

## ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN FLORÍSTICA DE LOS BOSQUES DE *QUERCUS* DEL VOLCÁN SANGANGUEY, NAYARIT, MÉXICO

## STRUCTURE AND FLORISTIC COMPOSITION OF THE *QUERCUS* FORESTS OF SANGANGUEY VOLCANO, NAYARIT, MEXICO

OSCAR BRAVO-BOLAÑOS<sup>1</sup>, JOSÉ LÓPEZ-GARCÍA<sup>2</sup>, ARTURO SÁNCHEZ-GONZÁLEZ<sup>3\*</sup>

<sup>1</sup>Unidad Académica de Ciencias Básicas e Ingenierías, Universidad Autónoma de Nayarit (UAN), México.

<sup>2</sup>Departamento de Geografía Física, Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

<sup>3</sup>Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Ciudad Universitaria, México.

\*Autor correspondencia: [arturosg@uaeh.edu.mx](mailto:arturosg@uaeh.edu.mx)

### Resumen

**Antecedentes:** El conocimiento de la estructura de la vegetación y de los factores ambientales relacionados con su distribución, es fundamental para establecer estrategias de manejo y conservación. En México existen amplias regiones sin este tipo de estudios, como el volcán Sanganguey, Nayarit.

**Preguntas:** ¿Qué asociaciones vegetales se desarrollan en el Sanganguey? ¿qué especies tienen importancia estructural y cuáles variables ambientales se relacionan con su distribución?

**Especies de estudio:** Árboles y arbustos de importancia estructural.

**Sitio y años de estudio:** Asociaciones vegetales del Sanganguey en un periodo anual.

**Métodos:** Se establecieron 20 parcelas de 2,500 m<sup>2</sup> cada una para el muestreo del estrato arbóreo y 20 subparcelas de 25 m<sup>2</sup> cada una para el estrato arbustivo en el Sanganguey (1,500-2,340 m snm). Se estimó área basal, cobertura, densidad y valor de importancia de las especies. Además, se calculó la semejanza florística entre asociaciones y la relación asociaciones-factores ambientales, por medio de análisis de agrupamiento y correspondencia canónica.

**Resultados:** Se identificaron 154 especies de plantas vasculares y nueve asociaciones: *Q. urbanii* - *Alnus jorullensis*, *Quercus aristata* - *Q. glaucoides*, *Q. calophylla*, *Q. castanea* - *Q. convallata*, *Q. laeta*, *Q. obtusata* - *Pinus devoniana*, *Q. obtusata* - *Q. rugosa*, *Q. praeco* - *Q. castanea*, y *Q. salicifolia* - *Q. magnoliifolia*. La altitud, pendiente, predregosidad y materia orgánica fueron las variables más relacionadas con su distribución.

**Conclusiones:** La composición, estructura y distribución de los bosques de *Quercus* del Sanganguey está relacionada con la alta heterogeneidad ambiental a lo largo del gradiente de altitud. La riqueza específica y en asociaciones vegetales la resaltan como área de interés estatal.

**Palabras clave:** Altitud, análisis multivariado, bosque de encino, conservación, estructura ecológica, riqueza de especies.

### Abstract

**Background:** Knowledge of the the vegetation structure and the environmental factors related to its distribution is essential to establish management and conservation strategies. In Mexico there are large regions without this type of study, such as the Sanganguey volcano, Nayarit.

**Questions:** What plant associations develop in the Sanganguey? Which species have structural importance and what environmental variables are related to their distribution?

**Study species:** Structurally important trees and shrubs.

**Site and years of study:** Sanganguey plant associations in an annual period.

**Methods:** Twenty plots of 2,500 m<sup>2</sup> each were established for sampling the tree stratum; and 20 subplots of 25 m<sup>2</sup> each, for the shrub stratum in Sanganguey (1,500-2,340 m asl). Basal area, coverage, density and importance value of the species were estimated. In addition, the floristic similarity between associations and the relationship between association-environmental factors was calculated by means of cluster analysis and canonical correspondence.

**Results:** In Sanganguey 154 vascular plant species and nine associations were identified: *Q. urbanii* - *Alnus jorullensis*, *Quercus aristata* - *Q. glaucoides*, *Q. calophylla*, *Q. castanea* - *Q. convallata*, *Q. laeta*, *Q. obtusata* - *Pinus devoniana*, *Q. obtusata* - *Q. rugosa*, *Q. praeco* - *Q. castanea*, and *Q. salicifolia* - *Q. magnoliifolia*. Altitude, slope, predregosity and organic matter were the variables most related to their distribution.

