DIVERSIDAD FLORÍSTICA DEL BOSQUE MESÓFILO EN EL NORTE DE CHIAPAS Y SU RELACIÓN CON MÉXICO Y CENTROAMÉRICA

NEPTALÍ RAMÍREZ-MARCIAL

Departamento de Ecología y Sistemática Terrestres, División de Conservación de la Biodiversidad, El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Apartado Postal 63, C.P. 29200, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.
Teléfono: 967-6781883, ext. 5104; Fax: 967-6782322; Correo electrónico: nramirez@slc.ecosur.mx.

Resumen. Se registró la distribución de familias y géneros de árboles y arbustos en las montañas del norte de Chiapas y se comparó con otras 23 localidades de bosque mesófilo de montaña en México, Guatemala y Costa Rica. De un total de 99 familias, las más representadas por géneros fueron Rubiaceae (19), Leguminosae (16), Ericaceae (15) y Compositae (14). Los géneros *Quercus*, *Clethra*, *Cornus*, *Oreopanax* y *Cestrum* fueron citados en más de 95% de los sitios; 32 géneros (10%) sólo se registraron una vez. Mediante un análisis no métrico de escala multidimensional, se reconocieron seis áreas de distribución actual de acuerdo con sus valores de diversidad y posición geográfica. La mayor riqueza genérica se registró para Manantlán, El Triunfo, Sierra de Talamanca y las Montañas del norte de Chiapas. La mayor proporción de los géneros (41%) tiene una distribución meridional, 15% holártica, 4% americano-africana, 9% malayo-americana, 3% austral-antártica, 14% pantropical, 5% de amplia distribución y 9% de los géneros se consideran exclusivos de México y/o Centroamérica.

Palabras clave: conservación, escalamiento multidimensional, neotrópico, ordenación, riqueza

Abstract. The distribution of woody genera in the montane cloud forest in the northern highlands of Chiapas was registered and compared with other 23 localities in Mexico and Central America. A total of 312 genera in 99 families were recorded. The most diverse families were Rubiaceae (19), Leguminosae (16), Ericaceae (15) and Compositae (14). *Quercus*, *Clethra*, *Cornus*, *Oreopanax*, and *Cestrum* were present in more than 95% of the sites, while 32 genera (10%) alone were registered once. Non-metric multidimensional scaling analysis showed the presence of six groups of localities according to their diversity values and geographical position. Sierra de Manantlán, El Triunfo, Cordillera of Talamanca, and Northern highlands of Chiapas were the most diverse localities. The greater proportion of the genera (41%) have a meridional distribution (except pantropical), 15% holarctic, 4% american-african, 9% malayan-american, 3% austral-antarctic, 14% pantropical, 5% widely distribution and 9% of the genera are considered exclusive of Mexico and/or Central America.

Key words: conservation, multidimensional scaling, neotropical, ordination, richness.

Tradicionalmente en México se ha utilizado el término de bosque mesófilo de montaña (BMM) para definir ampliamente un conjunto de asociaciones de vegetación que varían en composición florística y estructura de acuerdo a factores físicos y bióticos particulares (Rzedowski, 1996). Su denominación obedece a características tanto fisonómicas como a ciertos atributos ecológicos que guardan las especies con su entorno físico y en ello radica la dificultad para reconocer una formación vegetal única, ya que cada caso presenta rasgos peculiares (Rzedowski, 1978; 1996; Challenger, 1998). Otros términos considera-

dos equivalentes incluyen el de bosque caducifolio (Miranda y Hernández-X., 1963), bosque de neblina, bosque de niebla o nubliselva (Leopold, 1950; Bredlove, 1981; González-Espinosa *et al.*, 1997; Ramírez-Marcial *et al.*, 1998). En el ámbito internacional es más frecuente el término de bosques húmedos de montaña o *tropical montane forest* (Stadtmüller, 1987; Churchill *et al.*, 1995; Hamilton *et al.*, 1995; Aldrich *et al.*, 1997) y aún bajo esta denominación genérica subyacen diversos términos de acuerdo con características climáticas, geográficas o fisonómicas (*e.g.* *montane rain/cloud forest*, *evergreen cloud/rain forest*, *upper/*

lower montane rain forest, moist/wet rain forest y elfin forest, entre otros).

En México el BMM se localiza más frecuentemente sobre la vertiente del Golfo, a lo largo de una franja angosta desde Tamaulipas (Puig y Bracho, 1987; Briones, 1991), hasta el centro y sur de Veracruz (Luna-Vega *et al.*, 1988; Williams-Linera, 1993); en la vertiente del Pacífico se distribuye de manera discontinua desde Sinaloa, Colima, Jalisco (Saldaña y Jardel, 1991; Jardel *et al.*, 1993; Santiago y Jardel *et al.*, 1993; Vázquez-García *et al.*, 1995; Vázquez-García y Givnish, 1998), Guerrero (Lorenzo *et al.*, 1983; Luna-Vega *et al.*, 1989; Meave *et al.*, 1992; Jiménez-Ramírez *et al.*, 1993), hasta Oaxaca y Chiapas (Carlson, 1954; Williams-Linera, 1991; Campos-Villanueva y Villaseñor, 1995; Acosta, 1997), así como en algunos sectores del Eje Neovolcánico Transversal (Rzedowski, 1978; Luna-Vega *et al.*, 1994; Torres-Zúñiga y Tejero-Díez, 1998; Ruiz-Jiménez *et al.*, 2000; Medina *et al.*, 2000). En Chiapas, el BMM se distribuye a lo largo de la Sierra Madre, en las montañas del oriente y hacia la altiplanicie central y montañas del norte (Zuill y Lathrop, 1975; Breedlove, 1981; Long y Heath, 1991; Williams-Linera, 1991; González-Espinosa *et al.*, 1997; Ramírez-Marcial *et al.*, 1998).

A pesar de la aparente profusión de estudios sobre el BMM, aún no se tiene una estimación efectiva y actualizada de la superficie que ocupa dentro del territorio debido a su elevada tasa de disminución por factores asociados a las actividades humanas (Challenger, 1998). Sin embargo, es muy aceptada la cifra de poco menos de 1% del territorio nacional (Rzedowski, 1996). Sólo unas pocas localidades de BMM se encuentran dentro de áreas naturales protegidas (destacan por su extensión las Reservas de la Biósfera Sierra de Manantlán, El Triunfo, El Cielo y el Parque Estatal de Omiltemi), en tanto que otras áreas como las serranías veracruzanas, la Sierra Norte de Oaxaca, las Montañas del Norte y Las Cañadas en Chiapas están bajo una intensa afectación humana que ha reducido su extensión.

En los últimos años se ha avanzado en el entendimiento de algunas relaciones florísticas y biogeográficas del BMM entre distintas localidades del país (*e.g.* Luna-Vega *et al.*, 1988, 1994; Rzedowski, 1996). El denominador común en la mayoría de los estudios es que muchas de las asociaciones florísticas del bosque mesófilo son únicas y por tanto mantienen un grado variable de relación entre ellas a lo largo de su área de distribución y esta variación se incrementa al considerar una escala regional. Más recientemente Luna-Vega *et al.* (1999, 2000) han empleado métodos novedosos (análisis de simplicidad de endemismos y *track analysis*) para explicar las relaciones históricas entre distintas localidades de BMM en el país a par-

tir de los patrones de distribución de diversos taxa actuales. Asimismo, se han sugerido tendencias generales de las relaciones florísticas al nivel de familias y géneros entre México y Sudamérica y con mayor énfasis en las relaciones con el este de los EUA y con el este de Asia (*e.g.* Miranda y Sharp, 1950; Miranda, 1960; Rzedowski, 1978; Puig *et al.*, 1987; Quintana-Anciano y González-Espinosa, 1993; Vázquez-García, 1995).

