



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS

DIVERSIDAD Y ESTRUCTURA DE LA
VEGETACIÓN LEÑOSA DEL CERRO EL ÁGUILA,
MUNICIPIOS DE MORELIA Y LAGUNILLAS
MICHOACÁN, MÉXICO

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

P R E S E N T A

LUIS EDUARDO ZACARIAS ESLAVA

DIRECTOR DE TESIS: DR. GUILLERMO IBARRA MANRÍQUEZ

COMITÉ TUTOR: DRA. ROSA IRMA TREJO VÁZQUEZ

DR. RAMÓN CUEVAS GUZMÁN

MORELIA, MICHOACÁN

Octubre, 2010



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 9 de agosto del 2010, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del alumno **Zacarías Eslava Luis Eduardo** con número de cuenta **509014450** con la tesis titulada: **"Diversidad y estructura de la vegetación leñosa del Cerro El Águila, municipios de Morelia y Lagunillas, Michoacán, México"** bajo la dirección del Dr. **Guillermo Ibarra Manríquez**.

Presidente: Dra. Patricia Balvanera Levy
Vocal: Dr. Lauro López Mata
Secretario: Dr. Guillermo Ibarra Manríquez
Suplente: Dr. Ramón Cuevas Guzmán
Suplente: Dra. Rosa Irma Trejo Vázquez

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a, 4 de octubre del 2010


Dr. Juan Nñez Farfán
Coordinador del Programa

AGRADECIMIENTOS

A la UNAM por las facilidades logísticas y materiales, principalmente al Posgrado en Ciencias Biológicas de dicha institución.

Al CONACyT por la beca que me permitió realizar mis estudios de maestría.

Al Dr. Guillermo Ibarra Manríquez por haber aceptado dirigir esta tesis, por su gran disposición a resolver todas mis dudas, gran parte de este estudio le pertenece. Más que un director de tesis resultó ser un gran amigo.

A los miembros del jurado, Dra. Irma Trejo Vázquez, Dra. Patricia Balvanera Levy, Dr. Ramón Cuevas Guzmán y Dr. Lauro López Mata, por su tiempo, comentarios y sugerencias que ayudaron a mejorar este trabajo.

A mi familia por su apoyo incondicional que me ha permitido llegar donde estoy en este momento, muchísimas gracias.

A mis compañeros y amigos de laboratorio, Jorge Cortés y Nahú González por su muy valiosa ayuda en campo, y en especial a Guadalupe Cornejo cuyo trabajo florístico previo permitió acelerar este estudio.

Al M. en C. Xavier Madrigal Sánchez quien amablemente ayudó en la identificación de algunas especies de *Pinus*.

A los habitantes de las comunidades cercanas al Cerro El Águila por permitirme ingresar a sus bosques.

Al M. en G. José de Jesús Fuentes Junco quien proporcionó ayuda en el SIG para la ubicación de los sitios de estudio.

Al M. en C. Fernando Pineda y al Dr. Rodrigo Méndez Alonso por resolver algunas dudas relacionadas con la estadística.

Al Ing. Alberto Valencia por todo el apoyo logístico en las videoconferencias y la base de datos.

ÍNDICE

Agradecimientos	i
Resumen	iv
Abstract	vi
Introducción general	1
CAPÍTULO I. Composición, estructura y diversidad de un bosque templado en Michoacán, México	
Resumen y abstract	7
1.1 Introducción	8
1.2 Área de estudio	9
1.3 Métodos	11
1.4 Resultados	14
1.5 Discusión	23
CAPÍTULO II. Efecto de la altitud y la exposición sobre la estructura y diversidad de la vegetación leñosa del Cerro El Águila, Michoacán	
Resumen	28
2.1 Introducción	28
2.2 Área de estudio	30
2.3 Métodos	32
2.4 Resultados	35
2.4.1 Composición	35
2.4.2 Estructura	39
2.4.3 Diversidad	42
2.5 Discusión	45
2.5.1 Composición	45
2.5.2 Estructura	46
2.5.3 Diversidad	47
Discusión general y conclusiones	50
Literatura citada	54
Apéndice	65

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.1	Ubicación de la zona de estudio	10
Figura 1.2	Valor de importancia de las cinco especies más importantes	15
Figura 1.3	Curvas de dominancia de los tipos de vegetación	16
Figura 1.4	Perfil esquemático del bosque de <i>Q. castanea-Q. obtusata</i>	19
Figura 1.5	Estructura diamétrica de las plantas leñosas	22
Figura 2.1	Localización del Cerro El Águila y los sitios de estudio	31
Figura 2.2	Distribución de las especies con los valores de importancia más altos	36
Figura 2.3	Análisis de ordenación y clasificación	36
Figura 2.4	Valores de estructura a lo largo de los gradientes analizados	41
Figura 2.5	Diversidad alfa y beta a lo largo de los gradientes analizados	43
Figura 2.6	Porcentaje de frecuencias de los valores de diversidad beta	44

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1.1	Valores de importancia de las especies leñosas por tipo de vegetación	17
Tabla 1.2	Atributos de diversidad y estructura de los tipos de vegetación del Cerro El Águila	20
Tabla 1.3	Diversidad beta de los cinco bosques del área de estudio	21
Tabla 2.1	Valor de importancia de las tres especies más importantes de cada sitio	37
Tabla 2.2	Análisis de covarianza para los atributos de estructura y diversidad	40

RESUMEN

La estructura cuantitativa de los bosques templados de México no ha sido suficientemente estudiada, lo cual resulta incongruente si se considera su importancia biológica y económica. En un contexto más amplio, el estudio de los cambios que se presentan en la composición y estructura de la vegetación a lo largo de gradientes altitudinales, ha sido recientemente objeto de investigación, aunque hasta el momento no se ha encontrado un modelo que describa adecuadamente esta relación. México se encuentra en el hemisferio norte, por lo que las laderas orientadas hacia el sur reciben más energía solar que las que se encuentran hacia el norte. Además, presenta una topografía compleja, en donde más del 50% de su territorio se encuentra a altitudes mayores de 1,000 m. Ambos factores (altitud y exposición) han sido asociados a lo heterogéneo de su vegetación, sin embargo, el efecto combinado de éstos no ha sido suficientemente estudiado.

El estudio se desarrolló en el Cerro El Águila (19°32'30"-40'30" N y los 101°16'39"-26'16" O), en los municipios de Morelia y Lagunillas, en el estado de Michoacán. La extensión aproximada del cerro es de 163.2 km² y su intervalo altitudinal está entre los 2,100 y 3,080 m s.n.m. Los objetivos del primer capítulo fueron describir la estructura, composición y diversidad de la vegetación leñosa de la zona de estudio. Por medio de recorridos en campo se delimitaron cinco tipos de vegetación que difirieron en su fisonomía, altura y composición de especies [1) tropical caducifolio, 2) *Quercus deserticola*, 3) *Q. castanea-Q. obtusata*, 4) *Q. rugosa* y 5) *Q. rugosa-Q. laurina-Pinus pseudostrobus*]. En cada una de ellos se establecieron 16 parcelas circulares (400 m² cada una), dentro de las cuales se estableció otra de 100 m². En las parcelas de mayor tamaño se identificaron y se midieron los individuos leñosos ≥ 10 cm de diámetro a 1.3 m de altura con respecto al suelo (d.a.p.), mientras que en las parcelas más pequeñas se censaron a todos los individuos leñosos ≥ 2.5 y < 10 cm d.a.p. El censo incluyó 46 especies y 21 familias. Los bosques estudiados mostraron valores altos de diversidad beta (similitud de 0-60%) y diferentes especies dominantes. El bosque tropical caducifolio y el de *Quercus deserticola* tuvieron una menor altura y área basal, pero valores altos de densidad y diversidad. Con excepción del bosque tropical caducifolio, los otros tipos de vegetación presentaron una estructura, composición y diversidad parecida a comunidades previamente descritas.

El segundo capítulo está enfocado a determinar el efecto de la altitud y la exposición de la ladera sobre la vegetación, utilizando como variables de respuesta la composición, estructura y diversidad. El muestreo de la vegetación de este capítulo fue similar al del primero con respecto al tamaño de las parcelas y los individuos muestreados, pero en total se establecieron cuatro parcelas en 32 sitios de muestreo (5.12 ha). Los sitios se distribuyeron con una separación de 100 m de altitud en las laderas N, S, E y O del cerro. De éstas, el gradiente más largo (S) tuvo un intervalo de 1,000 m. El área basal y la altura promedio y máxima se relacionaron positivamente con la altitud. Por el contrario, los valores de diversidad beta estimados con el índice de Jaccard entre sitios altitudinalmente vecinos y los de dominancia, no mostraron ninguna tendencia. La densidad, el índice alfa-Fisher y la riqueza de especies no se relacionaron de manera clara con la altitud, aunque en general presentaron un valor bajo en pisos altitudinales superiores. Sin embargo, al combinar la riqueza de los sitios N, S, E y O de una misma altitud se evidenció una correlación lineal negativa con la altitud. Al igual que lo anterior, los valores de estructura mostraron tendencias más claras al obtener su promedio por intervalos de altitud. La diversidad beta (índice de Jaccard) entre sitios ubicados en una misma altitud fue mayor a mitad del gradiente, por lo que los sitios de pisos bajos fueron más diversos pero no los que presentaron los valores máximos de diversidad beta. Los sitios altitudinalmente más lejanos tuvieron altos valores beta y distintas especies dominantes. Los análisis de ordenación y clasificación mostraron que la composición de especies se relaciona principalmente con la altitud, lo anterior también fue revelado por el análisis de covarianza para los cambios observados en la estructura y diversidad alfa. La exposición de la ladera no presentó un efecto claro para ninguno de los atributos ya mencionados.

El presente estudio es una contribución al conocimiento de la estructura cuantitativa de los bosques templados de México. La altitud fue el factor principal relacionado con los cambios observados en los tipos de vegetación, la riqueza y los atributos de estructura. Los resultados contradicen el efecto que aparentemente debería desempeñar la exposición de la ladera sobre la vegetación, especialmente al contrastar las exposiciones N y S. El área de estudio presenta todavía extensas áreas de vegetación con un buen estado de conservación, y dado que los cambios de uso de suelo están poniendo en riesgo su integridad funcional, se sugiere la implementación de medidas adecuadas para su conservación futura.

ABSTRACT

Quantitative structure of temperate forests in Mexico has not been sufficiently studied. This fact is not coherent considering its biological and economic importance. Although composition and structure along altitudinal gradients has received more attention, a general model is not available yet. Mexico is in the North hemisphere, hence solar radiation on the South slopes is higher than on counterparts in the North. Also, more than 50% of Mexican territory is over 1,000 m in altitude creating a complex topography. Altitude and slope aspect have been associated with heterogeneous forests, however, are scarce the studies where the combined effects of these two factors has been examined.

The study site is located in Cerro El Águila (19°32'30"-40'30" N and 101°16'39"-26'16" O), in Morelia and Lagunillas municipalities, Michoacán state. This mountain has an altitudinal interval for 2,100 to 3,080 m a.s.l. and covers 163.2 km². The aim of the Chapter I was describe the structure, composition and diversity of the woody plants in the study site. Through field work were defined five types of forest, which showed differences in physiognomy, height and species composition [1) tropical deciduous, 2) *Quercus deserticola*, 3) *Q. castanea-Q. obtusata*, 4) *Q. rugosa*, and 5) *Q. rugosa-Q. laurina-Pinus pseudostrobus*]. Woody individuals ≥ 10 cm d.b.h were tallied in sixteen 400 m² circular plots placed in each forest. Individuals ≥ 2.5 but < 10 cm d.b.h. were measured in a 100 m² circular plot centered in each larger quadrat. A total of 46 species and 21 families were recorded. These forests displayed high beta diversity values (similitude 0-60%) and different dominant species. The first two communities have a minor height and basal area, but higher density and diversity. With the exception of tropical deciduous forest, the others forests have a structure, composition and diversity similar to others temperate communities described previously.

The aim of the chapter two was determine the effect of altitude and slope aspect on composition, structure and diversity in the forests located in the study site. The plots size was similar to used in Chapter I, but in this analysis we established four plots in each one of 32 study sites (total=5.12 ha). The sites were placed along four gradients in N, S, E and W slopes, at 100 m altitudinal intervals. The longest gradient (S) had 1,000 m. Basal area, mean and maximum height were positively correlated with altitude, but values of dominance and beta diversity between altitudinal adjacent sites not displayed any tendency. Density, alpha-Fisher index and

richness were not related clearly with altitude, but in general they had a minor value in higher altitude sites. However, when species recorded in all sites with similar altitude was combined, I obtained a monotonic negative relationship. Structure values showed more clear tendencies when all sites were averaged too. Beta diversity (Jaccard index) between altitudinal adjacent sites was higher in the middle of the gradient. Consequently, the lowest sites were the richest but not had the maximum beta diversity. In fact, more distant sites had high beta values and different dominant species. Ordination and cluster analysis showed that species composition is mainly related to altitude and covariance analysis confirm this result to values of structure and alpha diversity. Slope aspect not showed a clear effect for any above attributes.

Altitude was the main factor associated with observed changes in vegetation types, richness and structure attributes. These results are opposite to those obtained when we analyzed the role of slope on vegetation, especially between exposures N and S. The study area still has large areas of vegetation with a good state of preservation. Unfortunately, current changes in land use are threatening its functional integrity, for that, I suggest the implementation of appropriate plans for their future conservation because it is providing ecosystems services to the nearby settlements, specially the city of Morelia.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Durante décadas los factores causales de la diversidad así como el arreglo espacial y temporal de la distribución de especies han interesado a los ecólogos (Brown, 1995). Estos temas se ha abordado de distintas maneras y se han ofrecido varias hipótesis que involucran factores bióticos o ambientales, algunas de las cuales operan sólo a una escala local mientras que otras pueden ser extrapoladas a nivel continental (Barnes *et al.* 1997; Whittaker *et al.*, 2001; Krebs, 2009).

Dentro de los factores bióticos, se ha postulado una interesante interacción entre presas y depredadores, donde estos últimos pueden regular las poblaciones de sus presas a niveles tan bajos que la competencia entre éstas puede reducirse drásticamente. Los efectos de la depredación pueden ser directos, reduciendo la abundancia de la presa, o indirectos, favoreciendo o inhibiendo procesos de competencia de la presa con otras especies (Connell, 1961; Paine, 1966). Una de las hipótesis que han explicado la alta diversidad de árboles en bosques neotropicales es la de Janzen y Connell (Givnish, 1999), quienes postulan que la supervivencia de las plántulas está en función de la distancia con el árbol parental, ya que en aquellas que estén más distantes, la depredación por sus enemigos naturales será menor. Como consecuencia de esto, se crea una distribución más regular de las especies lo cual favorece la oportunidad de colonización de nuevas especies, y por lo tanto, la diversidad se incrementa (pero ver Datta y Rawatt, 2008).

Por otro lado, uno de los factores importantes para explicar el desarrollo y distribución de las plantas es el suelo, especialmente la profundidad y fertilidad que presenten (Xu *et al.*, 2008). De esta manera, se ha postulado que los suelos muy pedregosos o sobre pendientes muy inclinadas tienen mayores pérdidas de humedad y nutrientes, la vegetación que se asienta sobre ellos tiene condiciones poco favorables para su crecimiento y se espera que tengan una menor riqueza (*e. g.* Galicia *et al.*, 1999). Por el contrario, los suelos más húmedos no sólo promueven una alta diversidad de árboles, sino que éstos también muestran una mayor área basal (*e. g.* Segura *et al.*, 2003). Sin embargo, la cantidad de nutrientes en el suelo no siempre se relaciona de manera positiva con un mayor número de especies (Faber-Langendoen y Gentry, 1991; Givnish, 1999; Waide *et al.*, 1999) e incluso, se ha documentado que para los bosques tropicales,

analizando las plantas leñosas en parcelas de 0.1 ha en el Neotrópico, la riqueza de especie es independiente del tipo de suelo (Clinebell *et al.*, 1995).

La productividad de los sitios se ha correlacionado con la diversidad, bajo el supuesto que la cantidad de energía disponible limita la riqueza del sistema (pero ver Waide *et al.*, 1999; Whittaker *et al.*, 2001; Balvanera y Aguirre, 2006). Para evaluar esta hipótesis se han usado distintas medidas de energía, como es el caso de la temperatura, la productividad primaria o la evapotranspiración (Ricklefs, 1993; Huston, 1994; Whittaker *et al.*, 2001). Este último factor se asocia con la temperatura y la precipitación y ha predicho de manera adecuada la riqueza de plantas leñosas en los bosques tropicales caducifolios mexicanos (Trejo y Dirzo, 2002). En el caso de la temperatura, ésta afecta la reproducción, supervivencia y desarrollo de las especies, sin embargo, tanto plantas como animales responden diferencialmente dependiendo de su ciclo de vida, por lo que no siempre se correlaciona con los límites de distribución de las especies (Krebs, 2009). La precipitación anual también se ha correlacionado significativamente con la diversidad de especies en bosques neotropicales (Gentry, 1988; Clinebell *et al.*, 1995; Barnes *et al.*, 1997; Waide *et al.*, 1999).

También se ha mencionado que en sitios con mayor heterogeneidad ambiental (Balvanera y Aguirre, 2006; Homeier *et al.*, 2010) y complejidad estructural, la diversidad se incrementa debido a la reducción de la exclusión competitiva porque las especies pueden usar los recursos de manera diferencial (Givnish, 1999). En ocasiones la heterogeneidad es provocada por los disturbios, lo cual crea mosaicos de condiciones ambientales distintas y que diferentes especies se distribuyan en cada uno de esos parches; también se ha encontrado que la diversidad varía de acuerdo al tipo, frecuencia, temporalidad y severidad del disturbio entre distintos ecosistemas, aunque en general se espera la mayor diversidad de especies en etapas intermedias de la sucesión (Connell, 1978; Givnish, 1999; Martínez-Ramos y García-Orth, 2007).

A pesar de las distintas relaciones entre factores abióticos y bióticos con la biodiversidad, ningún factor tiene una aceptación general, debido al hecho de que las especies responden de manera diferencial a cada uno de ellos y porque muchos se relacionan de manera tan estrecha que es difícil separar sus efectos, además de que actúan en distintas escalas espaciales y temporales (Barnes *et al.*, 1997; Whittaker, 2001; Krebs, 2009). De hecho, se ha reconocido que los patrones generales en la naturaleza pueden resultar de los efectos combinados de muchos procesos

redundantes o convergentes, más que los efectos independientes de un factor esencial (Lomolino, 2001; Whittaker, 2001).

La altitud ha servido como una variable sustituta para evaluar el efecto de algunos factores climáticos sobre la riqueza de especies, aunque éstos también son dependientes de otros elementos fisiográficos como la orientación y la pendiente, los cuales pueden tener igual o mayor influencia (Barnes *et al.*, 1997). Globalmente, existen cambios atmosféricos unidireccionales asociados con la altitud (Körner, 2007), los cuales son relevantes para los organismos por: i) disminución de la temperatura atmosférica, con implicaciones en la humedad ambiental; ii) reducción de la presión atmosférica total y de la presión parcial de todos los gases atmosféricos, entre ellos O₂ y CO₂ y iii) en zonas donde el cielo no presenta nubosidad, se incrementa la radiación solar y la luz ultravioleta. Una tendencia similar, pero relacionada con la forma de las montañas, es la reducción del área de ocupación para las especies, lo que acontece en la medida que se asciende hacia la cima (Lomolino, 2001). Contrario a la creencia general, la precipitación no muestra una tendencia general clara con la altitud, ya que en algunos sitios se relaciona positivamente, en otros lo hace negativamente y en otros no muestra ningún tipo de interacción (Körner, 2007).

Por otra parte, la posición de la pendiente y su inclinación afectan fuertemente el microclima y el suelo, principalmente en su estructura, profundidad y textura (Galicia *et al.*, 1999), lo cual tiene influencia sobre la composición, desarrollo y productividad del ecosistema. En latitudes medias y superiores, las laderas con exposición hacia el ecuador reciben más energía solar que las orientadas hacia el lado contrario. Para el caso concreto del hemisferio norte, esto deriva en que las laderas con exposición hacia el norte sean más húmedas que las ubicadas hacia el sur (Holland y Steyn, 1975). En general, las exposiciones E y O también difieren, pero en forma menos extrema, ya que las primeras se exponen a la luz solar en las mañanas frías y son normalmente un poco más frescas y húmedas al compararlas con las del lado oeste (Barnes *et al.*, 1997). A diferencia de los sitios que muestran una pendiente suave, las laderas muy inclinadas tienen una menor insolación, movimientos más rápidos de agua y suelo y por lo tanto corren más riesgos de sufrir procesos de erosión (Badano *et al.*, 2005).

En lo que concierne al arreglo espacial de las especies, biogeógrafos y ecólogos coincidieron históricamente en aceptar que la riqueza de especies disminuye con la altitud,

aunque este tema recientemente ha generado un intenso debate, ya que aún no se ha encontrado un modelo general que describa adecuadamente esta relación (Rahbek, 1995, 2005). Además, las hipótesis generadas para explicar esta relación también son controversiales y entre las posibles explicaciones, las variables climáticas parecen ser las que mejor se correlacionan (Sánchez-González y López-Mata, 2003; Fosaa, 2004; McCain, 2007). Es importante considerar que la relación entre riqueza y altitud se ha centrado frecuentemente en el problema de la escala del muestreo (*e. g.* parcelas de distinto tamaño, falta de rigurosidad en las distancias altitudinales entre parcelas de estudio o extensión del gradiente). Éste último factor tiene implicaciones importantes, ya que en aquellos menores de 1,000 m se espera que la riqueza de especies presente una relación lineal negativa con la altitud (Rahbek, 1995; Lomolino, 2001; Witthaker, 2001; Rahbek, 2005; Nogués-Bravo *et al.*, 2008), debido a la interrupción del gradiente (McCoy, 2002). En la mayoría de las referencias previamente citadas se indica que la respuesta unimodal, encontrada en escalas regionales, es la más común.

Obviamente, la complejidad de este tema no sólo implica un problema de escalas. De hecho, es posible obtener tendencias opuestas si se analizan distintas formas de crecimiento o especies con estrategias fenológicas contrastantes. Por ejemplo, el número de árboles caducifolios disminuye con la altitud, mientras que en los perennifolios se observa lo contrario (Vázquez y Givnish, 1998). La riqueza de especies arbóreas y arbustivas no difiere entre distintos pisos altitudinales (Encina-Domínguez *et al.*, 2009), mientras que, en el estudio de Vázquez y Givnish (1998) esta variable decrece para los arbustos. Además, se debe considerar que en los ecosistemas montañosos las actividades de aprovechamiento por el ser humano han reducido las áreas forestales de sus partes más bajas, lo que limita la capacidad de obtener información al respecto y complica aún más la tarea de detectar patrones universales y los mecanismos que determinan la distribución de las especies (Nogués-Bravo *et al.*, 2008).

México presenta una topografía compleja, con extensas áreas montañosas (Rzedowski, 1991). La vegetación que se asienta sobre ellas se ha estudiado de manera sesgada, por lo que no se dispone de suficientes datos sobre su estructura cuantitativa y son aun más escasos los estudios enfocados a la variación de la riqueza vegetal a lo largo de gradientes altitudinales (Velázquez y Cleef, 1993; Velázquez, 1994; Vázquez y Givnish, 1998; Sánchez-González y López-Mata, 2005; Encina-Domínguez *et al.*, 2009; Gallardo-Cruz *et al.*, 2009; Zacarías, 2009). De estos

trabajos, algunos sólo describen la composición de especies y todos presentan diferencias en cuanto a los tipos de vegetación analizados y a la longitud del gradiente. Dado que se ha reconocido que los ecosistemas montañosos contienen un desproporcionado número de especies endémicas y que han llegado a ser el último refugio de un importante número de taxa (Lomolino, 2001), es esencial describir y entender los patrones de diversidad de estos ecosistemas.