**Conclusions:** The composition, structure and distribution of Sanganguey *Quercus* forests are related to the high environmental heterogeneity along the altitude gradient. Species and plant association's richness make it an area of interest to state level.

**Key words:** Altitude, conservation, ecological structure, multivariate analysis, *Quercus* forest, species richness.

La comprensión de los patrones de distribución de las especies de plantas en las regiones montañosas del planeta es fundamental para definir estrategias de manejo y conservación de la biodiversidad. La altitud se considera como una de las variables ambientales con mayor influencia sobre la composición y estructura de las comunidades vegetales, por lo que es un parámetro de gran utilidad para el desarrollo de dichas estrategias (Kappelle & van Uffelen 2006, He *et al.* 2016, Sahu-Sudam *et al.* 2019).

La altitud es una variable ambiental indirecta, que representa una combinación compleja de variables climáticas (temperatura y humedad), geológicas y edáficas, principalmente, a las cuales las especies responden (Körner 2007, Richter 2008). En las partes altas de las montañas la estructura y composición de las comunidades vegetales parecen estar frecuentemente relacionadas con la temperatura u otros parámetros climáticos, mientras que en las partes bajas pueden estar determinados por otros factores bióticos u abióticos más benignos (Sharma *et al.* 2017, Saima-Shehzadi *et al.* 2018, Sahu-Sudam *et al.* 2019). Este patrón sugiere que los límites inferiores y superiores entre comunidades, no están necesariamente determinados por los mismos factores. Las presiones fisiológicas deben predominar cuando hay cambios bruscos en algún factor físico esencial y ahí la distinción entre comunidades debe ser más evidente (Sánchez-González & López-Mata 2003, Richter 2008, Poulos 2009, Ebrahimi *et al.* 2015).

Los bosques de *Quercus* o encinares se distribuyen ampliamente en las regiones montañosas de las zonas templadas, templado-cálidas, áridas y tropicales de América (Cavender-Bares *et al.* 2004, Olvera-Vargas & Figueroa-Rangel 2012, Sabás-Rosales *et al.* 2015, Morales-Pacheco *et al.* 2018). En México, este tipo de vegetación ocupa cerca de 5.5 % del territorio, por lo que es de gran interés ecológico y económico (Rzedowski 1978, Luna-José *et al.* 2003). Existen algunos estudios sobre la composición y estructura de los encinares en distintas regiones de México (Sánchez-González & López-Mata 2003, Rubio-Licona *et al.* 2011, Olvera-Vargas & Figueroa-Rangel 2012, Sabás-Rosales *et al.* 2015, Pérez-Mojica & Valencia-A 2017), pero dada la amplia distribución de estos bosques en territorio nacional (Rzedowski 1978, Valencia-A 2004), aun se requiere de más esfuerzo de muestreo para caracterizarlos desde el punto de vista cuantitativo.

En México se distribuyen 161 especies de *Quercus* (109 endémicas), lo que representa casi una tercera parte del total mundial (entre 32.2 y 40.2 %) y se desarrollan en un intervalo altitudinal amplio, de entre 0 y 3,500 m, pero es más frecuente encontrarlas en altitudes intermedias, de entre 1,000 y 3,000 m (Valencia-A 2004). En el estado de Nayarit se han registrado 30 especies de encinos y se ha descrito de forma general la composición florística de varias asociaciones vegetales con dominancia o presencia de

*Quercus* en algunas regiones de la entidad (Téllez-Valdés 1997), pero no existen estudios sobre su estructura.