En este trabajo se compara la ocurrencia de géneros de especies arbustivas y arbóreas en la región de las Montañas del Norte de Chiapas con otros 23 estudios realizados en México, Guatemala y Costa Rica mediante un análisis de ordenación no métrico de escala multidimensional, en un intento por establecer numéricamente las relaciones florísticas entre las localidades. Se eligió trabajar con géneros de árboles y arbustos por ser de las formas de vida más conspicuas y bien documentadas del BMM y porque en última instancia éstas definen las condiciones que prevalecen en el interior del bosque y permiten la coexistencia de otros grupos de plantas tanto vasculares como no vasculares.

Materiales y métodos

Área de estudio y muestreo en el Norte de Chiapas. El trabajo se realizó dentro de la porción norte-oeste de la región fisiográfica de las montañas del norte de Chiapas (Breedlove, 1981), en una superficie aproximada de 750 km² comprendida entre los 17°03'-17°16' N y 92°47'-93°05' W, incluye los municipios de Jitotol, Pueblo Nuevo Solistahuacán, Rayón, Pantepec y Tapalapa (Morales-Hernández, 2000). La región se caracteriza por un conjunto de serranías accidentadas de origen volcánico y geológicamente complejo, donde el lecho del Río Grijalva atraviesa la región entre acantilados abruptos y cordilleras altas (Müllerried, 1957). El terreno es en general ondulado con pendientes variables (5-75°) y más comúnmente 30-45° sobre altitudes que varían de 1700-2300 m; el sustrato geológico pertenece al Terciario y está dominado por material sedimentario (calizas, limolita-arenisca y lutita-arenisca) y una porción pequeña de origen ígneo. Los suelos son poco profundos, desde colores claros hasta oscuros y de los tipos luvisol, litosol, rendzina y acrisol (J. Mendoza-Vega, com. pers.). En general, se carece de corrientes fluviales permanentes, salvo pequeños arroyos que nacen en las partes altas de las montañas y que intensifican su flujo durante la época lluviosa. El clima es del tipo C(w₂)(w)(i)g, templado subhúmedo con abundantes lluvias en verano; la temperatura media anual oscila entre 16-17° C y la precipitación entre los 1400-2000 mm (figura 1).

Durante 8 a 10 meses las partes más altas están cubiertas por una capa densa de neblina y durante el invierno es frecuente la ocurrencia de heladas en las áreas abiertas y más elevadas. Las características geográficas y climáticas anteriores son propicias para la ocurrencia de bosque mesófilo, sobre todo en las partes más altas e inaccesibles y orientadas hacia barlovento, mientras que hacia sotavento es más frecuente el bosque de pino-encino y bosque de pino (Zuill y Lathrop, 1975; Breedlove, 1981; Bolom-Ton, 2000; Ramírez-Marcial *et al.* 2001).

Durante 1997-1999 se realizó un inventario forestal para registrar todas las especies leñosas presentes en 86 parcelas circulares (1000 m²) dentro de rodales con distinta historia de perturbación humana (Ramírez-Marcial *et al.* 2001). En 36 parcelas no se registró evidencia de disturbio, en 29 parcelas se registraron condiciones moderadas de disturbio y en 21 parcelas las condiciones de disturbio por extracción, pastoreo de bovinos e incendios forestales fue intensa. Todos los individuos presentes dentro de las parcelas fueron contabilizados y medidos de acuerdo con el siguiente criterio de tamaño: plántulas (< 0.5 m de altura) en 4 subparcelas de 2 m²; juveniles (> 0.5 m de altura y < 5 cm de diámetro a la altura del pecho) en 4 subparcelas de 8 m²; árboles chicos (5-10 cm dap) en una subparcela de 100 m²; árboles de tamaño medio (10-30 cm dap); en una parcela de 500m² y

árboles grandes (>30 cm dap) en toda la parcela de 1000 m². Complementariamente, se realizaron recorridos en las áreas aledañas para registrar la presencia de aquellas especies arbustivas y arbóreas que no fueron incluidas en los inventarios forestales. El acceso a las áreas remotas se realizó con guías de campo locales y en cada recorrido, se colectó material botánico para su posterior determinación en el herbario de ECOSUR, donde se encuentra actualmente depositado.

Bases de datos. La relación de familias y géneros de las especies arbustivas y arbóreas obtenida para las montañas del norte de Chiapas se comparó con la información florística de otras 23 localidades del bosque mesófilo de montaña dentro de México, Guatemala y Costa Rica disponible en la literatura (cuadro 1; figura 2).

Los géneros se agruparon por la forma de vida (árboles y arbustos) asignada por cada autor del estudio. En casos donde se detectaron inconsistencias u omisiones en la forma de vida, se recurrió a la descripción del género. En otros casos, se asignaron dos formas de vida en virtud de que dichos géneros pueden tener especies representadas en ambas. Asimismo, a cada género se le asignó una de nueve categorías de distribución geográfica actual de acuerdo con Kappelle (1995) y Mabberley (1997). Las cate-

Figura 1. Diagrama ombrotérmico para el promedio de 11 años (1984-1994) registrados en la estación meteorológica del Colegio Lindavista, Pueblo Nuevo Solistahuacán, Chiapas, 1760 msnm.

gorías fueron: HO = holártica, elementos templados de amplia distribución en las áreas frías del hemisferio norte; AA= afro-americana, correspondiente a los géneros tropicales restringidos al sur de África y América tropical; EA = malayo-americana, limitado a las montañas húmedas y frías del E y SE de Asia y América tropical; PA = pantropical, referida como los géneros con distribución en todas las áreas paleotropicales de África y Asia; AU= austral-antártica, principalmente restringidos a las partes altas y frías de Sudamérica, islas subantárticas del Pacífico y que pueden encontrarse también en Australia, Nueva Zelanda y Tasmania, con extensiones nortenas hacia

Indonesia, Nueva Guinea y Taiwan; MA = meridional andina, géneros neotropicales pero más representadas hacia las partes altas y templadas de Los Andes; NA = neotropical amazónica, géneros con mayor representación en el extremo Atlántico de las Amazonas; MC = México y Centroamérica, aquellos géneros cuya distribución está restringida a una o ambas regiones, AD = amplia distribución (cosmopolitas y pseudocosmopolitas).

Análisis. Se construyó una matriz de presencia-ausencia donde las columnas representan las localidades y los géneros. La información se sometió a un análisis de

Cuadro 1. Relación de localidades con bosque mesófilo de montaña en México y Centroamérica considerados en el estudio.