El Cerro El Águila, en los municipios de Lagunillas y Morelia, en el estado de Michoacán, en México, representa un sitio adecuado para explorar, a pequeña escala, algunas de las relaciones entre estructura y diversidad florística con la altitud y la exposición, ya que presenta un gradiente corto, con extensas áreas de vegetación en relativo buen estado de conservación y con un conocimiento florístico adecuado (Sánchez, 2009). Además, debido a su cercanía con la capital del estado de Michoacán, sus áreas forestales están en riesgo de desaparecer, por lo que la información generada en este estudio podría contribuir, a futuro, en el ordenamiento territorial regional e indicar hacia dónde dirigir a los planes de restauración de los demás macizos montañosos que rodean a Morelia, que en general presentan un estatus de conservación negativo.

La pregunta central de este estudio está enfocada en determinar si la altitud y la exposición tienen igual relevancia para explicar la composición, diversidad y estructura de las especies leñosas. Para responderla se describe la vegetación de la zona de estudio, para determinar qué tan variable es la vegetación del área de estudio respecto a su composición, estructura y diversidad. Es por ello que en el primer capítulo del presente trabajo se describen los tipos de vegetación del Cerro El Águila, con base en el muestreo de sus especies leñosas, aportando datos de área basal, densidad, altura, composición, diversidad alfa y beta, comparando estos atributos entre ellos y con comunidades similares localizadas en México. En el segundo capítulo se analiza el efecto de la covariación de la altitud y exposición de ladera sobre la composición, estructura, diversidad alfa y beta, de las especies leñosas a lo largo de cuatro gradientes altitudinales. Las hipótesis que se plantean para este último capítulo son que incrementos en altitud traen consigo una disminución de la temperatura promedio, lo cual genera condiciones menos favorables para las especies típicas de altitudes menores y se espera una relación inversa entre el número de especies y la altitud. Dado que la extensión del gradiente es menor a 1,000 m, es de esperarse que la relación riqueza-altitud sea de tipo lineal. Además, en

latitudes medias y superiores, la insolación es diferencial entre las laderas norte y sur, lo que provoca que difieran en cuanto a la cantidad de humedad, por lo tanto, se espera que éstas presenten diferencias en su composición de especies, así como en sus valores de estructura y diversidad.

CAPÍTULO I.

Composición, estructura y diversidad de un bosque templado en Michoacán, México

Composition, structure and diversity of a temperate forest in Michoacán, Mexico

Resumen. Se describe la composición, estructura y diversidad de los tipos de vegetación presentes en el Cerro El Águila, en Michoacán, y se comparan sus atributos. Se reconocieron fisiológicamente cinco tipos de vegetación y en cada uno se establecieron 16 parcelas circulares de 100 y 400 m² para censar los individuos leñosos ≥ 2.5 cm d.a.p. El censo incluye 46 especies, 33 géneros y 21 familias. El bosque tropical caducifolio y el de *Quercus deserticola* tuvieron valores bajos de altura promedio (<5 m) y área basal (17.8 y 26 m²/ha, respectivamente), pero tienen una alta densidad de individuos. Los bosques de *Q. rugosa* y de *Quercus-Pinus* presentaron una menor densidad de individuos pero una mayor altura promedio (>11 m) y área basal (>40 m²/ha). La diversidad (riqueza e índice alfa-Fisher) fue mayor en el bosque tropical caducifolio (23 y 5.4, respectivamente) y menor en el bosque de encino-pino (13 y 2.71). Los tipos de vegetación mostraron diferentes especies dominantes y una alta diversidad beta. En general, la composición y estructura de estas comunidades está asociada a cambios en altitud y a la perturbación por actividades humanas. A pesar de esto último, presenta extensas áreas poco deterioradas, por lo que se sugiere implementar medidas adecuadas para su futura protección.

Palabras clave: alfa-Fisher, árboles, área basal, densidad, diversidad beta, índice de Simpson, *Quercus*.

Abstract. Through field work physiologically, five community types in the Cerro El Águila, Michoacán, were defined. In each forest, woody individuals ≥ 10 cm d.b.h were tallied in sixteen 400 m² circular plots. Individuals ≥ 2.5 to 9.9 cm d.b.h. were censused in a 100 m² circular plot centered in each larger quadrat. A total of 46 species, 33 genera and 21 families were recorded. The tropical deciduous forest and *Q. deserticola* forest had low values of mean height (<5 m) and basal area (17.8 and 26 m²/ha, respectively), but these communities showed a major density. Forests dominated by *Q. rugosa* and *Quercus-Pinus* had lower density but higher mean height (>11 m) and a large basal area (>40 m²/ha). Diversity (richness and alfa-Fisher index) was greater in the tropical deciduous forest (23 and 5.4, respectively) and lower in the oak-pine forest (13 and

2.71). All communities displayed different dominant species and high beta diversity. Our results support that composition and structure were affected by altitude and human activities. However, current local distribution of forest showed healthy conservation yet. Therefore, we suggest the need to put into practice measures for developing effective protection plans.

Key words: alfa-Fisher index, basal area, beta diversity, density, Simpson index, trees, *Quercus*.

1.1 Introducción

Los ecosistemas templados en México están catalogados entre los más importantes, tanto por su extensión, que comprende 16.9% del territorio nacional (Palacio-Prieto *et al.*, 2000), como por su alta riqueza y abundancia de endemismos de especies de flora y fauna (Rzedowski, 1991; Toledo y Ordóñez, 1998; Villaseñor, 2004). Comparándolo con el resto de nuestro planeta, en este país también se encuentra la mayor riqueza de especies de *Pinus* (Pinaceae) y *Quercus* (Fagaceae), los cuales se distribuyen preferencialmente en estos ecosistemas (Nixon, 1998; Styles, 1998; Valencia, 2004). Sin embargo, existe una grave amenaza sobre su conservación e integridad funcional, debido a que son comunidades altamente vulnerables a las actividades antrópicas, entre ellas la extracción de madera, la ganadería y los incendios forestales (Challenger, 1998; Toledo y Ordóñez, 1998; Márquez-Linares *et al.*, 1999; Luna-José *et al.*, 2003; Sánchez-González, 2008). Cabe destacar que la mayoría de los estudios que describen la estructura cuantitativa de la vegetación en México, se han centrado en los bosques tropicales secos y en los mesófilos de montaña, por lo que la información disponible sobre los bosques de pino y encino es comparativamente escasa.

En el estado de Michoacán se presenta algo similar, ya que diversos estudios sobre su vegetación únicamente se centran en describir fisonómicamente a éstos bosques (Labat, 1988; Soto-Núñez y Vázquez-García, 1993; Madrigal, 1994; Bello y Madrigal, 1996; Pérez-Calix, 1996; Cornejo-Tenorio *et al.*, 2003; Giménez de Azcárate *et al.*, 2003). Entre los estudios que describen de manera cuantitativa la estructura y diversidad de la vegetación michoacana se encuentran el de Espejo-Serna *et al.* (1992), quienes presentan datos florísticos, de diversidad y del valor de importancia de las especies arbóreas, arbustivas y herbáceas de la vegetación de la Sierra Chincua, en el municipio de Angangueo. Un estudio más extenso es el de Labat (1995), quien caracteriza las afinidades florísticas y atributos estructurales de la vegetación del noroeste

de Michoacán, que incluye bosques de encino, de pino-encino, de *Abies*, mesófilo de montaña y tropical caducifolio.

De los estudios anteriores resulta evidente que ninguno ha comprendido al área que rodea a la capital de Michoacán (Morelia), la cual aún cuenta con importantes áreas forestales. Este es el caso del Cerro El Águila, ya que alrededor del 70% de su superficie se encuentra cubierta por vegetación arbórea y/o arbustiva (Bocco *et al.*, 2001). Sin embargo, la cubierta forestal de este cerro está en riesgo debido a la presión del crecimiento humano que se presenta en los municipios que lo rodean. López-Granados (2006) indica que los bosques cerrados en la cuenca del Lago de Cuitzeo, donde se localiza el Cerro El Águila, han disminuido su superficie en un 50% durante los últimos 30 años. Lo anterior plantea la necesidad de implementar estrategias para un manejo sustentable de los recursos bióticos que alberga este cerro, y los servicios ambientales que aporta al ser humano. Una contribución importante hacia este objetivo puede ser aportada por estudios sobre composición, estructura y diversidad de la vegetación. Esta información podría contribuir, además, en la planeación de actividades de reforestación y de conservación en el área. En el presente estudio se describen los tipos de vegetación de este cerro enfocándose en la composición de especies leñosas, se determinan los atributos de estructura cuantitativa (área basal, densidad y valor de importancia de las especies) y se realizan estimaciones sobre su diversidad (alfa y beta). Específicamente este estudio está dirigido a responder las siguientes preguntas: ¿Qué tan distintos son los tipos de vegetación reconocidos fisonómicamente en cuanto a la composición de sus especies leñosas dominantes, estructura y riqueza? ¿Qué tan diferentes serán a otros bosques con composición similar de regiones distintas al Cerro El Águila?

1.2 Área de estudio

El Cerro El Águila se ubica en los municipios de Morelia y Lagunillas, entre los 19°32'30"-40'30" N y los 101°16'39"-26'16" O, con una extensión aproximada de 163.2 km² y un intervalo altitudinal entre los 1,900 y 3,080 m s.n.m. (Fig. 1.1). Este cerro se localiza dentro de la Faja Volcánica Transmexicana, subprovincia Meseta Tarasca (INEGI, 2007) y presenta un paisaje geomorfológico compuesto por planicies, piedemonte bajo, piedemonte medio, piedemonte superior, laderas con pendientes suaves, inclinadas y escarpadas. Geológicamente esta área presenta roca ígnea con suelos de tipo andosol, acrisol, luvisol, litosol, feozem y vertisol (Bocco

et al., 1999). De acuerdo con los datos de la estación meteorológica Cointzio y a la clasificación climática de Köppen, modificada por García (2004), la zona de estudio presenta un clima templado con verano fresco largo subhúmedo (Cb(w₁)(w)) con una estación húmeda de junio a septiembre. La temperatura media anual es de 17.6°C y la precipitación de 791.6 mm anuales.

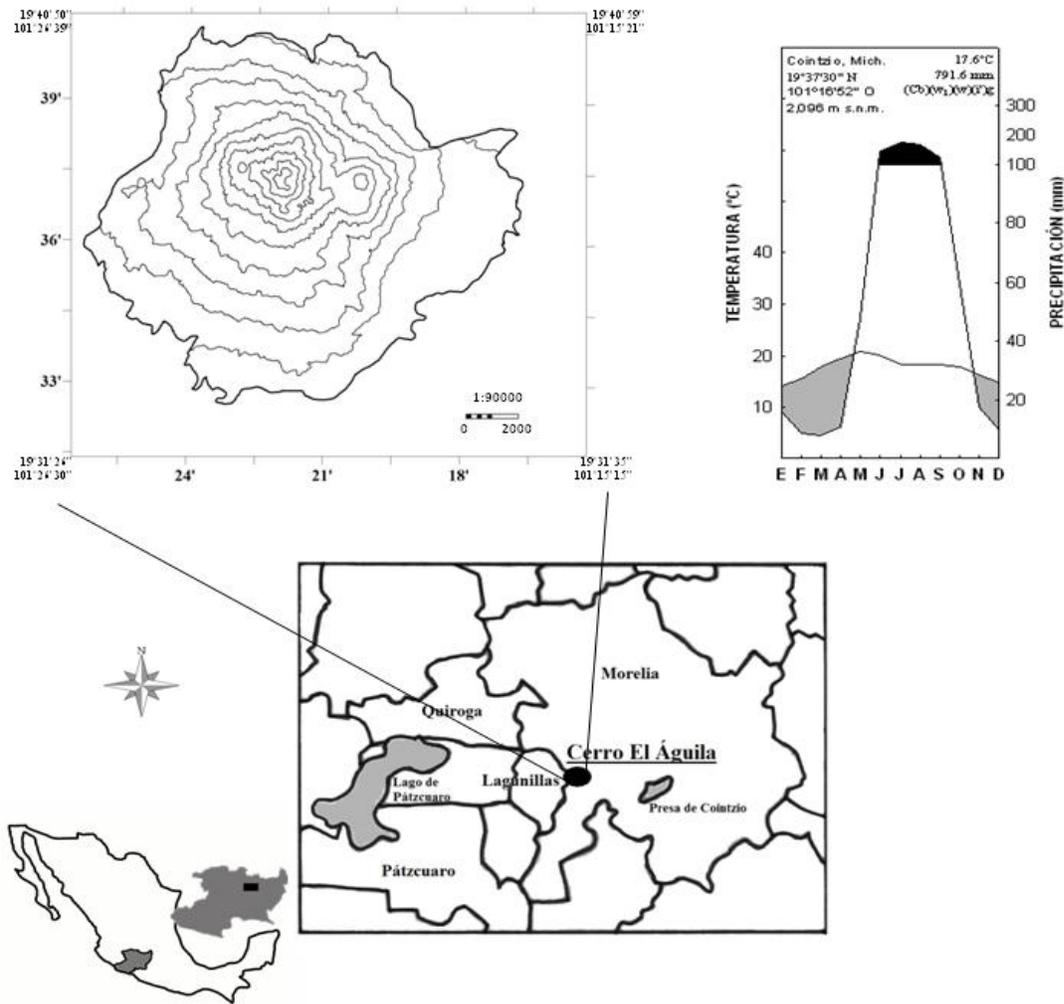


Figura 1.1 Localización del Cerro El Águila, Michoacán, México, incluyendo el diagrama ombrotérmico de la estación meteorológica de Cointzio (30 años de registros).

1.3 Métodos

Por medio de recorridos en campo en el área de estudio se delimitaron cinco tipos de vegetación que difirieron en su fisonomía, altura y composición de especies. En cada una de ellas se establecieron 16 parcelas circulares (400 m² cada una), dentro de las cuales se estableció otra de 100 m². En las parcelas de mayor tamaño se identificaron y se midieron los individuos leñosos ≥ 10 cm de diámetro a 1.3 m de altura con respecto al suelo (d.a.p.), mientras que en las parcelas más pequeñas se censaron a todos los individuos leñosos ≥ 2.5 y < 10 cm d.a.p. La altura de los individuos fue estimada con un Laser Rangefinder (Opti-logic modelo 400LH). La apertura del dosel en la temporada seca fue medida con un densiómetro esférico modelo A, la inclinación del terreno se determinó con una brújula y la pedregosidad superficial se estimó visualmente (porcentaje de área cubierta por sustrato rocoso en un transecto de 22.3×2 m).

Con los datos obtenidos en campo se calculó la densidad (ind./ha), el área basal (m²/ha), la frecuencia (número de parcelas en las cuales se presentaba cada especie), la altura promedio de todos los individuos (m) y la altura máxima (m). Ésta última se estimó tomando al individuo más alto de cada parcela y de esta manera obtener un promedio con todas las parcelas. También se calculó el valor de importancia (VI) de las especies por cada tipo de vegetación, el cual se obtuvo con la siguiente fórmula:

$$VI = (FR + DR + ABR) / 3$$

donde, FR es la frecuencia relativa, DR es la densidad relativa y ABR es la área basal relativa, (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974; Kent y Coker, 1994).

Así mismo, se elaboró un perfil de vegetación de una de las comunidades que se reconocieron por su fisonomía. El perfil se estableció con un transecto de 5×100 m. Para todas las especies leñosas ≥ 2.5 cm d.a.p. que enraizaban dentro de éste, se anotó lo siguiente: posición, altura total y a la primera ramificación, d.a.p. del tronco, y diámetro mayor de la copa y el perpendicular a éste.

La diversidad alfa de cada bosque se determinó con el índice α -Fisher y con el de Simpson. El primero representa aproximadamente al número de especies con un individuo y tiene la ventaja de que su valor no se afecta por el tamaño de la muestra cuando el número de individuos muestreados es mayor de 1,000; además permite hacer comparaciones de diversidad

con otros estudios en donde se usaron áreas de muestreo de diferente tamaño (Magurran, 2004). La fórmula del índice de diversidad de Fisher (α) es:

$$S = \alpha \ln \frac{1 + N}{\alpha}$$

donde S y N son el número total de especies y el de individuos en la muestra, respectivamente.

El índice de dominancia de Simpson (D) indica la probabilidad de que dos individuos seleccionados al azar de una comunidad sean de la misma especie, de manera que su valor es afectado por el número de individuos de las que son más abundantes; se considera como una de las medidas de diversidad más robustas (Magurran, 2004). Para poblaciones finitas se calcula con la siguiente fórmula:

$$D = \sum \frac{n_i[n_i - 1]}{N[N - 1]}$$

donde n_i es el número de individuos de la i -ésima especie y N es el número total de individuos.

La diversidad beta entre los tipos de vegetación se determinó con el índice de Jaccard, el cual utiliza datos de presencia y ausencia de las especies; este índice indica la proporción de las que son compartidas entre ambas muestras. La fórmula para calcularlo es:

$$C_j = \frac{j}{a + b + j}$$

en donde j se refiere al número de especies presentes en ambos sitios, a es el número de éstas que se presentan únicamente en la muestra 1 y b es la cantidad de especies exclusivas de la otra muestra. La diversidad beta también fue calculada con el índice de Bray y Curtis, donde la similitud entre dos parcelas se mide a partir de la presencia y abundancia de las especies y cuyo cálculo se obtiene a partir de la siguiente fórmula (Magurran, 2004):

$$C_N = \frac{2jN}{(N_a + N_b)}$$

donde N_a y N_b indican el número de individuos en el sitio a y b, respectivamente, mientras que $2jN$ se refiere a la suma de las abundancias más bajas de las especies encontradas en ambos sitios. De acuerdo con Magurran (2004), el intervalo de valores de ambos índices varía de 0 (no hay especies compartidas) a 1 (ambos sitios tienen la misma composición de especies). Todos los índices de diversidad se obtuvieron con el programa Estimates versión 7.5.2 (Colwell, 2005). Finalmente, para determinar a cuál de los cuatro modelos de abundancia (vara quebrada, log normal, log serie y serie geométrica) se ajustaban las curvas de dominancia, se utilizó el software PAST versión 1.97 (Hammer *et al.*, 2001). Este programa calcula la probabilidad de ajuste a cada modelo por medio de una prueba de X^2 , para esto se requirieron datos de densidad de las especies encontradas en cada bosque.

1.4 Resultados

La vegetación del Cerro El Águila presenta distintas especies dominantes, debido a esto se reconocieron fisonómicamente a cinco tipos de vegetación: bosque tropical caducifolio, bosque de *Quercus deserticola* Trel., bosque de *Q. castanea* Née-*Q. obtusata* Bonpl., bosque de *Q. rugosa* Née y bosque mixto de *Q. laurina* Bonpl.-*Q. rugosa*-*Pinus pseudostrobus* Lindl. La flora censada comprende 46 especies leñosas, incluidas en 33 géneros y 21 familias. Fagaceae y Asteraceae destacan como los taxones con mayor número de especies (siete cada una), seguidas por Pinaceae y Fabaceae (con cuatro cada una), mientras que los géneros más relevantes al respecto son *Pinus* y *Quercus*. Ninguna de las especies censadas se localizó en los cinco tipos de vegetación, pero lo anterior sí acontece para el género *Quercus* y las familias Asteraceae y Fagaceae (Apéndice 1). El bosque tropical caducifolio comparte con el de *Q. deserticola* a 15 de sus 23 especies y 12 de ellas son exclusivas de ambos tipos de vegetación. Los otros tres bosques de encino contienen de manera exclusiva un total de 21 especies (Apéndice 1).

Las especies con mayor VI son distintas entre los tipos de vegetación (Fig. 1.2, Tabla 1.1). Sin embargo, algunas son importantes en bosques adyacentes, por ejemplo, en el bosque tropical caducifolio *Ipomoea murucoides* Roem. & Schult. (VI de 22.1) y *Forestiera phillyreoides* (Benth.) Torr. (VI = 14) son las más importantes y en el bosque de *Q. deserticola* ocupan la segunda y tercera posición (VI de 13.6 y 10.6, respectivamente). Esta última especie dominante, es la tercera más importante en el bosque de *Q. castanea*-*Q. obtusata* (VI de 8.3). En general la especie con mayor VI en cada comunidad es la que tiene más individuos y mayor área basal (*I. murucoides*, *Q. castanea*, *Q. deserticola* y *Q. rugosa*), excepto en el bosque de encino-pino, ya que *Lippia mexicana* G.L. Nesom es la más abundante, pero ocupa la cuarta posición (Figs. 1.2 y 1.3, Tabla 1.1). Otras especies destacan como elementos importantes debido principalmente a su área basal, por ejemplo *Opuntia atropes* Rose, *Pinus pseudostrobus*, *Q. candicans*, *Q. crassipes* Humb. & Bonpl., *Q. laurina* y *Q. obtusata*. Por otra parte, *Ageratina maireriana* (DC.) R.M. King & H. Rob., *Ceanothus caeruleus* Lag. y *L. mexicana* destacan mayoritariamente por su abundancia (Figs. 1.2 y 1.3, Tabla 1.1).

