.A., Scatena, F.N. y Hamilton, L.S. (eds.) *Tropical Montane Cloud Forests: science for conservation and management*. Cambridge University Press, Pp. 156–163.

- 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.
- Whittaker, R. H. (1975). *Communities and Ecosystems*. Macmillan, University of California.

CAPÍTULO 4

DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

Los estudios estructurales de las comunidades vegetales a lo largo de rangos de elevación, han sido implementados para establecer relaciones entre composición florística, estructura poblacional y de comunidades con variables ambientales y climáticas, además son una herramienta útil para tener un mejor entendimiento del estado de conservación y la historia de disturbio de un bosque.

Los ecosistemas tropicales de alta montaña como el bosque mesófilo de montaña y el bosque de *Abies* representaron una oportunidad para evaluar todas estas relaciones y su heterogeneidad florística, fisonómica y climática. Primero, hay que resaltar que *Abies jaliscana* es una especie endémica (Vázquez et al. 2014) relictica de México, pertenece a la sección *Grandis*, es de distribución muy restringida y probablemente Laguna Juanacatlán sea la población con mayor densidad y mejor conservada. Falta corroborar esta aseveración con otros estudios, sin embargo ésta se deduce por el estudio de Cuevas-Guzmán et al. (2011), en el que se presume que tres de las cinco localidades estudiadas son *A. jaliscana*.

Como se ha visto en los capítulos anteriores (2 y 3), una de las características más sobresalientes de estos bosques es su riqueza florística y el reemplazo gradual de las especies de BMM, hasta terminar con bosque de oyamel en los límites superiores del rango altitudinal en las dos localidades (Cerro La Bufa y Laguna Juanacatlán). En el intervalo que está dominado por *Abies*, fueron registrados un total de 2378 tallos y 67 especies (La Bufa 55 especies y Laguna Juanacatlán 34 especies), el dendrograma de agrupamiento sugiere dos ensambles principales: bosque mixto de *Abies*-mesófilo de alta montaña y bosque de *Abies*.

Otro aspecto sobresaliente del área dominada por esta conífera es la estructura diamétrica, el área basal y abundancia que muestra. En este sentido, las dos localidades exhiben estructuras diamétricas un tanto distintas por intervalo altitudinal, pero con tendencia a formar rodales incoetáneos (patrón de J-invertida), excepto la faja altitudinal inferior de La Bufa la cual es dominada por oyameles con diámetros >50 cm y alturas >30 m. Es muy probable que esto se deba a que en el piso altitudinal inferior de La Bufa, no hay una eficiente supervivencia en el reclutamiento, ya que existe un alto disturbio y las

especies heliófilas dominan en el estrato inferior. Por su parte, en Laguna Juanacatlán hubo alta supervivencia en todos los estratos y casi 1.5 veces más de individuos maduros y sobremaduros en el nivel altitudinal superior que en el inferior, lo cual es explicado probablemente por las temperaturas más bajas, la precipitación de invierno más alta de este nivel altitudinal y el bajo disturbio. El área basal y abundancia mostradas por la población de *A. jaliscana* fueron significativamente más altas en Laguna Juanacatlán que en La Bufa, y la explicación tiene relación con lo previamente discutido sobre estructura diamétrica.

A lo largo del rango altitudinal en ambas localidades, la precipitación del trimestre más frío del año tuvo un incremento significativo, lo cual puede favorecer que prosperen más individuos de abeto en la faja altitudinal superior que en la inferior y formen ahí una comunidad casi monoespecífica, al menos en Laguna Juanacatlán ya que no presenta un alto disturbio como en La Bufa. Una aportación para el conocimiento general de los biomas terrestres del mundo, es que los bosques de abeto de La Bufa-Juanacatlán y el resto de la Faja Volcánica Trans-Mexicana, parecen estar adaptados a condiciones similares de temperatura, precipitación y niebla a aquellos observados en bosques con *Abies grandis* del bioma “Bosque pluvial templado” del oeste de Norteamérica. Sin embargo, hay que puntualizar que los macroclimas a los que están sujetos cada uno de estos bosques, son diferentes en cuanto a estacionalidad y ritmos de precipitación (macroclimas templado, mediterráneo y tropical) (Rivas-Martínez et al. 2011). Esto contrasta en toda su extensión, con las afirmaciones de Leopold (1950) y Lomolino et al. (2010), ya que ellos mencionan que los bosques de *Abies* de México son una extensión del bosque boreal.