Clave del sitio	Localidad	Autor (es)
1. Nortechis	Montañas del norte, Jitotol, Pueblo Nuevo Solistahuacán, Rayón y Tapalapa, Chiapas, México.	Este estudio
2. Mbello	Parque Nacional Lagos de Montebello, La Trinitaria, Chiapas, México	Carlson (1954)
3. Molocotlán	Molocotlán, Molango-Xochicoatlán, Hidalgo, México	Mayorga-Saucedo <i>et al.</i> (1998)
4. Tlanchinol	Tlanchinol, Hidalgo, México	Luna-Vega <i>et al.</i> (1994)
5. Huítepec	Cerro Huítepec, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México	Ramírez-Marcial <i>et al.</i> (1998)
6. Coatlan	México San Jerónimo Coatlán, Oaxaca, México	Campos-Villanueva y Villaseñor (1995)
7. Talamanca	Cordillera de Talamanca, Costa Rica	Kappelle (1995)
8. Eltriunfo	Reserva de la biosfera El Triunfo, Jaltenango y Mapastepec, Chiapas, México	Long y Heath (1993)
9. Phidalgo	Pluma Hidalgo, San Mateo Piñas, Oaxaca, México	Acosta (1997)
10. Atoyac	Atoyac, Guerrero, México	Lorenzo <i>et al.</i> (1983)
11. Omiltemi	Parque ecológico estatal Omiltemi, Chilpancingo, Guerrero, México	Jiménez-Ramírez <i>et al.</i> (1993)
12. Manantlan	Sierra de Manantlán, Jalisco y Colima, México	Vázquez-García <i>et al.</i> (1995); Vázquez-García y Givnish (1998)
13. Elcielo	Reserva de la biosfera El Cielo, Gómez Farías, Jaumave y Llera Tamaulipas, México	Puig y Bracho (1987)
14. Bazom	Merced Bazóm, Huistán, Chiapas, México	González-Espinosa <i>et al.</i> (1997)
15. Cuchumatan	Sierra de los Cuchumatanes, Todos Santos Cuchumatán, Guatemala	Islebe <i>et al.</i> (1994)
16. Purulha	Biotopo del Quetzal, Purulhá, Baja Verapaz, Guatemala	García-López y Véliz (1998)
17. Lasminas	Sierra de Las Minas, Izabal, Alta Verapaz, Zacapa y El Progreso, Guatemala	Rosito-Monzón (1999)
18. Sgdota	Río Savegre, San Gerardo de Dota, Costa Rica	Kappelle <i>et al.</i> (2000)
19. Ocuilan	Cañadas de Ocuilán, Estado de México y Morelos, México, Teocelo, Veracruz, México	Luna-Vega <i>et al.</i> (1989)
20. Teocelo	México, Teocelo, Veracruz, México	Luna-Vega <i>et al.</i> (1988)
21. Pns	La Yerbabuena, Rayón y Pueblo Nuevo Solistahuacán, Chiapas, México	Zuill y Lathrop (1975)
22. Nsjparan	Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán, México	Medina <i>et al.</i> (2000)
23. Sultepec	Sierra de Sultepec, estado de México, México	Torres-Zúñiga y Tejero-Díez (1998)
24. Tenango	Tenango de Doria, Hidalgo, México	Alcántara-Ayala y Luna-Vega (1997)

ordenación no métrico de escala multidimensional (Kruskal, 1974). Este análisis tiene por objeto detectar la similitud o disimilitud (distancias) entre un conjunto de objetos o variables (localidades) a partir de dimensiones o atributos que explican en mayor magnitud la relación entre las variables originales. Para ello el análisis utiliza una medida de bondad de ajuste denominada *Phi* o *stress*, definida como: $\Phi = [S_{dij} - f(d_{ij})]^2$, donde el término d_{ij} representa las distancias generadas para cada número de dimensiones, y d_{ij} representa los datos de entrada originales (distancias observadas) y la expresión $f(d_{ij})$ indica una transformación no métrica de los datos originales. Mientras más bajo es el valor de *Phi* (0-1) es mayor el ajuste de la matriz de distancia reproducida con respecto a la matriz de distancia original.

Inicialmente se obtuvieron los valores de distancia euclidiana mediante el método de promedios aritméticos sin ponderación (UPGMA) como la función de ligamiento (Sneath y Sokal, 1973). Posteriormente se revisó la bondad de ajuste de las dos primeras dimensiones o ejes mediante despliegue gráfico y revisión del valor de *Phi*. Finalmente se realizó un análisis de regresión lineal para explicar la relación entre el número de familias y géneros de cada loca-

lidad (variables dependientes) considerando los ejes de la ordenación como variables independientes. Todos los análisis se realizaron con el programa *Statistica v.5.1* (StatSoft, 1998).

Resultados

Riqueza florística. La relación de familias, géneros, forma de vida y distribución geográfica para cada localidad aparece en el apéndice 1 y un resumen de los valores totales por localidad se muestra en el cuadro 2. En total se registraron 99 familias y 312 géneros en las 24 localidades revisadas. El 72% y 41% de las familias y géneros, respectivamente, estuvieron presentes en las montañas del Norte de Chiapas. Las especies más comunes dentro de las parcelas que no presentaron evidencia de disturbio fueron: *Podocarpus matudai*, *Quercus benthamii*, *Persea americana*, *Persea schiedeana*, *Calyptrhantes pallens*, *Clethra macrophylla*, *Turpinia tricornuta*, *Magnolia sharpii* y *Cyathea fulva*; en las parcelas con condiciones intermedias de disturbio las especies más frecuentes fueron: *Pinus tecunumanii*, *Quercus candicans*, *Liquidambar styraciflua*, *Nyssa sylvatica*, *Cleyera theaeoides* y *Clethra suaveolens*. Las especies arbóreas características de las parcelas con el mayor

Figura 2. Mapa de localización de las 24 localidades consideradas en el estudio. Clave numérica como en el cuadro 1.

grado de disturbio por extracción, incendios y pastoreo de bovinos fueron: *Pinus oocarpa*, *Pinus maximinoi*, *Arbutus xalapensis*, *Acacia pennatula* y *Myrica cerifera*. La forma de vida más representada para el conjunto de las 24 localidades fue la de árboles (68 %). Las familias representadas por más de 10 géneros fueron Rubiaceae (19), Leguminosae (16), Ericaceae (15), Compositae (14), Melastomataceae (12) y Euphorbiaceae (11); en contraste, 42 familias estuvieron representadas por un solo género. Los géneros comunes a todas las localidades fueron *Quercus* y *Clethra*, mientras que *Cestrum*, *Cornus* y *Oreopanax* se registraron en 23 de las 24 localidades. Un alto porcentaje de géneros (77%) estuvieron en 10 o menos localidades y 32 de ellos (10%) sólo se registraron en una localidad (Apéndice 1). Los géneros tales como *Acalypha*, *Antidaphne*, *Ardisia*, *Bellucia*, *Clidemia*, *Cnidoscolus*, *Conostegia*, *Croton*, *Daphnopsis*, *Escallonia*, *Eupatorium*, *Forchhammeria*, *Forestiera*, *Fuchsia*, *Gonzalagunia*, *Heisteria*, *Holodiscus*, *Leandra*, *Lippia*, *Malpighia*, *Miconia*, *Mimosa*, *Palicourea*, *Picramnia*, *Piper*, *Pothomorphe*, *Ptelea*, *Psychotria*, *Rhamnus*, *Rondeletia*, *Senna*, *Xylosma* y *Zanthoxylum* pueden presentar especies tanto arbustivas como arbóreas.

Ordenación. Con un valor bajo de $\Phi = 0.1179$, los dos primeros ejes de la ordenación representaron apropiadamente las relaciones florísticas entre las distintas localidades. El primer eje sugirió un gradiente de

diversidad ($r^2 = 0.63$; $p < 0.001$ para las familias y $r^2 = 0.72$, $p < 0.001$ para los géneros). El segundo eje representó un gradiente latitudinal ($r^2 = 0.50$, $p < 0.001$). Con base en lo anterior, fue posible delimitar seis áreas de acuerdo con la combinación de la posición geográfica y la diversidad genérica (figura 3): Grupo I = Sierra de Manantlán; II = El Triunfo; III = Vertiente sur Pacífica; IV = Vertiente del Golfo; V = Centro Continental; VI = Centroamérica. Los dos primeros grupos representan los sitios genéricamente más diversos, aunque latitudinalmente distantes. El grupo III representa una prolongación del grupo II que corresponde a la vertiente del Pacífico hacia Oaxaca y Guerrero (San Jerónimo Coatlán, Pluma Hidalgo, Omiltemi y Atoyac); el grupo IV representa a las dos localidades más cercanas del Golfo de México y parcialmente relacionadas con las del grupo III. El grupo V es el más numeroso y comprende a la mayoría de las localidades del centro y sureste de México. Por último, el Grupo VI se distribuyó a lo largo del segundo eje de la ordenación e incluyó a las localidades del norte de Chiapas, Guatemala y Costa Rica.

La relación entre la diversidad y el segundo eje (latitudinal) fue marginalmente significativa ($r^2 = 0.40$; $p = 0.052$ para familias y $r^2 = 0.38$, $p = 0.063$ para géneros, figura 4). Las localidades más diversas, Sierra de Manantlán, El Triunfo, Cordillera de Talamanca y las Montañas del Norte de Chiapas, en conjunto representaron 63-82% del total de familias y 41-63% de

Figura 3. Distribución de las 24 localidades de bosque mesófilo a lo largo de los dos ejes de ordenación no métrica de escala multidimensional. El significado de los acrónimos para las localidades como en el cuadro 1.

todos los géneros registrados para el BMM. En contraste, las localidades con la más baja representación de elementos del BMM fueron Pueblo Nuevo Solistahuacán, Ocuilán y los Cuchumatanes (32-34 familias y 41-50 géneros), en tanto que las demás localidades tuvieron una representación intermedia (39-59 familias y 58-115 géneros, cuadro 2).

