

Ecología

Variación ambiental y composición florística de especies arbóreas en un bosque húmedo de montaña del occidente de México

Environmental variation and floristic composition of tree species in a humid mountain forest in western Mexico

José Guadalupe Morales-Arias ^{a, b}, Miguel Olvera-Vargas ^b, Ramón Cuevas-Guzmán ^b, Blanca Lorena Figueroa-Rangel ^b y Enrique V. Sánchez-Rodríguez ^b

^a Programa de Maestría en Ciencias en Manejo de Recursos Naturales, Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Centro Universitario de la Costa Sur, Universidad de Guadalajara, Av. Independencia Nacional 151, 48900 Autlán de Navarro, Jalisco, México

^b Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Centro Universitario de la Costa Sur, Universidad de Guadalajara, Av. Independencia Nacional 151, 48900 Autlán de Navarro, Jalisco, México

*Autor para correspondencia: molvera@cucsur.udg.mx (M. Olvera-Vargas)

Recibido: 31 agosto 2017; aceptado: 02 abril 2018

Resumen

El bosque húmedo de montaña (BHM) en México circunscribe a un conjunto de comunidades forestales muy heterogéneas que difieren en estructura, composición florística y complejidad ambiental. Para contribuir al conocimiento del efecto de la variación ambiental en la composición florística de un BHM ubicado en la sierra de Cacoma, en el occidente de México, este estudio se plantea responder las siguientes preguntas: *i*) ¿Cuáles son los factores ambientales que explican la composición florística del BHM de la sierra de Cacoma, en el occidente de México? *ii*) ¿Cuál es la correspondencia entre la microfisiografía, con la variación florística del estrato juvenil del BHM? *iii*) ¿Existe similitud florística en la relación adulto-juvenil, adulto-plántula y juvenil-plántula? La base de datos se derivó de una parcela permanente de 1 ha (100 × 100 m) dividida en 25 subparcelas permanentes (400 m² cada una). En cada subparcela se registraron las especies leñosas categorizadas en 3 estadios del ciclo de vida (adultos, juveniles y plántulas), así como 24 variables ambientales, evaluando su relación con un análisis de correspondencia canónica. Los resultados sugieren que la variación microfisiográfica, en conjunto con la profundidad de suelo, la composición química elemental (Ca, Fe, Mg), la cobertura de rocas, el azimut, la pendiente y el índice de área foliar (IAF), fueron las variables que mejor se correlacionaron con la composición florística del BHM (44.1% de la varianza explicada en adultos, 41.9% en juveniles y 30.6% en plántulas). La similitud florística entre los 3 estadios del ciclo de vida, de acuerdo con la prueba Mantel, mostró una alta correlación en adultos-plántulas y adultos-juveniles. Sin embargo, no se encontró correlación entre juveniles-plántulas, lo que sugiere que el paso de un estadio de desarrollo a otro, es una etapa difícil de transitar y donde posiblemente se define la capacidad de establecimiento de las especies.

Palabras clave: Análisis de correspondencia canónica; Heterogeneidad ambiental; Juveniles; Microfisiografía; Plántulas; Prueba de Mantel

Abstract

Humid mountain forest (BHM) in Mexico circumscribes a set of very heterogeneous forest communities that differ in structure, floristic composition and environmental complexity. To contribute to the knowledge of the effect of environmental variation on the floristic composition of a BHM located in the sierra de Cacoma, in western Mexico, this research aims to answer the following research questions: *i*) What are the environmental factors that explain the floristic composition of the BHM of the sierra de Cacoma, in western Mexico? *ii*) What is the correspondence between the micro-physiography, with the floristic variation of the juvenile layer of the BHM? *iii*) Is there floristic similarity in the adult-juvenile relationship, adult-seedling and juvenile-seedling? The database was derived from a permanent plot of 1 ha (100 × 100 m) divided into 25 permanent sub-plots (400 m² each). In each sub-plot, woody species were categorized into 3 stages of the life cycle (adults, juveniles and seedlings). In addition, 24 variables were registered, analyzing the vegetation-environmental variation relationship with canonical correspondence analysis. The results suggest that micro-physiography, along with soil depth, elemental chemical composition (Ca, Fe, Mg), rock cover, azimuth, slope and leaf area index (LAI), were the variables that best correlates with the floristic composition of the BHM (variance accounted was 44.1%, 41.9% and 30.6% in adults, juvenile and seedlings, respectively). The floristic similarity between the 3 stages of the life cycle, according to the Mantel test, showed a high correlation in adults-seedlings and adults-juveniles. However, no correlation was found between juvenile-seedlings, which suggests that the passage from one life cycle to another is a difficult phase to progress and where the ability to the species establish is likely defined.

Keywords: Canonical correspondence analysis; Environmental heterogeneity; Sapling; Micro-physiographic variation; Seedling; Mantel test

Introducción

El bosque húmedo de montaña (BHM) es también conocido como bosque mesófilo de montaña (Miranda, 1947; Rzedowski, 1978), bosque caducifolio húmedo de montaña (Puig, 1991), bosque tropical húmedo de montaña (Rincón, 2007), bosque neotropical húmedo de montaña (Sánchez-González et al., 2008), bosque de niebla (Martin, 1955) y bosque nublado (Williams-Linera, 2007), entre otras variantes reportadas por Villaseñor (2010). No obstante que estos ecosistemas comparten muchos rasgos fisonómicos, también presentan una elevada heterogeneidad florística y estructural, lo que dificulta una delimitación clara con respecto a otros tipos de vegetación (Villaseñor, 2010). De acuerdo al reporte de la Conabio (2010), el BHM representa aproximadamente 1% del territorio nacional, sin embargo, Villaseñor (2010) reporta que éste se localiza entre los 1,000 y 3,000 m de elevación dentro de una superficie de 180,000 km² en 309 municipios. La presencia del BHM está restringida a las comunidades arbóreas de las montañas húmedas de México, donde se entremezclan especies tropicales, subtropicales y boreales (Villaseñor, 2010; Williams-Linera et al., 2002). El BHM es considerado entre los tipos de vegetación con mayor riqueza florística por unidad de superficie (Rzedowski, 1996), la cual engloba entre el 10 y 12% de la flora del país (Díaz-Perea y Equihua, 2015). No obstante, si se considera a nivel de composición florística, ésta varía en cerca del 10% para especies y hasta el 82% para familias

(Villaseñor, 2010). Una característica sobresaliente del BHM es que generalmente se localiza sobre cañadas, es decir, sobre los terrenos más bajos y laderas de pendientes muy pronunciadas de las áreas montañosas, donde frecuentemente se concentra gran cantidad de humedad atmosférica. El BHM es un ecosistema forestal más húmedo que el bosque de pino, pino-encino y encino, sin embargo, más cálido que las zonas altas del bosque de oyamel y más frío que los hábitats de las formaciones tropicales y subtropicales (Corral-Rivas et al., 2005; González-Espinosa et al., 2011; Luna-Vega et al., 2001).

Uno de los rasgos más distintivos del BHM es que presenta una distribución geográfica fragmentaria a lo largo del paisaje, muy semejante a archipiélagos de vegetación que propicia un alto recambio de especies entre fragmentos (Luna-Vega et al., 1999; Vázquez-García, 1995). Dicha fragmentación ha contribuido a la especiación de sus componentes vegetales, la cual se refleja en su gran riqueza y endemismo, propias de la complejidad de hábitats y del extenso contacto entre las floras de origen neártico y neotropical (González-Espinosa et al., 2012; Téllez-Valdés et al., 2006). Otra característica relevante en los BHM del territorio mexicano, es que presentan notorias divergencias florísticas entre ellos, principalmente en composición de especies arbóreas y arbustivas. Finalmente, poseen humedad y nubosidad elevada con alto intervalo de variación entre las regiones del país (Williams-Linera, 2002).

La estructura y composición florística del BHM se

caracteriza por una compleja mezcla de estratos arbóreos y arbustivos, con epífitas, lianas y hierbas, distribuidos de manera heterogénea y que tienden a formar diversos arreglos espaciales (Meave et al., 1992). La mayoría de las especies arbóreas que componen el BHM desarrollan su ciclo de vida en condiciones de baja disponibilidad de luz y pueden presentar diferentes densidades poblacionales. Las fases regenerativas del BHM son muy marcadas, se favorecen por la apertura de claros del dosel donde la cantidad y calidad de luz que ingresa al sotobosque tiene un impacto importante para el establecimiento de la regeneración de algunas especies, así como para el crecimiento y el desarrollo de otras (González-Espinosa et al., 2012). En bosques de montaña del centro-occidente de México, Figueroa-Rangel y Olvera-Vargas (2000) y Olvera-Vargas et al. (2014) encontraron que el estadio juvenil, en contraste con los estadios de plántulas y adultos, es altamente vulnerable durante su establecimiento debido principalmente a que la mayoría de las especies manifiestan alta especificidad de hábitats para su desarrollo. De la misma manera, la transición del estadio de plántula a juvenil es considerado un “cuello de botella” (Houle, 1992) originando disminuciones en la densidad de juveniles, con importantes implicaciones en su demografía.