En el capítulo 3 se analizaron los cambios en riqueza, estructura, florística y condiciones ambientales en dos localidades con rangos altitudinales que abarcaron desde el bosque mesófilo de montaña hasta el bosque de *Abies*. A lo largo de los rangos elevacionales hubo tendencias unimodales y monotónicas contrastantes en ambas localidades en riqueza y estructura. Las tendencias de riqueza podrían relacionarse a una mayor influencia marítima en La Bufa contra una ligeramente más continental en Laguna Juanacatlán, lo que resulta en mayor aporte de agua en La Bufa en todo el gradiente, a diferencia de Laguna Juanacatlán que está más sujeta a la niebla y lluvia orográfica a partir de la cota de 2100 m s.n.m., donde se desarrolla el BMM-*Abies* (vegetación más higrófila). Es relevante mencionar que los picos de riqueza en el BMM ya han sido correlacionados

con una mayor humedad o precipitación (López-Mata et al. 2012; Williams-Linera et al. 2013). El contraste en estructura es explicado por la diferencia en distribución y dominancia de *Abies jaliscana* en ambas localidades.

La distribución de las especies leñosas a lo largo de los dos transectos altitudinales se puede ajustar al continuum o hipótesis individualista de Gleason (1917, 1926), donde los límites de las especies están dispersos a lo largo de los rangos altitudinales: en La Bufa (*Abies jaliscana*, *Carpinus caroliniana*, *Magnolia pacifica*, *Quercus* aff. *excelsa*) y en Laguna Juanacatlán (*Abies jaliscana*, *Quercus castanea*, *Q. obtusata* y *Q. scytophylla*). Existe una mayor influencia marítima en La Bufa que en Laguna Juanacatlán, debido a la distribución continua del bosque mesófilo de alta y baja montaña con el bosque de *Abies* y mayor precipitación anual. En contraste, Laguna Juanacatlán que es más continental presenta bosques de *Quercus-Pinus* con *Pinus oocarpa*, *Quercus coccolobifolia*, *Q. magnoliifolia* y *Q. scytophylla* como dominantes en cotas debajo de los 2000 m s.n.m. A partir de los 2100 m de elevación, la distribución del bosque mesófilo de alta montaña con *Abies*, también podría estar influenciada por niebla y lluvia orográfica a causa de la continentalidad, ya que en las cotas bajas donde predominan los *Quercus* hay dominio de la sombra de lluvia (rainshadow o “Fohn” effect), originada en el sotavento de La Bufa. Esta ligera influencia más continental en Laguna Juanacatlán también podría ser atribuida al efecto “*Massenerhebung*” (Grubb 1971).

El análisis de escalamiento multidimensional no métrico y el análisis de agrupamiento sugieren tres principales grupos: bosque mesófilo de baja montaña asociado a mayores valores de temperatura media anual, precipitación anual y pedregosidad; bosque mesófilo de alta montaña y bosque de coníferas (*Abies*) asociados positivamente a altitud y la precipitación del trimestre más frío del año. Además, existe la presencia de dos grupos dominados por *Quercus-Pinus* influenciados por el alto disturbio y menor capacidad de intercambio catiónico. El estudio muestra que distintas especies dominantes están asociadas a diferentes condiciones climáticas y apoya dos tendencias dependiendo de la localidad: a) en La Bufa, la riqueza de especies se asocia positivamente con la precipitación anual y disminuye con la elevación; b) en Laguna Juanacatlán, la riqueza de especies leñosas tiene un patrón unimodal y se asocia con el bosque mixto de *Abies*-mesófilo de montaña. Las conclusiones más destacadas son, que la altitud, precipitación anual y precipitación del

trimestre más frío producen un cambio direccional en riqueza, área basal, altura de los individuos, grupos y especies indicadoras.