Relaciones geográficas. La relación de los géneros por categoría de distribución geográfica se muestra en el apéndice 1. Al considerar todas las localidades, la mayor proporción (39%, 122 géneros) correspondió a géneros con una distribución neotropical (tanto andina como amazónica), seguido de 46 holárticos (16%), 43 pantropicales (14%), 29 este asiáticos (9%), 14 afro-americanos (4%) y nueve australes (3%). Un conjunto de 17 géneros (5%) son de amplia distribución y 32 géneros (10%) se consideran exclusivos de México y/o Centroamérica (apéndice 1). Sin embargo, este patrón se modifica cuando se considera el promedio de la contribución de cada categoría de afinidad entre las 24 localidades (figura 5). Las localidades presentaron en promedio un tercio del número total de géneros dentro de cada categoría de distribución, excepto para los de amplia distribución, cuya representación fue de 56% y para los géneros considerados como exclusivos de México y/o Centroamérica (18%). Para cada categoría de distribución se registraron valores extremos que en su mayoría corresponden a las cuatro localidades más diversas, antes señaladas (figura 5).

Discusión

Riqueza local. De las siete regiones fisiográficas de Chiapas propuestas por Müllerried (1957), cuatro de ellas presentan vegetación propia del bosque mesófilo (Sierra Madre, Altiplanicie Central, Montañas del Oriente y Montañas del Norte), siendo esta última una de las más pobremente conocidas (Breedlove, 1981). De los pocos estudios en la región, destacan las descripciones florísticas generales de Miranda (1952) y Breedlove (1981), mientras que Zuill y Lathrop (1975) registraron la composición florística y estructura relacionándola con la variación microclimática en una ladera húmeda con bosque mesófilo y otra de pino-encino-liquidambar, relativamente más seca. Todos los autores anteriores coinciden en señalar la importancia de la región por su alta contribución de especies. Las 71 familias y 128 géneros registrados en este estudio, confirman que esta región es una de las más diversas del área neotropical (cuadro 2). Al nivel del dosel, el componente más conspicuo del BMM en la región lo constituye *Quercus* spp. Sin embargo, la dominancia de los encinos tiende a disminuir con-

Cuadro 2. Relación de familias, géneros y proporción de géneros por familia para las 24 localidades de bosque mesófilo en México y Centroamérica.

Localidad	Número de familias	Número de géneros	Géneros/Familia
1. Nortechis	71	128	1.8
2. Mbello	40	58	1.5
3. Molocotlán	54	90	1.7
4. Tlanchinol	50	86	1.7
5. Huitepec	42	65	1.5
6. Coatlan	58	115	2.0
7. Talamanca	62	132	2.1
8. Eltrunfo	78	177	2.3
9. Phidalgo	39	68	1.7
10. Atoyac	56	93	1.7
11. Omiltemi	59	101	1.7
12. Manantlan	81	196	2.4
13. Elcielo	46	64	1.4
14. Bazom	40	60	1.5
15. Cuchumatan	34	50	1.5
16. Purulha	57	96	1.7
17. Lasminas	46	76	1.7
18. Sgdota	57	105	1.8
19. Ocuilan	32	41	1.3
20. Teocelo	46	81	1.8
21. Pns	34	46	1.4
22. Nsjparan	43	64	1.5
23. Sultepec	42	59	1.4
24. Tenango	57	104	1.8
Total	99	312	3.2

forme la intensidad del disturbio se incrementa para ceder su lugar a diversas especies de *Pinus* spp., *Liquidambar styraciflua*, *Arbutus xalapensis* y *Acacia pennatula*, con una drástica disminución de elementos del sotobosque. Grandes extensiones del BMM se hallan en un proceso muy acelerado de deforestación como consecuencia de las múltiples factores de disturbio asociado a los actividades productivas como la agricultura de milpa, cafetales, pastoreo y extracción forestal (Morales-Hernández, 2000; Ramírez-Marcial *et al.* 2001).

Riqueza regional. Los 312 géneros pertenecientes a 99 familias ratifican las observaciones de que el BMM es uno de los ecosistemas forestales más diversos, aun cuando sólo se consideran los taxa arbustivos y árboles. Según Rzedowski (1996) en México existen alrededor de 550 géneros de 140 familias de plantas vasculares asociadas al BMM. A escala continental estos bosques presentan una diversidad alfa relativamente

alta gracias a la contribución de numerosas formas de vida como árboles, arbustos, epífitas y herbáceas (e.g. Gentry y Dodson, 1997; Webster, 1995), así como de diversos grupos de hongos y musgos (Delgadillo, 2000).

El porcentaje de arbustos y árboles obtenido en este estudio corresponde al 57% y 71% de las familias y géneros citados respectivamente por Rzedowski (1996). Si se excluye la información de Guatemala y Costa Rica estos valores se reducen a 51% y 69% respectivamente. Esto podría indicar que las proporciones faltantes corresponden a las otras formas biológicas, cuya di-

versidad y representatividad en estos bosques son considerablemente altas (Luna-Vega *et al.* 1988; 1989; 1994; 1999; 2000; Alcántara-Ayala y Luna-Vega, 1997; Medina *et al.* 2000). Otra característica peculiar a todas las localidades, es la presencia de *Quercus* y *Clethra* como constituyentes típicos del dosel del bosque. Estos dos géneros forman también parte importante de otras comunidades como el bosque de encino y de pino-encino (Rzedowski, 1978; Breedlove, 1981; Kappelle, 1995; González-Espinosa *et al.*, 1997). La presencia de *Quercus* y *Clethra* no permite una distinción entre regiones ni localidades. La mayor contribución a la

Figura 4. Diversidad de familias y géneros a lo largo del segundo eje de la ordenación que representa un gradiente latitudinal.

diversidad del BMM se da por un conjunto diverso de familias y géneros dentro de las familias Rubiaceae, Ericaceae, Compositae y Leguminosae, cuyas especies constituyen y enriquecen el componente florístico al nivel del sotobosque (Kappelle, 1995; González-Espinosa *et al.*, 1997; Ramírez-Marcial *et al.*, 1998).

Relaciones florísticas. Se han utilizado varios métodos para la ordenación de distintas localidades de BMM a partir de su similitud en la composición florística tanto al nivel genérico como específico (*e.g.* Vázquez-García 1995; 2000). La ordenación de las 24 localidades incluidas en este estudio mostró que la diversidad genérica no se correlacionó con un gradiente latitudinal. Esta falta de relación ya ha sido detectada en un estudio previo utilizando la misma técnica de ordenación no métrica de escala multidimensional para un conjunto de 275 géneros de árboles y 15 localidades de bosques neotropicales de México, Centroamérica y el Caribe y este de los EUA (Vázquez-García 1995). Lo anterior indica que la composición genérica es más importante que el número de ellos para explicar las relaciones entre las localidades de BMM bajo estudio.

La falta de relación podría explicarse por la desproporcionada cantidad de géneros registrados para Manantlán y El Triunfo, ambas ubicadas geográficamente distantes. Cuando estas localidades se excluyen del análisis, el resto de ellas mantienen una relación significativa entre la diversidad y su posición geográfica, siendo más alta a menor latitud ($r^2 = 0.27$, $p = 0.012$ para familias y $r^2 = 0.35$, $p = 0.003$ para

géneros). Posiblemente la mayor representación de elementos del BMM en Manantlán y El Triunfo sea el reflejo de una mayor exploración en ella y por tratarse de las mayores superficies que permiten la existencia de diversos hábitats. En contraste, otras localidades de la Altiplanicie central como El Cerro Huitepec y Merced Bazóm, muy similares entre sí, comparten más características florísticas con los bosques de pino encino, de pino-encino-*Abies* con Guatemala y el centro de México (Cuchumatanes y Nuevo San Juan Parangaricutiro).