Estudios realizados a escala local, en particular, los que relacionan el efecto de la variación de la microfisiografía con la composición de especies, han encontrado que la riqueza de especies, así como la abundancia, presentan un recambio notorio y recíproco con la distancia geográfica (Mohammadi et al., 2017). Las variaciones microfisiográficas como pequeñas depresiones entre montañas o lomas, ligeros cambios en exposición, afloramientos rocosos, variaciones en la profundidad y humedad de los suelos e incluso la composición química (Johnston, 1992), son características comunes en el BHM, que se reflejan en la complejidad florística y estructural de este ecosistema. Aunque la interrelación positiva que se presenta entre la heterogeneidad del hábitat y la diversidad de especies se encuentra entre los patrones mejor estudiados dentro de la ecología de comunidades (Woods et al., 2015), la heterogeneidad ambiental a pequeña escala ha sido escasamente abordada (Beatty, 1984).

El propósito del presente trabajo fue responder a las siguientes preguntas: *i*) ¿Cuáles son los factores ambientales que mejor explican la composición florística del BHM de la sierra de Cacoma, en el occidente de México? *ii*) ¿Cuál es la correspondencia entre la microfisiografía, con la variación florística del estrato juvenil del BHM? y *iii*) ¿Existe similitud florística en la relación adulto-juvenil, adulto-plántula y juvenil-plántula? Las hipótesis del estudio son: *i*) dada la heterogeneidad ambiental en el área de estudio, se espera que la composición florística

presente variación espacial, *ii*) las variables microfisiográficas presentarán una alta correspondencia con la composición florística del estrato juvenil y *iii*) se espera una correspondencia florística entre los individuos que constituyen los estratos de plántulas, juveniles y adultos.

Materiales y métodos

El BHM de este estudio se ubica en la sierra de Cacoma, sobre la Faja Volcánica Transmexicana, a 16 km al norte de Villa Purificación, en el estado de Jalisco, entre las coordenadas 19°49' N, 104°31' O (fig. 1). Este bosque se extiende sobre un gradiente elevacional que va de 1,200 a 1,500 m, sobre una fisiografía muy accidentada. En el sitio de estudio se presentan 2 subtipos de clima: Aw2 (semicálido subhúmedo) y (A)C(w2) (cálido subhúmedo), con una precipitación anual entre los 1,500 y 2,000 mm y temperaturas medias anuales que oscilan entre los 18-28 °C. La precipitación presenta marcada estacionalidad, siendo los meses más lluviosos de mayo a noviembre (UCDF, 1992).

La complejidad topográfica, el gradiente elevacional, los distintos tipos de suelo, así como la alta precipitación y la oscilación térmica en el área de estudio, generan una amplia heterogeneidad ambiental, que se expresa en varias comunidades vegetales las cuales, de acuerdo con la clasificación de Rzedowski y McVaugh (1966), Rzedowski (1978) y Morales-Arias et al. (2016), corresponden a bosque mesófilo de montaña, bosque de encino, bosque de pino-encino, bosque de pino, bosque tropical caducifolio y vegetación ribereña en diferentes etapas serales.

Para realizar esta investigación se estableció una parcela permanente de 1 ha (100 × 100 m) sobre una porción de BHM del área de estudio, sin señales evidentes de perturbaciones recientes; ésta fue dividida en 25 subparcelas permanentes de 400 m² (20 × 20 m) cada una. Los vértices de cada subparcela se marcaron con una estaca de color amarillo de 1.30 m de altura y se georreferenciaron utilizando un sistema de posicionamiento global (GPS; Global Positioning System; GPS 12XL, Garmin International, Inc., Olathe, KS, EUA).

En cada subparcela se categorizaron todas las especies leñosas en 3 estadios de su ciclo de vida: adultos, juveniles y plántulas, siguiendo el protocolo establecido por Olvera-Vargas et al. (1996). Los primeros incluyen a todos los individuos ≥ 5 cm de diámetro a la altura del pecho (DAP) y ≥ 1.30 m de altura presentes en la subparcela de 400 m². Se registraron como juveniles a los individuos ≥ 1.30 m de altura y < 5 cm de DAP, localizados en áreas circulares de 4 m², ubicadas en el centro de cada una de las subparcelas de 400 m². Se consideraron como plántulas a los individuos < 1.30 m de altura y < 5 cm de DAP que se encontraron

en cuatro unidades de muestro de 1 m², dos situadas en el centro y dos en la orilla de cada una de las subparcelas de 400 m² (Olvera-Vargas et al., 1996) (fig. 1c).

Los individuos adultos, juveniles y plántulas fueron identificados a nivel de especie y enumerados en secuencia, utilizando etiquetas de aluminio, anillos plásticos y/o silicón a prueba de agua, en función del tamaño del tallo. Para la nomenclatura de las plantas vasculares se consideró a Vázquez-García et al. (1995) y Tropicos (2017).

Para caracterizar ambientalmente cada una de las 25 subparcelas de 400 m², se utilizó el protocolo propuesto por Olvera-Vargas et al. (1996). En total se registraron 24 variables en cada unidad de muestreo (tabla 1). La información edáfica se derivó de 75 muestras de suelo recogidas de 3 puntos (c. 30 cm de profundidad) igualmente

espaciados dentro de cada una de las 25 subparcelas de 400 m²; posteriormente las muestras se procesaron en un laboratorio especializado en análisis de suelos.

Para describir el ambiente lumínico bajo el dosel al interior de cada subparcela, se tomaron 4 fotografías hemisféricas, 1 al centro de cada unidad de muestreo de 1 m². Para ello se utilizó una cámara digital marca Canon EOS Rebel T3, provista de un lente ojo de pez de 5.6 mm con ángulo de visión de 180°. La cámara fue montada sobre un trípode a 1.30 m de altura del nivel del suelo; el cuerpo de la cámara fue nivelado horizontalmente y orientando hacia el norte magnético. Las fotografías fueron tomadas por la mañana o por la tarde, después de la puesta del sol, con el fin de evitar que la luz solar impactara directamente sobre el lente y de esta manera evitar posteriores distorsiones

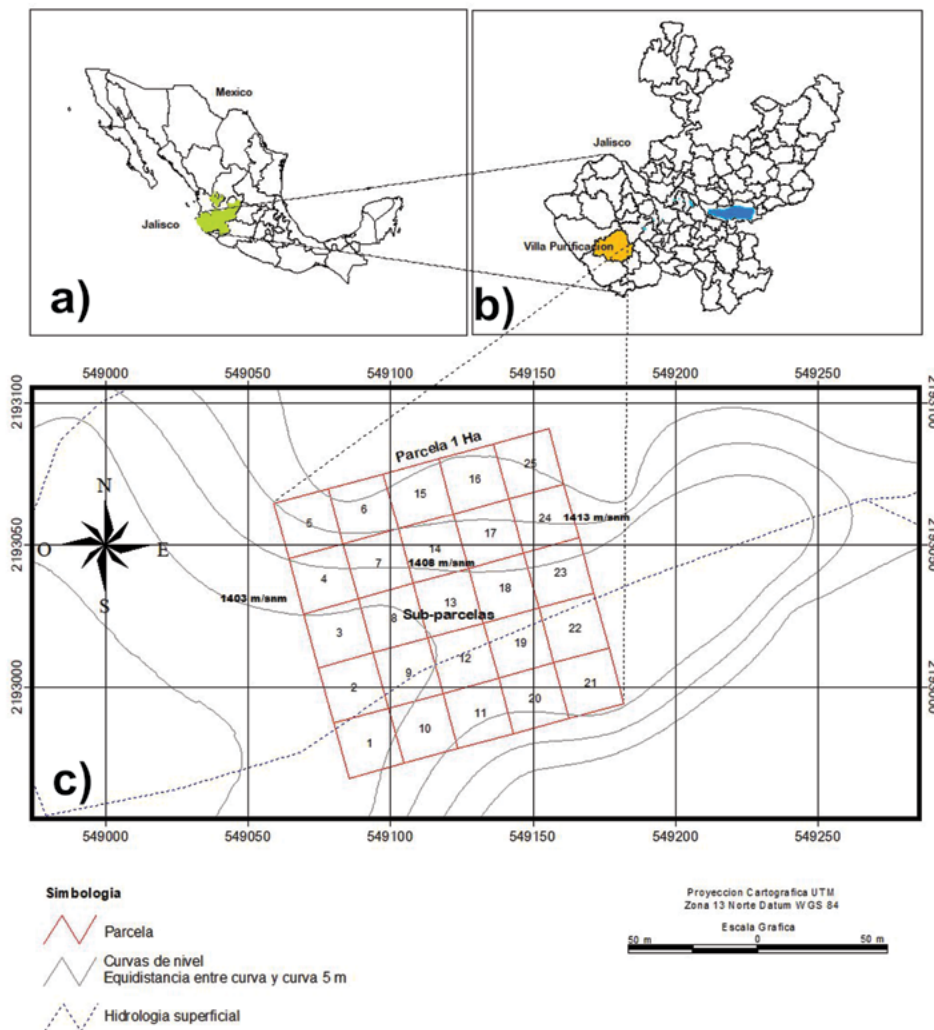


Figura 1. Localización de la parcela permanente de 1 ha establecida en el bosque húmedo de montaña de la sierra de Cacoma, Municipio de Villa Purificación, Jalisco, México.

en las imágenes. Las fotografías fueron almacenadas en una unidad de disco portátil y posteriormente analizadas estimando el porcentaje de apertura del dosel y el índice de área foliar (IAF) con el programa HemiView Software v. 2.1 (Delta T. Company, 1998). El IAF fue utilizado como un indicador del ambiente lumínico (Pearcy, 2007; Unger et al., 2013); éste expresa la cantidad de material foliar del bosque a través de la división aritmética del área de las hojas y el área de suelo donde se encuentra establecido.