Finalmente, ya que el estudio de la estructura y la transición florística del bosque mesófilo de montaña al bosque de *Abies*, fue abordado a través de la riqueza, composición, área basal, abundancia y relacionarlo con variables climáticas, podría pensarse que se contestaron varias interrogantes. Sin embargo, como en toda investigación surgen nuevas preguntas y entre ellas se pueden mencionar: ¿Cómo afecta la tala, pastoreo e incendios a la dinámica de las comunidades vegetales? ¿Serán los efectos del cambio climático los que condicionen los límites de distribución de una formación vegetal? ¿O podría ser el uso histórico del territorio? ¿Qué papel juegan las interacciones intraespecíficas, interespecíficas y con el medio? ¿Cuál especie se ve más favorecida por todos estos cambios? ¿Actuarán todos estos factores de manera simultánea en la dinámica de una comunidad vegetal?, entre otras. La respuesta a estas preguntas solo podrá ser contestada dándole continuidad con estudios de dinámica de las comunidades a largo plazo y la propuesta de nuevas metodologías a utilizarse, como la dendrocronología, la cual se ha empleado para hacer retrospectivas sobre cómo han percibido los árboles los cambios de clima en su crecimiento y funcionamiento, mediante información que guardan los anillos de crecimiento.

Particularmente, el estudio de la especie *Abies jaliscana* merece atención especial por su distribución restringida en altas montañas intertropicales, es un elemento relictual que prospera en refugios del Mioceno-Plioceno, localmente es dominante en solo cinco áreas forestales pequeñas, sin embargo estas áreas captan y retienen una alta cantidad de agua y carbono. El cambio climático global, junto con otros disturbios antropogénicos de manera simultánea podrían ocasionar alteraciones en los ciclos biogeoquímicos, por consiguiente cambios biogeográficos en el abeto y otras especies, como la reducción de su área de distribución, orillando a esta especie a una “migración hacia arriba”, pero el problema es que *Abies jaliscana* vive en las partes más altas de las montañas del occidente de México y ya no tiene espacio a donde migrar, por lo tanto aquí se considera que es urgente y prioritaria su protección legal y efectiva.

4.1 Literatura citada

- Cuevas-Guzmán, R., Cisneros, E. A., Jardel, E. J., Sánchez, E. V., Guzmán, L., Núñez, N. M. y Rodríguez, C. (2011). Análisis estructural y de diversidad en los bosques de *Abies* de Jalisco, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82: 1219–1233.
- Gleason, H. A. (1917). The structure and development of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 43: 463-481.
- Gleason, H. A. (1926). The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53: 7–26.
- Leopold, A. S. (1950). Vegetation zones of Mexico. *Ecology* 31: 507–518
- Lomolino, M. V., Riddle, B. R., Whittaker, R. J. y Brown, J. H. (2010). *Biogeography*. Sinauer. Sunderland, MA. 1–624
- 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.
- Rivas-Martínez, S., Rivas-Sáenz, S., y Penas, A. (2011). Worldwide bioclimatic classification system. *Global Geobotany* 1: 1–634
- Vázquez-García, J. A., Shalisko, V., Cuevas-Guzmán, R., Muñiz-Castro, M. A., y Mantilla-Blandón, M. R. (2014). *Abies jaliscana* (Pinaceae): A new combination in section *Grandis* and a key to the species of *Abies* in western Mexico. *Phytotaxa* 183: 27–36
- 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.

4.2 Apéndice 1. Lista de especies leñosas localizadas en sitios entre 1500 y 2450 m s.n.m. en dos rangos altitudinales en el occidente de Jalisco, México; (B) La Bufa, (J) Laguna Juanacatlán.