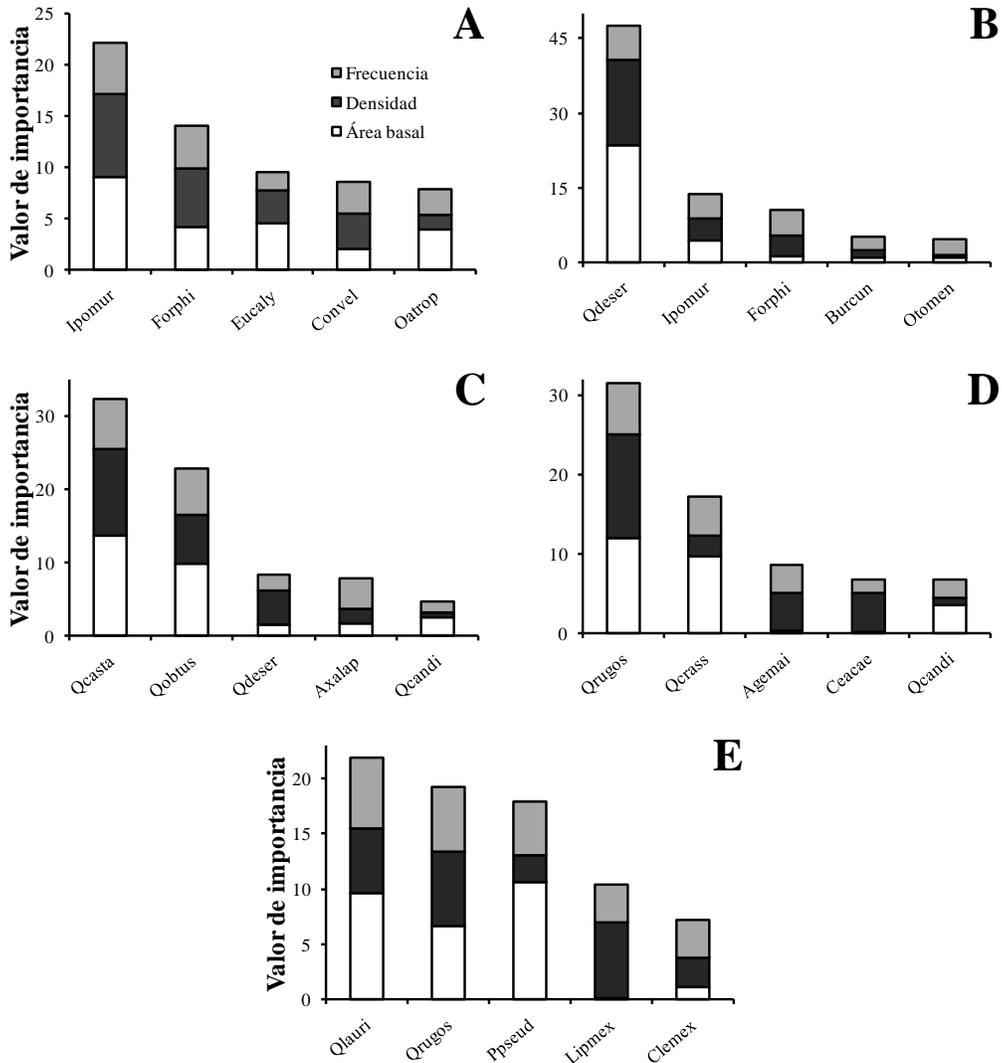


Figura 1.2. Valor de importancia (VI, en una escala de 0 a 100) y sus tres componentes (área basal, densidad y frecuencia) de las cinco especies más importantes en A) bosque tropical caducifolio; B) bosque de *Q. deserticola*; C) bosque de *Q. castanea-Q. obtusata*; D) bosque de *Q. rugosa* y E) bosque de *Quercus-Pinus*. Abreviaturas de las especies: **Agemai** (*Ageratina mairetiana*); **Axalap** (*Arbutus xalapensis*); **Burcun** (*Bursera cuneata*); **Ceaceae** (*Ceanothus caeruleus*); **Clemex** (*Clethra mexicana*); **Convel** (*Condalia velutina*); **Eucaly** (*Euphorbia calyculata*); **Forphi** (*Forestiera phillyreoides*); **Ipomur** (*Ipomoea murucoides*); **Lipmex** (*Lippia mexicana*); **Oatrop** (*Opuntia atropes*); **Otomen** (*O. tomentosa*); **Ppseud** (*Pinus pseudostrabus*); **Qcandi** (*Quercus candicans*); **Qcasta** (*Q. castanea*); **Qcrass** (*Q. crassipes*); **Qdeser** (*Q. deserticola*); **Qlauri** (*Q. laurina*); **Qobtus** (*Q. obtusata*) y **Qrugos** (*Q. rugosa*).

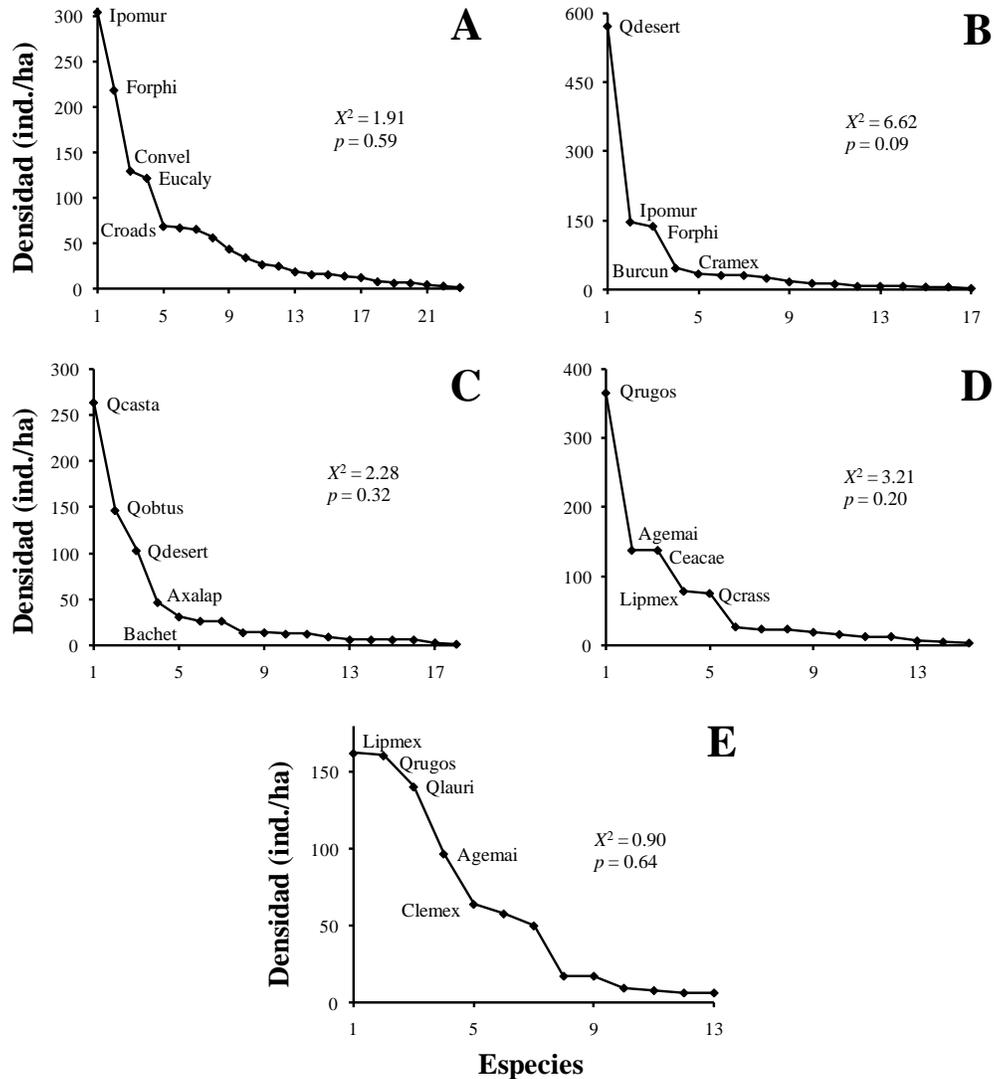


Figura 1.3. Curva de dominancia de los tipos de vegetación del Cerro El Águila utilizando datos de densidad de las especies. A) bosque tropical caducifolio; B) bosque de *Q. deserticola*; C) bosque de *Q. castanea*-*Q. obtusata*; D) bosque de *Q. rugosa* y E) bosque de *Quercus-Pinus*. Abreviaturas de las especies: **Agemai** (*Ageratina mairretiana*); **Axalap** (*Arbutus xalapensis*); **Bachet** (*Baccharis heterophylla*); **Burcun** (*Bursera cuneata*); **Ceacae** (*Ceanothus caeruleus*); **Clemex** (*Clethra mexicana*); **Convel** (*Condalia velutina*); **Cramex** (*Crataegus mexicana*); **Croads** (*Croton adspersus*); **Eucaly** (*Euphorbia calyculata*); **Forphi** (*Forestiera phillyreoides*); **Ipomur** (*Ipomoea murucoides*); **Lipmex** (*Lippia mexicana*); **Qcasta** (*Quercus castanea*); **Qcrass** (*Q. crassipes*); **Qdeser** (*Q. deserticola*) **Qlauri** (*Q. laurina*); **Qobtus** (*Q. obtusata*) y **Qrugos** (*Q. rugosa*).

Tabla 1.1. Valores de importancia de las especies leñosas de los tipos de vegetación reconocidos en el área de estudio. Abreviaturas: AB (área basal, m²/ha), D (densidad, ind./ha), F (frecuencia) y VI (valor de importancia).

Especie	AB	D	F	VI
Bosque tropical caducifolio				
<i>Ipomoea murucoides</i>	4.86	305	16	22.12
<i>Forestiera phillyreoides</i>	2.24	219	13	14.02
<i>Euphorbia calyculata</i>	2.40	122	6	9.57
<i>Condalia velutina</i>	1.08	130	10	8.57
<i>Opuntia atropes</i>	2.08	56	8	7.89
Otras especies (18)	5.17	438	53	37.83
Total	17.83	1269	106	100
Bosque de <i>Q. deserticola</i>				
<i>Quercus deserticola</i>	18.24	570	16	47.61
<i>Ipomoea murucoides</i>	3.42	147	11	13.64
<i>Forestiera phillyreoides</i>	0.92	138	12	10.59
<i>Bursera cuneata</i>	0.84	47	6	5.12
<i>Opuntia tomentosa</i>	0.83	17	7	4.65
Otras especies (12)	1.72	188	24	18.38
Total	25.97	1106	76	100
Bosque de <i>Q. castanea-Q. obtusata</i>				
<i>Quercus castanea</i>	9.89	264	13	32.35
<i>Quercus obtusata</i>	7.17	147	12	22.79
<i>Quercus deserticola</i>	1.14	103	4	8.32
<i>Arbutus xalapensis</i>	1.17	47	8	7.90
<i>Quercus candicans</i>	1.82	13	3	4.65
Otras especies (13)	2.96	164	24	24.00
Total	24.15	738	64	100

Especie	AB	D	F	VI
Bosque de <i>Q. rugosa</i>				
<i>Quercus rugosa</i>	14.62	366	15	31.60
<i>Quercus crassipes</i>	11.76	75	11	17.19
<i>Ageratina maireriana</i>	0.30	138	8	8.63
<i>Ceanothus caeruleus</i>	0.20	138	4	6.79
<i>Quercus candicans</i>	4.33	27	5	6.71
Otras especies (10)	9.17	198	33	29.08
Total	40.39	941	76	100
Bosque de <i>Quercus-Pinus</i>				
<i>Quercus laurina</i>	17.31	141	13	21.84
<i>Quercus rugosa</i>	11.97	161	12	19.24
<i>Pinus pseudostrobus</i>	19.22	58	10	17.97
<i>Lippia mexicana</i>	0.22	163	7	10.35
<i>Clethra mexicana</i>	2.02	64	7	7.23
Otras especies (8)	9.44	211	19	23.36
Total	60.17	797	68	100

Los bosques presentan distintas condiciones ambientales y su distribución varía con la altitud, únicamente el de *Q. deserticola* no se encuentran en las cuatro exposiciones. El bosque tropical caducifolio es una comunidad con un dosel abierto en un 83%, se establece sobre suelos con abundante pedregosidad superficial (42%) y pendientes ligeras (<10°), entre 1,900 y los 2,300 m. A partir de esta última altitud es posible encontrar el bosque de *Q. deserticola* y el de *Q. castanea-Q. obtusata*. El primero de éstos se ubica hasta los 2,400 m en la ladera E y hasta los 2,500 m en la de exposición sur, sobre suelos con 31% de pedregosidad, pendientes moderadas (19°) y con el dosel abierto en un 50%. Por su parte, el bosque de *Q. castanea-Q. obtusata* alcanza la cota de los 2,600 m. La dominancia de las especies de este tipo de vegetación parece diferir con respecto a la exposición, ya que *Q. obtusata* predomina en las localidades orientadas hacia el norte, mientras que *Q. castanea* en las orientadas hacia el sur. Este bosque tiene una inclinación del terreno de 18° y una cobertura del dosel del 51%. Estos valores son semejantes a los del bosque de *Q. deserticola*, pero a diferencia de éste, la pedregosidad superficial es escasa

(7%). En seguida de esta comunidad se establece el de *Q. rugosa*, el cual alcanza la cota altitudinal de 2,700 m en las laderas N y O, mientras que en los sitios de exposición S y E se extiende hasta los 2,800 m, en terrenos moderadamente inclinados (24°), sobre suelos bien desarrollados, con pedregosidad superficial escasa (7%), y con un dosel cerrado en un 50%. En las partes más altas y con pendientes mayores a 24° se establece el bosque mixto de encino-pino, en el que *Pinus* tiende a ser más abundante en las laderas N y O, el terreno presenta poca pedregosidad superficial (5%) y a diferencia de las otras coberturas, posee un dosel más cerrado (71%). El perfil del bosque de *Q. castanea*-*Q. obtusata* se muestra en la figura 1.4.

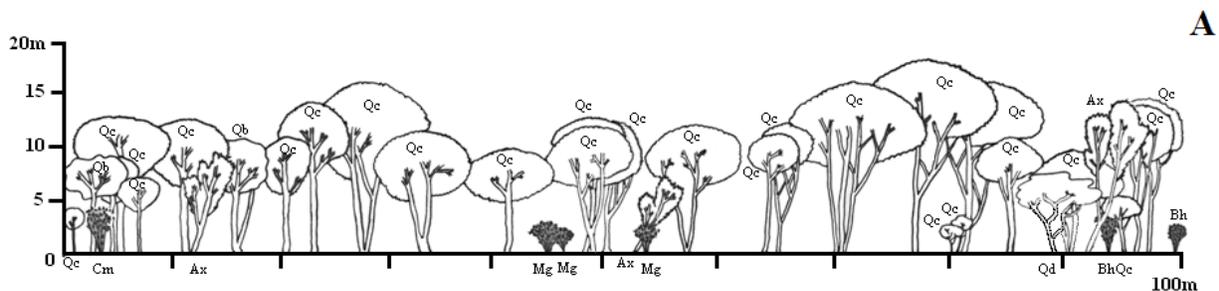


Figura 1.4. Perfil esquemático del bosque de *Q. castanea*-*Q. obtusata*. Abreviaturas de las especies: **Ax** (*A. xalapensis*), **Bh** (*Baccharis heterophylla*), **Cm** (*Crataegus mexicana*), **Mg** (*Montanoa grandiflora*), **Qc** (*Q. castanea*), **Qb** (*Q. obtusata*) y **Qd** (*Q. deserticola*).

La riqueza de especies difiere entre los distintos bosques, ya que es mayor en el bosque tropical caducifolio (23 especies) y disminuye gradualmente hasta llegar a 13 especies en el bosque establecido a mayor altitud (Tabla 1.2). El índice α -Fisher revela un patrón semejante al de la riqueza de especies, ya que la diversidad es mayor en el bosque tropical caducifolio (5.42) y menor en el de *Quercus-Pinus* (2.71). Por su parte, el índice de dominancia de Simpson muestra que el bosque de *Q. deserticola* es una comunidad fuertemente dominada (0.45) y que la más equitativa es el bosque caducifolio (0.12). Las curvas de dominancia confirmaron que el de *Q. deserticola* es el más dominado seguido por el de *Q. rugosa*, también revelaron una clara diferencia con respecto a la densidad de la primera especie con el resto de plantas con las que cohabitan, y esto es particularmente evidente en los bosques mencionados anteriormente (Fig. 1.3, Tabla 1.2). La prueba de chi-cuadrada (X^2) reveló que todas las curvas se ajustaron a una distribución tipo log normal.

Tabla 1.2. Atributos de diversidad y estructura de los tipos de vegetación del Cerro El Águila, Michoacán. El error estándar de la media se muestra en paréntesis, los valores más altos se resaltan en negritas y los más bajos se subrayan. Abreviaturas de los bosques: Tropical caducifolio (TC), *Quercus deserticola* (QD), *Q. castanea-Q. obtusata* (CO), *Q. rugosa* (QR) y *Quercus-Pinus* (QP).

	TC	QD	CO	QR	QP
DIVERSIDAD					
Número de especies	23	17	18	15	<u>13</u>
α -Fisher	5.42	3.43	4	3.12	<u>2.71</u>
Simpson	<u>0.12</u>	0.45	0.24	0.29	0.18
ESTRUCTURA					
Área basal (m ² /ha)	<u>17.83</u> (1.51)	25.97 (3.11)	24.15 (1.61)	40.39 (6.68)	60.17 (4.28)
Densidad (ind./ha)	1,269 (98)	1,106 (111)	<u>738</u> (98)	941 (128)	797 (134)
Altura máxima (m)	7.04 (0.47)	<u>6.84</u> (0.38)	14.01 (0.94)	18.86 (0.91)	29.56 (1.57)
Altura promedio (m)	<u>4.11</u> (0.13)	4.76 (0.24)	9.07 (0.55)	11.37 (0.7)	16.89 (1.56)

Los índices usados para estimar la diversidad beta entre los tipos de vegetación en la zona de estudio indican un alto recambio de especies (Tabla 1.3), ya que en ambos predominan los valores bajos de similitud, e incluso hay parejas de bosques que presentan una composición florística completamente distinta (valor de cero). En esta tabla se observa que con Jaccard los bosques más similares son el tropical caducifolio y el de *Q. deserticola* (0.60), una tendencia que en general se conserva con el índice de Bray-Curtis, ya que la complementaridad entre ambas comunidades es la segunda más baja (0.39) y únicamente la pareja de *Q. rugosa* y *Quercus-Pinus* posee una mayor similitud (0.48).

Tabla 1.3. Diversidad beta de los cinco bosques del sitio de estudio. Los valores de similitud más altos se muestran en negritas. Índice de Jaccard (extremo superior derecho) y Bray-Curtis (extremo inferior izquierdo).

Tipo de vegetación	TC	QD	CO	QR	QP
Tropical Caducifolio (TC)	*	0.60	0.11	0.03	0
<i>Quercus deserticola</i> (QD)	0.39	*	0.17	0	0
<i>Q. castanea-Q. obtusata</i> (CO)	0.10	0.11	*	0.44	0.24
<i>Q. rugosa</i> (QR)	0.01	0	0.17	*	0.47
<i>Quercus-Pinus</i> (QP)	0	0	0.09	0.48	*

La densidad de individuos tiende a disminuir conforme se incrementa la altitud, ya que va de 1,269 ind./ha (± 98 E. E.) en el bosque tropical caducifolio a 797 ind./ha (± 134 E. E.) en el bosque mixto (Tabla 1.2). Con respecto a los valores de área basal, altura promedio y máxima, acontece una tendencia en sentido contrario. Por ejemplo, el área basal del bosque tropical caducifolio es de 17.83 (± 1.51 E. E.) m²/ha y aumenta a 60.17 (± 4.28 E. E.) m²/ha en el de encino-pino. Las especies más altas y con los troncos más gruesos en los dos tipos de vegetación ubicados a menor altitud son *Bursera cuneata* (Schltdl.) Engl., *Euphorbia calyculata* Kunth, *I. murucoides* y *Q. deserticola*. En el bosque de *Q. castanea-Q. obtusata* destacan estas especies junto con *Q. candicans* (>20 m) y *P. leiophylla* Schiede ex Schltdl. & Cham. (>9.5 m). En el bosque de *Q. rugosa* las de mayor altura son *P. pseudostrobus*, *Q. candicans*, *Q. crassipes* y *Q. laurina* (>20 m). Debido a que la mayoría de sus individuos son altos y con troncos muy gruesos, *P. pseudostrobus* y *Q. laurina* sobresalen en el tipo de vegetación ubicado a mayor altitud (>35 cm d.a.p. y >20 m altura).

La mayoría de los individuos de cuatro de las cinco comunidades tuvieron troncos delgados, de esta manera, la estructura diamétrica del bosque tropical caducifolio es dominada en un 73% por plantas con tallos menores a 10 cm de d.a.p. (Fig. 1.5). En el bosque de *Q. deserticola* se presenta algo similar (42%), pero un porcentaje importante de los individuos (26%) se encuentran en la clase diamétrica que va de 10 a 15 cm. En el tipo de vegetación dominado por *Q. castanea-Q. obtusata* la estructura diamétrica se compone principalmente por individuos ubicados en las categorías intermedias (el 63.1% de ellos es de 5 a 20 cm; Fig. 1.5).

En las comunidades de *Q. rugosa* y de encino-pino abundan los individuos con troncos menores de 5 cm d.a.p. (34 y 43%, respectivamente), sin embargo, en este último bosque destaca el hecho de que casi el 10% de sus individuos tienen más de 50 cm de d.a.p. (Fig. 1.5).

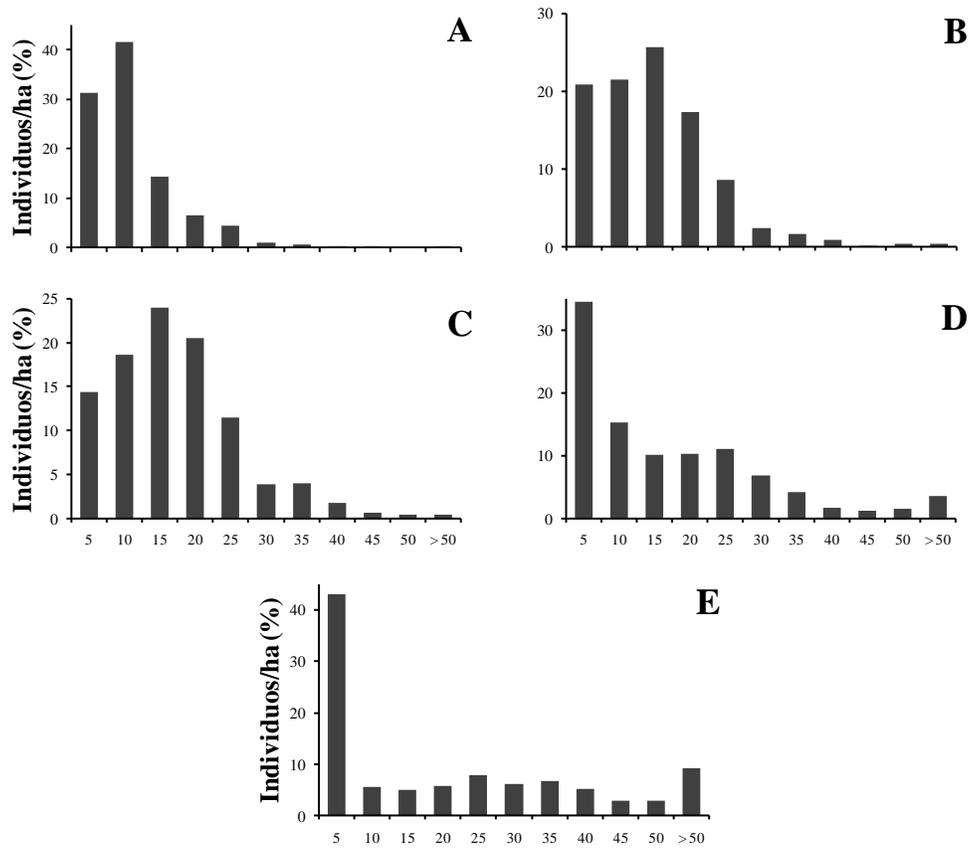


Figura 1.5. Estructura diamétrica de las plantas leñosas del Cerro El Águila. A) bosque tropical caducifolio; B) bosque de *Q. deserticola*; C) bosque de *Q. castanea-Q. obtusata*; D) bosque de *Q. rugosa* y E) bosque de *Quercus-Pinus*.

1.5 Discusión

La composición de especies dominantes de las cinco comunidades del Cerro El Águila es similar a la de otros bosques de México, en especial a los que se encuentran en el estado de Michoacán. Por ejemplo, *Alnus jorullensis* Kunth, *Arbutus xalapensis* Kunth, *Clethra mexicana* DC., *F. phillyreoides*, *I. murucoides*, *P. pseudostrobus*, *Q. deserticola*, *Q. candicans*, *Q. castanea*, *Q. laurina*, *Q. obtusata* y *Q. rugosa*, también han sido mencionadas como elementos dominantes en otros bosques michoacanos (Labat, 1988; Espejo-Serna *et al.*, 1992; Soto-Núñez y Vázquez-García, 1993; Madrigal, 1994; Labat, 1995; Bello y Madrigal, 1996; Pérez-Calix, 1996; Giménez de Azcárate *et al.*, 2003; Cué-Bär *et al.*, 2006). Estos resultados son de esperarse al menos en el caso de *Quercus*, ya que las últimas cinco especies han sido mencionadas por Valencia (2004) como elementos con una distribución amplia en México.