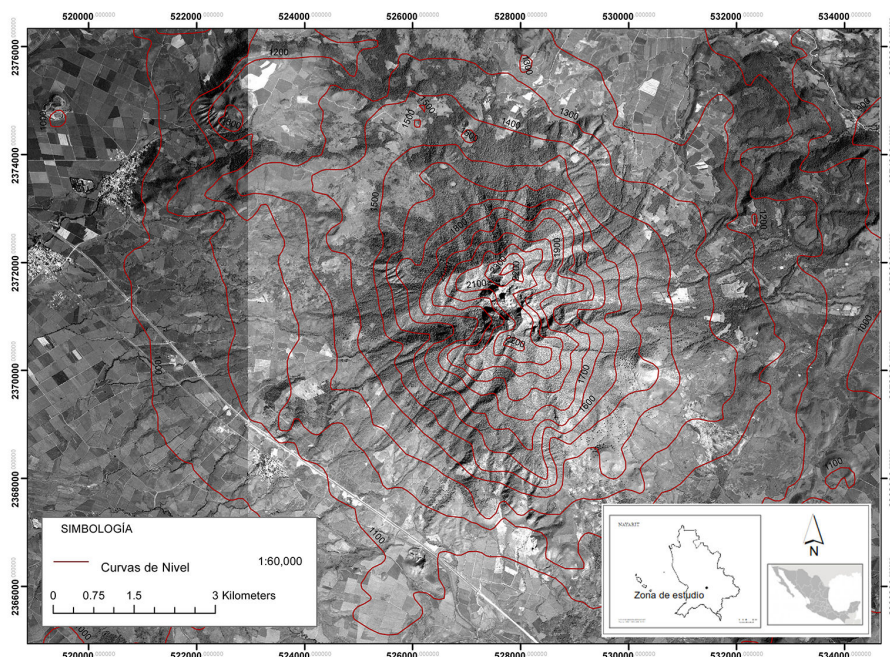
Los bosques de *Quercus* de México se encuentran entre los más afectados por las actividades antrópicas, debido a que originalmente ocuparon áreas favorables para el desarrollo de la agricultura (clima benigno) y los asentamientos humanos (Rzedowski 1978, Luna-José *et al.* 2003, Sabás-Rosales *et al.* 2015). El Volcán Sanganguey es considerado como un reservorio de diversidad de especies de plantas en Nayarit, pero el cambio de uso del suelo, principalmente por la actividad agrícola y ganadera, está provocando la pérdida de la cubierta vegetal (Nájera-González *et al.* 2010). Ante la carencia de información sobre las características y estado actual de los bosques de *Quercus* de este volcán del país, los objetivos del presente estudio fueron: (1) definir la composición, estructura y distribución espacial de los bosques de *Quercus* del Volcán Sanganguey y (2) estimar si existe relación entre la distribución de las especies y algunas variables ambientales.

## Materiales y métodos

*Área de estudio.* El Volcán Sanganguey (en los párrafos siguientes se menciona sólo como Sanganguey), pertenece a la provincia fisiográfica Faja Volcánica Transmexicana, subprovincia de las Sierras Neovolcánicas Nayaritas (SPP 1981). El clima se considera semicálido subhúmedo, con las variantes: (A)C(w<sub>1</sub>)(w) en la Estación Cerro Blanco y (A)C(w<sub>2</sub>)(w) en la Estación Tepic. Cada variante climática ocupa cerca de 50 % del área y la divide en dos partes en dirección norte a sur. La precipitación anual fluctúa entre 800 y 1,299 mm, la época de lluvias inicia en junio y se prolonga hasta octubre; de noviembre a enero se presentan lluvias de menor intensidad (entre 5 y 10.2 % de la precipitación anual), ocasionadas por los frentes fríos (INEGI 2017).

El Sanganguey se localiza 12 km al sureste de la ciudad de Tepic, Nayarit entre las coordenadas extremas mínimas (UTM) 524000 y 2367000, y las máximas 532000 y 2375000 (Figura 1). La superficie es de aproximadamente 2,297 ha y el intervalo de altitud varía entre 1,000 y 2,340 m, aunque el trabajo de campo se realizó sólo a partir de los 1,500 m, dado que es en este piso altitudinal donde la vegetación presenta menor grado de perturbación (Nájera-González *et al.* 2010, Avalos-Jiménez *et al.* 2015).

*Flora arbórea y arbustiva del volcán Sanganguey.* El énfasis del trabajo fue la recolección de las especies de árboles y arbustos más importantes desde el punto de vista estructural. Los ejemplares fueron herborizados con técnicas convencionales y se determinaron hasta nivel de especie con claves regionales y nacionales (McVaugh 1974, González-Villarreal 1986, Zavala-Chávez 1989, Romero-Rangel *et al.* 2015, Sánchez-González *et al.* 2018).



**Figura 1.** Área de estudio, Volcán Sanganguey, Nayarit, México, con la distribución espacial de las asociaciones vegetales presentes en el Volcán Sanganguey (modificado del mapa elaborado por [Bravo-Bolaños 2008](#)).