Especie	Número de sitio																
	B1	B2	B3	B4	B5	B6	B7	B8	B9	B10	B11	B12	B13	B14	B15	B16	B17
Anacardiaceae																	
<i>Toxicodendron radicans</i> (L.) Kuntze	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Araliaceae																	
<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planch.	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Oreopanax xalapensis</i> (Kunth) Decne. & Planch	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	1	-	-	-
Asteraceae																	
<i>Ageratina areolaris</i> (DC.) Gage ex B.L. Turner	1	-	2	-	-	3	-	-	3	1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Baccharis salicifolia</i> (Ruiz & Pav.) Pers.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-
<i>Roldana angulifolia</i> (DC.) H. Rob. & Brettell	-	-	4	-	6	20	27	-	8	5	1	1	-	-	7	14	20
<i>Rumfordia floribunda</i> DC.	4	-	1	-	-	6	4	-	4	1	4	1	-	-	-	-	1
<i>Telanthophora jaliscana</i> H. Rob. & Brettell	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-
<i>Verbesina fastigiata</i> B.L. Rob. & Greenm.	-	-	2	-	4	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Aquifoliaceae																	
<i>Ilex brandegeana</i> Loes.	1	-	-	-	1	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ilex dugesii</i> Fernald	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	1	-
<i>Ilex toluicana</i> Hemsl.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Berberidaceae																	
<i>Berberis hemsleyi</i> Donn. Sm.	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-
Betulaceae																	
<i>Alnus acuminata</i> subsp. <i>arguta</i> (Schltdl.) Furlow	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Carpinus caroliniana</i> Walter	5	3	7	99	30	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ostrya virginiana</i> (Mill.) K. Koch	-	-	-	-	3	1	-	-	2	1	5	6	3	-	33	-	-
Celastraceae																	
<i>Zinowiewia concinna</i> Lundell	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Chlorantaceae																	
<i>Hedyosmum mexicanum</i> C. Cordem.	12	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Clethraceae																	
<i>Clethra fragans</i> L.M. González & R. Delgad.	2	-	8	2	1	6	2	-	3	6	-	-	-	-	-	-	-
<i>Clethra hartwegii</i> Britton	-	-	-	-	10	-	-	-	-	-	-	19	20	-	6	1	-

<i>Clethra rosei</i> Britton	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Clusiaceae																	
<i>Clusia salvinii</i> Donn. Sm.	4	1	3	6	-	-	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Cornaceae																	
<i>Cornus disciflora</i> DC.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	-	-
<i>Cornus excelsa</i> Kunth	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Cupressaceae																	
<i>Cupressus lusitanica</i> Mill.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
Ericaceae																	
<i>Arbutus tessellata</i> P. D. Sorensen	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth	-	-	4	1	-	-	-	-	2	2	-	1	-	-	-	3	4
<i>Vaccinium stenophyllum</i> Steud.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Euphorbiaceae																	
<i>Euphorbia peritropoides</i> (Millsp.) V.W. Steinm.	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Euphorbia schlechtendalii</i> Boiss.	2	-	-	-	4	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-
Fabaceae																	
<i>Acaciella</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Calliandra laevis</i> Rose	-	-	9	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Canavalia villosa</i> Benth.	-	-	-	13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Inga hintonii</i> Sandwith	4	-	3	-	3	8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Fagaceae																	
<i>Quercus acutifolia</i> Née	-	1	17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Quercus candicans</i> Née	-	-	-	-	-	-	-	-	1	4	2	-	-	-	-	-	-
<i>Quercus castanea</i> Née	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	-	-	-	-	-
<i>Quercus coccolobifolia</i> Trel.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	3	-
<i>Quercus elliptica</i> Née	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Quercus</i> aff. <i>excelsa</i> Liebm.	-	4	8	1	1	17	11	-	9	30	5	-	-	-	-	-	-
<i>Quercus laurina</i> Bonpl.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3
<i>Quercus magnoliifolia</i> Née	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Quercus martinezii</i> C.H. Mull.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	16	4	-	-	15	-
<i>Quercus nixoniana</i> S. Valencia & Lozada-Pérez	-	1	1	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
<i>Quercus obtusata</i> Bonpl.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	2	-	2	-	12	1
<i>Quercus resinosa</i> Liebm.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