El bosque tropical caducifolio (selva baja caducifolia *sensu* Miranda y Hernández X., 1963) en el sitio de estudio tiene una gran abundancia de individuos de porte arbustivo y áreas con diferentes grados de fragmentación. Lo anterior podría ser asociado con el alto grado de perturbación antropogénica que se observa en el área. Esto probablemente repercute en que tenga una estructura y diversidad con valores más bajos a los reportados en otros estudios (Lott *et al.*, 1987; Gallardo-Cruz *et al.*, 2005; Pineda-García *et al.*, 2007) y a los que Trejo (1998) considera los de una selva baja caducifolia “típica” de México. Por ejemplo, la densidad de individuos (1,269 ind./ha) es menor al valor “promedio” nacional que es de 3,600 ind./ha (± 800 de desviación estándar), el área basal (17.83 m²/ha) también es menor a los 56 (± 18) m²/ha reportados por esta autora. Aún cuando en el presente trabajo se muestreó un área más grande (0.64 ha), los resultados indican que los valores de diversidad (riqueza = 23 especies; dominancia = 0.12; y α -Fisher = 5.42), son menores a los de otros sitios de bosque caducifolio. Por ejemplo, Gallardo-Cruz *et al.* (2005), registran 145 especies leñosas en Nizanda, Oaxaca, además mencionan que la dominancia es de 0.09 y el valor del índice α -Fisher fue de 9.47; en tanto que Lott *et al.* (1987) encontraron 176 especies de leñosas ≥ 2.5 cm d.a.p. en la región de Chamela, Jalisco. En los estudios anteriores el área de muestreo fue de 0.3 ha. Por su parte, Trejo y Dirzo (2002), registran valores de dominancia de 0.02 a 0.1 y una riqueza de 22 a 90 especies ≥ 2.5 cm d.a.p. en 0.1 ha para varios sitios con bosque tropical caducifolio en México.

En estudios sobre gradientes altitudinales (Lieberman *et al.*, 1996; Vázquez y Givnish, 1998; Gould *et al.*, 2006), se ha observado que la altitud tiene un efecto sobre la riqueza de

especies y los valores de área basal y de altura. El bosque tropical caducifolio en el presente trabajo (1,900 a 2,300 m s.n.m.) se encuentra cerca del límite superior altitudinal de su distribución en México, por lo tanto, es probable que el mismo efecto pueda explicar los valores bajos de estructura ya mencionados. Sin embargo, en cerro Zináparo, Michoacán (2,020 m s. n. m.), Trejo (1998) registra valores de área basal, densidad y riqueza mayores a los obtenidos para el Cerro El Águila. Los únicos sitios que coinciden con los valores de estructura de este cerro son los fragmentos de vegetación secundaria que estudió Labat (1995), quien registra un área basal de 15.49-15.85 m²/ha para la vegetación tropical del NO de Michoacán (1,500 a 2,000 m s.n.m), con 1,050 a 1,664 ind./ha, aunque su riqueza fue ligeramente mayor (32 a 35 especies).

Estos resultados refuerzan la idea de que la baja diversidad de plantas leñosas y de los atributos de estructura del bosque tropical caducifolio del área de estudio son resultado, en mayor medida, de la perturbación. Lo anterior queda constatado porque se encontraron evidencias de troncos cortados, pastoreo por ganado caprino y vacuno, zonas de cultivo (aguacate, haba o maíz), veredas, incendios y resinación de árboles. Además de los atributos de estructura y diversidad, la composición de especies también refleja esos efectos de la perturbación, ya que la lista florística de la zona de estudio la componen especies típicas de lo que McVaugh y Rzedowski (1966), Labat (1988) y Rzedowski (1988), denominan como “matorral subtropical”: *Acacia pennatula* (Schltdl. & Cham.) Benth., *A. farnesiana* (L.) Willd., *Eysenhardtia polystachya* (Ort.) Sarg., *I. murucoides* y *Tecoma stans* (L.) Juss. ex Kunth. Labat (1988) y Rzedowski (1988) al discutir sobre las afinidades florísticas de este matorral concluyen que podría clasificarse como un estadio sucesional relativamente estable de un bosque tropical caducifolio.

El bosque de *Q. deserticola* es fisonómicamente diferente al bosque tropical caducifolio, sin embargo, resalta el hecho de que ambos son estructuralmente parecidos y su diferencia más importante es su especie más dominante (Tabla 1.1 y 1.2). Lo anterior sucede porque ambos tienen una composición similar, lo cual permite sugerir que este bosque es un estado transicional entre la vegetación tropical (bosque tropical caducifolio) y los bosques templados con distintas combinaciones de especies dominantes de encinos y/o pinos. Dado que el bosque de *Q. deserticola* se localiza en el límite altitudinal inferior de estas comunidades en las áreas montañosas de la Faja Volcánica Transmexicana, es posible mencionar nuevamente un efecto de la altitud sobre la composición y estructura de la vegetación (Lieberman *et al.*, 1996; Vázquez y Givnish, 1998; Gould *et al.*, 2006). Labat (1995) también registra este tipo de transición en la

depresión del río Lerma. Además, señala que *Q. deserticola* y *Q. laeta* Liebm. son poco abundantes o ausentes en bosques con una sucesión más avanzada y que la primera especie se adapta bien en zonas abiertas y con fuerte explotación antrópica, gracias a su gran capacidad de regeneración por rebrotes. Este autor también menciona como evidencia de lo anterior que la mayoría de los individuos de sus sitios de estudio se ramificaban a baja altura o a nivel del suelo, esto mismo también se observa en varias zonas del Cerro El Águila.

Los bosques que se asientan en el sitio de trabajo y que son dominados por individuos del género *Quercus* tienen valores de área basal, densidad, altura y riqueza semejantes a otros bosques templados de México. Los valores de área basal obtenidos en el presente estudio fluctúan entre los 24.15 y 60.17 m²/ha, en tanto que los citados en el Apéndice 2 están entre 17.3 y 67 m²/ha. En el caso de la densidad de individuos del Cerro El Águila (738-1,106 ind./ha), es similar (614 a 1,246 ind./ha) a la de las localidades estudiadas por Labat (1995), González-Tagle *et al.* (2008) y Martínez-Cruz *et al.* (2009); sin embargo, Ramírez-Marcial *et al.* (2001) y Encina-Domínguez *et al.* (2009) estiman densidades mayores (1,582-2,717 ind./ha). Por otra parte, aunque las alturas son muy variables, la mayoría coincide en que el dosel superior presenta alturas mayores de 20 m (Sánchez-Córdova y Chacón-Sotelo, 1986; Madrigal, 1994) y algunos otros estiman una altura promedio de 8.1 m (González-Tagle *et al.*, 2008); el bosque de *Q. deserticola* es el único que presenta alturas inferiores (4.7 y 6.8 m) a las de los estudios mencionados. Con respecto a la cantidad de especies, en El Águila varía de 13 a 18 (0.64 ha) y agrupando a los cuatro tipos de bosque es de 28 especies (2.56 ha). Las cifras al respecto del Apéndice 2 tienen como límite inferior 7 especies, con un máximo de 27. El único estudio discordante es el de Encina-Domínguez *et al.* (2007), quienes registraron 68 especies en 3.3 ha. Esta diferencia podría atribuirse a que su criterio de inclusión de los individuos muestreados fue su altura (mayores de 1.3 m) y por lo tanto, es probable que varios de ellos tuvieran valores menores a los 2.5 cm d.a.p considerados en el presente estudio.

Los resultados indican que dentro de cada bosque existe una baja diversidad alfa (Tabla 1.2). En el caso de el bosque tropical caducifolio y para el bosque de *Q. deserticola*, esta situación puede atribuirse a un efecto de las actividades antropogénicas, que de alguna manera han restringido el establecimiento de ciertas especies. En el caso de las otras tres comunidades, estos resultados son de esperarse, ya que González-Elizondo *et al.* (1993) y Martínez-Cruz *et al.* (2009) mencionan valores de diversidad semejantes a los de este estudio en los bosques

templados de Durango y Guanajuato. Además, Rzedowski (1988) y Challenger (1998) señalan que en este tipo de vegetación la mayor diversidad se encuentra en su componente herbáceo, mientras que el presente trabajo se restringió a las especies leñosas.

Con respecto a los valores de diversidad beta, se pueden distinguir dos grupos (Tabla 1.3), uno de ellos es conformado por el bosque tropical caducifolio y el de *Q. deserticola*, los cuales tienen un valor alto del índice de Jaccard (0.6) y especies primordialmente de afinidad tropical (Labat, 1988; Rzedowski, 1988). El segundo conjunto de bosques son similares entre sí en una proporción menor al 50%. Lo anterior coincide con los valores de los índices de diversidad obtenidos para los encinares de la sierra de Santa Rosa (Martínez-Cruz *et al.*, 2009) y de Zapalinamé (Encina-Domínguez *et al.*, 2007), donde se señalan valores de 0.03-0.31 (Bray-Curtis) y de 0.49 (Jaccard), respectivamente. El hecho de que el Cerro El Águila tenga una alta diversidad beta tiene implicaciones importantes dentro de los planes de conservación, ya que involucraría que se deben de considerar muchos de fragmentos de vegetación con el fin de conservar la mayor cantidad de especies posible.

Todos los sitios mostraron una curva de abundancia de tipo Log normal (Fig. 1.3). Magurran (2004) menciona que este modelo es indicativo de comunidades complejas, en las cuales las abundancias son reguladas por procesos estocásticos. Debido a que muchos ensamblajes naturales son típicamente log-normales, cualquier desviación de este patrón es considerado indicativo de perturbación. Esta autora también indica que el modelo no es sensible a los cambios en la riqueza de especies y que puede ser muy similar al modelo de la serie logarítmica. Además, en el caso del bosque tropical caducifolio del sitio de estudio, se mencionó previamente que su estructura podría ser explicada, en parte, por la perturbación humana y entonces se esperaría que no conformara una curva de tipo log-normal, lo que contradice uno de los supuestos del modelo. Sin desmerecer este tipo de curvas, su significado biológico está en debate y faltan más datos y discusiones teóricas para clarificarlo. Sin embargo, tienen una gran utilidad porque la pendiente de la curva indica qué tan dominantes pueden ser las especies y consecuentemente, el grado de equidad de la comunidad. En el caso de los bosques de *Q. deserticola* y de *Q. rugosa*, las pendientes muestran que ambos son fuertemente dominados por una sola especie (Fig. 1.3) y la baja equidad fue confirmada por el índice de Simpson (Tabla 1.2).

Entre las formas de crecimiento leñosas, en el bosque tropical caducifolio abundan los individuos con troncos delgados, lo cual es común en este tipo de vegetación (Miranda y

Hernández X., 1963; Rzedowski, 1988; Challenger, 1998). En los bosques de *Q. deserticola* y de *Q. castanea-Q. obtusata* es notable la abundancia de individuos con diámetros del tronco ubicados en las categorías intermedias, de lo cual es responsable *Q. deserticola*, que además de ser muy abundante, tiene troncos comprendidos entre los 5 y 20 cm. En el caso del segundo tipo de vegetación sus especies dominantes son muy abundantes y también poseen en su mayoría troncos mayores a 10 cm, una característica que también presentan *Arbutus xalapensis*, *Alnus jorullensis* y *Q. deserticola*. En el caso del bosque de *Q. rugosa* y de *Quercus-Pinus*, la mayor proporción de troncos de diámetros menores a 5 cm se relaciona a la gran densidad de individuos de *Ageratina mairiana*, *Ceanothus caeruleus* y *Lippia mexicana*, y la considerable proporción de troncos mayores a 50 cm pertenecen a *Q. candicans*, *Q. crassipes*, *Q. laurina* y *Pinus* (excepto *P. leiophylla*). Estos datos indican que la vegetación de este cerro tiene un buen potencial de regeneración.

En el Apéndice 2 se pone en evidencia que existe poca información sobre la estructura cuantitativa de los bosques de pino y encino en México, además de que algunos de esos estudios no aportan datos completos y consideran metodologías diferentes, lo cual impide hacer comparaciones más precisas. Si se considera la importancia ecológica, económica y amplia distribución a nivel nacional de este tipo de bosques, lo anterior apunta a que la información disponible no es suficiente y por lo tanto debería dirigirse más atención hacia su estudio.

En un contexto local, la vegetación que rodea a la ciudad de Morelia está en riesgo de desaparecer. López-Granados (2006) estima que esta ciudad tiene una clara tendencia a incrementar su área, de hecho, ha crecido un 313% en los últimos 34 años; para el caso de los bosques cerrados la tendencia es opuesta. Lo anterior aunado a que el Cerro El Águila contiene extensas áreas de vegetación y que los resultados aquí presentados indican que tiene un buen estado de conservación, sería deseable que en el corto plazo contara con un plan de ordenamiento para un mejor aprovechamiento y conservación de sus recursos vegetales.

CAPÍTULO II.

Efecto de la altitud y la exposición sobre la estructura y diversidad de la vegetación leñosa del Cerro El Águila, Michoacán

Resumen. La altitud y la exposición son dos variables que tienen efecto sobre la vegetación, sin embargo su efecto combinado no ha sido suficientemente explorado. La riqueza de especies se relaciona negativamente con la altitud, pero existe mucha controversia acerca de la forma de esta relación (unimodal, lineal u otra). En el caso de la exposición, algunos autores han encontrado diferencias entre la norte y la sur, mientras que otros no. Por tal motivo, se analiza la estructura, diversidad (alfa y beta) y la composición de especies leñosas a lo largo de cuatro gradientes altitudinales (2,200 a 3,000 m s.n.m), con exposiciones N, S, E y O. Se establecieron 32 sitios (5.1 ha), separados entre sí por 100 m de elevación, en donde se censaron todos los individuos leñosos ≥ 2.5 cm d.a.p. Un total de 51 especies de árboles y arbustos fueron registradas, incluidas en 23 familias. La composición de especies varió de manera gradual con la altitud y no mostró relaciones claras con la altitud. De la misma manera, la riqueza y los valores de estructura de cada ladera variaron con la altitud con tendencias poco evidentes, y el análisis de covarianza no reveló diferencias (excepto en altura promedio y máxima) entre las exposiciones. Sin embargo, al considerar un mayor esfuerzo de muestreo se obtuvieron tendencias más robustas y fueron lineales negativas para la riqueza y densidad, y lineales positivas para el área basal y las alturas. Por su parte, la diversidad beta entre sitios altitudinalmente vecinos no mostró tendencias ni diferencias entre las exposiciones, pero se incrementó con la distancia entre sitios. Por lo tanto, los cambios observados en la estructura composición y diversidad alfa se asociaron principalmente al gradiente altitudinal, mientras que su relación con la exposición de la ladera fue poco evidente.

Palabras clave. Clasificación, diversidad beta, gradientes ambientales, riqueza, ordenación.

2.1 Introducción

El estudio sobre la distribución de las especies a lo largo de gradientes ambientales es fundamental para entender su abundancia y diversidad, así como los factores que regulan estos atributos (Lomolino, 2001). Tradicionalmente los gradientes latitudinales y altitudinales representan variables sustitutas de varios gradientes ambientales que están correlacionados, por lo

que las hipótesis generadas de estos estudios son fuente de un constante debate (Willig *et al.*, 2003). Por ejemplo, a pesar de que existe un amplio consenso de que la riqueza de especies disminuye con la altitud, todavía no se ha encontrado un modelo general que describa adecuadamente esta relación (Rahbek, 1995; Lomolino, 2001; McCoy, 2002). Rahbek (2005) revisó 204 estudios que abordaron este tema y en la mayoría se reporta una tendencia unimodal (*ca.* 50%) y en menor proporción una disminución lineal (*ca.* 25 %). La discrepancia de resultados ha tratado de explicarse por diferencias en el tamaño del área muestreada y la amplitud del gradiente (Rahbek, 1995, 2005; Lomolino, 2001; McCoy, 2002; Grytnes 2003). Este último factor incide de manera importante en que se presente una u otra relación, ya que se ha notado que en gradientes de más de 1,000 m de altitud, la relación más común es de tipo unimodal, mientras que en los de menor intervalo, la tendencia es principalmente lineal (Rahbek, 2005; Nogués-Bravo *et al.*, 2008).

Dado que la riqueza y composición de especies puede diferir con la altitud, es lógico suponer que también podrían variar algunos atributos de estructura y diversidad de la vegetación. De la poca literatura que aborda este tema, se ha encontrado que a medida que aumenta la altitud, el área basal tiende a incrementarse, disminuye la diversidad alfa y que los sitios bajos no sólo son los de mayor riqueza, sino también los que poseen mayor diversidad beta (Vázquez y Givnish, 1998). El tamaño de los árboles no muestra un patrón claro, ya que puede disminuir (Lieberman *et al.*, 1996; Kappelle y van Uffelen, 2006) o no alterarse (Gallardo-Cruz *et al.*, 2009), en la medida que la altitud se incrementa. Finalmente, la densidad no muestra una variación que pueda ser relacionada claramente con la altitud (Lieberman *et al.*, 1996; Vázquez y Givnish, 1998; Kappelle y van Uffelen, 2006; Gallardo-Cruz *et al.*, 2009).

Otra variable que se ha abordado para entender la distribución y riqueza de las especies es la exposición (*e. g.* Nazarian *et al.*, 2004; Badano *et al.*, 2005). Este factor tiene su mayor efecto en latitudes medias y superiores, en las que se presentan diferencias en la cantidad de radiación solar entre las laderas orientadas hacia el ecuador y las orientadas hacia los polos, lo que provoca que las primeras sean más secas y que la vegetación que se establece en ellas sea distinta (Holland y Steyn, 1975; Badano *et al.*, 2005). En particular, Armesto y Martínez (1978) encontraron que la riqueza de especies entre distintas exposiciones es similar, lo que no acontece con la composición y porcentaje de especies caducifolias y perennifolias, especialmente entre

laderas con dirección norte y sur. En el estudio de Olivero y Hix (1998), estas exposiciones también mostraron diferencias en la composición de especies, pero además en su número de taxones. Sin embargo, otros estudios no detectaron contrastes en riqueza, diversidad y estructura entre la vegetación que se establece en la ladera norte y la sur (González-Tagle *et al.*, 2008; Gallardo-Cruz *et al.*, 2009).

En el presente trabajo se evalúa el efecto que la altitud y la exposición (N, S, E y O) tienen sobre la composición, estructura y diversidad de la vegetación leñosa del Cerro El Águila (Michoacán), para responder las siguientes preguntas: ¿La riqueza de especies disminuirá de manera lineal con la altitud? ¿Si el área basal, la densidad, la altura promedio y máxima son afectadas por esta variable como será esta relación? ¿En qué grado varía la composición de la vegetación entre los cuatro gradientes estudiados? ¿La exposición de la pendiente tendrá efecto sobre los atributos de estructura y diversidad?

2.2 Área de estudio

El Cerro El Águila se ubica en los municipios de Morelia y Lagunillas, en el estado de Michoacán, México, entre los 19°32'30"-40'30" N y los 101°16'39"-26'16" O, con una extensión aproximada de 163.2 km² (Fig. 2.1). Este cerro se localiza dentro de la Faja Volcánica Transmexicana, subprovincia Meseta Tarasca (INEGI, 2007) cuyo desarrollo comenzó durante el Terciario Medio (Ferrusquía-Villafranca, 1998). La altitud en la zona de estudio oscila entre los 1,900 y 3,080 m s.n.m. y presenta un paisaje compuesto por planicies, piedemonte bajo, piedemonte medio, piedemonte superior, laderas con pendientes suaves, inclinadas y escarpadas (Bocco *et al.*, 1999). Los suelos son de tipo andosol, acrisol, luvisol, litosol, feozem y vertisol, los cuales están asentados sobre roca ígnea (Bocco *et al.*, 1999). De acuerdo con García (2004), el clima es templado con verano fresco largo subhúmedo (Cb (w₁)(w)), una estación húmeda de junio a septiembre, con promedios anuales de temperatura y precipitación de 17.6°C y 791.6 mm, respectivamente. Los principales tipos de vegetación en el cerro son el bosque tropical caducifolio, bosque de *Quercus* y bosque de *Quercus-Pinus* (Zacarias-Eslava *et al.*, en revisión). La riqueza florística incluye 455 especies agrupadas en 81 familias, en las que sobresalen (Sánchez, 2009): Asteraceae (120 especies), Fabaceae (41), Orchidaceae y Poaceae (ambas con 18).

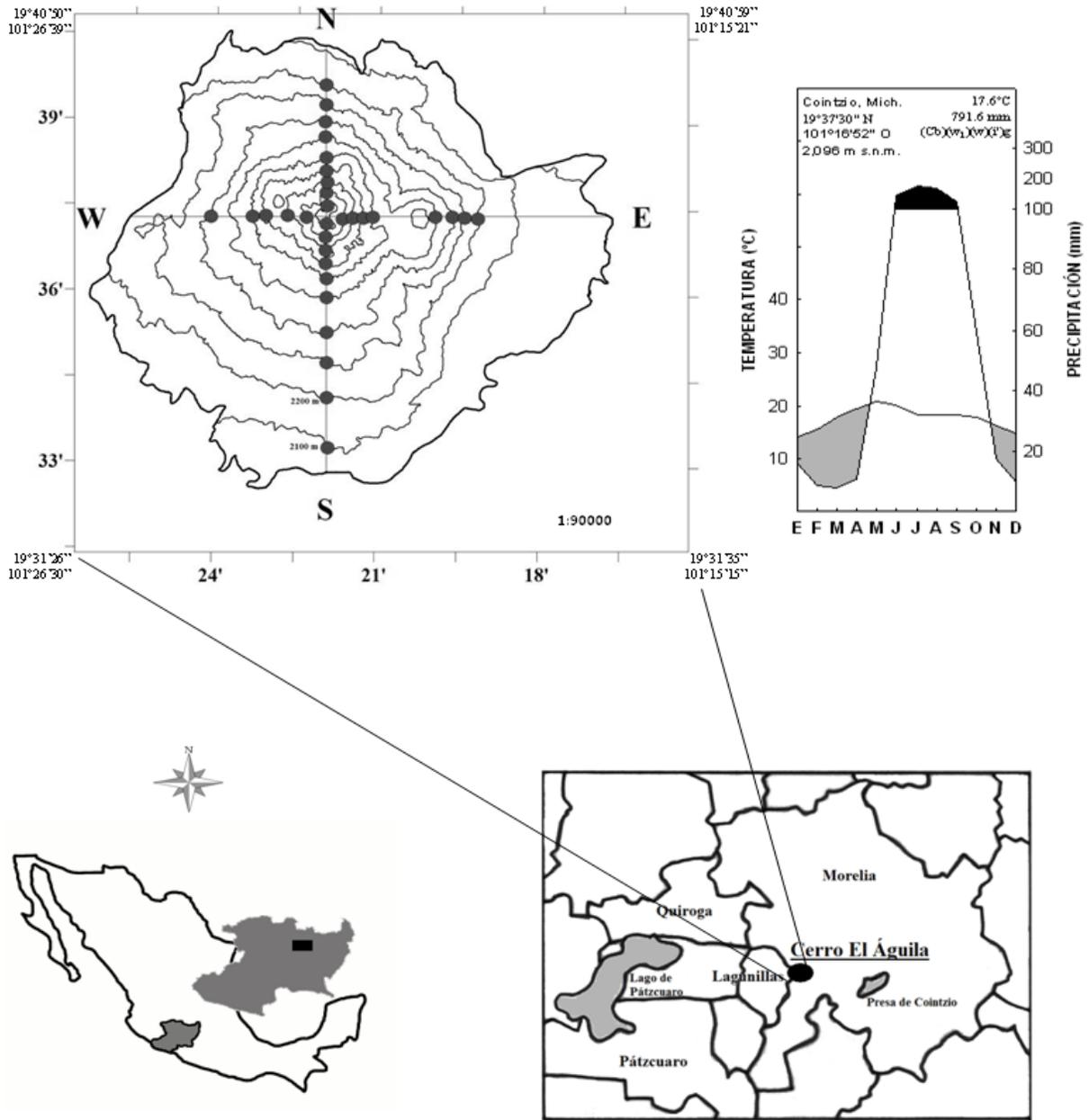


Figura 2.1. Localización del Cerro El Águila, Michoacán, México, se incluye al diagrama ombrotérmico de la estación meteorológica de Cointzio (30 años de registros). Los sitios de estudio se marcan como puntos.