Análisis de Correspondencia Canónica (CCA). Para conocer los factores ambientales que mejor explican la composición florística en cada uno de los estadios de desarrollo inventariados, se realizaron análisis de correspondencia canónica (CCA, por sus siglas en inglés; CANOCO v. 5, ter Braak y Smilauer, 2012). El CCA (ter Braak, 1987) es un método de ordenación directo que representa un caso especial de regresión múltiple, en el cual

la composición de especies está directamente relacionada con las variables ambientales; el CCA es apropiado para cuando las especies presentan una relación unimodal a gradientes ambientales. El CCA extrae ejes de variación a partir de la combinación de datos de abundancia de las especies y variables ambientales (ter Braak y Smilauer, 1998). La significancia de las variables se probó con 499 permutaciones Monte Carlo. Para este fin se generaron 3 matrices con datos de abundancia de las especies, una por cada etapa del ciclo de vida, así como 3 matrices secundarias, a partir de la heterogeneidad ambiental de cada una de las subparcelas.

Antes de realizar el CCA, las variables derivadas del suelo, con excepción de pH, fueron transformadas con \log_{10} para atenuar la diferencia entre las unidades de medida de cada una de las variables registradas. Para el caso del azimut, registrado en grados, este valor se transformó a

Tabla 1
 Variables ambientales registradas en las subparcelas de bosque húmedo de montaña de la sierra de Cacoma, Jalisco.

	Variabes ambientales	Acrónimo	Descripción
Fisiográficas			
1	Altitud	Alt	Metros sobre el nivel del mar
2	Pendiente	Pen	Porcentaje de pendiente
3	Azimut	Azi	Grados
4	Topografía	Top	1, regular y 2, irregular
5	Catena	Cat	1, ladera baja, 2, ladera media, 3, ladera alta y 4, bajo
Biológicas			
6	Apertura del dosel	Ados	Porcentaje de apertura
7	Índice de área foliar	IAF	Relación entre área de hojas y suelo forestal (m ²)
8	Competencia de copas	Com Cop	0, no se presenta traslape de copas y 1, existe traslape de copas
9	Leña fina	Leñ.Fin	Porcentaje de cobertura
10	Leña gruesa	Leñ.Gru	Porcentaje de cobertura
Edáficos			
11	Rocas	Roc	Porcentaje de cobertura
12	Piedras	Pie	Porcentaje de cobertura
13	Capa de humus	Cap hum	Profundidad de la capa de humus en centímetros
14	Capa de hojarasca	Cap hoj	Profundidad de la capa de hojarasca en centímetros
15	Profundidad suelo	Pro sue	Profundidad del suelo en centímetros.
16	Materia orgánica	Mo	Determinado por el laboratorio de suelos en%
17	pH	pH	Escala de 0 a 14
18	Capacidad de intercambio catiónico	CIC	mmol g ⁻¹
19	Nitrógeno	N	kg ha ⁻¹
20	Fósforo	P	kg ha ⁻¹
21	Potasio	K	kg ha ⁻¹
22	Calcio	Ca	kg ha ⁻¹
23	Manganeso	Mn	kg ha ⁻¹
24	Magnesio	Mg	kg ha ⁻¹

una escala lineal [transformación de Beers (Beers, 1969)]. Para eliminar variables potencialmente redundantes o altamente correlacionadas, se utilizó un análisis de componentes principales (PCA) con base en el método de la vara quebrada (Frontier, 1976). El fundamento de este método asume que, si el valor propio de cada componente principal es menor en magnitud que el valor propio de cada componente, entonces ese componente contiene más información que lo esperado por azar y, por lo tanto, puede ser considerado para la interpretación. De esta manera, de las 24 variables ambientales iniciales, las que capturaron la mayor variación fueron: altitud, azimut, pendiente, rocas, IAF, y variables del suelo como profundidad, pH, materia orgánica y distintos nutrientes (azufre, boro, calcio, fósforo, hierro, magnesio, manganeso, potasio y zinc).

Para conocer si existe dependencia entre las especies de juveniles con la posición en la microfisiografía, se realizaron pruebas de dependencia (χ^2 , ji cuadrada; SPSS, 2006, v.15) con base en la presencia-ausencia de las especies en cada categoría de posición sobre la microfisiografía (1, ladera baja; 2, media, 3, alta y 4, bajío). Se calculó la χ^2 tomando en cuenta el factor de corrección de Yates para tamaños de muestra pequeños y considerando los datos binarios de acuerdo al modelo propuesto por Legendre y Legendre (1998).

Para discernir si existe similitud florística entre adultos-plántulas, adultos-juveniles y plántulas-juveniles, se construyeron 3 matrices considerando el número de individuos por especie por sitio. Posteriormente, se estimó la similitud florística entre pares de sitios para cada una de las matrices utilizando el índice de Sørensen cuantitativo de acuerdo a la siguiente fórmula: $ISc = 2pN/(aN + bN)$, donde: aN es el número total de individuos en el sitio A, bN representa el número total de individuos en el sitio B y pN sería la sumatoria de la abundancia más baja de cada una de las especies compartidas entre ambos sitios. Finalmente, se estimó la correlación de matrices mediante la prueba Mantel con la librería Vegan del programa R (Dray y Dufour, 2007; Oksanen et al., 2010).

Con el fin de comparar la riqueza de especies entre los 3 estadios del ciclo de vida, debido a que éstos fueron evaluados con diferentes tamaños de muestra, se estimaron curvas de rarefacción con el programa EstimateS v. 8.2.0 (Colwell, 2009), con 1,000 repeticiones. Se utilizó la función de la riqueza Mao Tau, basado en todas las especies (adultos, juveniles y plántulas) encontradas en las 25 subparcelas (Gotelli y Colwell, 2001).

Resultados

En las 25 subparcelas, se registraron 94 especies leñosas (tabla 2), de las cuales 72 corresponden a árboles

adultos (n = 877 individuos), 33 a juveniles (n = 608 individuos) y 44 a plántulas (n = 623 individuos); sólo 17 especies estuvieron representadas en los 3 estadios. Las especies más abundantes, fueron las mismas entre adultos y juveniles (*Ardisia compressa*, *Piper villiramulum* y *Picramnia guerrerensis*), mientras que para estadio de plántulas *Inga vera* reemplazó a *P. villiramulum* (tabla 2). Las curvas de rarefacción estimadas sugieren que, de los 3 estadios, únicamente los adultos se acercaron a la asíntota de la curva (fig. 2).

Relación variación ambiental-composición florística. Los resultados del CCA para el eje 1 mostraron un valor propio de 0.2979 y de 0.1525 para el eje 2. El 44.1% de la variación total de las especies que componen el estadio adulto, fue explicada por variables microfisiográficas y edáficas, estando entre las más significativas para el eje 1, de acuerdo a la prueba de permutación de Monte Carlo ($F = 1.9$; $p < 0.002$), el Mg ($cc: 0.511$; $t: 2.1175$), el Ca ($cc: 0.499$, $t: 2.2195$) la cobertura de rocas ($cc: 0.4224$; $t: 2.8441$), el índice de área foliar (IAF, $cc: 0.2782$; $t: 2.1510$) y, en menor medida, el azimut ($cc: 0.471$; $t: 1.12735$). Para el eje 2, las variables de mayor importancia fueron: el Fe ($cc: 0.6143$; $t: 3.5638$), la cobertura de rocas ($cc: 0.7188$; $t: 4.8146$), la profundidad del suelo ($cc: 0.3830$; $t: 3.2258$) y el Mg ($cc: 0.6662$; $t: 2.8336$) (fig. 3a).

Las especies *Matudaea trinervia*, *Guarea glabra* y *Quercus oocarpa* estuvieron principalmente asociadas al Fe; *Styrax radians*, *Q. martinezi*, *I. vera* y *Symplocarpon purpusii* al Mg y Ca. Otras especies (*Sebastiania hintonii*, *Dendropanax arboreous* y *Heliocarpus palmeri*) fueron dependientes de la cobertura de rocas y el azimut (fig. 3a).