Todas las localidades incluidas en el estudio comparten en mayor o menor grado elementos de diversos orígenes geográficos. A excepción de Pluma Hidalgo, Cuchumatanes y Nuevo San Juan Parangaricutiro, todas las localidades presentaron al menos un género para cada una de las categorías de distribución geográfica. Lo anterior apoya la hipótesis de que los bosques mesófilos son el producto de una historia de colonización de grupos de especies de diversos orígenes y que han divergido secuencialmente hacia su conformación actual a partir de cambios climáticos ocurridos en el pasado (Rzedowski 1978; Luna-Vega *et al.*, 1999). Todas las localidades comparten géneros holárticos que en su mayoría corresponden a elementos del dosel y en menor grado a arbustos dentro del sotobosque pero cuya participación se incrementa con la latitud. Por ejemplo sólo 6-9% de géneros holárticos están presentes en Guatemala y Costa Rica, mientras que esta proporción se incrementa hasta 32% en el centro y NE de México (Sultepec, Nuevo Parangaricutiro y El Cielo). La elevada propor-

Figura 5. Número de géneros (promedio $\pm$ error estándar) para cada categoría de distribución geográfica considerando todas las localidades. Los asteriscos denotan valores extremos.

ción de elementos holárticos (40%) en la composición de Los Cuchumatanes en Guatemala, puede ser una buena evidencia para considerar a esta localidad como perteneciente a un bosque propiamente templado en vez de mesófilo. Por el otro lado, la contribución de elementos meridionales, tanto andinos como amazónicos es más alta a latitudes menores. De 20-23% a latitudes mayores sube a 22-40 a latitudes menores, siendo más alta en El Triunfo. Las tendencias anteriores ya han sido señaladas por diversos autores (Miranda y Sharp, 1950; Carlson, 1954; Bredlove, 1973; Quintana-Ascencio y González-Espinosa, 1993; Rzedowski, 1996; Luna-Vega *et al.*, 1988, 1989, 1994; Alcántara-Ayala y Luna-Vega, 1997).

Luna-Vega *et al.* (1999) aplicaron un análisis de simplicidad de endemismos para explicar la secuencia de fragmentación del BMM a partir de la comparación de los taxa presentes en distintas localidades de México. Encontraron que de las cinco provincias florísticas con BMM detectadas, tres de ellas (Sierra Madre Oriental, Sierra Madre del Sur y serranías meridionales) no representan unidades naturales. Es particularmente notable que en su análisis, estos autores encontraron que la composición de El Triunfo y Montebello en Chiapas y la Chinantla en Oaxaca está más asociada con porciones de la Sierra Madre Oriental (parte del volcán San Martín y Teocelo en Veracruz). En contraste, en este estudio se encontró que tanto Montebello como El Triunfo, conforman dos grupos florísticamente distintos entre sí y entre estos y las localidades del Golfo (figura 3). En este estudio, es clara la mayor afinidad florística entre El Triunfo y otras localidades de Centro América que con el resto del país. De la misma manera, Vázquez-García (1995) encontró una mayor relación entre El Triunfo y otras localidades de Centroamérica, mientras que Alcántara y Luna-Vega (1997) encontraron que los BMM de la porción sur de la Sierra Madre Oriental se encuentran estrechamente relacionados entre sí y no encontraron mucha relación con la parte norte de la misma región ni con las serranías Transísmicas. De esta manera es posible que el BMM de la Sierra Madre y montañas del Norte de Chiapas tengan una mayor relación histórica con Centroamérica que con el resto del país. Esta evidencia podría ser comprobada mediante la aplicación del método analítico propuesto por Luna-Vega *et al.* (1999).

Por otro lado, el BMM del sur de México y Centroamérica se considera una extensión de los bosques del este de Asia y del este de EUA (Rzedowski, 1991; Kappelle, 1995). En este estudio se encontró que 9-22% de los géneros que se distribuyen en Chiapas y Guatemala (Huixtlapec, Merced Bazón y Sierra de Las Minas) tienen sus relación con el este norteamericano

y asiático. Aunque Rzedowski (1991) señala que a nivel genérico el elemento meridional es casi tres veces mayor que el boreal, en este estudio se observó que la participación es de la mitad de los géneros, aunque esta proporción se incrementa considerablemente si se agregan los elementos austral antárticos y pantropicales como meridionales. Debido a que en este estudio la selección de las localidades elegidas no fue exhaustiva, y a que muchas de ellas difieren en extensión, intervalo altitudinal e intensidad de muestreo, es conveniente tomar las interpretaciones como tentativas respecto a las posibles relaciones florísticas entre ciertas localidades del BMM.

Perspectivas de conservación del BMM. La condición común a la mayoría de las áreas montañosas húmedas de México (Rzedowski, 1978; Challenger, 1998; González-Espinosa *et al.*, 1997), Guatemala (M. Véliz, *com. pers.*) y Costa Rica (Kappelle, 1995) es la conversión del BMM hacia terrenos para la agricultura, café, ganadería y en el mejor de los casos, a la continua extracción forestal. Estas actividades han contribuido a la fragmentación del BMM (Luna-Vega *et al.*, 1989; 1994; Challenger, 1998), aún dentro de las pocas áreas naturales protegidas (Puig y Bracho, 1987; Heath y Long, 1991; Jardel *et al.*, 1993; Williams-Linera, 1993; Luna-Vega *et al.*, 1994; 1998; Vázquez-García *et al.*, 1995; González-Espinosa *et al.*, 1997; Ramírez-Marcial *et al.*, 1998).

Aunque se ha avanzado significativamente en el conocimiento florístico del BMM en México, es necesario un esfuerzo de investigación adicional que incluya el mayor número de taxa, así como el empleo de métodos nuevos de análisis (*e.g.* Luna-Vega *et al.* 1999; 2000) como condición previa para el diseño y ejecución de estrategias de conservación apropiadas. Aquellas estrategias que concilien intereses múltiples y que permitan la participación de diversos sectores sociales, políticos y empresariales podrían ser más viables que aquellas que defiendan los intereses de un solo sector. Para el bosque mesófilo de las montañas del norte de Chiapas, la conservación de algunos pequeños fragmentos de vegetación a través de acuerdos entre las comunidades y los gobiernos municipales y estatales parece factible (De Jong y Montoya 1994); así como mediante la intensificación de las actividades productivas en los terrenos más propicios; de la reincorporación de especies nativas en los planes de reforestación (Mascarúa-López, 1999) y a través de la concreción de posibles beneficios por la venta de servicios ambientales como la captura de carbono y el ecoturismo, entre otros (G. Montoya, *com. pers.*).

Agradecimientos

Agradezco a Fausto Bolom-Ton por su colaboración durante el trabajo de campo, así como a M.C. Morales-Hernández, J.L. López-García, M. Martínez-Icó y A. Luna-Gómez por completar el listado de especies. M. González-Espinosa, G. Willimas-Linera, C. Montaña, R. González-Montagut, L. López Mata, L. Galindo-Jaimes, A. Camacho-Cruz, L. Mascarúa-López, R. Lira-Saade, O. Briones y dos revisores anónimos quienes aportaron valiosos comentarios para mejorar el manuscrito. Agradezco al CONACyT por la beca crédito de doctorado (Reg. 112676) y por el apoyo económico proporcionado por la CONABIO (proyecto L-031) y la Unión Europea (proyecto SUCRE, clave número INCO-DC ERBIC18CT970146).