2.3 Métodos

Se distribuyeron 32 sitios de muestreo (0.16 ha cada uno) a lo largo de cuatro gradientes altitudinales (N, S, E y O), establecidos cada 100 m, entre los 2,100 y 3,000 m; el número de sitios fue distinto en cada exposición (Fig. 2.1). En cada sitio se establecieron cuatro parcelas circulares de 400 m², dentro de las cuales se anidó otra de 100 m². Las parcelas fueron distribuidas dentro de la misma cota altitudinal y con una separación mayor a 50 m. En las parcelas de 400 m² se censaron a todos los individuos leñosos ≥ 10 cm de diámetro a 1.3 m de altura con respecto al suelo (d.a.p.), mientras que en las de menor tamaño se censaron a todos los individuos leñosos ≥ 2.5 y < 10 cm d.a.p. Las plantas enraizadas dentro de las parcelas fueron identificadas, se les midió su altura y el d.a.p. En cada parcela se registró la pendiente, la altitud, y se estimó la pedregosidad superficial como el porcentaje de área cubierta por rocas en un transecto de 22.3×2 m.

Para cada sitio se obtuvo la riqueza de especies y se calculó la densidad (ind./ha), el área basal (m²/ha), la frecuencia (número de parcelas en las cuales se presentaba cada especie), la altura promedio (m) y la altura máxima (m). Ésta última se estimó tomando al individuo más alto de cada parcela por sitio y obteniendo el promedio. También se calculó el valor de importancia (VI) de las especies por cada sitio, como:

$$VI = (FR + DR + ABR) / 3$$

donde, FR es la frecuencia relativa, DR es la densidad relativa y ABR es la área basal relativa, (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974; Kent y Coker, 1994).

La diversidad alfa de cada sitio se determinó con el índice α -Fisher y el de Simpson (Magurran, 2004). El primero se calculó como:

$$S = \alpha \ln \frac{1 + N}{\alpha}$$

donde S y N son el número total de especies y el de individuos en la muestra, respectivamente.

El índice de dominancia de Simpson (D) se determinó con:

$$D = \sum \frac{n_i[n_i - 1]}{N[N - 1]}$$

donde n_i es el número de individuos de la i -ésima especie y N es el número total de individuos.

Dado que un mayor esfuerzo de muestreo permite tener estimaciones más robustas de la riqueza, se evaluó este efecto sumando el número de especies de los sitios de una misma altitud pero distintas exposiciones. Sin embargo, debido a que a los 2,200, 2,300, 2,500 y 3,000 m el número de sitios por altitud es distinto, se utilizaron los estimadores de riqueza ACE y Chao1 para evaluar un posible efecto de submuestreo. Todos los índices de diversidad y los estimadores de riqueza, se obtuvieron con el programa Estimates versión 7.5.2 (Colwell, 2005).

La diversidad beta se evaluó de tres maneras: i) entre todos los sitios, ii) entre las cotas altitudinales vecinas, y iii) el promedio entre los que se ubican en una misma altitud. Para esto se utilizó el índice de Jaccard:

$$C_j = \frac{j}{a + b + j}$$

donde j se refiere al número de especies presentes en ambos sitios, a es el número de éstas que se presentan en el sitio 1 y b representa las exclusivas del segundo sitio. La diversidad beta entre todos los sitios también fue calculada con el índice de Bray y Curtis, donde la similitud entre dos parcelas se mide a partir de la presencia y abundancia de las especies y cuyo cálculo se obtiene a partir de la siguiente fórmula (Magurran, 2004):

$$C_N = \frac{2jN}{(N_a + N_b)}$$

donde N_a y N_b indican el número de individuos en el sitio a y b , respectivamente, mientras que $2jN$ se refiere a la suma de las abundancias más bajas de las especies encontradas en ambos sitios.

Para evaluar el efecto de la orientación y la altitud sobre los valores de área basal, densidad, altura (promedio y máxima), diversidad alfa (riqueza, α -Fisher y dominancia) y

diversidad beta entre los sitios de cotas altitudinales vecinas se realizó un análisis de covarianza (ANCOVA) (Zar, 1999). Todos los análisis se efectuaron con el programa estadístico JMP versión 8.0 (SAS, 2008).

Para explorar las relaciones de la composición de especies con la altitud y exposición se utilizaron análisis multivariados (clasificación y ordenación), en ambos casos la matriz principal incluyó al valor de importancia de las 51 especies registradas en los 32 sitios. En el análisis de Clasificación se utilizó la distancia Sorensen como medida de similitud y el promedio entre grupos como método de unión (McCune y Mefford, 1997). El análisis de ordenación se realizó por medio de un Análisis de Correspondencia Canónica (CCA), por lo que la matriz secundaria incluyó tres variables ambientales (altitud, pendiente y pedregosidad). Este tipo de análisis permite analizar, simultáneamente, las variables ambientales con las especies, y es adecuado aún cuando las variables no muestren relaciones de tipo unimodal a gradientes espaciales, con la posibilidad de comprobar la dependencia de las matrices mediante una prueba de Monte Carlo (Ter Braak, 1987). Estos dos análisis se elaboraron con el programa PC-Ord versión 3.17 (McCune y Mefford, 1997).

2.4 Resultados

2.4.1 Composición

En las 5.12 ha se registraron a 23 familias, 37 géneros y 51 especies (Apéndice 3). Las familias con más especies fueron Asteraceae (9), Fagaceae (7), Fabaceae (5) y Pinaceae (4), que en conjunto incluyeron al 48% del total censado. A nivel de género, los más diversos fueron *Quercus* (7 especies) y *Pinus* (4). Únicamente cuatro especies presentaron un intervalo de distribución altitudinal mayor a 400 m: i) *Quercus crassipes* y *Q. rugosa*, quienes se distribuyeron en los cinco sitios con exposición O, ii) *Q. rugosa* y *Pinus pseudostrobus* en seis sitios en el lado N, y iii) *Q. castanea*, también en seis, pero en la ladera S. La composición de especies fue distinta entre los sitios ubicados a menor altitud de aquellos ubicados en pisos altos, y en general tuvieron distintas especies dominantes (Fig. 2.2, Tabla 2.1). La diferenciación florística se observó incluso a nivel de familia, dado que Bignoniaceae, Burseraceae, Cactaceae, Convolvulaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Meliaceae, Oleaceae y Rhamnaceae se encontraron únicamente hacia la base del cerro, mientras que Betulaceae, Clethraceae, Fagaceae, Pinaceae y Verbenaceae se distribuyeron preferentemente en las partes altas.

La figura 2.3A muestra la ordenación de los sitios y los factores ambientales, obtenida mediante el Análisis de Correspondencia Canónica (CCA). El eigenvalor (0.84) del primer eje indica que existe una buena separación entre las comunidades de plantas asociada a los gradientes ambientales. La importancia del primer eje se reafirma con los eigenvalores del segundo y tercer eje (0.32 y 0.09, respectivamente). La inercia (varianza total) fue de 4.245. Las tres variables tuvieron una alta correlación con el eje 1, especialmente la altitud, que lo hizo de manera negativa. La prueba de Monte Carlo indicó que las dos matrices están relacionadas y por lo tanto, los resultados de la ordenación no se deben al azar. El CCA reveló que los sitios ubicados a menos de 2,500 m presentan cierto grado de separación de aquellos ubicados a mayor altitud. Los primeros se correlacionaron principalmente con la pedregosidad superficial, mientras que los otros lo hicieron con la altitud y la pendiente.

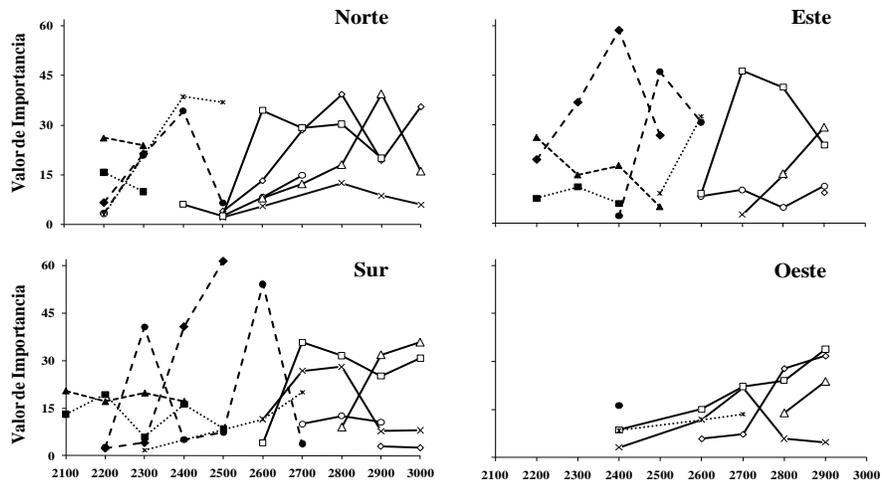


Figura 2.2. Distribución de las especies que tuvieron los valores de importancia más altos en por lo menos tres sitios de los cuatro gradientes estudiados. ○*Ageratina mairretiana*, ▲*Ipomoea murucoides*, ●*Quercus castanea*, ×*Q. crassipes*, ◆*Q. deserticola*, Δ*Q. laurina*, **Q. obtusata*, □*Q. rugosa*, ■*Forestiera phillyreoides*, ◇*Pinus pseudostrobus*.

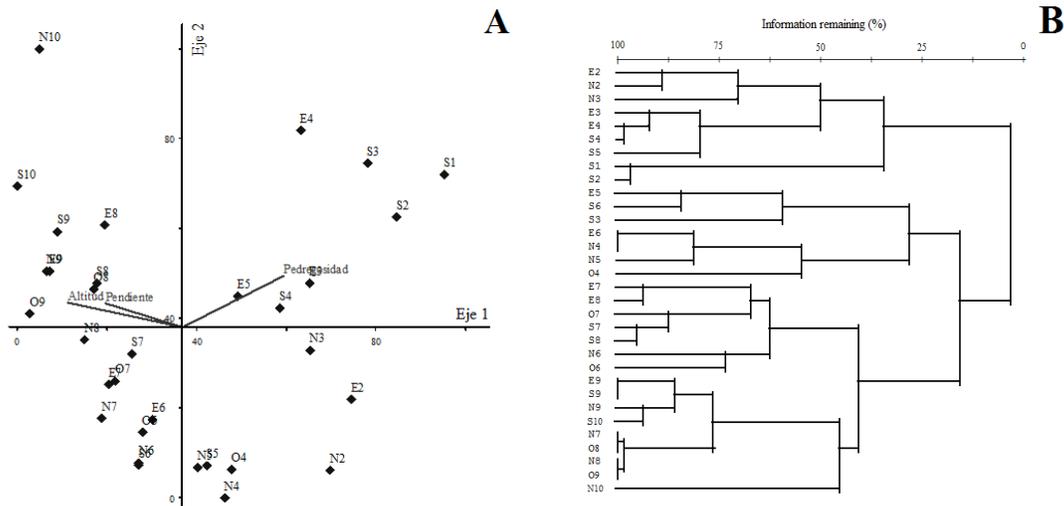


Figura 2.3. Análisis multivariado de los 32 sitios con los valores de importancia de las 52 especies encontradas en el Cerro El Águila. A) ordenación por medio de un análisis de Correspondencia Canónico (CCA). B) análisis de clasificación utilizando el índice de Sorensen como medida de distancia y promedio entre grupos como método de unión. En los sitios la letra (N, S, E y O) indica su exposición y el número su altitud (1=2,100, 2=2,200, y así sucesivamente).

Tabla 2.1. Valor de importancia (VI) de las tres especies más importantes de cada sitio, y su total acumulado (T. A.) obtenido de la suma de esos tres valores. Se muestra en negritas a las especies que se presentaron dentro de las tres más dominantes en por lo menos tres sitios ubicados en la misma cota altitudinal.

Sitio	Especie 1	VI	Especie 2	VI	Especie 3	VI	T. A.
S1	<i>Ipomoea murucoides</i>	20.46	<i>Euphorbia calyculata</i>	18.27	<i>Forestiera phillyreoides</i>	13.13	51.86
N2	<i>Ipomoea murucoides</i>	26.17	<i>Forestiera phillyreoides</i>	15.68	<i>Condalia velutina</i>	12.39	54.23
S2	<i>Forestiera phillyreoides</i>	19.36	<i>Opuntia atropes</i>	17.50	<i>Euphorbia calyculata</i>	17.39	54.26
E2	<i>Ipomoea murucoides</i>	26.10	<i>Quercus deserticola</i>	19.37	<i>Condalia velutina</i>	13.72	59.19
N3	<i>Ipomoea murucoides</i>	23.90	<i>Quercus deserticola</i>	21.26	<i>Quercus castanea</i>	20.90	66.05
S3	<i>Quercus castanea</i>	40.64	<i>Ipomoea murucoides</i>	19.78	<i>Bursera cuneata</i>	7.96	68.38
E3	<i>Quercus deserticola</i>	36.74	<i>Ipomoea murucoides</i>	14.67	<i>Bursera cuneata</i>	12.42	63.83
N4	<i>Quercus obtusata</i>	38.58	<i>Quercus castanea</i>	34.27	<i>Arbutus xalapensis</i>	14.08	86.93
S4	<i>Quercus deserticola</i>	40.84	<i>Ipomoea murucoides</i>	17.18	<i>Forestiera phillyreoides</i>	16.20	74.22
E4	<i>Quercus deserticola</i>	58.62	<i>Ipomoea murucoides</i>	17.55	<i>Opuntia tomentosa</i>	7.32	83.50
O4	<i>Baccharis heterophylla</i>	23.84	<i>Pinus leiophylla</i>	17.01	<i>Quercus castanea</i>	16.23	57.09
N5	<i>Quercus obtusata</i>	36.90	<i>Arbutus xalapensis</i>	12.48	<i>Pinus leiophylla</i>	10.46	59.85
S5	<i>Quercus deserticola</i>	61.52	<i>Montanoa grandiflora</i>	15.17	<i>Forestiera phillyreoides</i>	8.54	85.24
E5	<i>Quercus castanea</i>	46.07	<i>Quercus deserticola</i>	26.70	<i>Arbutus xalapensis</i>	10.29	83.06

Sitio	Especie 1	VI	Especie 2	VI	Especie 3	VI	T. A.
N6	<i>Quercus rugosa</i>	34.45	<i>Quercus candicans</i>	18.91	<i>Pinus pseudostrobus</i>	13.11	66.46
S6	<i>Quercus castanea</i>	54.15	<i>Alnus jorullensis</i>	12.18	<i>Quercus obtusata</i>	11.56	77.88
E6	<i>Quercus obtusata</i>	32.50	<i>Quercus castanea</i>	30.74	<i>Quercus candicans</i>	13.36	76.60
O6	<i>Quercus candicans</i>	26.07	<i>Quercus rugosa</i>	15.09	<i>Quercus crassipes</i>	11.81	52.97
N7	<i>Quercus rugosa</i>	29.20	<i>Pinus pseudostrobus</i>	28.44	<i>Ageratina mairetiana</i>	14.81	72.46
S7	<i>Quercus rugosa</i>	35.82	<i>Quercus crassipes</i>	26.82	<i>Quercus obtusata</i>	20.06	82.69
E7	<i>Quercus rugosa</i>	46.35	<i>Ceanothus caeruleus</i>	16.16	<i>Ageratina mairetiana</i>	10.17	72.69
O7	<i>Quercus rugosa</i>	22.17	<i>Quercus crassipes</i>	21.84	<i>Ageratina mairetiana</i>	21.73	65.74
N8	<i>Pinus pseudostrobus</i>	39.28	<i>Quercus rugosa</i>	30.29	<i>Quercus laurina</i>	17.98	87.55
S8	<i>Quercus rugosa</i>	31.61	<i>Quercus crassipes</i>	28.10	<i>Lippia mexicana</i>	12.95	72.66
E8	<i>Quercus rugosa</i>	41.40	<i>Quercus laurina</i>	15.12	<i>Quercus crassipes</i>	14.43	70.95
O8	<i>Pinus pseudostrobus</i>	27.88	<i>Quercus rugosa</i>	24.09	<i>Quercus laurina</i>	13.96	65.93
N9	<i>Quercus laurina</i>	39.45	<i>Quercus rugosa</i>	20.01	<i>Pinus pseudostrobus</i>	19.27	78.73
S9	<i>Quercus laurina</i>	31.86	<i>Quercus rugosa</i>	25.16	<i>Lippia mexicana</i>	17.40	74.42
E9	<i>Quercus laurina</i>	29.28	<i>Quercus rugosa</i>	23.83	<i>Ageratina mairetiana</i>	11.35	64.46
O9	<i>Quercus rugosa</i>	33.88	<i>Pinus pseudostrobus</i>	31.80	<i>Quercus laurina</i>	23.80	89.48
N10	<i>Pinus pseudostrobus</i>	35.52	<i>Pinus montezumae</i>	16.03	<i>Quercus laurina</i>	16.00	67.55
S10	<i>Quercus laurina</i>	35.81	<i>Quercus rugosa</i>	30.82	<i>Alnus jorullensis</i>	12.55	79.17

El análisis de clasificación reafirmó la separación de ambos conjuntos, a una distancia de unión del 13% (Fig. 2.3B). El primer grupo (A) lo integran sitios dominados principalmente por *Ipomoea murucoides*, *Forestiera phillyreoides* y *Q. deserticola* (E2, N2, N3, E3, E4, S4, S5, S1 y S2). El segundo grupo (B) incluye sitios dominados por *Q. castanea* y *Q. obtusata* (E5, S6, S3, E6, N4, N5 y O4), *Q. rugosa* (E7, E8, O7, S7, S8, N6 y O6), así como *Q. laurina*, *Q. rugosa* y *P. pseudostrobus* (E9, S9, N9, S10, N7, O8, N8, O9, N10). Algunas de las especies dominantes previamente mencionadas presentan una distribución altitudinal asimétrica entre las exposiciones estudiadas, ya que en las laderas S y E se les encuentra en cotas altitudinales mayores a las que se les localiza en sus contrapartes del N y O (Fig. 2.2, 2.3B). Por ejemplo, *F. phillyreoides*, *I. murucoides* y *Q. deserticola* se distribuyen hasta los 2,500 m en las laderas S y E y únicamente hasta los 2,300 en la N. Otro caso similar sería el de *Q. rugosa* encontradas desde los 2,400 m en el N y O, mientras que en el S y E se establecen a partir de los 2,600 m.

Las tres especies más dominantes entre los 32 sitios representan más del 50% del valor de importancia y en siete de ellos tienen un VI mayor al 80% (Tabla 2.1). La especie más dominante para cada sitio representó un VI de entre 19.36% (*F. phillyreoides*, S2) y 61.5% (*Q. deserticola*, S5), con un VI promedio de 35%.

2.4.2 Estructura

El análisis de covarianza mostró que la altitud tuvo efecto sobre los valores de área basal, densidad de individuos y las alturas promedio y máxima (Tabla 2.2). Independientemente de la exposición que se analice, el área basal, la altura máxima y la altura promedio se correlacionaron positivamente con la altitud, mientras que la densidad lo hizo de manera negativa (Fig. 2.4). Ésta última variable osciló a lo largo de los cuatro gradientes, especialmente en la exposición S (Fig. 2.4). La densidad más baja entre todos los sitios se registró en la exposición E, a los 2,600 m. Con respecto al área basal, en las laderas N y S, los registros más altos se obtuvieron a los 2,600 y 2,800 m, mientras que en las otras exposiciones se presentaron en sitios de mayor altitud (Fig. 2.4). Los valores de altura máxima fueron altos en la ladera N y O y en la primera de éstas también se registró la mayor altura promedio.

El promedio de los atributos de estructura en los sitios localizados en una misma altitud muestran una tendencia más clara con la altitud (Fig. 2.4). En el caso del área basal y las alturas,

la correlación es lineal positiva (la diferencia entre los valores del sitio más bajo y alto son mayores de 2.6 órdenes de magnitud), mientras que para la densidad la correlación es también lineal pero negativa (Fig. 2.4).

Tabla 2.2. Resultados del análisis de covarianza para los atributos de estructura y diversidad de la vegetación del Cerro El Águila. Los *** indican que hubo diferencias estadísticamente significativas ($\alpha < 0.05$).

	Orientación			Altitud			Orientación \times altitud		
	<i>g. l.</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>g. l.</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>g. l.</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Riqueza	3	0.49	0.69	1	13.17	***	3	0.29	0.83
Alfa- Fisher	3	0.92	0.44	1	12.34	***	3	0.81	0.5
Simpson	3	3.22	***	1	1.57	0.22	3	0.67	0.57
Diversidad beta	3	0.70	0.56	1	0.68	0.41	3	0.98	0.42
Área basal	3	2.74	0.06	1	30.85	***	3	0.78	0.51
Densidad	3	0.64	0.59	1	7.09	***	3	1.37	0.27
Altura promedio	3	21.52	***	1	246.97	***	3	5.27	***
Altura máxima	3	10.65	***	1	174.03	***	3	3.42	***

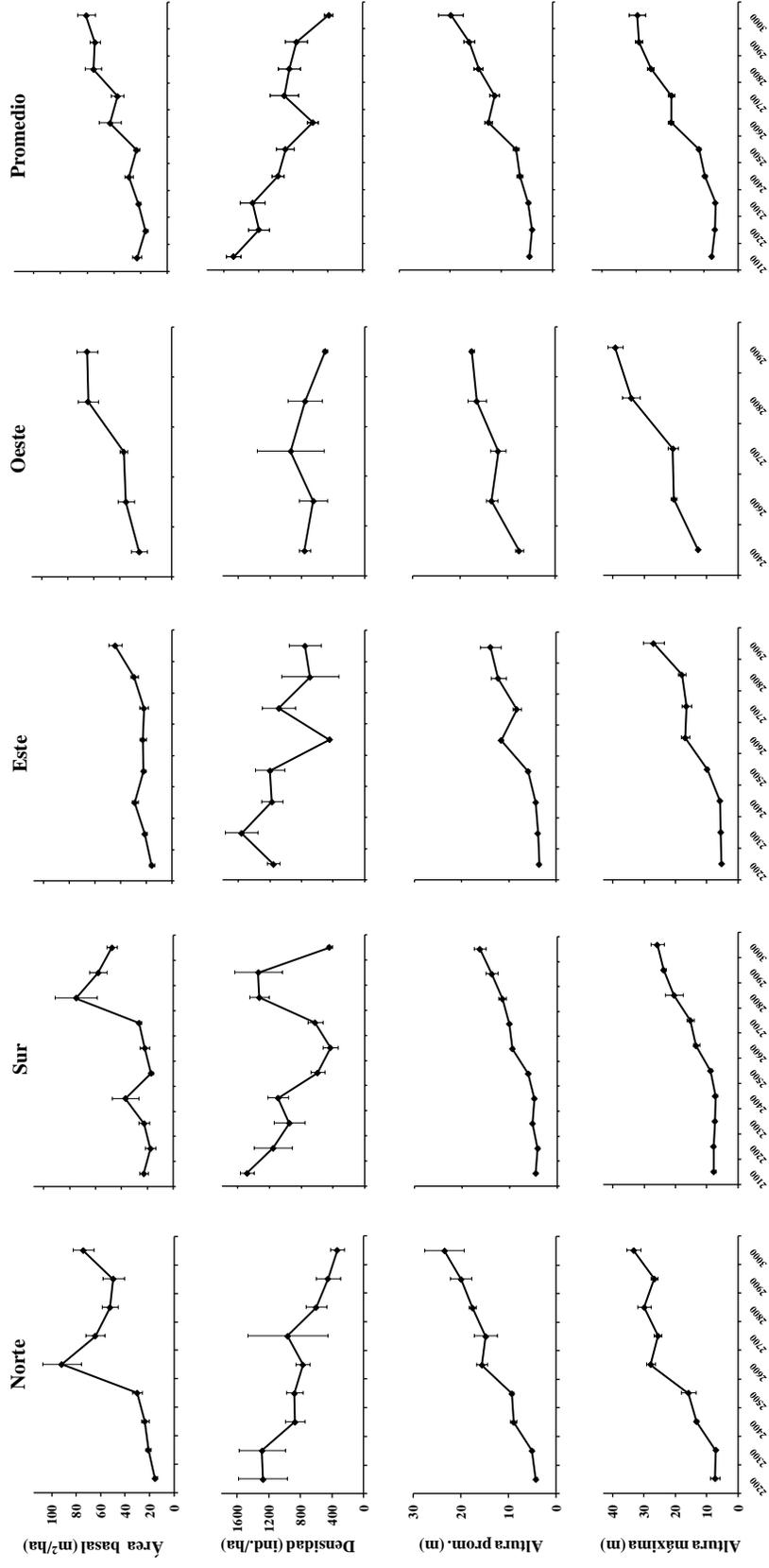


Figura 2.4. Valores de área basal, densidad y alturas, a lo largo de los cuatro gradientes analizados y su promedio entre los que se ubican en una misma altitud. Las líneas sobre los rombos representan al error estándar.