Para los juveniles, el eje 1 presentó un valor propio de 0.4684, y para el eje 2 de 0.4057. De esta manera, el CCA demostró que el 41.9% de la variación total de las especies que componen el estadio de desarrollo juvenil fue explicada principalmente por variables micro-fisiográficas

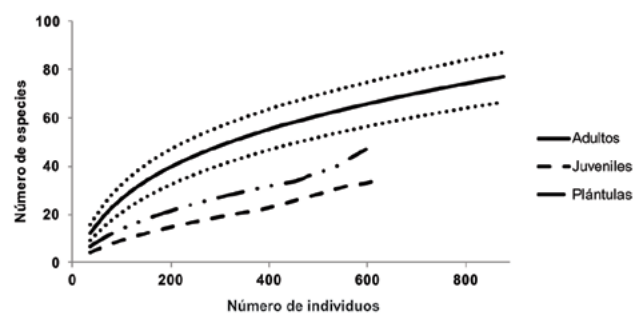


Figura 2. Curvas de rarefacción (Mao-Tau) de especies de los 3 estadios de desarrollo (adultos, juveniles y plántulas). Las líneas punteadas indican los intervalos de confianza del 95% para los adultos. Número de especies observado de árboles = 72, juveniles = 33 y plántulas = 44.

y edáficas. Las variables más significativas de acuerdo a la prueba de Permutación de Monte Carlo ($F = 1.9$; $p < 0.002$) para el eje 1 (fig. 3b), fueron el IAF ($cc: 1.0141$; $t: 4.9085$) y la pendiente del terreno ($cc: 0.6957$; $t: 4.3342$); para el eje 2 las variables de mayor importancia fueron el azimut ($cc: 0.9224$; $t: 6.4885$), la profundidad del suelo ($cc: 0.4593$; $t: 3.8875$), la cobertura de rocas ($cc: 0.5561$; $t: 3.3853$) y el Fe ($cc: 0.4876$, $t: 3301$) (fig. 3b).

Inga vera, *P. villiramulum* y en menor medida *Juglans major* y *M. trinervia* se asociaron al IAF, a la cobertura de rocas y al Fe, en tanto que *Bouvardia standleyana*, *P. guerrerensis*, *A. compressa* y *Persea hintoni* se relacionaron con la profundidad del suelo. Un resultado interesante fue el hecho de que el azimut mostró la menor correlación de todas las variables fisiográficas (fig. 3b).

Tabla 2

Especies encontradas en el bosque húmedo de montaña de la sierra de Cacoma, Jalisco.

Nombre científico	Acrónimo	Familia	Árboles	Juveniles	Plántulas
<i>Acaciella angustissima</i> (Mill.) Britton y Rose	Acaang	Fabaceae	-	-	1
<i>Alchornea latifolia</i> Sw.	Alclat	Euphorbiaceae	1	7	-
<i>Arachnothryx manantlanensis</i> (Lorence) Borhidi	Araman	Rubiaceae	-	-	2
<i>Ardisia compressa</i> Kunth	Ardcom	Primulaceae	192	184	121
<i>Balmea stormiae</i> Martínez	Balsto	Rubiaceae	1	-	-
<i>Bocconia arborea</i> S. Watson	Bocarb	Papaveraceae	2	-	-
<i>Bouvardia standleyana</i> W.H. Blackw.	Bousta	Rubiaceae	-	-	6
<i>Bursera roseana</i> Rzed., Calderón y Medina	Burros	Burseraceae	3	-	-
<i>Calliandra laevis</i> Rose	Callae	Fabaceae	20	-	11
<i>Calliandra longipedicellata</i> (McVaugh) MacQueen y H.M. Hernández	Callon	Fabaceae	-	-	5
<i>Calatola laevigata</i> Standl.	Callav	Icacinaceae	2	1	44
<i>Calyptanthes pendula</i> O. Berg	Calsp	Myrtaceae	1	-	-
<i>Carpinus tropicalis</i> (Donn. Sm.) Lundell	Cartro	Betulaceae	28	-	12
<i>Cestrum nitidum</i> M. Martens y Galeotti	Cesnit	Solanaceae	1	-	-
<i>Cestrum tomentosum</i> L. f.	Cestom	Solanaceae	-	9	2
<i>Cinnamomum hartmannii</i> (I.M. Johnst.) Kosterm.	Cinhar	Lauraceae	1	-	-
<i>Chamaedorea pochutlensis</i> Liebm.	Chapoc	Arecaceae	-	-	2
<i>Cleyera integrifolia</i> (Benth.) Choisy	Cleint	Pentaphylacaceae	3	-	-
<i>Clidemia submontana</i> Rose ex Gleason	Clisub	Melastomataceae	1	-	-
<i>Clusia salvinii</i> Donn. Sm.	Clusal	Clusiaceae	16	10	8
<i>Conostegia volcanelis</i> Standl. y Steyerl.	Convol	Melastomataceae	1	1	1
<i>Conostegia xalapensis</i> (Bonpl.) D. Don ex DC.	Conxal	Melastomataceae	3	-	-
<i>Cornus disciflora</i> DC.	Cordis	Cornaceae	4	-	-
<i>Cordia prunifolia</i> I.M. Johnst.	Corpru	Boraginaceae	23	3	-
<i>Coussapoa purpusii</i> Standl.	Coupur	Urticaceae	16	5	-
<i>Croton gossypifolius</i> Vahl	Crogos	Euphorbiaceae	2	-	-
<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. y Planch.	Denarb	Araliaceae	13	9	8
<i>Diphysa floribunda</i> Peyr.	Dipflo	Fabaceae	4	-	-
<i>Eugenia capuli</i> (Schltdl. y Cham.) Hook. y Arn.	Eugcap	Myrtaceae	-	5	-
<i>Eugenia culminicola</i> McVaugh	Eugcul	Myrtaceae	-	-	2
<i>Ficus aurea</i> Nutt.	Ficaur	Moraceae	3	-	-
<i>Ficus velutina</i> Humb. y Bonpl. ex Willd.	Ficvel	Moraceae	1	-	-
<i>Fraxinus uhdei</i> (Wenz.) Lingelsh.	Frauhd	Oleaceae	5	-	5
<i>Glossostipula concinna</i> (Standl.) Lorence	Glocon	Rubiaceae	1	1	-

Tabla 2. Continúa...

Nombre científico	Acrónimo	Familia	Árboles	Juveniles	Plántulas
<i>Guarea glabra</i> Vahl	Guagla	Meliaceae	13	-	1
<i>Gyrotaenia</i> sp.	Gyrsp	Urticaceae	2	-	-
<i>Hedyosmum mexicanum</i> Cordemoy	Hedmex	Chloranthaceae	2	-	-
<i>Heliocarpus palmeri</i> S. Watson	Helpal	Malvaceae	13	1	1
<i>Ilex brandegeana</i> Loes.	Ilebra	Aquifoliaceae	1	-	-
<i>Inga laurina</i> (Sw.) Willd.	Inglau	Fabaceae	-	-	1
<i>Inga vera</i> Kunth	Ingver	Fabaceae	28	10	91
<i>Juglans major</i> (Torr.) A. Heller	Jugmaj	Juglandaceae	10	1	2
<i>Licania reticulata</i> Prance	Licret	Chrysobalanaceae	1	-	-
<i>Litsea glaucescens</i> Kunth	Litgla	Lauraceae	-	-	2
<i>Lycianthes surotatensis</i> Gentry	Lycsur	Solanaceae	-	1	-
<i>Magnolia iltisiana</i> A. Vázquez	Magilt	Magnoliaceae	13	-	-
<i>Matudaea trinervia</i> Lundell	Mattri	Hamamelidaceae	32	3	3
<i>Miconia glaberrima</i> (Schtdl.) Naudin	Micgla	Melastomataceae	2	-	-
<i>Miconia mcvaughii</i> Wurdack	Micmcv	Melastomataceae	-	2	-
<i>Miconia minutiflora</i> (Bonpl.) DC.	Micmin	Melastomataceae	-	5	-
<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R. Br. ex Roem. y Schult.	Myrcor	Primulaceae	1	1	-
<i>Myrcianthes fragrans</i> (Sw.) McVaugh	Myrfra	Myrtaceae	5	-	1
<i>Myrcianthes</i> sp.	Myrsp.	Myrtaceae	1	-	-
<i>Nectandra salicifolia</i> (Kunth) Nees	Necsal	Lauraceae	2	-	1
<i>Oreopanax peltatus</i> Linden ex Regel	Orepel	Araliaceae	-	-	1
<i>Oreopanax xalapensis</i> (Kunth) Decne. y Planch.	Orexal	Araliaceae	1	-	-
<i>Pavonia pleuranthera</i> (DC.) Fryxell	Pavple	Malvaceae	6	-	-
<i>Persea hintonii</i> C.K. Allen	Perhin	Lauraceae	3	-	-
<i>Perrottetia longistylis</i> Rose	Perlon	Dipentodontaceae	1	1	1
<i>Phenax laevigatus</i> Wedd.	Phelae	Urticaceae	5	-	-
<i>Photinia microcarpa</i> subsp. <i>hintonii</i> J.B. Phipps	Phomic	Rosaceae	3	-	-
<i>Phyllanthus mocinianus</i> Baill.	Phymoc	Phyllanthaceae	6	13	-
<i>Picramnia guerrerensis</i> W.W. Thomas	Picgue	Picramniaceae	67	176	148
<i>Picrasma mexicana</i> Brandegee	Picmex	Simaroubaceae	1	-	-
<i>Piper villiramulum</i> C. DC.	Pipvil	Piperaceae	83	80	28
<i>Podachaenium eminens</i> (Lag.) Sch. Bip.	Podemi	Asteraceae	-	1	-
<i>Prunus brachybotrya</i> Zucc.	Prubra	Rosaceae	-	-	2
<i>Prunus tetradenia</i> Koehne	Prutet	Rosaceae	2	-	-
<i>Psychotria</i> sp.	Psypsp	Rubiaceae	-	-	1
<i>Quercus excelsa</i> Liebm.	Queexc	Fagaceae	3	-	-
<i>Quercus martinezii</i> C.H. Mull.	Quemar	Fagaceae	16	-	20
<i>Quercus oocarpa</i> Trel.	Queooc	Fagaceae	24	-	1
<i>Rogiera amoena</i> Planch.	Rogamo	Rubiaceae	8	-	1
<i>Roldana sessilifolia</i> (Hook. y Arn.) H. Rob. y Brettell	Rolses	Asteraceae	-	-	4
<i>Rondeletia</i> sp.	Ronsp.	Rubiaceae	1	-	-
<i>Saurauia serrata</i> DC.	Sauser	Actinidiaceae	4	-	-
<i>Sebastiania hintonii</i> Lundell	Sebhin	Euphorbiaceae	33	35	17

Tabla 2. Continúa...