Literatura citada

- Acosta C.S. 1997. Afinidades fitogeográficas del bosque mesófilo de montaña de la zona de Pluma Hidalgo, Oaxaca, México. *Polibotánica* 6:25-39.
- Alcántara-Ayala O. y Luna-Vega I. 1997. Florística y análisis biogeográfico del bosque mesófilo de montaña de Tenango de Doria, Hidalgo, México. *Anales del Instituto de Biología, Univ. Nac. Aut. México, Serie Botánica* 68:57-106.
- Aldrich M. Billington C. Edwards M. y Laidlaw R. 1997. *Tropical montane cloud forests: an urgent priority for conservation*. WCMC Biodiversity Bulletin No. 2, Cambridge, Reino Unido, 17 p.
- Bolom-Ton F. 2000. Estructura de la vegetación arbórea en un gradiente de disturbio de comunidades del bosque mesófilo de las montañas del Norte de Chiapas. Tesis de Licenciatura, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, Tuxtla Gutiérrez, 103 pp.
- Breedlove D.E. 1973. The phytogeography and vegetation of Chiapas (Mexico). En: Graham A. Ed. *Vegetation and vegetational history of northern Latin America*, Elsevier, Amsterdam.
- Breedlove D.E. 1981. *Introduction to the Flora of Chiapas*. California Academy of Sciences, San Francisco, California, 35 pp.
- Briones V.O. 1991. Sobre la flora, vegetación y fitogeografía de la Sierra de San Carlos, Tamaulipas. *Acta Botánica Mexicana* 16:15-43.
- Campos-Villanueva A. y Villaseñor J.L. 1995. Estudio florístico de la porción central del municipio de San Jerónimo Coatlán, Distrito de Miahuatlán (Oaxaca). *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 56:95-120.
- Carlson M.C. 1954. Floral elements of the pine-oak-liquidambar forests of Montebello, Chiapas, México. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 81:387-399.
- Challenger A. 1998. *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro*. CONABIO-Instituto de Biología-UNAM y Agrupación Sierra Madre. México.
- Churchill S.P. Balslev H. Forero E. y Luteyn J.L. (Eds.). 1995. *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests*. The New York Botanical Garden, Bronx, New York.
- Delgadillo C.M. 2000. Distribución geográfica y diversidad de los musgos neotropicales. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 65:63-70.
- De Jong B.H.J. y Montoya G.G. 1994. Sustainable management of forest resources: a proposal for the highlands of Chiapas, Mexico. Proceedings of the 1994 Symposium on systems analysis in forest resources. Management systems for a global economy with global resources concerns. Pacific Grove, California, pp. 7-17.
- García López B.L. y Véliz M. 1998. Estudio del dosel de la selva nublada del Biotopo Universitario para la conservación del Quetzal "Lic. Mario Dary Rivera", Purulhá, Baja Verapaz, Guatemala. *Ciencia y Tecnología* 3:35-56.
- Gentry A.H. y Dodson C. 1987b. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Annals of Missour Botanical Garden* 74:205-253.
- González-Espinosa M., Ochoa-Gaona S., Ramírez-Marcial N. y Quintana-Ascencio P.F. 1997. Contexto vegetacional y florístico de la agricultura. En: M.R. Parra-Vázquez y Díaz-Hernández. B.M. Eds. *Los Altos de Chiapas. agricultura y crisis rural. Tomo I. Los Recursos Naturales*. El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México, 85-117.
- Hamilton L.S., Juvik J.O. y Scatena F.N. (Eds.). 1995. *Tropical montane cloud forests*. Springer-Verlag, New York.
- Islebe G.A., Cleef A.M. y Velázquez A. 1994. Especies leñosas de la Sierra de los Cuchumatanes y de la cadena volcánica, Guatemala. *Acta Botánica Mexicana* 29:83-92.
- Jardel P.E. Santiago A.L. y Muñoz M.E. 1993. El bosque mesófilo de montaña de la Sierra de Manantlán. *Tiempos de Ciencia* 30:20-28.
- Jiménez-Ramírez J., Contreras-Jiménez J.L., González-Flores R.E., Antonio-Ocampo R., Lozano-Valdéz G. y Torres-Reynoso S. 1993. Plantas vasculares En: Luna-Vega I. y Llorente-Bousquets J. Eds. *Historia Natural del Parque ecológico estatal Omiltemi, Chilpancingo, Guerrero, México*. Facultad de Ciencias, UNAM, México, 127-250.
- Kappelle M. 1995. Ecology of mature and recovering Talamancan montane *Quercus* forests, Costa Rica. Tesis doctoral. Universidad de Amsterdam, Holanda, 273 p.
- Kappelle M. van Omme L. y Juárez M.E. 2000. Lista de la flora vascular superior del Río Savegre, San Gerardo de Dota, Costa Rica. *Acta Botánica Mexicana* 51:1-38.
- Kruskal J.B. 1964. Nonmetric multidimensional scaling: a numerical method. *Psychometrika* 29: 115-129.
- Leopold A.S. 1950. Vegetation zones of Mexico. *Ecology* 31:507-518.
- Long A. y Heath M. 1991. Flora of the El Triunfo Biosphere Reserve, Chiapas, Mexico: a preliminary floristic inven-

- tory and the plant communities of Polygon I. *Anales Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* **52**:133-172.
- Lorenzo S.-A. L., Ramírez-Roa A., Soto-Arenas M.A., Breceda A., Calderón M.C. y Cortéz H. 1983. Notas sobre la fitogeografía del bosque mesófilo de montaña en la Sierra Madre del Sur, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **44**:97-102.
- Luna-Vega I., Almeida L., Villers L. y Lorenzo L. 1988. Reconocimiento florístico y consideraciones fitogeográficas del bosque mesófilo de montaña de Teocelo, Veracruz. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **48**:35-63.
- Luna-Vega I., Almeida-Leñero L. y Llorente-Bousquets J. 1989. Florística y aspectos fitogeográficos del bosque mesófilo de montaña de las cañadas de Ocuilán, estados de Morelos y México. *Anales del Instituto de Biología, Univ. Nac. Aut. México, Serie Botánica* **59**:63-87.
- Luna-Vega I., Ocegueda-Cruz S. y Alcántara-Ayala O. 1994. Florística y notas biogeográficas del bosque mesófilo de montaña del municipio de Tlanchinol, Hidalgo, México. *Anales del Instituto de Biología, Univ. Nac. Aut. México, Serie Botánica* **65**:31-62.
- Luna-Vega I., Alcántara-Ayala O., Espinosa-Organista D. y Morrone J.J. 1999. Historical relationships of the Mexican cloud forests: a preliminary vicariance model applying Parsimony Analysis of Endemicity to vascular plant taxa. *Journal of Biogeography* **26**:1299-1305.
- Luna-Vega I., Alcántara-Ayala O., Morrone J.J. y Espinosa-Organista D. 2000. Track analysis and conservation priorities in the cloud forests of Hidalgo, Mexico. *Diversity & Distributions* **6**:137-143.
- Mabberley D.J. 1997. *The Plant-Book. A portable dictionary of the higher plants*, 2ª edición. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Mascarúa-López L.E. 1999. Reintroducción de plántulas de dos especies arbóreas en sitios degradados del bosque mesófilo en el Norte de Chiapas, México. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México, 92 p.
- Mayorga-Saucedo R., Luna-Vega I. y Alcántara-Ayala O. 1998. Florística del bosque mesófilo de montaña de Molocotlán, Molango-Xochicoatlán, Hidalgo, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **63**:101-119.
- Meave J., Soto M.A., Calvo-Irabién L., M. Paz-Hernández H. y Valencia-Avalos S. 1992. Análisis sinecológico del bosque mesófilo de montaña de Omiltemi, Guerrero. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **52**:31-57.
- Medina G.C., Guevara-Féfer F., Martínez M.A., Silva-Saenz P., Chávez-Carbajal M.A. y García I. 2000. Estudio florístico en el área de la comunidad indígena de Nuevo Sam Juan Parangaricutiro, Michoacán, México. *Acta Botánica Mexicana* **52**:5-41.
- Miranda F. 1952. *La vegetación de Chiapas I*. Ediciones del Gobierno del Estado. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas.
- Miranda F. 1960. Posible significación del porcentaje de géneros biocontinentales en América tropical. *Anales del Instituto de Biología, Univ. Nac. Aut. México, Serie Botánica* **30**:117-150.
- Miranda F. y Hernández-X. E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **28**:133-176.
- Miranda F. y Sharp A.J. 1950. Characteristics of the vegetation in certain temperate regions of eastern Mexico. *Ecology* **31**:313-333.
- Morales-Hernández M.C. 2000. Uso del suelo y transformación de los bosques en dos municipios maya-tzotzil de la zona norte de Chiapas, México. Tesis de maestría. El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México, 25 pp.
- Müllerried F.K.G. 1957. *Geología de Chiapas*. Gobierno Constitucional del estado, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas.
- Puig H. y Bracho R. (Eds.). 1987. *El bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas*. Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz, México.
- Puig H., Bracho R. y Sosa V. 1987. El bosque mesófilo de montaña: composición florística y estructura. In: Puig, H. y R. Bracho (eds.). *El bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas*. Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz, México, 55-79.
- Quintana-Ascencio P.F. y González-Espinosa M. 1993. Afinidad fitogeográfica y papel sucesional de la flora leñosa de los bosques de pino-encino de Los Altos de Chiapas. *Acta Botánica Mexicana* **21**:43-57.
- Ramírez-Marcial N., Ochoa-Gaona S., González-Espinosa M. y Quintana-Ascencio P.F. 1998. Análisis florístico y sucesional en la estación biológica Cerro Huítepec, Chiapas, México. *Acta Botánica Mexicana* **44**:59-85.
- Ramírez-Marcial N., González-Espinosa M. y Williams-Linera G. 2001. Anthropogenic disturbance and tree diversity in montane rain forest in Chiapas, Mexico. *Forest Ecology & Management* (**154**):311-326).
- Rosito Monzón J.C. 1999. Estudio florístico de la comunidad del ciprecillo (*Taxus globosa* Schldl.), en los cerros Pinalón, Guaxabajá y Mulujá en la Sierra de las Minas. Tesis de licenciatura. Universidad de San Carlos de Guatemala, Guatemala, 106 pp.
- Ruiz-Jiménez C.A., Meave J. y Contreras-Jiménez J.L. 2000. El bosque mesófilo de la región de Puerto Soledad (Oaxaca), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **65**:23-37.
- Rzedowski J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México, D.F. 432 p.
- Rzedowski J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerógama de México. *Acta Botánica Mexicana* **14**:3-21.
- Rzedowski J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botánica Mexicana* **35**:25-44.
- Saldaña A.A. y Jardel E. 1991. Regeneración natural del estrato arbóreo en bosques subtropicales de montaña