2.4.3 Diversidad

El análisis de covarianza reveló que la altitud tuvo efecto sobre los valores del índice α -Fisher y riqueza de especies, en tanto que la orientación únicamente tuvo efecto sobre la dominancia. Por el contrario, la diversidad beta entre sitios altitudinalmente adjuntos no resultó afectada por ninguna de estas variables (Tabla 2.2, Fig. 2.5).

Con excepción de la exposición O, la riqueza de especies no mostró con claridad una tendencia lineal negativa (Fig. 2.5). Sin embargo, al contabilizar la riqueza de todos los sitios ubicados en una misma altitud, esta variable sí presentó una correlación lineal negativa con esta variable ($R^2 = 0.85$) e incluso un modelo polinómico de tercer orden tuvo un mejor ajuste ($R^2 = 0.94$). Este último modelo indica que la relación tiende a ser de tipo unimodal, en donde la máxima riqueza se presenta a los 2,300 m (Fig. 2.5). Cabe destacar que a pesar de que no fue posible tener el mismo esfuerzo de muestreo para todas las bandas altitudinales, los estimadores de riqueza ACE y Chao1 indicaron que no hubo sesgos al respecto. El índice alfa-Fisher tuvo tendencias muy similares a los valores de riqueza en todos los análisis (Fig. 2.5). Con relación a la dominancia (índice de Simpson), en las laderas E y S se tuvo una gran variación, con sus valores máximos a los 2,400 y 2,500 m, respectivamente; en las otras dos exposiciones, los valores fueron bajos y similares en todos los sitios (Fig. 2.5). Lo anterior también fue encontrado para la dominancia total de los sitios ubicados en una misma altitud.

Las comparaciones de similitud entre pares de sitios, usando el índice de Jaccard y el de Bray y Curtis, arrojan un total de 496 combinaciones para cada índice. El 35% de éstas presentaron una composición de especies totalmente distinta, mientras que un porcentaje mínimo (2%) tuvo una similitud mayor al 70% (Fig. 2.6). En este último caso, las parejas más similares generalmente pertenecen a sitios contiguos (*e. g.* O8 y O9 tienen un índice de Jaccard de 0.75). Las combinaciones entre los sitios pueden revisarse en el Apéndice 4. El promedio de los valores de Jaccard entre los sitios de una misma altitud presentó su valor más bajo a los 2,500 m y se incrementó hacia ambos sentidos (Fig. 2.5).

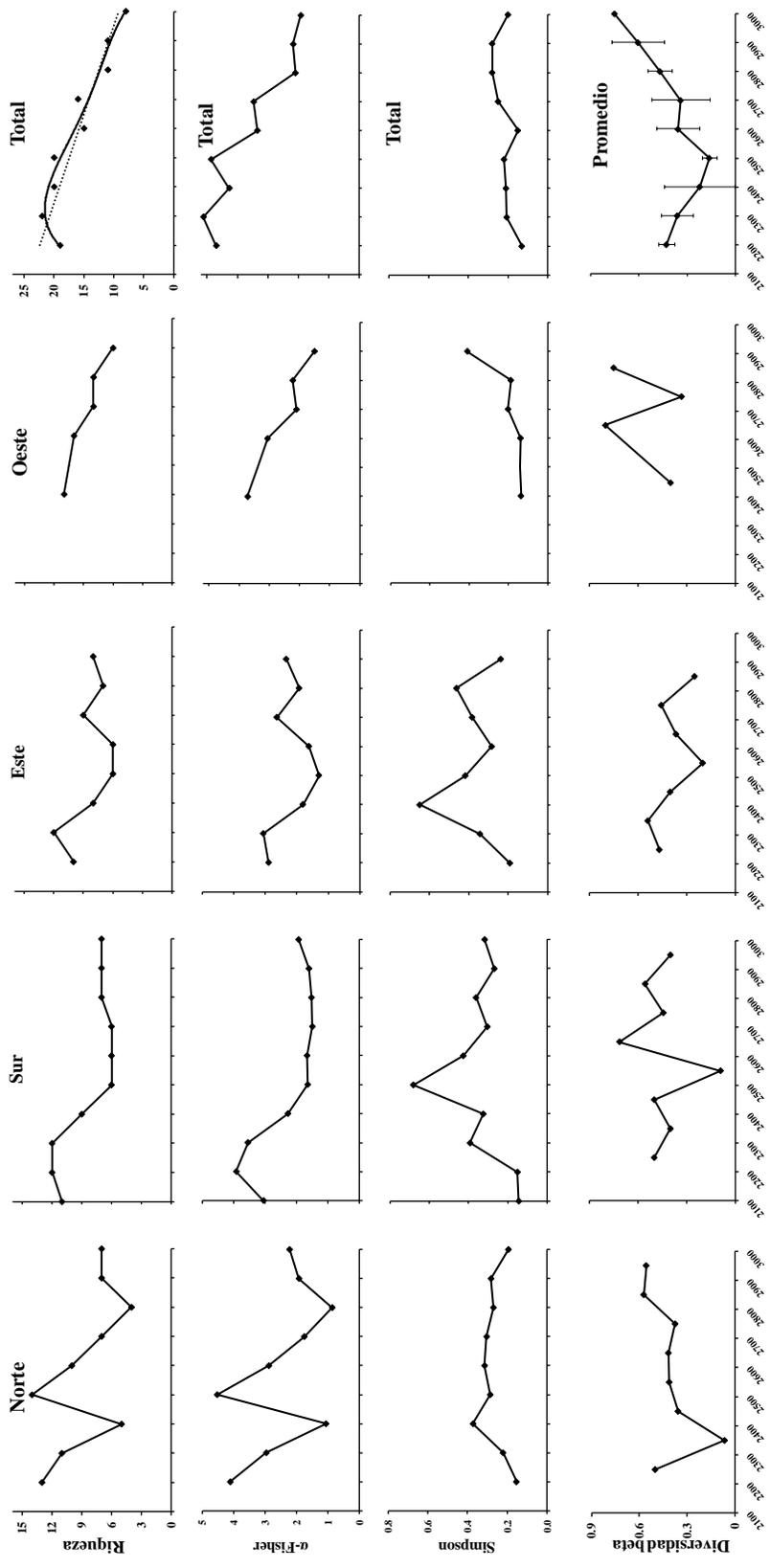


Figura 2.5. Valores de diversidad alfa y beta (Jaccard) a lo largo de los cuatro gradientes altitudinales y los resultados al combinar los sitios ubicados en una misma altitud (8 a 16 parcelas). Los valores de riqueza se muestran en rombos, también se muestra la línea de tendencia lineal (línea punteada) y la tendencia polinomial de tercer orden. Para la diversidad beta se presenta el promedio y su desviación estándar.

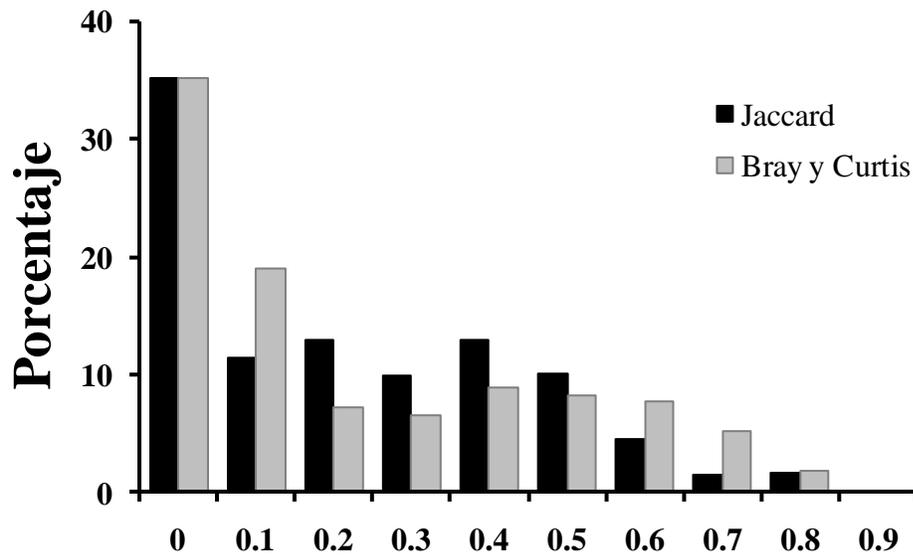


Figura 2.6. Frecuencias de los valores de diversidad beta de los 32 sitios de muestreo. En el eje X se muestra el valor superior del intervalo de similitud. Debido a la escala, el porcentaje de frecuencia (0.2%) del valor de similitud de 0.81 (índice de Bray y Curtis) no es visible.

2.5 Discusión

2.5.1 Composición

Los análisis de ordenación y clasificación muestran que los sitios se distribuyen de acuerdo a un gradiente relacionado principalmente con la altitud, independientemente de su ubicación en alguna de las cuatro exposiciones (Fig. 2.3). La diferenciación en cuanto a la composición de especies está en concordancia con lo que menciona Givnish (1999), quien indica que diferentes linajes se distribuyen de acuerdo a sus requerimientos ecológicos. Las diferencias en composición no se limitan a nivel de especie, pues existen también diferencias en familias (Apéndice 3). De esta manera, se detectaron familias restringidas hacia la base del gradiente (*e. g.* Burseraceae o Cactaceae) quienes pertenecen al bosque tropical caducifolio, el cual es sustituido en la medida que se incrementa la altitud por comunidades de *Quercus* y *Quercus-Pinus*, que también cuentan con familias particulares como Clethraceae o Pinaceae (ver Capítulo I); esta diferenciación florística ha sido discutida previamente y de manera amplia por diversos autores (*e. g.* Miranda y Hernández X., 1963; Rzedowski, 1988).

Para el caso particular de especies de *Quercus* en Michoacán y de manera similar a lo observado en el Cerro El Águila, Bello y Labat (1987) indican que *Q. castanea*, *Q. crassipes*, *Q. laurina*, *Q. obtusata* y *Q. rugosa* tienden a coincidir en su distribución con especies de *Pinus* (*e. g.* *Pinus pseudostrobus* y *P. michoacana*), entre los 1,500-3,200 m de altitud, mientras que *Q. deserticola* se localiza exclusivamente entre los 2,000 y 2,300 m, asociado a especies del matorral subtropical, un tipo de vegetación que ahora se considera como parte del bosque tropical caducifolio (Labat, 1988). Lo anterior coincide con lo indicado en otros bosques templados de México, donde la dominancia y composición de especies varía gradualmente con la altitud (Velázquez, 1994; Vázquez y Givnish, 1998; Sánchez-González y López-Mata, 2003).

Con respecto a la distribución de encinos, Valencia-A. (2004) menciona que los encinos de la sección *Lobatae*, que en la zona de estudio incluye a *Q. candicans*, *Q. castanea*, *Q. crassipes* y *Q. laurina*, prefieren sitios húmedos, mientras que los de la sección *Quercus* (*Q. deserticola*, *Q. obtusata* y *Q. rugosa*) se establecen en ambientes secos, por lo que podría esperarse que estos últimos se distribuyeran principalmente en la ladera S y los primeros sobre la N. En el Cerro El Águila no se detectó de manera clara esta situación para ninguna de las cuatro

exposiciones estudiadas, lo cual se ratifica al observar los sitios donde éstas se ubicaron entre las tres especies con mayor VI (Tabla 2.1, Apéndice 3).

El suelo probablemente desempeña un papel importante en la distribución de las especies en la zona de estudio, ya que en términos generales y aunque sólo se evaluó indirectamente, los sitios de cotas altitudinales bajas poseen suelos con mayor pedregosidad (Fig. 2.3), someros, sobre pendientes suaves (< 20%), en tanto que este último factor se incrementa con la altitud, pero sin afectar fuertemente los suelos, que son menos pedregosos y presentan un mejor desarrollo.

2.5.2 Estructura

Al igual que la composición de especies, los valores de estructura también mostraron cambios relacionados con el gradiente altitudinal. En el caso del área basal ésta tiende a incrementarse con la altitud (Fig. 2.4), lo cual es consistente con lo mencionado por Lieberman *et al.* (1996), Vázquez y Givnish (1998) y Kappelle y van Uffelen (2006). Sin embargo, Gould *et al.* (2006), en comunidades de bosque tropical perennifolio en Puerto Rico, encontraron que el área basal se concentró hacia la parte media del gradiente altitudinal, en tanto que Homeier *et al.* (2010), en bosques montanos del Ecuador, obtuvieron una relación negativa.

La densidad de individuos mostró una tendencia poco clara con la altitud al ser analizada entre las diferentes exposiciones estudiadas en el Cerro El Águila (Fig. 2.4), un resultado que coincide con Lieberman *et al.* (1996), Vázquez y Givnish (1998) y Kappelle y van Uffelen (2006), pero nuevamente es distinto de lo encontrado por Gould *et al.* (2006), quienes obtuvieron una tendencia unimodal. En el caso de las alturas, tanto para el promedio como la máxima, éstas se incrementan, pero la comparación con otros estudios no permite definir ningún patrón, ya que Lieberman *et al.* (1996) y Kappelle y van Uffelen (2006) reportan una tendencia completamente opuesta para estas variables, mientras que Gould *et al.* (2006) obtuvieron las alturas mayores en altitudes intermedias. Las inconsistencias con otros estudios podría ser explicadas por los distintos biomas estudiados, los diferentes intervalos altitudinales analizados, así como los diferentes diseños de muestreo, todo lo cual puede afectar las relaciones que pudieran existir con la altitud (Lomolino, 2001; Rahbek, 2005; Nogués-Bravo *et al.*, 2008). Para apoyar lo anterior puede mencionarse que una vez que se promediaron los valores de área basal, densidad y alturas

de los sitios de una misma altitud, se detectaron relaciones más robustas con esta variable (Fig. 2.4), lo que sugiere que estos atributos pueden ser muy dependientes del área de muestreo.

El área basal y densidad no difieren entre las laderas, lo cual podría deberse a que la composición de especies tampoco fue distinta entre ellas (Fig. 2.2, Apéndice 3). Estos resultados son similares a lo registrado en otros sitios de México (González-Tagle *et al.*, 2008; Gallardo-Cruz *et al.*, 2009). Sin embargo, otros estudios realizados en Chile y Estados Unidos de Norteamérica sí encontraron diferencias en el área basal (Cantlon, 1953) y en la composición de especies (Armesto y Martínez, 1978; Olivero y Hix, 1998; Badano *et al.* 2005). Estos últimos trabajos fueron realizados en localidades ubicadas a latitudes mayores de 30°, donde la insolación presenta sus valores máximos (Holland y Steyn, 1975), lo cual produce diferentes regímenes de humedad entre las laderas N y S.

2.5.3 Diversidad

En gradientes altitudinales menores a los 1,000 m la relación especie-altitud es principalmente lineal, por lo que si se considera el intervalo altitudinal que se analizó en el presente estudio (menor de 1,000 m), era esperable que se encontrara una relación lineal, como lo demuestran numerosos estudios previos (Rahbek, 1995; Lomolino, 2001; McCoy, 2002; Grytnes, 2003; Rahbek, 2005; Nogués-Bravo *et al.*, 2008), por el contrario si el intervalo hubiera sido mayor, entonces se esperaría una relación unimodal (Sánchez-González y López-Mata, 2005; Gould *et al.*, 2006; Grytnes y Beaman, 2006). Fosaa (2004) menciona que los gradientes altitudinales involucran muchos factores que covarían (*e. g.* topografía, suelo y clima) y entonces sus efectos son difíciles de separar. Lo anterior se puede ejemplificar en el Cerro El Águila al comparar los sitios de la parte baja del gradiente de los ubicados hacia la cima de la montaña, ya que difieren en: i) una mayor área de ocupación para las comunidades vegetales, y ii) temperaturas más cálidas. Estos factores también se relacionan linealmente con la altitud (Körner, 2007).

El número de especies leñosas a lo largo de los cuatro gradientes analizados no presentan una clara relación con la altitud (Fig. 2.5). La ladera oeste es la única que presenta una tendencia negativa lineal, esto puede deberse a que presenta el gradiente más corto entre todas las exposiciones estudiadas e incluso no fue posible censar parcelas a 2,500 m (Fig. 2.1, 2.5).

Probablemente esto también explique por qué sus valores del índice de Simpson difieren de las otras. El tamaño de las parcelas y la dominancia (abundancia proporcional) de algunas especies, podría tener algún efecto debido a que las muestras pequeñas son sensibles a la cantidad de individuos y al contener pocos individuos, probablemente de la misma especie, la riqueza será baja (Grytnes, 2003; Romdal y Grytnes, 2007). En el área de estudio los sitios fuertemente dominados en general tuvieron pocas especies. Sin embargo, algunos otros estudios no han encontrado un efecto claro del área (Grytnes, 2003; Nogués-Bravo *et al.*, 2008), aunque es relevante destacar que hasta donde pudo investigar no se ha evaluado el efecto del número de réplicas. Dado que los ecosistemas montañosos son ambientes muy heterogéneos (Haslett, 1997; Peterson *et al.*, 1997), una manera de englobarla es mediante la inclusión de un mayor número de muestras. Como prueba de lo anterior resulta interesante que al combinar la riqueza de los sitios de una misma altitud en la zona de estudio (de 8 a 16 parcelas de 400 m²) se presente evidentemente una relación lineal con la altitud, con una ligera tendencia a relacionarse de manera unimodal. Un caso similar es el de Vázquez y Givnish (1998), quienes utilizaron un número grande de parcelas (20 a 50) por piso altitudinal y éstas fueron de menor tamaño (100 m²). Estos autores también reconocen claramente que la riqueza promedio de especies sigue una tendencia lineal negativa con la altitud.

Los sitios censados en el Cerro El Águila presentan una alta diversidad beta (Fig. 2.6) y la similitud entre sitios disminuyó con la distancia (Apéndice 4). Esto fue similar con ambos índices (cualitativo o cuantitativo). Los resultados también muestran que los sitios de la parte baja del gradiente son más diversos pero no siempre son más heterogéneos (Fig. 2.5). Lo anterior difiere de lo que reporta Vázquez y Givnish (1998), quienes encontraron una mayor diversidad beta entre las parcelas con una menor altitud. Un resultado interesante son los promedios de diversidad beta entre sitios localizados a la misma altitud (Fig. 2.5), ya que el valor máximo se presentó a los 2,500 m s.n.m. Esto puede deberse a que en términos generales, en esta parte del gradiente ocurre una transición en la vegetación, pues es el límite máximo al que asciende el bosque tropical caducifolio, el cual es sustituido por comunidades de encino dominadas por *Q. castanea*, *Q. deserticola*, *Q. obtusata*, *Arbutus xalapensis* y *Pinus leiophylla* (Tabla 2.1).

Los resultados de este estudio son importantes para entender las relaciones de la vegetación leñosa con los gradientes altitudinales, en el mismo sentido, se aporta información

sobre su estructura lo cual, comparativamente con la diversidad, ha sido muy poco explorado. Se reconoce que el área de muestreo (número de réplicas) influye en la percepción este tipo de relaciones. Un resultado relevante fue que la riqueza de especies no se relacionó directamente con la diversidad beta. Por último, se pone en duda el efecto de la exposición de la ladera por lo que más investigación debería ser dirigida en este sentido.

DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

El objetivo principal de esta tesis fue determinar el efecto de la exposición de la ladera y la altitud sobre la vegetación leñosas del Cerro El Águila, esto fue abordado principalmente en el Capítulo II. El Capítulo I fue guiado por un objetivo más descriptivo y de relevancia más local, ya que se consideró fundamental cuantificar el grado de diferenciación que pudieran presentar en su composición, estructura y diversidad los cinco tipos de vegetación que fueron definidos principalmente por un criterio fisonómico, aunque también se mencionó ligeramente el efecto que pudieran tener al respecto la altitud y la exposición. Los resultados del primer capítulo muestran que los cinco tipos de bosque presentaron diferencias en su estructura (área basal, densidad y altura), composición y diversidad. Con el análisis de clasificación del Capítulo II para los 32 sitios estudiados (Fig. 2.3, Tabla 2.1), se confirmó, en términos generales, la distinción de estos diferentes tipos de vegetación. Los análisis multivariados ayudaron a generar de hipótesis con respecto a las relaciones de los sitios de estudio y confirmaron su utilidad para delimitar comunidades.

Desafortunadamente el conocimiento de la estructura y diversidad de los bosques templados mexicanos es aún incompleto (Apéndice 2). Aún cuando se tiene un adecuado conocimiento florístico, esto contrasta con lo que se sabe sobre su estructura cuantitativa, un tema que ha sido escasamente abordado. En el Capítulo I de esta tesis se aporta información relevante en este sentido. La información generada contiene datos sobre su estructura cuantitativa así como de los componentes de diversidad (alfa, beta y dominancia). Dado que la diversidad beta en este tipo de ecosistemas no se ha estudiado ha detalle, un resultado interesante de este estudio fue que la vegetación es muy heterogénea, ya que la complementariedad entre las cinco comunidades fue mayor al 50%, aún cuando todas se encuentran en la misma región de estudio.