La nomenclatura de las especies y los nombres de las autoridades taxonómicas se verificaron y actualizaron en las páginas web de los proyectos [IPNI \(2012\)](#), [The Plant List \(2013\)](#) y [Tropicos \(2019\)](#). Los ejemplares fueron depositados en el Herbario Nacional MEXU de la Universidad Nacional Autónoma de México y en el herbario (CHAP) de la División de Ciencias Forestales de la Universidad Autónoma Chapingo.

*Estructura de la vegetación.* De acuerdo con [Bravo-Bolaños \(2008\)](#), la distribución espacial de las asociaciones vegetales presentes en el Sanganguey depende de la altitud, grado de exposición (norte, sur, este y oeste), pendiente del terreno y tipo de suelo ([Figura 1](#)). Por ello, para realizar el muestreo de la vegetación, el área se dividió en cuatro intervalos de altitud: 1,500-1,700 m; 1,700-1,900 m; 1,900-2,100 m; 2,100-2,300 m. Como un criterio arbitrario para obtener una representación adecuada de las diferentes condiciones ambientales en el área de estudio, en cada intervalo de altitud se colocaron en promedio dos parcelas de muestreo por tipo de asociación vegetal identificada (muestreo dirigido).

El muestreo se realizó durante un periodo anual, en total se establecieron 20 parcelas de 50 × 50 m para el estrato arbóreo; para el estrato arbustivo cada parcela se dividió en ocho partes iguales y se colocó al azar (con ocho pedazos de papel numerados dentro de una urna) una subparcela de 5 × 5 m ([Mostacedo & Frederiksen 2000](#)). En cada parcela se registró el número de individuos por especie, se midió

con una cinta diamétrica el diámetro normal a 1,30 m de altura (DN) de los individuos con diámetro > 5 cm y la altura de los mismos (m) con un hipsómetro (Nikon Forestry Pro). En cada subparcela se midió la altura (m), se estimó la cobertura y se contabilizó el número total de individuos por especie. Con los datos obtenidos se calculó la densidad (D), área basal (AB, sólo en árboles) y cobertura absoluta (C, sólo en arbustos).

La densidad (D) definida como el número de individuos (n) por unidad de área (A) se estimó con la fórmula  $D = n/A$ , donde  $A = 50 \times 50$  m en árboles y  $5 \times 5$  m en arbustos. El área basal (AB) se estimó con la siguiente fórmula:  $AB = \pi r^2$ , donde  $r = P/2\pi$ , P = perímetro del tronco y r = radio ([Mueller-Dombois & Ellenberg 1974](#), [Newton 2007](#)). La cobertura (C) se calculó con la fórmula:  $C = \pi [1/4 (d_1 + d_2)]^2$ , donde  $\pi = 3.1416$ , d1 y d2 son los diámetros mayor y menor perpendiculares entre sí de la proyección vertical de la copa del arbusto.

El valor de importancia relativa (VIR) se utilizó para expresar de manera jerárquica la dominancia de las especies y se estimó considerando dos atributos ecológicos ([Mueller-Dombois & Ellenberg 1974](#), [Matteucci & Colma 1982](#)); para árboles la fórmula fue  $VIR = (DR + ABR)/2$  y para arbustos  $VIR = (DR + CR)/2$ . Los valores estructurales de las especies se estimaron por parcela y los valores estructurales de todas las especies en conjunto, por el tipo de asociación vegetal identificada. Aunque no se realizó un muestreo de las especies herbáceas, algunas de ellas fueron muy abundantes dentro de las parcelas, por lo que se

recolectaron, identificaron y se incluyeron en el listado florístico.

Adicionalmente, en cada parcela de muestreo se obtuvo información general sobre altitud (m), pendiente del terreno (%), exposición u orientación (puntos cardinales) y características de algunas variables edáficas.

**Análisis de suelos.** En cuatro puntos diferentes de cada parcela, en los primeros 30 cm, se extrajo una muestra compuesta de suelo para estimar las siguientes características: color en seco y en húmedo, textura, pH, porcentaje de materia orgánica, prueba de alófanos y resistencia, con los siguientes métodos: perfil edáfico, carta de colores de Munsell, hidrómetro de Boyoucos, método de combustión interna húmeda de Walkley y Black, floruro de sodio y fenoftaleína como indicador y penetrómetro IN (Aguilera-Herrera 1989). Las muestras de suelo fueron analizadas en el laboratorio de Edafología Ambiental del Instituto de Geografía de la Universidad Nacional Autónoma de México y en el Laboratorio de Suelos del Centro Multidisciplinario de Investigación Científica de la Universidad Autónoma de Nayarit.