Nombre científico	Acrónimo	Familia	Árboles	Juveniles	Plántulas
<i>Sideroxylon foetidissimum</i> Jacq.	Sidfoe	Sapotaceae	9	-	20
<i>Siparuna thecaphora</i> (Poepp. y Endl.) A. DC.	Sipthe	Siparunaceae	5	-	-
<i>Sommeria grandis</i> (Bartl. ex DC.) Standl.	Somgra	Rubiaceae	2	-	-
<i>Solanum brevipedicellatum</i> K.E. Roe	Solbre	Solanaceae	-	1	-
<i>Solanum rudepannum</i> Dunal	Solrud	Solanaceae	-	-	3
<i>Solanum schlechtendalianum</i> Walp.	Solsch	Solanaceae	-	1	-
<i>Turpinia occidentalis</i> (Sw.) G. Don.	Turocc	Staphyleaceae	7	-	-
<i>Styrax radians</i> P.W. Fritsch	Styrad	Styracaceae	27	17	2
<i>Styrax ramirezii</i> Greenm	Styram	Styracaceae	2	-	-
<i>Symplococarpon purpusii</i> (Brandege) Kobuski	Sympur	Pentaphylacaceae	37	-	9
<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	Tremic	Cannabaceae	1	1	2
<i>Trichilia havanensis</i> Jacq.	Trihav	Meliaceae	11	-	2
<i>Triumfetta paniculata</i> Hook. y Arn.	Tripan	Malvaceae	-	1	-
<i>Trophis mexicana</i> (Liebm.) Bureau	Tromex	Moraceae	17	-	5
<i>Urera caracasana</i> (Jacq.) Gaudich. ex Griseb.	Ureca	Urticaceae	8	17	9
<i>Xylosma flexuosa</i> (Kunth) Hemsl.	Xylfle	Salicaceae	1	3	14
<i>Zanthoxylum mollissimum</i> (Engl.) P. Wilson	Zanmol	Rutaceae	9	2	-
Totales			877	608	623

En el caso de las plántulas, los resultados del CCA presentaron un valor propio del eje 1 de 0.2695, mientras que el correspondiente para el eje 2 fue de 0.2327. El 30.6% de la variación total de las especies fue explicada también por variables microfisiográficas y edáficas, resultando significativas de acuerdo a la prueba de permutación de Monte Carlo ($F = 1.3$; $p < 0.024$) para el eje 1 el Ca ($cc: 0.6679$; $t: 2.4044$) y para el eje 2 el Mg ($cc: 1.6141$; $t = 4.8745$), la profundidad del suelo ($cc: 0.5328$; $t: 3.1498$) y el IAF ($cc = 0.3693$; $t = 2.2042$). *Guarea glabra*, *S. radians*, *B. standleyana*, *J. major* y *Urera caracasana* se asociaron a la profundidad del suelo y a la rocosidad; sin embargo, la gran mayoría de las especies que constituyen este estadio de desarrollo, fueron ubicadas al centro del diagrama de ordenación (fig. 3c).

Los resultados de la χ^2 ($p < 0.001$) revelaron que se presentó dependencia de algunas especies de los juveniles con la variación microfisiográfica; el mayor número de individuos ($n = 262$) se registró sobre las laderas medias, seguido de las laderas altas ($n = 229$); en contraste, en las laderas bajas, se presentó el menor número de individuos ($n = 35$) (tabla 3). En cuanto a la composición de especies y su particular ubicación a lo largo de las diferentes clases de la microfisiografía, los resultados señalan que sobre las laderas altas fueron encontradas, en orden de abundancia, especies como: *A. compressa*, *P. guerrerensis*, *B. standleyana*, *P. villiramulum*, *S. hintonii*,

Clusia salvinii y *U. caracasana*. En las laderas medias se encontró a *P. guerrerensis*, *A. compressa*, *S. hintonii*, *U. caracasana*, *S. radians*, *B. standleyana*, *P. villiramulum*, *I. vera*, *C. salvinii* y *Phyllanthus mocinianus*. Sobre las laderas bajas, se encontró *P. mocinianus*, *A. compressa*, *S. radians*, *P. guerrerensis*, *S. hintonii* y *B. standleyana*. Por último, sobre los bajíos o base de cañada, las especies más abundantes fueron: *P. villiramulum*, *A. compressa*, *S. radians* y *S. hintonii* (tabla 3).

Los resultados de la prueba de Mantel revelaron una correlación estadísticamente significativa entre los estadios adultos-juveniles y adultos-plántulas; sin embargo, no se presentó correlación entre los estadios de plántulas-juveniles (tabla 4).

Discusión

La mayor riqueza de especies se presentó en la categoría de adultos, mientras que, para las plántulas y los juveniles, la riqueza taxonómica entre ambos estadios de desarrollo fue relativamente semejante. Aun cuando dentro de las subparcelas, o cercano a la periferia de las mismas, no se encontraron individuos de familias consideradas típicas del BHM (Rzedowski, 1996) tales como Aceraceae, Burmaniaceae y Cyatheaceae, la riqueza de especies en el área de estudio es similar a la registrada para otros BHM del país (Alcántara-Ayala y Luna-Vega,

Tabla 3

Tabla de contingencia de la distribución de los juveniles con respecto a la variación microfisiográfica ($p < 0.001$).

Nombre científico	Posición en la microfisiografía				Total
	1 Alta	2 Media	3 Baja	4 Base de cañada	
<i>Ardisia compressa</i> Kunth	103	69	11	1	184
<i>Bouvardia standleyana</i> W.H. Blackw.	34	6	1	0	41
<i>Clusia salvinii</i> Donn. Sm.	7	3	0	0	10
<i>Inga vera</i> Kunth	0	4	0	6	10
<i>Phyllanthus mocinianus</i> Baill.	0	1	12	0	13
<i>Picramnia guerrerensis</i> W.W. Thomas	42	131	3	0	176
<i>Piper villiramulum</i> C. DC.	26	6	0	48	80
<i>Sebastiania hintonii</i> Lundell	13	19	2	1	35
<i>Styrax radians</i> P.W. Fritsch	0	10	6	1	17
<i>Urera caracasana</i> (Jacq.) Gaudich. ex Griseb.	4	13	0	0	17
Total	229	262	35	57	583

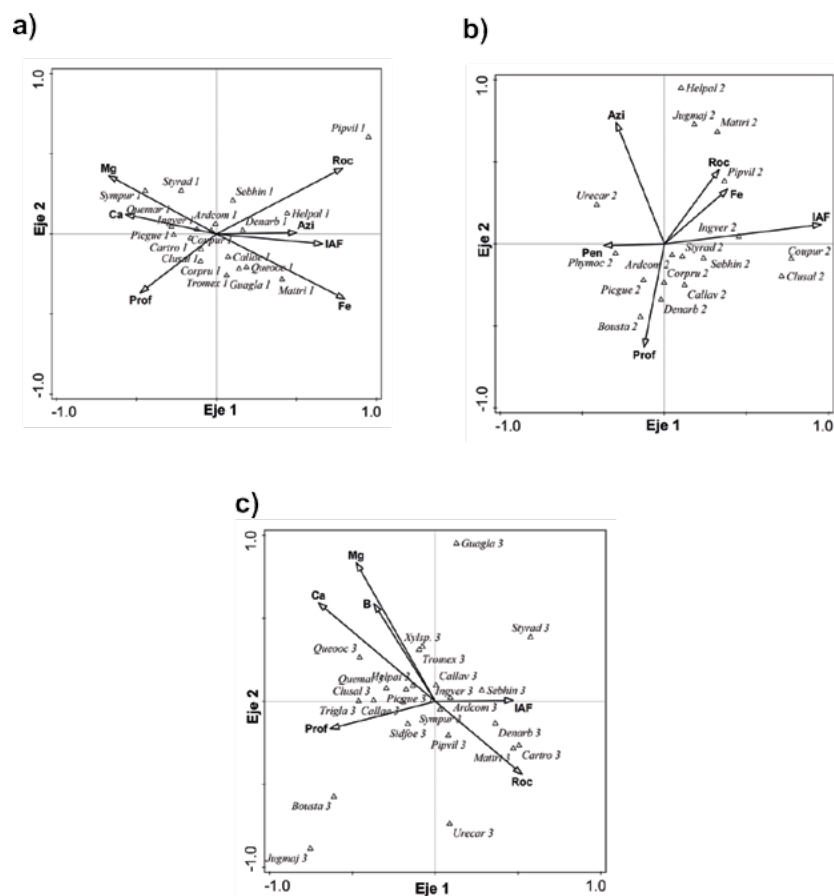


Figura 3. Diagrama de ordenación del análisis de correspondencia canónica, utilizando las especies de los árboles: a) adultos, b) juveniles y c) plántulas, y las variables ambientales de las subparcelas de 400 m². Los acrónimos de las especies como en la tabla 2; las flechas indican las variables ambientales: Mg = magnesio; Ca = calcio; Fe = hierro; B = boro; Pen = pendiente; Roc = rocas; Azi = azimut; Prof = profundidad del suelo; IAF = índice de área foliar. La longitud de las flechas describe la importancia relativa de cada variable y la dirección de la flecha indica la correlación entre variables.