En los ecosistemas montañosos la pendiente, la altitud y exposición de la ladera están fisiográficamente vinculadas y se relacionan con condiciones ambientales distintas. Por ejemplo, la altitud se asocia principalmente a cambios en la temperatura (Körner, 2007), mientras que la exposición tiene un mayor efecto sobre la humedad (Holland y Steyn, 1975). En el Capítulo II se analizó simultáneamente el efecto de ambos factores sobre la vegetación leñosa. Los resultados aportan información importante ya que la relevancia de ambas variables sobre la vegetación es distinta. Por ejemplo, la altitud explicó las diferencias en composición y de casi todos los

atributos de estructura y diversidad medidos, excepto la diversidad beta y la dominancia, mientras que la exposición no tuvo un efecto claro (Capítulo II). Este último resultado contrasta con lo reportado en otros sitios donde se ha encontrado que la composición, riqueza y área basal difiere entre laderas (Cantlon, 1953; Armesto y Martínez, 1978; Olivero y Hix, 1998; Badano *et al.* 2005). No obstante, es interesante que algunas especies presenten una distribución altitudinal distinta entre exposiciones, por ejemplo *Forestiera phillyreoides*, *Ipomoea murucoides* y *Quercus deserticola* se distribuyen hasta los 2,500 m en las laderas S y E y únicamente hasta los 2,300 en la N (Fig. 2.2). Esto podría relacionarse a condiciones ambientales distintas, sin embargo los análisis estadísticos no confirmaron diferencias. Debido a los distintos resultados, se recomienda incrementar el número de estudios que evalúen el efecto de ladera, con mediciones más precisas sobre variables ambientales importantes como la humedad del suelo, clima, cambios de temperatura o incluso diferencias en la precipitación local.

Por otra parte, los patrones altitudinales de la riqueza de hierbas han sido poco explorados, ya que un importante porcentaje de la información que se dispone está enfocada hacia los árboles y arbustos. Un análisis que incluyera a las hierbas, un componente que no fue considerado en el presente estudio, aportaría información relevante, ya que en este tipo de ecosistemas es el componente más diverso (Rzedowski, 1988; Challenger, 1998). Algunos estudios que han incluido otras formas de crecimiento, han encontrado que la riqueza de especies varía de manera diferencial con respecto al gradiente altitudinal (Vázquez y Givnish, 1998; Encina-Domínguez *et al.*, 2009).

En numerosos estudios se menciona al área de muestreo como uno de los factores principales que podrían afectar la capacidad de descubrir el patrón general de la relación altitud-riqueza. Este es un serio problema para resolver, debido a la compleja relación que existe entre la riqueza de especies y el área. En varios estudios (*e. g.* Rahbek, 1995; Lomolino, 2001; Rahbek 2005; Nogués-Bravo *et al.*, 2008) se hace alusión a la extensión (“extent”) del gradiente y al tamaño de las parcelas (“grain”). La longitud del gradiente se ha reportado como un efecto más marcado que el tamaño de la parcela, ya que algunos autores no han encontrado efectos significativos entre parcelas de distinto tamaño, sin embargo, lo que no se ha evaluado suficientemente es el efecto del número de parcelas por piso altitudinal. Con base a lo anterior, los resultados de este estudio son importantes en el sentido de que se reducen los efectos

mencionados, ya que se utilizó un diseño estandarizado en cuanto al área de muestreo por sitio y a la separación altitudinal, hasta donde fue posible, de los mismos. Otro resultado interesante fue que cuando en algunos análisis se incluyó un número mayor de parcelas, los gradientes mostraron tendencias mucho más robustas (Fig. 2.4 y 2.5). Este efecto amerita ser analizado a mayor profundidad en otros sitios para determinar si se trata realmente de un efecto de escalas o solamente es consecuencia del sitio de estudio.

Los distintos métodos utilizados en los estudios son uno de los problemas que limita compararlos y generalizar sus resultados. En particular, varios de los trabajos que se revisaron difieren en: i) la longitud del gradiente; ii) el área de muestreo; iii) los tipos de vegetación censados y iv) ubicación latitudinal. Los primeros dos ya fueron discutidos en el párrafo anterior, mientras que los últimos ameritan ser analizados con mayor detalle. Con respecto al punto tres se debe resaltar que el número y tipos de vegetación a lo largo de un gradiente altitudinal pueden ser muy contrastantes y esto depende de la longitud del gradiente y de su ubicación altitudinal, ya que un gradiente de 0 a 1,000 m s.n.m. y otro de 2,000 a 3,000 m tendrían condiciones climáticas y tipos de vegetación distintos. Lo anterior dificulta comparar las tendencias de riqueza de especies y las características estructurales de las comunidades. Finalmente, el efecto latitudinal también se traduce en una disminución en la temperatura y por lo tanto es de esperarse que las zonas boscosas de las zonas templadas y frías se distribuyan en altitudes más bajas que en las de los trópicos. Estudios enfocados en estos dos temas son necesarios para entender esta compleja relación.

Nogués-Bravo *et al.* (2008) resaltan que debido a la huella ecológica del hombre, que incluye prácticamente todo el planeta, es difícil encontrar sitios sin perturbación, por lo que la capacidad de encontrar patrones universales está limitada por este efecto. Desafortunadamente el Cerro El Águila no escapa de esta afirmación, ya que las partes bajas del gradiente son las que presentan mayores indicios de este factor, lo que en ocasiones impidió el muestreo de la vegetación, especialmente en las exposiciones E y O (Fig. 2.1). Dado que no se evaluó el grado de perturbación con detalle y no se dispone de antecedentes en la zona estudiada, no es posible realizar afirmaciones precisas sobre cuál sería su efecto en la diversidad y estructura de esos sitios, sin embargo, al comparar con otros estudios que analizan comunidades con una composición florística similar, se deduce que en el área estudiada la diversidad y estructura de los

sitios de menor altitud tienen valores más bajos de lo esperado. Por lo tanto, la generalización de los resultados obtenidos se debe realizar con cautela. Además, los tipos y grado de perturbación son distintos entre pisos bajos y altos, en los primeros la agricultura, ganadería y tala son evidentes, mientras que en los demás pisos se hallaron pocos indicios de incendios, de extracción de leña, resinación de árboles de pino o pastoreo de ganado. Esta diferenciación en cuanto a los tipos de disturbio probablemente también induce distintas respuestas de las especies.

Un resultado interesante de ambos capítulos fue que la mayoría de los sitios tienen una alta diversidad beta, la cual se encuentra fuertemente asociada a la separación altitudinal. Sin embargo, aún cuando los sitios de una misma cota altitudinal de la parte baja del gradiente (*e. g.* N2, S2 y E2) tienen una separación espacial comparativamente mayor que la que existe entre los sitios de la parte alta (*e. g.* N9, S9, E9 y O9), en promedio los primeros no son los que presentan mayor complementariedad, aún cuando poseen una mayor riqueza de especies (Fig. 2.5). De hecho, fue a los 2,500 donde se tuvieron los valores más altos de diversidad beta y una importante, aunque no el valor más alto, riqueza de especies. Esto tiene relación con el límite de distribución altitudinal del bosque tropical caducifolio, que se presenta en esta cota altitudinal, por lo que podría considerarse como una zona de transición de este tipo de vegetación y los bosques templados. Este resultado apoya lo mencionado por Lomolino (2001), quien hipotetiza que en las zonas de transición se esperaría un incremento en la riqueza de especies debido al efecto de ecotono

Finalmente, es relevante recordar que la ciudad de Morelia está rodeada de varios macizos montañosos, que en su mayoría presentan una vegetación muy fragmentada, y las predicciones al respecto apuntan a que los bosques cerrados disminuirán su área (López-Granados, 2006). Afortunadamente el área de estudio aún contiene áreas forestales con un buen estado de conservación, aunque día a día se observan más acciones de intervención humana. Los resultados de esta tesis pueden contribuir a planificar el uso sostenible de la flora del Cerro El Águila, en particular para elaborar planes de reforestación en las zonas degradadas, planificar áreas de aprovechamiento y asegurar el aporte de importantes servicios ecosistémicos, por ejemplo, la provisión de agua, la conservación de suelo o el mantenimiento de polinizadores. Por todos estos motivos se espera que esta tesis colabore en establecer mecanismos para garantizar la conservación adecuada de sus bosques.

LITERATURA CITADA

- Armesto, J.J. y J.A. Martínez. 1978. Relations between vegetation structure and slope aspect in the mediterranean region of Chile. *Journal of Ecology* 66:881-889.
- Badano, E.I., L.A. Cavirres, M.A. Molona-Montenegro y C.L. Quiroz. 2005. Slope aspect influences plant association patterns in the mediterranean matorral of central Chile. *Journal of Arid Environments* 62:93-108.
- Balvanera, P. y E. Aguirre. 2006. Tree diversity, environmental heterogeneity, and productivity in a Mexican tropical dry forest. *Biotropica* 38:479-491.
- Barnes, B.V., D.R. Zak, S.R. Denton y S.H. Spurr. 1997. *Forest Ecology*. John Wiley & Sons. Cuarta Edición. Nueva York 774 p.
- Bello González, M.A. y J.N. Labat. 1987. Los encinos (*Quercus*) del estado de Michoacán, México. Cuadernos de Estudios Michoacanos I. Centre d'Etudes Mexicaines et Centraméricaines, Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos e Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias. México D. F. 93 p.
- Bello, M. A. y X. Madrigal. 1996. Estudio florístico del campo experimental "Barranca del Cupatitzio", Uruapan, Michoacán. Folleto Científico, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, México. Núm. 2, 47 p.
- Bocco, G., M.E. Mendoza, A. Velázquez y A. Torres. 1999. La regionalización geomorfológica como una alternativa de regionalización ecológica en México. El caso de Michoacán de Ocampo. *Investigaciones Geográficas* 40:7-22.
- Bocco, G. (responsable), M. Mendoza y E. López. 2001. Regionalización ecológica, conservación de recursos naturales y ordenamiento territorial de la cuenca del Lago de Cuitzeo, Michoacán. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Ecología A. C. Morelia. 263 p.
- Brown, J. 2003. *Macroecología*. Fondo de Cultura Económica. México D.F. 397 p.

- Cantlon, J.E. 1953. Vegetation and microclimates on north and south slopes of Cushtunk Mountain, Nueva Jersey. *Ecological Monographs* 23:241-270.
- 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. Sierra Madre. México D. F. 847 p.
- Clinebell II, R. R., O.L. Phillips, A.H. Gentry, N. Stark y H. Zuuring. 1995. Prediction of neotropical tree and liana species richness from soil and climatic data. *Biodiversity and Conservation* 4:56-90.
- Colwell, R.K. 2005. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7.5. Persistent URL <purl.oclc.org/estimates>
- Connell, J.H. 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology* 42:710-723.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199:1302-1310.
- Cornejo-Tenorio, G., A. Casas, B. Farfán, J.L. Villaseñor y G. Ibarra-Manríquez. 2003. Flora y vegetación de las zonas núcleo de la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 73:43-62.
- Cué-Bär, E.M.; J.L. Villaseñor; L. Arredondo-Amezcuca; G. Cornejo-Tenorio y G. Ibarra-Manríquez. 2006. La flora arbórea de Michoacán, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 78:47-81.
- Datta, A. y G.S. Rawatt. 2008. Dispersal modes and spatial patterns of tree species in a tropical forest in Arunachal Pradesh, north-east India. *Tropical Conservation Science* 1:163-185.
- Encina-Domínguez, J.A., A. Zárate-Lupercio, J. Valdés-Reyna y J.A. Villareal-Quintanilla. 2007. Caracterización ecológica y diversidad de los bosques de encino de la sierra de Zapalinamé, Coahuila, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 81:51-63.

- Encina-Domínguez, J.A., A. Zárate-Lupercio, E. Estrada-Castillón, J. Valdés-Reyna y J.A. Villareal-Quintanilla. 2009. Composición y aspectos estructurales de los bosques de encino de la sierra de Zapalinamé, Coahuila, México. *Acta Botánica Mexicana* 86:71-108.
- Espejo-Serna, A., J.L. Brunhuber, G. Segura y J. Ibarra. 1992. La vegetación de la zona de hibernación de la Mariposa Monarca (*Danaus plexippus* L.) en la Sierra Chincua. *Tulane Studies in Zoology and Botany*, Supplementary publication 1:79-99.
- Faber-Langendoen, D. y A.H. Gentry. 1991. The structure and diversity of rain forests at Bajo Calima, Chocó Region, western Colombia. *Biotropica* 23:2-11.
- Ferrusquía-Villafranca, I. 1998. Geología de México: una sinopsis. *En* Diversidad biológica de México orígenes y distribución. T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 3-108.
- Fosaa, A.M. 2004. Biodiversity patterns of vascular plant species in mountain vegetation in the Faroe Islands. *Diversity and Distributions* 10:217-223.
- Galicia, L., J. López-Blanco, A.E. Zarco-Arista, V. Filips y F. García-Oliva. 1999. The relationship between solar radiation interception and soil water content in a tropical deciduous forest in Mexico. *Catena* 36:153-164.
- Gallardo-Cruz, J.A., J.A. Meave y E.A. Pérez-García. 2005. Estructura composición y diversidad de la selva baja caducifolia del Cerro Verde, Nizanda (Oaxaca), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 76:19-35.
- Gallardo-Cruz, J.A., E.A. Pérez-García y J.A. Meave. 2009. β -Diversity and vegetation structure as influenced by slope aspect and altitude in a seasonally dry tropical landscape. *Landscape Ecology* 24:473-482.
- García, E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México D. F. 252 p.
- Gentry, A.H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75:1-34.

- Giménez de Azcárate, J., M.I. Ramírez y M. Pinto. 2003. Las comunidades vegetales de Angangueo (estados de Michoacán y México, México): clasificación, composición y distribución. *Lazaroa* 24:87-111.
- Givnish, T.J. 1999. On the causes of gradients in tropical tree diversity. *Journal of Ecology* 87:193-210.
- González-Elizondo, S., M. González-Elizondo y A. Cortes-Ortiz. 1993. Vegetación de la Reserva de la Biosfera “La Michilía”, Durango, México. *Acta Botánica Mexicana* 22:1-104.
- González-Tagle, M.A., L. Schwendenmann, J. Jiménez-Pérez y R. Schulz. 2008. Forest structure and woody plant species composition along a fire chronosequence in mixed pine-oak forest in the Sierra Madre Oriental, northeast Mexico. *Forest Ecology and Management* 256:161-167.
- Gould, W.A., G. González y G. Carrero Rivera. 2006. Structure and composition of vegetation along an elevational gradient in Puerto Rico. *Journal of Vegetation Science* 17:653-664.
- Grytnes, J.A. 2003. Species-richness patterns of vascular plants along seven altitudinal transects in Norway. *Ecography* 26:291-300.
- Grytnes J.A. y J.H. Beaman. 2006. Elevational species richness patterns for vascular plants on Mount Kinabalu, Borneo. *Journal of Biogeography* 33:1838-1849.
- Hammer, Ø., D.A.T. Harper, y P.D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9 p.
http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Haslett, J.R. 1997. Mountain ecology: organism responses to environmental change, an introduction. *Global Ecology and Biogeography Letters* 6:3-6.
- Holland, P.G. y D.G. Steyn. 1975. Vegetational responses to latitudinal variations in slope angle and aspect. *Journal of Biogeography* 2:179-183.

- Homeier, J., S.W Breckle, S. Günter, R.T. Rollenbeck y C. Leuschner. 2010. Tree diversity, forest structure and productivity along altitudinal and topographical gradients in species-rich Ecuadorian montane rain forest. *Biotropica* 42:140-148.
- Huston, M.A. 1994. Biological diversity, the coexistence of species on changing landscapes. Cambridge University Press. Nueva York 681p.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). 2007. Carta fisiográfica del estado de Michoacán. Escala 1:1000000.
- Kappelle, M. y J.V. van Uffelen. 2006. Altitudinal zonation of Montane Oak Forests along climate and soil gradients in Costa Rica. *En Ecology and conservation of Neotropical Montane Oak Forests*, M. Kappelle (ed.). Springer, Berlin p. 39-54.
- Kent, M. y P. Coker. 1994. Vegetation description and analysis. A practical approach. John Wiley & Sons. Nueva York. 363 p.
- Körner, C. 2007. The use of altitude in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* 22:569-574.
- Krebs, C.J. 2009. Ecology, the experimental analysis of distribution and abundance. Pearson. Benjamin Cummings. Sexta edición. San Francisco 655 p.
- Labat, J.N. 1988. Análisis fitogeográfico del matorral subtropical del occidente de México, basado en un estudio regional del noroeste de Michoacán. *Biotica* 13:41-57.
- Labat, J.N. 1995. Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. Fascículo Complementario VIII. Végétation du nord-ouest du Michoacán Mexique. Instituto de Ecología A. C. México D. F. 401 p.
- Lieberman, D., M. Lieberman, R. Peralta y G.S. Hartshorn. 1996. Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology* 84:137-152.
- Lomolino, M.V. 2001. Elevations gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography* 10:3-13.

- López-Granados, E.M. 2006. Patrones de cambio de uso del terreno en la cuenca del Lago de Cuitzeo. Tesis (Doctorado). Posgrado de Ciencias Biológicas. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 101 p.
- Lott, E.J., S.H. Bullock y J.A. Solís-Magallanes. 1987. Floristic diversity and structure of Upland and Arroyo forests of coastal Jalisco. *Biotropica* 19:228-235.
- Luna-José, A. de L., L. Montalvo-Espinosa y B. Rendón-Aguilar. 2003. Los usos no leñosos de los encinos en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 72:107-117.
- Madrigal, X. 1994. Características ecológicas generales de la región forestal oriental del estado de Michoacán, México. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia. 114 p.
- Magurran, A.E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing. Massachusetts. 256 p.
- Márquez-Linares, M.A., S. González-Elizondo y R. Alvarez-Zagoya. 1999. Componentes de la diversidad arbórea de pino encino de Durango, México. *Madera y Bosques* 5:67-78.
- Martínez-Cruz, J., O.T. Valdés y G. Ibarra-Manríquez. 2009. Estructura de los encinares de la sierra de Santa Rosa, Guanajuato, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80:145-156.
- Martínez-Ramos, M. y García-Orth. 2007. Sucesión ecológica y restauración de selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 80: 69-84.
- Miranda, F. y E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28:29-178.
- McCain, C.M. 2007. Could temperature and water availability drive elevational species richness patterns? A global case study for bats. *Global Ecology and Biogeography* 16:1-13.
- McCoy, E.D. 2002. The “veiled gradients” problem in ecology. *Oikos* 99:189-191.
- McCune, B. y M.J. Mefford. 1997. *Multivariate analysis of ecological data*. Versión 3.17.

- Mueller-Dombois, D. y H. Ellenberg. 1974. *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. Wiley. Nueva York. 547 p.
- Nazarian, H., A. Ghahreman, M. Atri y M. Assadi. 2004. Ecological factors affecting parts of vegetation in North Iran (elika and duna watersheds) by employing eco-phytosociological method. *Pakistan Journal of Botany* 36:41-64.
- Nieves-Hernández, G., J.A. Vázquez-García, Y.L. Vargas-Rodriguez, M. Vázquez-García y J. González-Gallegos. 2009. Small-scale environmental gradients in a pine-oak forest community in Nueva Colonia, Mezquitic, Jalisco, Mexico. *Polibotánica* 27:31-52.
- Nixon, K.C. 1998. El género *Quercus* en México. *En Diversidad biológica de México orígenes y distribución*. T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 435-447.
- Nogués-Bravo, D., M.B. Araújo, T. Romdal y C. Rahbek. 2008. Scale effects and human impact on the elevational species richness gradients. *Nature* 453:216-220.
- Olivero, A.M. y D.M. Hix. 1998. Influence of aspect and stand age on ground flora of southeastern Ohio forest ecosystems. *Plant Ecology* 139:177-187.
- Paine, R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist* 100:65-75.
- Palacio-Prieto, J.L., G. Bocco, A. Velázquez, J.F. Mas, F. Takaki, A. Victoria, L. Luna-González, G. Gómez-Rodríguez, J. López-García, M. Palma, I. Trejo-Vázquez, A. Peralta, J. Prado-Molina, A. Rodríguez-Aguilar, R. Mayorga-Saucedo y F. González-Medrano. 2000. La condición actual de los recursos forestales en México: resultados del Inventario Forestal Nacional 2000. *Investigaciones Geográficas* 43:183-203.
- Pérez-Calix, E. 1996. Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. Fascículo complementario XIII. Flora y vegetación de la cuenca del lago de Zirahuén, Michoacán, México. Instituto de Ecología A. C. Pátzcuaro. 76 p.

- Peterson, D.L., E.G. Schreiner y N.M. Buckingham. 1997. Gradients, vegetation and climate: spatial and temporal dynamics in the Olympic Mountains, U.S.A. *Global Ecology and Biogeography Letters* 6:7-17.
- Pineda-García F., L. Arredondo-Amezcu y G. Ibarra-Manríquez. 2008. Riqueza y diversidad de especies leñosas del bosque tropical caducifolio de El Tarimo, Cuenca del Balsas, Guerrero. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 78:129-139.
- Rahbek, C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography* 18:200-205.
- Rahbek, C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters* 8:224-239.
- Ramírez-Marcial, N., M. González-Espinosa y G. Williams-Linera. 2001. Anthropogenic disturbance and tree diversity in Montane Rain Forests in Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management* 154:311-326.
- Ricklefs, R.E. y D. Schluter. 1993. *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. The University of Chicago Press. Chicago. 416 p.
- Rzedowski J. y R. McVaugh. 1966. La vegetación de Nueva Galicia. *Contributions of the University of Michigan Herbarium* 9:1-123.
- Rzedowski, J. 1988. *Vegetación de México*. Limusa. México, D. F. 432 p.
- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana* 14:3-21.
- Romdal, T.S. y J.A. Grytnes. 2007. An indirect area effect on elevation species richness patterns. *Ecography* 30:440-448.
- Sánchez, E. 2009. Listado florístico del Cerro del Águila, municipio de Morelia, Michoacán. Tesis (Licenciatura), Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma del estado de México. Toluca. 58 p.

- Sánchez-Córdova, J. y J.M. Chacón-Sotelo. 1986. Relación suelo-vegetación del área experimental "Madera". *Revista Ciencia Forestal*. vol. 11, núm. 59:43-63.
- Sánchez-González, A. y L. López-Mata. 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-González, A. y L. López-Mata. 2005. Plant species richness and diversity along an altitudinal gradient in the Sierra Nevada, Mexico. *Diversity and Distributions* 11:567-575.
- Sánchez-González, A. 2008. Una visión actual de la diversidad y distribución de los pinos de México. *Madera y Bosques* 14:107-120.
- Segura, G., P. Balvanera, E. Durán y A. Pérez. 2003. Tree community structure and stem mortality along a water availability gradient in a Mexican tropical dry forest. *Plant Ecology* 169:259-271.
- Shelton, M.G. y M.D. Cain. 1999. Structure and short-term dynamics of the tree component of mature pine-oak forest in southeastern Arkansas. *Journal of the Torrey Botanical Society* 126:32-48.
- Soto-Núñez, J.C. y L. Vázquez García. 1993. Vegetation types of Monarch butterfly overwintering habitat in Mexico. *En Biology and conservation of the Monarch butterfly*. S.B. Malcolm y M.P. Zalucki (eds.). No. 38 Sciences series. Natural History Museum of Los Angeles Country. p. 287-293.
- Styles. B. 1998. El género *Pinus*: su panorama en México. *En Diversidad biológica de México orígenes y distribución*. T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 385-408.
- Ter Braak, C. 1987. The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. *Vegetatio* 69:69-77.
- Toledo, V.M. y M. de J. Ordóñez. 1998. El panorama de la biodiversidad de México: una revisión de los hábitats terrestres. *En Diversidad biológica de México orígenes y*

- distribución. T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 739-757.
- Trejo, I. 1998. Distribución y diversidad de selvas bajas de México: relaciones con el clima y el suelo. Tesis (Doctorado). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 210 p.
- Trejo, I. y R. Dirzo. 2002. Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity and Conservation* 11:2063-2084.
- Valencia-A, S. 2004. Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 75:33-53.
- Vázquez, J.A. y T.J. Givnish. 1998. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure and diversity in the Sierra de Manantlán. *Journal of Ecology* 86:999-1020.
- Velázquez, A. 1994. Multivariate analysis of the vegetation of the volcanoes Tlaloc and Pelado, Mexico. *Journal of Vegetation Science* 5: 263-270.
- Villaseñor, J.L. 2004. Los géneros de plantas vasculares de la flora de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 75:105-135.
- Velázquez, A. y A.M. Cleef. 1993. The plant communities of the volcanoes “Tlaloc” and “Pelado”, México. *Phytocoenologia* 22:145-191.
- Waide, R.B., M.R. Willig, C.F. Steiner, G. Mittelbach, L. Gough, S.I. Dodson, G.P. Juday y R. Parmenter. 1999. The relationships between productivity and species richness. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematic* 30:257-300.
- Whittaker, R.J., K.J. Willis y R. Field. 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography* 28:453-470.
- Willig, M.R., D.M. Kaufman y R.D. Stevens. 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematic* 34:273-309.