**Clasificación y ordenación de la vegetación.** Los sitios de muestreo se clasificaron en distintas asociaciones vegetales mediante análisis de agrupamiento (CA). Se eligió el índice de Sørensen como la medida de distancia para definir la semejanza entre grupos (parcelas de muestreo), por ser uno de los índices más robustos para datos ecológicos (McCune & Mefford 1999). Como método de unión se usó el promedio entre grupos, ya que introduce relativamente poca distorsión en la distancia entre agrupamientos con respecto a la matriz de distancias original y evita el efecto de encadenamiento generado con otros métodos de unión (Ludwig & Reynolds 1988). Se elaboró un dendrograma en el que la medida de distancia se transformó a la función

objetiva de Wishart (1969), expresada como porcentaje de información remanente (McCune & Grace 2002).

Para la ordenación de la vegetación se utilizó el Análisis de Correspondencia Canónica (CCA), que es una técnica apropiada cuando las especies muestran relaciones de tipo unimodal a gradientes ambientales (Ter Braak & Prentice 1988). El valor de la longitud del gradiente ( $> 4$ ), estimado por medio de análisis de correspondencia rectificado (DCA, por sus siglas en inglés), permitió verificar que la distribución fue unimodal (McCune & Grace 2002). Los análisis de clasificación y ordenación se realizaron con el programa de cálculo PC-ORD (McCune & Mefford 1999). Los nombres de las asociaciones vegetales obtenidos en la clasificación y ordenación se establecieron con base en el sistema propuesto por Rzedowski (1978), considerando la fisonomía y las especies arbóreas dominantes (una o dos especies con el VIR más alto en cada parcela).

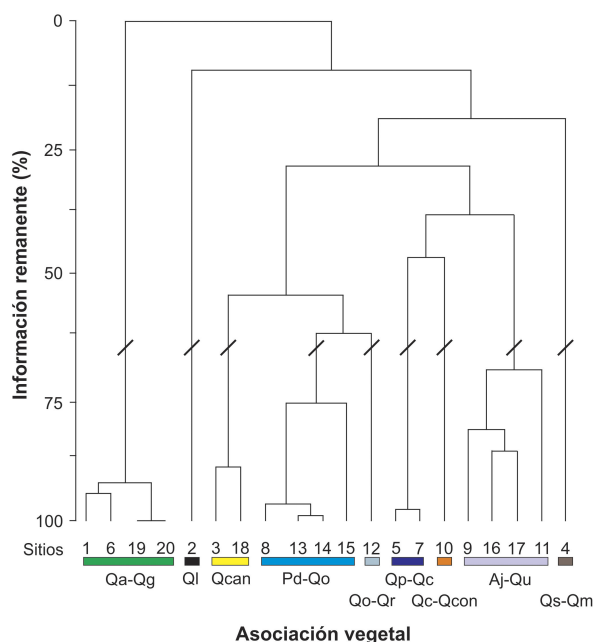
## Resultados

**Flora arbórea, arbustiva y herbácea.** Se registraron 154 especies, distribuidas en 98 géneros y 45 familias, que incluyen principalmente árboles y arbustos y pocas especies de herbáceas porque el énfasis del estudio fue definir la estructura de la vegetación (material suplementario 1). La mayoría de las especies fueron dicotiledóneas, 138 (89.6 %); sólo 10 especies de monocotiledóneas (6.5 %), cinco de pteridofitas (3.2 %) y una de gimnospermas (0.65 %). Las familias más representativas en número de especies fueron: Asteraceae (42), Fabaceae (19), Fagaceae (17) y Lamiaceae (6). En conjunto estas cuatro familias contienen 46 géneros y 84 especies (53.2 % de las registradas en las parcelas de muestreo). La Tabla 1 incluye las familias con 3 o más especies, que en conjunto reúnen 60 géneros y 113 especies (72.7 % del total de especies del área en estudio); las 32 familias y 40 géneros restantes contienen 42 especies (27.3 % del total registrado en las parcelas de muestreo).