2001; García-Franco et al., 2008; González-Zamora et al., 2016; Valencia y Gual-Díaz, 2014; Williams-Linera et al., 2015). Además, la presencia y abundancia de árboles de gran talla dentro y fuera de las subparcelas, como *Q. oocarpa*, *Q. martinezii*, *J. major*, *Carpinus tropicalis*, entre otras, cuyos diámetros superan 1.20 m y las alturas oscilan por arriba de los 30 m, hace suponer que el BHM de la sierra de Cacoma presenta buen estado de conservación, lo cual es atribuido a la relativa lejanía de la parcela de asentamientos humanos, a la estricta protección del área de estudio, así como a la topografía accidentada donde fue establecida la parcela permanente (Morales-Arias y Rodríguez-Hernández, 2012).

El análisis de ordenación reveló que especies como *U. caracasana* y *P. villiramulum* estuvieron principalmente correlacionadas con ambientes rocosos, mientras que *B. standleyana* y *J. major* se asociaron a suelos más profundos. De acuerdo con los resultados del CCA, el Ca junto con el Mg, fueron de las variables de mayor importancia para las plántulas, principalmente para *Q. oocarpa* que se encontró cercana al vector del Ca. Se ha documentado que este nutriente está relacionado positivamente con la riqueza de especies de plantas arbóreas (Närhi et al., 2011). Por otro lado, especies como *M. trinervia* y *S. hintonii* se asociaron a sitios pedregosos y con mayor incidencia de luz. Una posible explicación es que estas especies son consideradas pioneras (Miranda, 1952), por lo que dependen de una mayor radiación lumínica para establecerse. Dichas especies se encontraron generalmente en claros, probablemente originados por disturbios naturales o antropogénicos.

El papel de los nutrientes del suelo, además de la frecuencia e intensidad de los disturbios, son componentes de importancia que controlan los patrones de distribución espacial de la vegetación en la mayoría de las comunidades arbóreas (Cavender-Bares et al., 2004; Cowell, 1993; Park, 2001). La variación de los nutrientes de suelo, en particular de Mg, Ca y K intercambiable, son elementos responsables en los patrones de crecimiento y mortalidad de algunas especies forestales, lo que a su vez resulta en diferentes patrones de distribución espacial y temporal de éstas. Estudios ecológicos (Arii y Lechowicz, 2002; Bigelow y Canham, 2002; Breemen et al., 1997; Dijkstra

y Smits, 2002; Horsley et al., 2002) han revelado que el patrón de establecimiento de la regeneración natural se ve influenciado por la disponibilidad de nutrientes en el suelo, sin embargo, tal disponibilidad generalmente fluctúa a escalas espaciales relativamente pequeñas, como un efecto directo de gradientes micro-fisiográficos que incluyen la humedad, lo que produce gradientes de fertilidad-humedad, que consecuentemente contribuyen en la dominancia de algunas especies (Bailey et al., 2004; Baldeck et al., 2013).

Un estudio realizado por Johnston (1992), encontró que la concentración de Ca en el suelo, en conjunto con el pH, se correlacionaron positivamente con la composición de especies del bosque húmedo de Tabonuco, en Puerto Rico; el Ca es un nutriente altamente asociado al establecimiento de algunas especies en estadio de plántula, lo cual ha sido atribuido a que este elemento es uno de los macronutrientes más importantes en suelos forestales; su disponibilidad les brinda a las plántulas un mayor crecimiento, además de que tiene una fuerte influencia en la fructificación cuando los árboles son adultos, así como en la activación de sustancias alelopáticas con el fin de evitar ser depredadas por animales herbívoros (Cecon et al., 2006; Coley, 1983; Coley et al., 1985; De la Cruz y Dirzo, 1988; Dirzo, 1987). Especies como *Q. martinezii*, *I. vera* y en menor medida *P. guerrerensis*, en estadio adulto, mostraron una mayor correlación al Ca. Sin embargo, este nutriente no resultó de importancia para los juveniles y las plántulas.

La altitud, una variable ambiental estrechamente relacionada con la temperatura y la humedad (Hren et al., 2010), resultó de poca importancia para la explicación de la composición de especies, probablemente por la pequeña variación del gradiente altitudinal en la parcela, y en particular, en cada una de las subparcelas. Incluso, en gradientes altitudinales mucho más amplios que el del área de estudio, algunos autores han registrado una correlación negativa entre la riqueza de especies y la altitud (Lieberman et al., 1996; Vázquez-García y Givnish, 1998).

La prueba de χ^2 mostró la preferencia de algunas especies en estadio de juveniles a microfisiografías específicas; *A. compressa* dominó en laderas altas, *P. guerrerensis* en las medias, *P. mocinianus* en las bajas y *P. villiramulum* en las bases de cañada. Dicho resultado fue coincidente

Tabla 4

Prueba Mantel para los diferentes estadios de desarrollo de las especies presentes en el bosque húmedo de montaña de la sierra de Cacoma, Jalisco.

Estadios	Coefficiente de correlación (<i>r</i>)	<i>p</i>
Plántulas-juveniles	0.1919	0.066
Juveniles-adultos	0.4099	0.001
Adultos-plántulas	0.1478	0.039

con el CCA para juveniles, ya que el diagrama mostró a las tres primeras especies posicionadas junto al vector de profundidad de suelo. Sin embargo, estas mismas especies se relacionaron a diferentes variables ambientales en estadio de adulto y plántula. Las condiciones de micrositio que requiere una especie varía de acuerdo al estadio de su ciclo de vida (plántula, juvenil y adulto) (Pérez-Ramos, 2014), lo cual se confirma con los resultados de la presente investigación.

Respecto a la hipótesis propuesta sobre la similitud florística entre los estadios de desarrollo, los resultados de la prueba de Mantel indican que sólo se presentó una alta correlación entre adultos-plántulas y adultos-juveniles, por lo que la hipótesis planteada es parcialmente aceptada. La falta de correlación en la composición de especies entre plántulas-juveniles, sugiere que la transición es diferencial para las especies y, por consiguiente, es en la etapa de plántulas donde se define la capacidad de establecimiento de la comunidad vegetal que persistirá en los períodos con mayor desarrollo sucesional (Clark et al., 1998; Houle, 1992; Lepage et al., 2000).

Algunas especies tienden a formar bancos de plántulas (Ceccon et al., 2006; Huante y Rincón, 1998; Huante et al., 1998), principalmente durante el periodo de lluvias, época del año en la que se presentan las condiciones ambientales más favorables, tanto para la germinación de las semillas, como para el establecimiento de plántulas, lo que permite la regeneración de la vegetación (Díaz-Perea y Equihua, 2015). Sin embargo, como resultado de la interacción de diversos factores internos y externos a la comunidad arbórea como competencia inter e intraespecífica, condiciones ambientales del sitio, así como herbivoría e incidencia de patógenos, los árboles adultos y otras formas de crecimiento como bejuco o hierbas, impiden que las plántulas logren establecerse, lo cual tiene implicaciones en la estructura y la dinámica de la comunidad, incluyendo el mantenimiento de la diversidad y la pérdida de especies en el tiempo (Mostacedo y Fredericksen, 2000; Muscarella et al., 2013).

La variación en la microfisiografía es sin duda uno de los rasgos fisiográficos más distintivos del área de estudio (Morales-Arias y Rodríguez-Hernández, 2012), en conjunto con otras características ambientales propias del sitio como profundidad del suelo, la fertilidad y la cobertura de rocas, entre otras variables micro-fisiográficas, las cuales ejercen una fuerte influencia sobre la distribución y composición de especies, principalmente en el estadio de plántula. Lo anterior ha sido atribuido principalmente a la diferencia en las propiedades físicas y químicas de los suelos (Luizão et al., 2004; Toledo et al., 2012). La heterogeneidad micro-fisiográfica propicia micro-mosaicos edáficos que permiten el establecimiento de distintas especies de

plántulas (Baldeck et al., 2013). También se ha demostrado que la posición en la microfisiografía, la pendiente, y la exposición, son factores que influyen en el ángulo de penetración de la luz, por lo que las áreas inclinadas de laderas medias y altas tienen una mayor incidencia de luz solar que las zonas de laderas bajas. Los resultados de estudios realizados por Alvarez-Clare y Avalos (2007) y Retana et al. (1999) son consistentes con los encontrados en la presente investigación, donde la microfisiografía parece determinar los patrones de distribución de las especies.

Se concluye que la heterogeneidad ambiental contribuye de forma sustancial en la composición florística del BHM de la sierra de Cacoma, en el occidente de México, la cual fue explicada por distintos factores fisiográficos y edáficos como el Ca, Fe y Mg, la profundidad del suelo, la pendiente, el azimut y la cobertura de rocas, así como el IAF. Sin embargo, para una misma especie, los requerimientos ambientales difieren dependiendo del estadio del ciclo de vida (adulto, juvenil y plántula) en el que se encuentren.