<i>Quercus rugosa</i> Née	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	1	-	-	15	2
<i>Quercus scytophylla</i> Liebm.	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	11	-	3
Garryaceae																		
<i>Garrya longifolia</i> Rose	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	9	-	13	-
Icacinaceae																		
<i>Calatola laevigata</i> Standl.	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Lamiaceae																		
<i>Salvia roscida</i> Fernald	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Lauraceae																		
<i>Persea hintonii</i> C. K. Allen	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-
Magnoliaceae																		
<i>Magnolia pacifica</i> A. Vázquez	14	14	2	2	8	8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Melastomataceae																		
<i>Conostegia volcanalis</i> Standl. & Steyerm.	19	-	-	-	-	6	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Leandra</i> sp.	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Miconia albicans</i> (Sw.) Steud.	-	-	-	-	-	-	-	-	1	4	-	-	-	-	-	-	-	-
Meliaceae																		
<i>Cedrela odorata</i> L.	1	-	-	-	-	-	-	11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Moraceae																		
<i>Ficus velutina</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Myrtaceae																		
<i>Eugenia culminicola</i> McVaugh	67	52	-	13	1	-	23	2	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eugenia</i> sp.	2	-	-	-	-	4	53	62	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Oleaceae																		
<i>Fraxinus uhdei</i> (Wenz.) Lingelsh.	-	1	-	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-	22	-	-	-
Papaveraceae																		
<i>Bocconia arborea</i> S. Watson	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Pentaphragmaceae																		
<i>Cleyera integrifolia</i> (Benth.) Choisy	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Symplocarpon purpusii</i> (Brandege) Kobuski	3	40	1	12	10	8	12	8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ternstroemia lineata</i> DC.	-	-	-	-	-	3	3	-	3	2	-	-	-	-	-	1	32	17
Picramniaceae																		
<i>Picramnia guerrerensis</i> W.W. Thomas	-	7	1	-	-	-	17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Pinaceae																		

<i>Abies jaliscana</i> (Martínez) Mantilla, Shalisko & A. Vázquez	-	-	-	-	3	4	-	-	9	8	4	1	14	53	28	57	13
<i>Pinus devoniana</i> Lindl.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pinus douglasiana</i> Martínez	-	-	2	10	-	1	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
<i>Pinus leiophylla</i> Schiede ex Schltdl. & Cham.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pinus lumholtzii</i> B.L. Rob. & Fernald	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pinus montezumae</i> Lamb.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pinus oocarpa</i> Schiede ex Schltdl.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-
<i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	2
Primulaceae																	
<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R. Br. ex Roem. & Schult.	-	-	2	-	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Myrsine juergensenii</i> (Mez) Ricketson & Pipoly	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Parathesis villosa</i> Lundell	-	-	1	9	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Synardisia venosa</i> (Mast.) Lundell	19	-	1	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Rosaceae																	
<i>Crataegus mexicana</i> DC.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-
<i>Prunus cortapico</i> Kerber ex Koehne	-	2	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Prunus rhamnoides</i> Koehne	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Prunus serotina</i> subsp. <i>capuli</i> (Cav.) McVaugh	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-
Rubiaceae																	
<i>Glossostipula concinna</i> (Standl.) Lorence	-	-	-	-	3	-	-	2	-	5	-	-	-	-	-	-	-
<i>Sommeria grandis</i> (Bartl. ex DC.) Standl.	4	-	1	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Rutaceae																	
<i>Peltostigma eximium</i> C.V. Morton	-	-	-	-	-	-	-	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Sabiaceae																	
<i>Meliosma dentata</i> (Liebm.) Urb.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	2
Solanaceae																	
<i>Solanum nigricans</i> M. Martens & Galeotti	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Styracaceae																	
<i>Styrax argenteus</i> C. Presl	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Styrax radians</i> P.W. Fritsch	-	-	-	-	28	24	2	-	12	20	14	6	8	-	17	-	4
Symplocaceae																	
<i>Symplocos citrea</i> Lex. ex La Llave & Lex.	-	-	-	-	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Symplocos novogaliciana</i> L. M. González	12	-	10	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Urticaceae																	

<i>Urera caracasana</i> (Jacq.) Gaudich. ex Griseb.	-	-	-	-	-	-	-	2	17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Verbenaceae																			
<i>Lippia umbellata</i> Cav.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3
Vitaceae																			
<i>Vitis</i> sp.	-	-	-	11	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Salicaceae																			
<i>Xylosma ciliatifolia</i> (Clos) Eichler	-	-	-	2	4	8	5	-	14	2	-	-	-	6	-	-	-	-	-
<i>Xylosma flexuosa</i> (Kunth) Hemsl.	2	2	-	-	3	-	-	10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Familia desconocida																			
Morfoespecie 1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
Morfoespecie 2	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Morfoespecie 3	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Morfoespecie 4	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Morfoespecie 5	-	-	1	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Morfoespecie 6	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Especie	Número de sitio																		
	J1	J2	J3	J4	J5	J6	J7	J8	J9	J10	J11	J12	J13	J14	J15				
Anacardiaceae																			
<i>Toxicodendron radicans</i> (L.) Kuntze	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
Araliaceae																			
<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planch.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Oreopanax xalapensis</i> (Kunth) Decne. & Planch	-	-	-	-	2	-	8	3	3	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-
Asteraceae																			
<i>Ageratina areolaris</i> (DC.) Gage ex B.L. Turner	-	-	-	-	-	-	-	1	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Baccharis salicifolia</i> (Ruiz & Pav.) Pers.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Roldana angulifolia</i> (DC.) H. Rob. & Brettell	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rumfordia floribunda</i> DC.	1	-	4	-	26	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Telanthophora jaliscana</i> H. Rob. & Brettell	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	-	-	-	-	-	-	22
<i>Verbesina fastigiata</i> B.L. Rob. & Greenm.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Aquifoliaceae																			
<i>Ilex brandegeana</i> Loes.	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-