Xu, X., K. Ma, B. Fu, C. Song y W. Liu. 2008. Relationships between vegetation and soil and topography in a dry warm river valley, SW China. *Catena* 75:138-145.

Zacarias-Eslava, L.E., G. Cornejo-Tenorio, J. Cortés-Flores, N. González-Castañeda y G. Ibarra-Manríquez. Composición, estructura y diversidad de un bosque templado en Michoacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. En revisión.

Zacarias E., Y. 2009. Composición y estructura del bosque templado de Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca, a lo largo de un gradiente altitudinal. Tesis (Maestría). Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Instituto Politécnico Nacional. Oaxaca 61p.

Zar, J.H. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall International. Cuarta edición. Nueva Jersey. 663 p.

APÉNDICE

Apéndice 1. Presencia (*) de las especies arbóreas y arbustivas de las cinco comunidades del Cerro El Águila. Abreviaturas de los bosques: Tropical caducifolio (TC), *Quercus deserticola* (QD), *Q. castanea-Q. obtusata* (CO), *Q. rugosa* (QR) y *Quercus-Pinus* (QP).

TAXA	TC	QD	CO	QR	QP
ARALIACEAE					
<i>Aralia humilis</i> Cav.	*	*			
ASTERACEAE					
<i>Ageratina mairretiana</i> (DC.) R.M. King & H. Rob.			*	*	*
<i>Archibaccharis hirtella</i> (DC.) Heering				*	
<i>Baccharis heterophylla</i> Kunth			*		
<i>Montanoa grandiflora</i> (DC.) Sch. Bip. ex K. Koch	*	*			
<i>Roldana albonervia</i> (Greenm.) H. Rob. & Brettell					*
<i>Rumfordia floribunda</i> DC.					*
<i>Verbesina sphaerocephala</i> A. Gray	*	*			
BETULACEAE					
<i>Alnus jorullensis</i> Kunth			*	*	*
BIGNONIACEAE					
<i>Jacaranda mimosifolia</i> D. Don	*				
<i>Tecoma stans</i> (L.) Juss. ex Kunth	*	*			
BURSERACEAE					
<i>Bursera cuneata</i> (Schltdl.) Engl.	*	*			
<i>Bursera fagaroides</i> (Kunth) Engl.	*	*			
CACTACEAE					
<i>Opuntia atropes</i> Rose	*	*			
<i>Opuntia tomentosa</i> Salm-Dyck	*	*			
CLETHRACEAE					
<i>Clethra mexicana</i> DC.				*	*

TAXA	TC	QD	CO	QR	QP
CONVOLVULACEAE					
<i>Ipomoea murucoides</i> Roem. & Schult.	*	*	*		
CUPRESSACEAE					
<i>Cupressus lusitanica</i> Mill.			*		
ERICACEAE					
<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth			*	*	
EUPHORBIACEAE					
<i>Croton adspersus</i> Benth.	*	*			
<i>Euphorbia calyculata</i> Kunth	*	*			
FABACEAE					
<i>Acacia farnesiana</i> (L.) Willd.	*				
<i>Acacia pennatula</i> (Schltdl. & Cham.) Benth.	*				
<i>Erythrina breviflora</i> Sessé & Moc. ex DC.	*				
<i>Eysenhardtia polystachya</i> (Ort.) Sarg.	*	*			
FAGACEAE					
<i>Quercus candicans</i> Née			*	*	
<i>Quercus castanea</i> Née	*	*	*		
<i>Quercus crassipes</i> Humb. & Bonpl.			*	*	*
<i>Quercus deserticola</i> Trel.	*	*	*		
<i>Quercus laurina</i> Bonpl.				*	*
<i>Quercus obtusata</i> Bonpl.	*		*	*	
<i>Quercus rugosa</i> Née			*	*	*
LOGANIACEAE					
<i>Buddleja parviflora</i> Kunth				*	
MELIACEAE					
<i>Cedrela odorata</i> L.	*				
OLEACEAE					
<i>Forestiera phillyreoides</i> (Benth.) Torr.	*	*			
PINACEAE					

TAXA	TC	QD	CO	QR	QP
<i>Pinus leiophylla</i> Schiede ex Schltdl. & Cham.			*	*	
<i>Pinus michoacana</i> Martínez					*
<i>Pinus montezumae</i> Lamb.					*
<i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl.			*	*	*
RHAMNACEAE					
<i>Ceanothus caeruleus</i> Lag.			*	*	*
<i>Condalia velutina</i> I.M. Johnst.	*				
ROSACEAE					
<i>Crataegus mexicana</i> Moc. & Sessé ex DC.		*	*		
<i>Prunus serotina</i> subsp. <i>capuli</i> (Cav.) McVaugh			*		
ULMACEAE					
<i>Celtis caudata</i> Hance	*				
VERBENACEAE					
<i>Lippia mexicana</i> G.L. Nesom				*	*
<i>Lippia</i> sp. L.		*	*		

Apéndice 2. Datos de estructura de los bosques de *Pinus* (BP), *Pinus-Quercus* (BPQ), *Quercus* (BQ) y *Quercus-Pinus* (BQP) en México y Arkansas (Estados Unidos de América). Se muestran los valores de número de especies (S) e índices α -Fisher (α), Simpson (D), Shannon (H), y Equidad (E) basada en Shannon. La diversidad beta se midió con Jaccard (J), 1 - Sorensen (β_s) y Bray-Curtis (C_N). La altura promedio se indica con * y la del dosel superior con **. El área total de muestreo se muestra en paréntesis. **Referencias:** ¹Este estudio; ²Sánchez-Córdova y Chacón-Sotelo (1986); ³Madrigal (1994); ⁴Labat (1995); ⁵Vázquez y Givnish (1998); ⁶Márquez-Linares *et al.* (1999); ⁷Ramírez-Marcial *et al.* (2001); ^{8a,b}Encina-Domínguez *et al.* (2007^a, 2009^b); ⁹González-Tagle *et al.* (2008); ¹⁰Martínez-Cruz *et al.* (2009); ¹¹Nieves-Hernández *et al.* (2009); ¹²Shelton y Cain (1999).

Sitio	Densidad (ind./ha)	Área basal (m ² /ha) (d.a.p., cm)	Altura (m)	Diversidad
Cerro El Águila, Michoacán ¹ . BQ/BQP. (0.64 ha)	738-1,106	24.2/60.2 (≥ 2.5)	4.7-16.9* 6.8-29.6**	S= 13-18 $\alpha=2.71-4$ D=0.18-0.45 J=0.3-0.36 $C_N=0.33-0.57$
Región Madera-El Lago, Chihuahua ² . BP.	330-1,572	(≥ 7.6)	8-20.2**	---
Oriente de Michoacán ³ . BQ. (0.3 ha)	---	---	15**	S= 12
NO de Michoacán ⁴ . BP (0.32 ha)/BQ (0.41 ha)	614-793/2,159	26.9-29/24 (≥ 5)	---	S= 13-19/20 H=1.81-3.03/2.56

Sitio	Densidad (ind./ha)	Área basal (m²/ha) (d.a.p., cm)	Altura (m)	Diversidad
Manantlán, Jalisco ⁵ . BQ. (0.5 ha)	≈2,750-4,300	≈45-55 (≥ 2.5)	---	S= >20 βs≈0.25-0.62
Río Piaxtla, Durango ⁶ . BPQ (11.75 ha)	---	24.8-26.9 (≥ 5)	---	S= 27
Pueblo Nuevo Solistahuacán, Chiapas ⁷ . BQP. (0.1 ha)	1,582-2,717	56-67 (≥ 5)	---	S= 31-38
Sierra de Zapalinamé, Coahuila ^{8a,b} . BQ (3.3 ha) (Plantas > 1.3 m de altura)	2,277-2,349	17.35-28.83	---	S= 68 H = 4.9-4.5 ^a E = 0.89-0.91 ^a J = 0.49 ^a
Monterrey, Nuevo León ⁹ . BPQ. (0.1 ha)	1,066	28.3 (≥ 5)	8.1 [*]	S= 11 E = 0.6
Sierra Santa Rosa, Guanajuato ¹⁰ . BQ. (Sin área)	650-1,246	---	10-25 ^{**}	S= 12-29 α=2.72-5.28 D=0.15-0.4 C _N =0.03-0.31
Nueva Colonia, Mezquitic, Jalisco ¹¹ . BPQ (1 ha)	326	23.61 (≥ 2.5)		S= 7 H=1.48

Sitio	Densidad (ind./ha)	Área basal (m²/ha) (d.a.p., cm)	Altura (m)	Diversidad
Arkansas, E. U. ¹² BPQ. (2 ha)	453	37(≥ 9)	20.2**	S= 20

Apéndice 3. Lista florística de las especies leñosas del Cerro El Águila, Morelia, Michoacán, México. Los sitios en donde fueron encontradas se señalan con base a su exposición (N, S, E y O) y a su altitud (1=2,100 m, 2=2,200, 3=2,300 y así sucesivamente).

Familia / Especie	Sitios
ARALIACEAE	
<i>Aralia humilis</i> Cav.	S(2,3), E(3,4)
ASTERACEAE	
<i>Ageratina mairretiana</i> (DC.) R.M. King & H. Rob.	N(5-7), S(7-9), E(6-9), O(6-9)
<i>Archibaccharis hirtella</i> (DC.) Heering	E7
<i>Baccharis heterophylla</i> Kunth	N (5,6), O4
<i>Montanoa grandiflora</i> (DC.) Sch. Bip. ex K. Koch	N(2,3), S5
<i>Roldana albonervia</i> (Greenm.) H. Rob. & Brettell	E9
<i>Rumfordia floribunda</i> DC.	E9
<i>Verbesina greenmanii</i> Urb.	S3
<i>Verbesina sphaerocephala</i> A. Gray	N2, S(2,3), E3
<i>Vernonia</i> sp.	S3
BETULACEAE	
<i>Alnus jorullensis</i> Kunth	N(9,10), S(6,10), E8
BIGNONIACEAE	
<i>Jacaranda mimosifolia</i> D. Don	S1
<i>Tecoma stans</i> (L.) Juss. ex Kunth	E (2, 3)

Familia / Especie	Sitios
BURSERACEAE	
<i>Bursera cuneata</i> (Schltdl.) Engl.	N2, S(1-4), E(3,4)
<i>Bursera fagaroides</i> (Kunth) Engl.	N2, E(2,3)
CACTACEAE	
<i>Opuntia atropes</i> Rose	N3, S(1-4)
<i>Opuntia tomentosa</i> Salm-Dyck	N(2,3), S(4,5), E(2-4)
CLETHRACEAE	
<i>Clethra mexicana</i> DC.	N(6,7,9,10) , S9, E9, O(6,8,9)
CONVOLVULACEAE	
<i>Ipomoea murucoides</i> Roem. & Schult.	N(2,3), S(1-4), E(2-5)
CUPRESSACEAE	
<i>Cupressus lusitanica</i> Mill.	N5
ERICACEAE	
<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth	N(4,5,9), S(6-8), E(5,7,8), O(4,6,7)
EUPHORBIACEAE	
<i>Croton adspersus</i> Benth.	S1, E(2,3)
<i>Euphorbia calyculata</i> Kunth	S(1,2,4)
FABACEAE	
<i>Acacia farnesiana</i> (L.) Willd.	S2, E2
<i>Acacia pennatula</i> (Schltdl. & Cham.) Benth.	N2, S2, E2

Familia / Especie	Sitios
<i>Acaciela angustissima</i> (Mill.) Britton & Rose	S3
<i>Erythrina breviflora</i> Sessé & Moc. ex DC.	N3, S1
<i>Eysenhardtia polystachya</i> (Ortega) Sarg.	N(2,3), E3
FAGACEAE	
<i>Quercus candicans</i> Née	N(4-6), E(6,7), O(4,6,7)
<i>Quercus castanea</i> Née	N(2-5), S(2-7), E(4-6), O4
<i>Quercus crassipes</i> Humb. & Bonpl.	N(5-10), S(6-10), E(7,8), O(4-9)
<i>Quercus deserticola</i> Trel.	N(2,3), S(2-5), E(2-5)
<i>Quercus laurina</i> Bonpl.	N (6-10), S (8-10), E (8,9), O (8,9)
<i>Quercus obtusata</i> Bonpl.	N(2,4,5), S(3,6,7), E(5,6), O(4,6,7)
<i>Quercus rugosa</i> Née	N(4-9), S(6-10), E(6-9), O(4-9)
LOGANIACEAE	
<i>Buddleja parviflora</i> Kunth	S8, E7, O4
MELIACEAE	
<i>Cedrela odorata</i> L.	S1
OLEACEAE	
<i>Forestiera phillyreoides</i> (Benth.) Torr.	N(2,3), S(1-5), E(2-4)
PINACEAE	
<i>Pinus leiophylla</i> Schiede ex Schltdl. & Cham.	N(5,6), E(6,7), O(4-7)
<i>Pinus michoacana</i> Martínez	N10, S10

Familia / Especie	Sitios
<i>Pinus montezumae</i> Lamb.	N10, S10
<i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl.	N(5-10), S(9,10), E9, O(6-9)
RHAMNACEAE	
<i>Ceanothus caeruleus</i> Lag.	N5, E(7,8), O8
<i>Condalia velutina</i> I.M. Johnst.	N(2,3), S(1,2), E2
ROSACEAE	
<i>Crataegus mexicana</i> Moc. & Sessé ex DC.	N(3,5), S(4,5), O4
<i>Prunus serotina</i> subsp. <i>capuli</i> (Cav.) McVaugh	N(5,6)
SALICACEAE	
<i>Salix paradoxa</i> Kunth	N7
SOLANACEAE	
<i>Acnistus arborescens</i> (L.) Schltldl.	O4
ULMACEAE	
<i>Celtis caudata</i> Hance	S1
VERBENACEAE	
<i>Lippia mexicana</i> G.L. Nesom	N7, S(8,9), E9, O(6,8)
<i>Lippia</i> sp.	E(3-5)

Apéndice 4. Matriz de diversidad beta entre todos los sitios. Índice de Bray y Curtis (parte superior derecha) y Jaccard (parte inferior).

	E2	E3	E4	E5	E6	E7	E8	E9	N2	N3	N4	N5	N6	N7	N8	N9	N10	O4	O6	O7	O8	O9	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8	S9	S10
E2		0.46	0.37	0.19	0	0	0	0	0.65	0.55	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.39	0.31	0.21	0.50	0.29	0	0	0	0	0
E3	0.47		0.75	0.27	0	0	0	0	0.43	0.44	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.32	0.29	0.25	0.69	0.51	0	0	0	0	0
E4	0.29	0.54		0.28	0.01	0	0	0	0.29	0.40	0.01	0.01	0	0	0	0	0	0.01	0	0	0	0	0.18	0.21	0.19	0.66	0.51	0.01	0.01	0	0	0
E5	0.14	0.20	0.4		0.33	0.05	0.03	0	0.12	0.52	0.47	0.19	0	0	0	0.02	0	0.22	0.13	0.11	0	0	0.02	0.05	0.56	0.32	0.39	0.47	0.13	0.01	0	0
E6	0	0	0.08	0.2		0.14	0.12	0.12	0.08	0.25	0.61	0.44	0.21	0.10	0.08	0.09	0	0.41	0.37	0.35	0.10	0.10	0	0.01	0.29	0.02	0.03	0.48	0.40	0.07	0.08	0.09
E7	0	0	0	0.07	0.36		0.81	0.45	0	0	0.09	0.13	0.66	0.63	0.41	0.25	0.02	0.21	0.39	0.50	0.42	0.60	0	0	0	0	0	0.06	0.54	0.51	0.54	0.42
E8	0	0	0	0.08	0.18	0.46		0.47	0	0	0.06	0.08	0.72	0.64	0.52	0.39	0.13	0.17	0.36	0.46	0.53	0.69	0	0	0	0	0	0.12	0.58	0.55	0.59	0.55
E9	0	0	0	0	0.17	0.13	0.25		0	0	0.03	0.05	0.49	0.61	0.60	0.56	0.20	0.09	0.40	0.43	0.70	0.67	0	0	0	0	0	0.02	0.38	0.44	0.67	0.67
N2	0.44	0.47	0.40	0.27	0.12	0	0	0		0.48	0.06	0.06	0	0	0	0	0	0.08	0.04	0.03	0	0	0.51	0.47	0.35	0.43	0.16	0.08	0.06	0	0	0
N3	0.31	0.28	0.36	0.21	0.06	0	0	0	0.5		0.29	0.06	0	0	0	0	0	0.12	0	0	0	0	0.36	0.27	0.50	0.56	0.42	0.38	0.02	0	0	0
N4	0	0	0.08	0.38	0.57	0.27	0.20	0.08	0.13	0.07		0.60	0.08	0.03	0.03	0.05	0	0.29	0.23	0.23	0.03	0.03	0	0.01	0.39	0.02	0.02	0.53	0.26	0.04	0.03	0.03
N5	0	0	0.05	0.18	0.43	0.44	0.31	0.16	0.08	0.09	0.36		0.11	0.05	0.05	0.08	0.06	0.47	0.34	0.32	0.08	0.07	0	0.01	0.06	0.03	0.04	0.19	0.29	0.04	0.05	0.04
N6	0	0	0	0	0.33	0.36	0.31	0.39	0	0	0.15	0.41		0.75	0.59	0.46	0.26	0.18	0.49	0.50	0.51	0.70	0	0	0	0	0	0.08	0.52	0.53	0.60	0.47
N7	0	0	0	0	0.18	0.14	0.27	0.67	0	0	0.09	0.17	0.42		0.58	0.40	0.29	0.07	0.34	0.50	0.61	0.67	0	0	0	0	0	0.01	0.46	0.53	0.67	0.42
N8	0	0	0	0	0.11	0.18	0.38	0.33	0	0	0.13	0.20	0.40	0.38		0.70	0.39	0.11	0.35	0.49	0.69	0.77	0	0	0	0	0	0.08	0.52	0.46	0.58	0.72
N9	0	0	0	0.08	0.08	0.23	0.56	0.36	0	0	0.20	0.24	0.42	0.40	0.57		0.41	0.16	0.38	0.34	0.64	0.65	0	0	0	0	0	0.15	0.31	0.31	0.57	0.67
N10	0	0	0	0	0	0.07	0.27	0.25	0	0	0	0.11	0.31	0.27	0.38	0.56		0.03	0.08	0.08	0.44	0.28	0	0	0	0	0	0.18	0.03	0.11	0.16	0.38
O4	0	0	0.06	0.21	0.42	0.43	0.20	0.06	0.09	0.1	0.46	0.56	0.31	0.06	0.15	0.20	0.06		0.44	0.29	0.12	0.10	0	0.01	0.13	0.04	0.05	0.34	0.27	0.11	0.09	0.13
O6	0	0	0	0.14	0.46	0.46	0.31	0.39	0.05	0	0.36	0.50	0.54	0.42	0.27	0.42	0.21	0.40		0.58	0.37	0.30	0	0	0.01	0	0	0.20	0.52	0.31	0.32	0.30
O7	0	0	0	0.17	0.56	0.55	0.36	0.23	0.05	0	0.44	0.57	0.50	0.25	0.33	0.36	0.15	0.46	0.80		0.36	0.41	0	0	0.01	0	0	0.18	0.78	0.46	0.39	0.40
O8	0	0	0	0	0.17	0.31	0.50	0.60	0	0	0.08	0.29	0.50	0.67	0.50	0.50	0.36	0.12	0.50	0.33		0.62	0	0	0	0	0	0.06	0.34	0.34	0.51	0.58
O9	0	0	0	0	0.20	0.25	0.44	0.56	0	0	0.10	0.25	0.60	0.63	0.67	0.63	0.44	0.13	0.46	0.40	0.75		0	0	0	0	0	0.03	0.48	0.50	0.73	0.75
S1	0.24	0.21	0.19	0.06	0	0	0	0	0.20	0.29	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		0.74	0.28	0.35	0.02	0	0	0	0	0
S2	0.38	0.33	0.43	0.20	0.06	0	0	0	0.47	0.35	0.06	0.04	0	0	0	0	0	0.05	0	0	0	0	0.35		0.37	0.32	0.07	0.01	0.01	0	0	0
S3	0.16	0.33	0.43	0.29	0.13	0	0	0	0.39	0.28	0.13	0.08	0	0	0	0	0	0.10	0.05	0.05	0	0	0.21	0.50		0.26	0.07	0.48	0.03	0	0	0
S4	0.27	0.31	0.55	0.25	0.07	0	0	0	0.38	0.54	0.08	0.10	0	0	0	0	0	0.11	0	0	0	0	0.33	0.50	0.4		0.63	0.02	0.02	0	0	0
S5	0.23	0.20	0.40	0.20	0.09	0	0	0	0.36	0.55	0.10	0.11	0	0	0	0	0	0.13	0	0	0	0	0.06	0.20	0.20	0.50		0.03	0.03	0	0	0
S6	0	0	0.08	0.33	0.33	0.25	0.44	0.08	0.12	0.06	0.57	0.33	0.14	0.08	0.25	0.44	0.18	0.42	0.33	0.40	0.17	0.20	0	0.06	0.13	0.07	0.09		0.23	0.08	0.04	0.18
S7	0	0	0.08	0.33	0.50	0.36	0.44	0.17	0.12	0.06	0.57	0.43	0.23	0.18	0.25	0.30	0.08	0.42	0.46	0.56	0.27	0.33	0	0.06	0.13	0.07	0.09	0.71		0.53	0.42	0.43
S8	0	0	0	0.08	0.18	0.46	0.56	0.36	0	0	0.20	0.24	0.31	0.40	0.38	0.40	0.17	0.29	0.42	0.36	0.50	0.44	0	0	0	0	0	0.30	0.44		0.61	0.39
S9	0	0	0	0	0.18	0.23	0.40	0.67	0	0	0.09	0.24	0.55	0.75	0.57	0.56	0.40	0.13	0.55	0.36	0.88	0.86	0	0	0	0	0	0.18	0.30	0.56		0.61
S10	0	0	0	0	0.08	0.14	0.40	0.25	0	0	0.09	0.17	0.31	0.27	0.57	0.56	0.75	0.13	0.21	0.25	0.36	0.44	0	0	0	0	0	0.30	0.18	0.27	0.40	