- en la reserva de Manantlán, México: estudios preliminares. *Biotam* 3:36-50.
- Santiago P.A.L. y Jardel E. 1993. Composición y estructura del bosque mesófilo de montaña en la Sierra de Manantlán, Jalisco-Colima. *Biotam* 5:13-26.
- Sneath P.H.A. y Sokal R.R. 1973. *Numerical taxonomy*. Ed. Freeman, San Francisco, USA.
- Stadtmüller T. 1987. *Los bosques nublados en el trópico húmedo. Una revisión bibliográfica*. Universidad de las Naciones Unidas-CATIE. Turrialba, Costa Rica.
- StatSoft Inc. 1998. *STATISTICA for Windows [Computer program manual]*. Tulsa, Oklahoma, EUA.
- Torres-Zúñiga M.M. y Tejedo-Díez J.D. 1998. Flora y vegetación de la Sierra de Sultepec, Estado de México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 69:135-174.
- Vázquez-García J.A. 1995. Cloud forest archipelagoes: preservation of fragmented montane ecosystems in tropical America. En: Hamilton, L.S. Juvik J.O. y Scatena F.N. Eds. *Tropical montane cloud forests*. Springer-Verlag, New York, 315-332.
- Vázquez-García, J.A. 2000. Vegetation of the Cerro Grande massif. Sierra de Manantlán, Mexico: ordination of a long altitudinal gradient with high species turnover. *Boletín del Instituto de Botánica, Universidad de Guadalajara* 6:227-250.
- Vázquez-García J.A. y Givnish T.J. 1998. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlán. *Journal of Ecology* 86:999-1020.
- Vázquez-García J.A., Cuevas G.R. Cochrane T.S. Iltis, H.H., Santana M.F.J. y Guzmán H.L. 1995. *Flora de Manantlán. Plantas vasculares de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, Jalisco-Colima, México*. Sida, Botanical Miscellany No. 13, Fort Worth, Texas.
- Webster G.L. 1995. The panorama of neotropical cloud forest. En: Churchill, S.P., Balslev, H. Forero E y Luteyn J.L. Eds. *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests*. The New York Botanical Garden, Bronx, New York, 53-77.
- Williams-Linera G. 1991. Notas sobre la estructura del estrato arbóreo del bosque mesófilo de montaña en los alrededores del campamento "El Triunfo", Chiapas. *Acta Botánica Mexicana* 13:1-7.
- Williams-Linera G. 1993. Vegetación de bordes de un bosque nublado en el parque ecológico Clavijero, Xalapa, Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical* 41: 443-453.
- Zuñil H.A. y Lathrop E.W. 1975. The structure and climate of a tropical montane rain forest and an associated temperate pine-oak-*Liquidambar* forest in the northern highlands of Chiapas, Mexico. *Anales del Instituto de Biología, Univ. Nac. Aut. México, Serie Botánica* 46:73-118.

Apéndice 1. Relación de géneros por categoría de distribución geográfica (según Kapelle, 1995 y Mabberley, 1997). NA = neotropical amazónica, MA = meridional andina, HO = holártica, PA = pantropical, EA = mado-ay-americana, MC = México y Centroamérica, AA = afro-americana, AU = austral-antártica y AD = amplia distribución (cosmopolitas y pseudocosmopolitas).