<i>Ilex dugesii</i> Fernald	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ilex toluhana</i> Hemsl.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
Berberidaceae														
<i>Berberis hemsleyi</i> Donn. Sm.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Betulaceae														
<i>Alnus acuminata</i> subsp. <i>arguta</i> (Schltdl.) Furlow	-	-	-	-	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Carpinus caroliniana</i> Walter	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ostrya virginiana</i> (Mill.) K. Koch	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	14	-	-	-
Celastraceae														
<i>Zinowiewia concinna</i> Lundell	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Chlorantaceae														
<i>Hedyosmum mexicanum</i> C. Cordem.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Clethraceae														
<i>Clethra fragans</i> L.M. González & R. Delgad.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Clethra hartwegii</i> Britton	-	-	-	19	-	18	26	1	9	-	42	14	-	-
<i>Clethra rosei</i> Britton	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Clusiaceae														
<i>Clusia salvinii</i> Donn. Sm.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Cornaceae														
<i>Cornus disciflora</i> DC.	-	-	-	-	-	31	-	5	2	-	-	-	-	-
<i>Cornus excelsa</i> Kunth	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
Cupressaceae														
<i>Cupressus lusitanica</i> Mill.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ericaceae														
<i>Arbutus tessellata</i> P. D. Sorensen	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	-
<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth	-	8	-	1	1	2	4	5	2	14	1	1	2	1
<i>Vaccinium stenophyllum</i> Steud.	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Euphorbiaceae														
<i>Euphorbia peritropoides</i> (Millsp.) V.W. Steinm.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

<i>Euphorbia schlechtendalii</i> Boiss.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Fabaceae															
<i>Acaciella</i> sp.	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Calliandra laevis</i> Rose	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Canavalia villosa</i> Benth.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Inga hintonii</i> Sandwith	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Fagaceae															
<i>Quercus acutifolia</i> Née	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Quercus candicans</i> Née	-	-	3	-	-	2	1	-	-	-	-	1	-	3	
<i>Quercus castanea</i> Née	-	-	28	1	8	3	-	2	7	5	-	1	4	1	5
<i>Quercus coccolobifolia</i> Trel.	-	4	13	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Quercus elliptica</i> Née	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Quercus</i> aff. <i>excelsa</i> Liebm.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Quercus laurina</i> Bonpl.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Quercus magnoliifolia</i> Née	-	6	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Quercus martinezii</i> C.H. Mull.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Quercus nixoniana</i> S. Valencia & Lozada-Pérez	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Quercus obtusata</i> Bonpl.	-	-	-	11	11	5	9	4	8	12	2	-	3	13	4
<i>Quercus resinosa</i> Liebm.	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Quercus rugosa</i> Née	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Quercus scytophylla</i> Liebm.	41	46	-	1	3	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1
Garryaceae															
<i>Garrya longifolia</i> Rose	-	-	-	-	-	-	3	3	-	-	1	-	-	1	-
Icacinaceae															
<i>Calatola laevigata</i> Standl.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Lamiaceae															
<i>Salvia roscida</i> Fernald	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Lauraceae															