En particular para los juveniles, las diferentes especies mostraron mayor asociación con los sitios de laderas medias y menor con las bajas. Con ello se concluye que la variada microfisiografía contiene micronichos con diferentes gradientes de profundidad y fertilidad del suelo, exposición y cantidad de luz que ingresa al dosel; condiciones que están determinando el desarrollo de las especies en sus distintos estadios del ciclo de vida. Finalmente, se encontró una alta correlación en la similitud florística entre adultos-juveniles y adultos-plántulas, pero no entre plántulas y juveniles.

Agradecimientos

A los especialistas botánicos que contribuyeron en la determinación de algunos ejemplares: M.E. Luis Guzmán Hernández; M.C. José Arturo Solís Magallanes; M.E. Nora Minerva Núñez López y M.C. Francisco Santana Michel. Mónica Elizabeth Castellón, Luis Fernando Colín Nolasco, Luis Germán Medina Torres, Ricardo Ojeda Adame, José Luis Rodríguez Hernández colaboraron durante el trabajo de campo. Las valiosas observaciones y comentarios de dos revisores anónimos y especialmente de Guillermo Ibarra-Manríquez, permitieron mejorar sustancialmente este manuscrito. Este trabajo fue realizado gracias a la beca otorgada por el Conacyt (Número de registro 295147) al primer autor para la realización de sus estudios de posgrado en el Centro Universitario de la Costa Sur de la Universidad de Guadalajara.

Referencias

- Alcántara-Ayala, 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 Botanica Mexicana*, 54, 51–87.
- Alvarez-Clare, S. y Avalos, G. (2007). Light interception efficiency of the understory palm *Calypptogyne ghiesbreghtiana* under deep shade conditions. *Ecotropica*, 13, 1–8.
- Arii, K. y Lechowicz, M. J. (2002). The influence of overstory trees and abiotic factors on the sapling community in an old-growth *Fagus-Acer* forest. *Ecoscience*, 9, 386–396.
- Bailey, S. W., Horsley, S. B., Long, R. P. y Hallett, R. A. (2004). Influence of edaphic factors on sugar maple nutrition and health on the Allegheny plateau. *Soil Science Society American Journal*, 68, 243–252.
- Baldeck, C. A., Harms, K. E., Yavitt, J. B., John, R., Turner, B. L., Valencia, R., Navarrete, H. et al. (2013). Habitat filtering across tree life stages in tropical forest communities. *Proceedings of the Royal Society*, 280, 1–8.
- Beatty, J. (1984). Chance and natural selection. *Philosophy of Science*, 51, 183–211.
- Beers, T. W. (1969). Slope correction in horizontal point sampling. *Journal of Forestry*, 67, 188–192.
- Bigelow, S. W. y Canham, C. D. (2002). Community organization of tree species along soil gradients in a north-eastern USA forest. *Journal of Ecology*, 90, 188–200.
- Breemen, N., Finzi, A. y Canham, Ch. (1997). Canopy tree-soil interactions within temperate forests: effects of soil elemental composition and texture on species distributions. *Canadian Journal of Forest Research*, 27, 1110–1116.
- Cavender-Bares, J., Kitajima, K. y Bazzaz, F. A. (2004). Multiple traits associations in relation to habitat differentiation among 17 Floridian oak species. *Ecological Monographs*, 74, 635–662.
- Ceccon, E., Huante, P. y Rincón, E. (2006). Abiotic factors influencing tropical dry forest regeneration. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 49, 305–312.
- Clark, J., Macklin, E. y Wood, L. (1998). Stages and spatial scales of limitation in southern Appalachian forest. *Ecological Monographs*, 68, 213–235.
- Coley, P. D. (1983). Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs*, 53, 209–233.
- Coley, P. D., Bryant, J. P. y Chapin III, F. S. (1985). Resource availability and plant anti-herbivore defense. *Science*, 230, 895–899.
- Colwell, R. K. (2009). EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8.2 edn. <http://purl.oclc.org/estimates>
- Conabio (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). (2010). *El bosque mesófilo de montaña en México: amenazas y oportunidades para su conservación y manejo sostenible*. México D.F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Corral-Rivas, J. J., Álvarez-González, J. G., Aguirre, O. y Hernández, F. J. (2005). The effect of competition on individual tree basal area growth in mature stands of *Pinus cooperi* Blanco in Durango (Mexico). *European Journal Forest Research*, 124, 133–142.
- Cowell, C. M. (1993). Environmental gradients in secondary forests of the Georgia Piedmont, U.S.A. *Journal of Biogeography*, 20, 199–207.
- De la Cruz, M. y Dirzo, R. (1988). A survey of the standing levels of herbivory in seedlings from a Mexican rain forest. *Biotropica*, 19, 98–106.
- Delta T. Company. (1998). Hemiview canopy analysis software. Version 2.1 SR4. Delta T. devices Ltd, United Kingdom.
- Díaz-Perea, F. J. y Equihua, M. (2015). Simulación de la respuesta al disturbio del bosque mesófilo mediante un autómata celular. *Botanical Sciences*, 93, 485–500.
- Dijkstra, F. A. y Smits, M. M. (2002). Tree species effects on calcium cycling: the role of calcium uptake in deep soils. *Ecosystems*, 5, 385–398.
- Dirzo, R. (1987). Estudios sobre interacciones planta-herbívoro en Los Tuxtlas, Veracruz. *Revista de Biología Tropical*, 35, 119–131.
- Dray, S. y Dufour, A. B. (2007). The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, 22, 1–20.
- Figueroa-Rangel, B. L. y Olvera-Vargas, M. (2000). Regeneration patterns in relation to canopy species composition and site variables in mixed oak forests in the Sierra de Manantlán Biosphere Reserve, Mexico. *Ecological Research*, 15, 249–261.
- Frontier, S. (1976). Étude de la décroissance des valeurs propres dans une analyse en composantes principales: comparaison avec le modèle de baton brisé. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 25, 67–75.
- García-Franco, J. G., Castillo-Campos, G., Klaus, M., Martínez, M. L. y Vázquez, G. (2008). Estructura y composición de un bosque mesófilo del centro de Veracruz, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 83, 37–52.
- González-Espinosa, M., Meave, J. A., Lorea-Hernández, F. G., Ibarra-Manríquez, G. y Newton, A. (2011). *The Red List of Mexican cloud forest trees*. Cambridge: Fauna and Flora International.
- González-Espinosa, M., Meave, J. A., Ramírez-Marcial, N., Toledo-Aceves, T., Lorea-Hernández, F. G. y Ibarra-Manríquez, G. (2012). Los bosques de niebla de México: conservación y restauración de su componente arbóreo. *Ecosistemas*, 21, 36–54.
- González-Zamora, A., Esperón-Rodríguez, M. y Barradas, V. L. (2016). Mountain cloud forest and grown-shade coffee plantations: a comparison of tree biodiversity in central Veracruz, Mexico. *Forest Systems*, 25, e055.
- Gotelli, N. J. y Colwell, R. (2001). Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4, 379–391.
- Horsley, S. B., Long, R. P., Bailey, S. W., Hallett, R. A. y Wargo, P. M. (2002). Health of eastern North America sugar maple forests and factors affecting decline. *Northern Journal of Applied Forestry*, 19, 34–44.
- Houle, G. (1992). Spatial relationship between seed and seedling