NA	MA	HO	PA	EA	MC	AA	AU	AD
<i>Aegiphila</i>	<i>Abatia</i>	<i>Abies</i>	<i>Acacia</i>	<i>Aphananthe</i>	<i>Actinocheita</i>	<i>Alchornea</i>	<i>Dodonaea</i>	<i>Erythrina</i>
<i>Agonandra</i>	<i>Alouea</i>	<i>Abutilon</i>	<i>Acalypha</i>	<i>Buddleia</i>	<i>Alfaroa</i>	<i>Annona</i>	<i>Drimys</i>	<i>Gaultheria</i>
<i>Argythamnia</i>	<i>Amphitecna</i>	<i>Acer</i>	<i>Alstonia</i>	<i>Capparis</i>	<i>Aulonemia</i>	<i>Guarea</i>	<i>Eugenia</i>	<i>Hypericum</i>
(<i>Chiropetalum</i>)			(<i>Tonduzia</i>)					
<i>Baccharis</i>	<i>Antidaphne</i>	<i>Alnus</i>	<i>Ardisia</i>	<i>Celtis</i>	<i>Balmea</i>	<i>Heisteria</i>	<i>Fuchsia</i>	<i>Ilex</i>
<i>Bejaria</i>	<i>Aphelandra</i>	<i>Arbutus</i>	<i>Beilschmiedia</i>	<i>Cinnamomum</i>	<i>Billia</i>	<i>Hirtella</i>	<i>Pernettya</i>	<i>Myrica</i>
<i>Bellucia</i>	<i>Axinaea</i>	<i>Berberis</i>	<i>Boehmeria</i>	<i>Clethra</i>	<i>Cecropia</i>	<i>Lippia</i>	<i>Podocarpus</i>	<i>Pistacia</i>
<i>Bernardia</i>	<i>Bocconia</i>	<i>Carpinus</i>	<i>Caesalpinia</i>	<i>Cleyera</i>	<i>Centradenia</i>	<i>Miconia</i>	<i>Prumnopitys</i>	<i>Polygala</i>
<i>Bunchosia</i>	<i>Bouvardia</i>	<i>Carya</i>	<i>Calliandra</i>	<i>Dicksonia</i>	<i>Chamaedorea</i>	<i>Ocotea</i>	<i>Ugni</i>	<i>Psychotria</i>
<i>Bursera</i>	<i>Brunellia</i>	<i>Ceanothus</i>	<i>Colubrina</i>	<i>Engelhardtia</i>	<i>Chileranthemum</i>	<i>Phenax</i>	<i>Weinmannia</i>	<i>Rhammus</i>
				(<i>Oreomunnea</i>)				
<i>Byrsonima</i>	<i>Calatola</i>	<i>Cercis</i>	<i>Cordia</i>	<i>Gordonia</i>	<i>Chione</i>	<i>Swartzia</i>		<i>Ricinus</i>
<i>Calyptanthus</i>	<i>Casimiroa</i>	<i>Cercocarpus</i>	<i>Cornutia</i>	<i>Hedyosmum</i>	<i>Chiranthodendron</i>	<i>Tecoma</i>		<i>Rubus</i>
<i>Casearia</i>	<i>Cavendishia</i>	<i>Comarostaphylis</i>	<i>Croton</i>	<i>Illicium</i>	<i>Conostegia</i>	<i>Trichilia</i>		<i>Salvia</i>
<i>Cedrella</i>	<i>Cestrum</i>	<i>Coriaria</i>	<i>Cyathea</i>	<i>Justicia</i>	<i>Deppea</i>	<i>Vernonia</i>		<i>Senecio</i>
<i>Centronia</i>	<i>Chaetolepis</i>	<i>Cornus</i>	<i>Dalbergia</i>	<i>Magnolia</i>	<i>Dipholis</i>	<i>Vismia</i>		<i>Senna</i>
<i>Chiococca</i>	<i>Chusquea</i>	<i>Crataegus</i>	<i>Dendropanax</i>	<i>Mahonia</i>	<i>Empedoclesia</i>			<i>Solanum</i>
<i>Chomelia</i>	<i>Citharexylum</i>	<i>Cupressus</i>	<i>Diospyros</i>	<i>Meliosma</i>	<i>Forchhammeria</i>			<i>Vaccinium</i>
<i>Clibadium</i>	<i>Clidemia</i>	<i>Euonymus</i>	<i>Ehretia</i>	<i>Microtropis</i>	<i>Freziera</i>			<i>Zanthoxylum</i>
<i>Clusia</i>	<i>Ctenardisia</i>	<i>Eupatorium</i>	<i>Ficus</i>	<i>Morus</i>	<i>Glossostipula</i>			
<i>Cnidioscolus</i>	<i>Cybianthus</i>	<i>Fagus</i>	<i>Lantana</i>	<i>Nyssa</i>	<i>Gymnanthes</i>			

NA	MA	HO	PA	EA	MC	AA	AU	AD
<i>Coccoloba</i>	<i>Cyphomandra</i>	<i>Forestiera</i>	<i>Litsea</i>	<i>Perrottetia</i>	<i>Henrya</i> (<i>Tetramerium</i>)			
<i>Coussapoa</i>	<i>Daphnopsis</i>	<i>Fraxinus</i>	<i>Maytenus</i>	<i>Persea</i>	<i>Hintonia</i>			
<i>Crossopetalum</i>	<i>Decatropis</i>	<i>Garrya</i>	<i>Mimosa</i>	<i>Phoebe</i>	<i>Lophosoria</i>			
<i>Cupania</i>	<i>Desfontinia</i>	<i>Hibiscus</i>	<i>Myrsine</i>	<i>Photinia</i>	<i>Matudea</i>			
<i>Diphysa</i>	<i>Diplostegium</i>	<i>Holodiscus</i>	<i>Ouratea</i>	<i>Rhacoma</i>	<i>Olmediella</i>			
<i>Elaeagia</i>	<i>Disterigma</i>	<i>Juglans</i>	<i>Phyllanthus</i>	<i>Saurauia</i>	<i>Omittemia</i>			
<i>Faramia</i>	<i>Escallonia</i>	<i>Juniperus</i>	<i>Piper</i>	<i>Styrax</i>	<i>Otatea</i>			
<i>Godmania</i>	<i>Geonoma</i>	<i>Liquidambar</i>	<i>Pluchea</i>	<i>Symplocos</i>	<i>Peltostigma</i>			
<i>Gonzalagunia</i>	<i>Graffenrieda</i>	<i>Lyonia</i>	<i>Pothomorphe</i>	<i>Talauma</i>	<i>Podachaenium</i>			
<i>Hamelia</i>	<i>Guazuma</i>	<i>Osmanthus</i>	<i>Pouteria</i>	<i>Turpinia</i>	<i>Randia</i>			
<i>Hampea</i>	<i>Hauya</i>	<i>Ostrya</i>	<i>Rapanea</i>		<i>Rondeletia</i>			
<i>Harpalyce</i>	<i>Hesperomeles</i>	<i>Pinus</i>	<i>Sapindus</i>		<i>Rumfordia</i>			
<i>Hasseltia</i>	<i>Hoffmannia</i>	<i>Platanus</i>	<i>Schefflera</i>		<i>Zinowiewia</i>			
<i>Heliocarpus</i>	<i>Hymenostegium</i>	<i>Populus</i>	<i>Sebastiana</i>					
<i>Hyeronima</i>	<i>Leucaena</i>	<i>Prunus</i>	<i>Sloanea</i>					
<i>Hyperbaena</i>	<i>Liabum</i>	<i>Ptelea</i>	<i>Ternstroemia</i>					
<i>Inga</i>	<i>Lycianthes</i>	<i>Quercus</i>	<i>Tournefortia</i>					
<i>Leandra</i>	<i>Malvaviscus</i>	<i>Rhus</i>	<i>Trema</i>					
<i>Licaria</i>	<i>Mollinedia</i>	<i>Ribes</i>	<i>Trichospermum</i>					
<i>Lozanella</i>	<i>Monnina</i>	<i>Salix</i>	<i>Triumfetta</i>					
<i>Lysiloma</i>	<i>Monochaetum</i>	<i>Sambucus</i>	<i>Trophis</i>					
<i>Macleania</i>	<i>Montanoa</i>	<i>Symphoricarpos</i>	<i>Urera</i>					
<i>Malpighia</i>	<i>Myrcianthes</i>	<i>Taxus</i>	<i>Xylosma</i>					
<i>Myrcia</i>	<i>Myriocarpa</i>	<i>Tilia</i>	<i>Erythroxylum</i>					
<i>Myrciaria</i>	<i>Odontonema</i>	<i>Toxicodendron</i>						
<i>Nectandra</i>	<i>Oreopanax</i>	<i>Ulmus</i>						
<i>Palicourea</i>	<i>Parathesis</i>	<i>Viburnum</i>						
<i>Picramnia</i>	<i>Phyllonoma</i>							
<i>Pithecellobium</i>	<i>Psammisia</i>							
<i>Pseudobombax</i>	<i>Quetzalia</i>							
<i>Psidium</i>	<i>Robinsonella</i>							
<i>Rollinia</i>	<i>Spathacanthus</i>							
<i>Ruellia</i>	<i>Sphyrospermum</i>							
<i>Satyria</i>	<i>Symplococarpus</i>							
<i>Sideroxylon</i>	<i>Synardisia</i>							
<i>Siparuna</i>	<i>Thibaudia</i>							
<i>Sommera</i>	<i>Topobea</i>							
<i>Stemmadenia</i>	<i>Trixis</i>							
<i>Tabebuia</i>	<i>Wimmeria</i>							
<i>Vallesia</i>	<i>Zapoteca</i>							
<i>Verbesina</i>								
<i>Wercklea</i>								
<i>Wigandia</i>								
<i>Witheringia</i>								
Total de géneros por categoría								
63	59	46	43	29	32	14	9	17