<i>Persea hintonii</i> C. K. Allen	-	-	-	-	4	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Magnoliaceae															
<i>Magnolia pacifica</i> A. Vázquez	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Melastomataceae															
<i>Conostegia volcanalis</i> Standl. & Steyerm.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Leandra</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Miconia albicans</i> (Sw.) Steud.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Meliaceae															
<i>Cedrela odorata</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Moraceae															
<i>Ficus velutina</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Myrtaceae															
<i>Eugenia culminicola</i> McVaugh	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eugenia</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Oleaceae															
<i>Fraxinus uhdei</i> (Wenz.) Lingelsh.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
Papaveraceae															
<i>Bocconia arborea</i> S. Watson	-	-	-	-	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Pentaphylacaceae															
<i>Cleyera integrifolia</i> (Benth.) Choisy	-	-	-	-	-	10	3	1	9	3	1	8	-	-	-
<i>Symplocarpon purpusii</i> (Brandege) Kobuski	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ternstroemia lineata</i> DC.	-	-	-	-	-	-	-	21	1	-	2	27	-	-	-
Picramniaceae															
<i>Picramnia guerrerensis</i> W.W. Thomas	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Pinaceae															
<i>Abies jaliscana</i> (Martínez) Mantilla, Shalisko & A. Vázquez	-	-	5	4	-	35	8	49	50	59	14	16	53	47	52
<i>Pinus devoniana</i> Lindl.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
<i>Pinus douglasiana</i> Martínez	9	-	-	-	-	-	1	2	2	3	-	-	-	-	-
<i>Pinus leiophylla</i> Schiede ex Schltdl. & Cham.	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	10	-

<i>Pinus lumholtzii</i> B.L. Rob. & Fernald	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-
<i>Pinus montezumae</i> Lamb.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
<i>Pinus oocarpa</i> Schiede ex Schltldl.	-	36	3	-	-	3	-	2	-	-	-	-	-	-
<i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl.	-	-	-	5	-	4	-	-	-	-	1	-	1	-
Primulaceae														
<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R. Br. ex Roem. & Schult.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Myrsine juergensenii</i> (Mez) Ricketson & Pipoly	-	-	-	-	-	5	1	8	13	-	-	1	-	-
<i>Parathesis villosa</i> Lundell	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Synardisia venosa</i> (Mast.) Lundell	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Rosaceae														
<i>Crataegus mexicana</i> DC.	-	-	-	-	-	-	2	-	-	13	-	-	2	3
<i>Prunus cortapico</i> Kerber ex Koehne	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Prunus rhamnoides</i> Koehne	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Prunus serotina</i> subsp. <i>capuli</i> (Cav.) McVaugh	2	-	5	5	-	2	-	-	1	1	-	-	-	1
Rubiaceae														
<i>Glossostipula concinna</i> (Standl.) Lorence	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Sommeria grandis</i> (Bartl. ex DC.) Standl.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Rutaceae														
<i>Peltostigma eximium</i> C.V. Morton	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Sabiaceae														
<i>Meliosma dentata</i> (Liebm.) Urb.	-	-	-	-	-	1	38	-	1	-	1	3	-	-
Solanaceae														
<i>Solanum nigricans</i> M. Martens & Galeotti	16	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Styracaceae														
<i>Styrax argenteus</i> C. Presl	-	1	3	-	-	50	20	48	114	33	47	18	14	30
<i>Styrax radians</i> P.W. Fritsch	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Symplocaceae														
<i>Symplocos citrea</i> Lex. ex La Llave & Lex.	-	-	-	-	-	3	19	2	18	3	9	33	1	-
<i>Symplocos novogaliciana</i> L. M. González	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Urticaceae*Urera caracasana* (Jacq.) Gaudich. ex Griseb.

- - - - - - - - - - - - - - -

Verbenaceae*Lippia umbellata* Cav.

- - - - - - - - - - - - - - -

Vitaceae*Vitis* sp.

- - - - - - - - - - - - - - -

Salicaceae*Xylosma ciliatifolia* (Clos) Eichler

3 - - - - - - - - - - - - - - -

Xylosma flexuosa (Kunth) Hemsl.

- - - - - - - - - - - - - - -

Familia desconocida

Morfoespecie 1

- - - - - - - - - - - - - - -

Morfoespecie 2

- - - - - - - - - - - - - - -

Morfoespecie 3

- - - - - - - - - - - - - - -

Morfoespecie 4

- - - - - - - - - - - - - - -

Morfoespecie 5

- - - - - - - - - - - - - - -

Morfoespecie 6

- - - - - - - - - - - - - - -