- abundance and mortality in a deciduous forest of north-eastern North America. *Journal of Ecology*, 80, 99–108.
- Hren, M. T., Pagani, M., Erwin, D. y Brandon, M. (2010). Biomarker reconstruction of the early Eocene paleotopography and paleoclimate of the northern Sierra Nevada. *Geology*, 38, 7–10.
- Huante, P. y Rincón, E. (1998). Responses to light changes in tropical deciduous woody seedlings with contrasting growth rates. *Oecologia*, 113, 53–66.
- Huante, P., Rincón, E. y Chapin III, F. S. (1998). Foraging for nutrients, responses to changes in light, and competition in tropical deciduous tree seedlings. *Oecologia*, 117, 209–216.
- Johnston, M. H. (1992). Soil-vegetation relationships in a Tabonuco forest community in the Luquillo Mountains of Puerto Rico. *Journal of Tropical Ecology*, 5, 253–263.
- Legendre, P. y Legendre, L. (1998). *Numerical ecology. Second edition*. Amsterdam: Elsevier Publishers.
- Lepage, P., Canham, C., Coates, D. y Bartemucci, P. (2000). Seed abundance versus substrate limitation of seedling recruitment in northern temperate forests of British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research*, 30, 415–427.
- 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*, 84, 137–152.
- Luizão, R. C., Luizão, F. J., Paiva, R. Q., Monteiro, T. F., Sousa, L. S. y Kruijt, B. (2004). Variation of carbon and nitrogen cycling processes along a topographic gradient in a central Amazonian forest. *Global Change Biology*, 10, 592–600.
- Luna-Vega, I., Alcántara, O., Espinosa-Organista, D. y Morrone, J. (1999). Historical relationships of the Mexican cloud forests: a preliminary vicariance model applying parsimony analysis of endemism to vascular plant taxa. *Journal of Biogeography*, 26, 1299–1305.
- Luna-Vega, I., Velázquez, A. y Velázquez, E. (2001). México. En M. Kappelle y A. D. Brown (Eds.), *Bosques nublados del Neotrópico* (pp. 183–229). San José, Costa Rica: Instituto Nacional de Biodiversidad.
- Martin, P. S. (1955). Zonal distribution of vertebrates in a Mexican cloud forest. *The American Naturalist*, 89, 347–361.
- Meave, J. A., Soto, M. A., Calvo, I. L., Paz, M. H. y Valencia, A. S. (1992). Análisis ecológico del bosque mesófilo de montaña de Omiltemi, Guerrero. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 52, 31–77.
- Miranda, F. (1947). Estudios sobre la vegetación de México. V. Rasgos de la vegetación en la Cuenca del Río de las Balsas. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 8, 95–114.
- Miranda, F. (1952). *La vegetación de Chiapas. Primera parte*. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas: Ediciones del Gobierno del Estado.
- Mohammadi, M. F., Jalali, S. G., Kooch, Y. y Theodose, T. A. (2017). Tree species composition, biodiversity and regeneration in response to catena shape and position in a mountain forest. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 32, 80–90.
- Morales-Arias, J. G., Cuevas-Guzmán, R., Rodríguez-Hernández, J. L., Guzmán-Hernández, L., Núñez-López, N. M., Sánchez-Rodríguez, E. V. et al. (2016). Flora vascular de Villas de Cacoma, sierra de Cacoma, Jalisco, México. *Botanical Sciences*, 94, 1–26.
- Morales-Arias, J. y Rodríguez-Hernández, J. (2012). *Flora y vegetación de Villas de Cacoma, Mpio. de Villa de Purificación, Jalisco, México (Tesis)*. Centro Universitario de la Costa Sur. Universidad de Guadalajara, México.
- Mostacedo, B. y Fredericksen, T. S. (2000). Manual de métodos básicos de muestreo y análisis en ecología vegetal. Proyecto de Manejo Forestal Sostenible (BOLFOS). Santa Cruz Bolivia. (Eds.) Daniel Nash. Bolivia, 87 p.
- Muscarella, R., Uriarte, M., Forero-Montana, J., Comita, L., Swenson, N., Thompson, J. et al. (2013). Life-history trade-offs during the seed-to-seedling transition in a subtropical wet forest community. *Journal of Ecology*, 101, 171–182.
- Närhi, P., Middleton, M., Gustavsson, N., Hyvönen, E., Sutinen, M. y Sutinen, R. (2011). Importance of soil calcium for composition of understory vegetation in boreal forests of Finnish Lapland. *Biogeochemistry*, 102, 239–249.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., O'Hara, R. G., Simpson, G. L. et al. (2010). Vegan: community ecology package. R package. version 1.18-2/r1135. <http://R-Forge.R-project.org/projects/vegan/>
- Olvera-Vargas, M., Figueroa-Rangel, B. L. y Cuevas-Guzmán, R. (2014). Environmental filters and patterns of tree regeneration in high altitude sub-tropical *Quercus* dominated forests. *Ecological Research*, 29, 711–721.
- Olvera-Vargas, M., Moreno-Gómez, S. y Figueroa-Rangel, B. L. (1996). *Sitios permanentes para investigación silvícola: manual para su establecimiento*. Guadalajara: Universidad de Guadalajara.
- Park, A. (2001). Environmental influences on post-harvest natural regeneration in Mexican pine-oak forests. *Forest Ecology and Management*, 144, 213–218.
- Pearcy, R. W. (2007). Responses of plants to heterogenous light environments. En F. I. Pugnaire y F. Valladares (Eds.), *Functional plant ecology* (pp. 213–257). Lincoln, NE: CRC Press.
- Pérez-Ramos, I. M. (2014). El milagro de regenerar en especies mediterráneas de *Quercus*. ¿Cómo serán los bosques del futuro? *Ecosistemas*, 23, 13–17.
- Puig, H. (1991). *Vegetación de la Huasteca (México). Estudio fitogeográfico y ecológico*. México D.F.: Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération-Instituto de Ecología-Centres d'Etudes Mexicaines et Centraméricaines.
- Retana, J., Espelta, J., Gracia, M. y Riba, M. (1999). Seedling recruitment in holm-oak forests. En F. Rodà, J. Retana, C. A. Gracia y J. Bellot (Eds.), *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests* (pp. 89–103), Berlín: Springer-Verlag.
- Rincón, G. A. A. (2007). *Estructura y composición florística de los bosques tropicales húmedos de montaña de Santa Cruz Tepetotutla, Oaxaca, México (Tesis)*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.

- Rzedowski, J. (1978). *Vegetación de México*. México D.F.: Editorial Limusa.
- Rzedowski, J. (1996). Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de México. *Acta Botanica Mexicana*, 35, 25–44.
- Rzedowski, J. y McVaugh, R. (1966). La vegetación de Nueva Galicia. *Contribution from de University of Michigan Herbarium*, 9, 1–123.
- Sánchez-González, L. A., Morrone, J. J. y Navarro-Singüenza, A. G. (2008). Distributional patterns of the Neotropical humid montane forest avifaunas. *Biological Journal of the Linnean Society*, 94, 175–194.
- SPSS (Statistical package for the Social Sciences). (2006). *SPSS versión 15 para Windows*. Science Inc., Chicago, Illinois.
- Téllez-Valdés, O., Dávila-Aranda, P. y Lira-Saade, R. (2006). The effects of climate change on the long-term conservation of *Fagus grandifolia* var. *mexicana*, an important species of the cloud forest in eastern Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 15, 1095–1107.
- ter Braak, C. J. F. (1987). The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. *Vegetatio*, 64, 69–77.
- ter Braak, C. J. F. y Smilauer, P. (1998). *CANOCO reference manual and user's guide to Canoco for windows: software for canonical community ordination (version 4)*. Centre for Biometry Wageningen, CPRO-DLO, Wageningen, Holanda.
- ter Braak, C. J. F. y Smilauer, P. (2012). *CANOCO Engine Version 5.0*. Microcomputer Power. www.canoco.com
- Toledo, J. J., Magnusson, W. E., Castilho, C. V. y Nascimento, H. E. (2012). Tree mode of death in Central Amazonia: effects of soil and topography on tree mortality associated with storm disturbances. *Forest Ecology and Management*, 263, 253–261.
- Tropicos. (2017). Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. Recuperado el 30 de agosto, 2017 de: <http://www.tropicos.org>
- UCDF (Unidad de Conservación y Desarrollo Forestal) (1992). *Ajuste al área de corta al manejo integral forestal, saldos de volúmenes autorizados y no ejercidos, predio particular Rincón del Zapote, municipio de Villa de Purificación, Jalisco*. Unidad de Conservación y Desarrollo Forestal, Sociedad Civil. Autlán de Navarro, Jalisco, México. Informe Técnico.j
- Unger, M., Homeier, J. y Leuschner, C. (2013). Relationships among leaf area index, below-canopy light availability and tree diversity along a transect from tropical lowland to montane forests in NE Ecuador. *Tropical Ecology*, 54, 33–45.
- Valencia, S. y Gual-Díaz, M. (2014). La familia Fagaceae en el bosque mesófilo de montaña de México. *Botanical Sciences*, 92, 193–204.
- Vázquez-García, J. A. (1995). Cloud forest archipelagos: preservation of fragmented montane ecosystems in tropical America. En L. S. Lawrence, J. D. Juvik y F. N. Scatena (Eds.), *Tropical montane cloud forest* (pp. 315–332). Nueva York: Springer-Verlag, Inc.
- Vázquez-García, J. A., Cuevas-Guzmán, R., Cochrane, T. S., Iltis, H. H., Santana-Michel, F. J. y Guzmán-Hernández, L. (1995). Flora de Manantlán. *Sida Botanical Miscellany*, 13, 1–312.
- Vázquez-García, J. A. y Givnish, T. J. (1998). Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlán. *Journal of Ecology*, 86, 999–1020.
- Villaseñor, J. L. (2010). *El bosque húmedo de montaña en México y sus plantas vasculares: catálogo florístico-taxonómico*. México D.F.: Conabio/ UNAM.
- Williams-Linera, G. (2002). Tree species richness complementarity, disturbance and fragmentation in a Mexican tropical montane cloud forest. *Biodiversity and Conservation*, 11, 1825–1843.
- Williams-Linera, G. (2007). *El bosque de niebla del centro de Veracruz: ecología, historia y destino en tiempos de fragmentación y cambio climático*. Xalapa: Instituto de Ecología, A.C./ Conabio.
- Williams-Linera, G., López-Barrera, F. y Bonilla-Moheno, M. (2015). Estableciendo la línea de base para la restauración del bosque de niebla en un paisaje periurbano. *Madera y Bosques*, 21, 89–101.
- Williams-Linera, G., Manson, R. H. y Isunza-Vera, E. (2002). La fragmentación del bosque mesófilo de montaña y patrones de uso en la región oeste de Xalapa, Veracruz, México. *Madera y Bosques*, 8, 73–89.
- Woods, C. L., Cardelús, C. L. y De Walt, S. J. (2015). Microhabitat associations of vascular epiphytes in a wet tropical forest canopy. *Journal of Ecology*, 103, 412–430.