**Tabla 1.** Familias con mayor riqueza de especies y géneros en el Volcán Sanganguey, Nayarit, México

Familia	Número de géneros	Número de especies	Porcentaje de Especies
Asteraceae	28	42	27.27
Fabaceae	17	19	11.68
Fagaceae	1	17	11.03
Lamiaceae	2	6	3.89
Verbenaceae	3	4	2.59
Lythraceae	1	4	2.59
Commelinaceae	1	3	1.94
Euphorbiaceae	2	3	1.94
Geraniaceae	1	3	1.94
Onagraceae	1	3	1.94
Polypodiaceae	1	3	1.94
Rubiaceae	2	3	1.94
Familias restantes	38	45	28.57
<b>Totales</b>	<b>97</b>	<b>155</b>	<b>100</b>





**Figura 2.** Dendrograma del análisis de agrupamiento que muestra las relaciones de semejanza florística entre los sitios de muestreo. Cada rama del dendrograma está etiquetada con el sitio de muestreo correspondiente (1 a 20), la escala vertical indica el porcentaje de información a medida que los grupos se fusionan. Qa-Qg= *Quercus aristata-Quercus glaucooides*, Ql= *Quercus laeta*, Qcan= *Quercus calophylla*, Qo-Qr = *Quercus obtusata-Quercus rugosa*, Pd-Qo= *Pinus devoniana-Quercus obtusata*, Qp-Qc= *Quercus praeco-Quercus castanea*, Qc-Qcon= *Quercus castanea-Quercus convallata*, Aj-Qu= *Alnus jorullensis-Quercus urbanii* y Qs-Qm= *Quercus salicifolia-Quercus magnoliifolia*.

Los géneros con mayor riqueza de especies fueron *Quercus* con 17, *Stevia* con 5 y *Cuphea* con 4. Los géneros *Ageratina*, *Commelina*, *Desmodium*, *Geranium*, *Hyptis*, *Lopezia*, *Polypodium*, *Salvia*, *Verbesina* y *Viguiera* presentaron tres especies cada uno ([material suplementario 1](#)). Es importante mencionar que ninguna de las especies identificadas en el presente estudio se considera en alguna categoría de riesgo dentro de la Norma Oficial Mexicana NOM-059-2010 ([SEMARNAT 2010](#)).

**Clasificación y estructura de la vegetación.** Las especies de árboles y arbustos con mayor importancia estructural en el Volcán Sanganguey, Nayarit, se incluyen en el [material suplementario 2](#). El análisis de agrupamiento (CA) con un nivel de corte de 45 % de la información remanente, permitió distinguir nueve asociaciones vegetales, que corresponden en general a las variantes fisonómicas observadas a lo largo del gradiente de distribución altitudinal y de orientación ([Figura 2](#)). A continuación, se describe la composición y estructura de cada una de las

asociaciones vegetales identificadas en el análisis de agrupamiento:

1. *Quercus aristata-Q. glaucooides*. Se distribuye en un intervalo altitudinal amplio, de entre 1,500 y 2,340 m, pero se desarrolla sólo en sitios con exposición sur y sureste ([Figura 1](#)). Por sus valores de área basal y densidad promedio, es un bosque abierto, el dosel dominado por *Q. aristata* tiende a ser bajo y disperso, el VIR de esta especie fluctúa desde 49.9 % en las cañadas hasta 91.15 % en áreas más abiertas con exposición sur, donde el dosel se vuelve uniespecífico. Se distingue el estrato arbóreo que es homogéneo y mide en promedio 8 m de altura y el arbustivo 1 m de altura promedio ([Tabla 2](#)).

Las especies características del dosel son *Arbutus xalapensis* Kunth, *Pinus devoniana* y *Quercus glaucooides*. El estrato arbustivo está conformado principalmente por *Ageratina malacolepis* (B.L. Rob.) R.M. King & H. Rob., *Alloispermum palmeri* (A. Gray) C. Fernandez & L. Urbatsch, *Arctostaphylos pungens* Kunth, *Bocconia arborea* S. Watson, *Calliandra palmeri* S. Watson, *Chromolaena glaberrima* (DC.) R.M. King & H. Rob., *Hyptis albida* Kunth, *H. rhytidea* Benth., *Karwinskia latifolia* Standl., *Lasiantha ceanotifolia* (Willd.) K.M. Becker, *Lippia umbellata* Cav., *Loeselia mexicana* (Lam.) Brand, *Prionosciadium thapsoides* (DC.) Mathias, *Salvia mexicana* L., *Stevia glandulosa* Hook. & Arn., *Verbesina angustifolia* (Benth.) Blake y *Verbesina langlassei* B.L. Rob. El estrato herbáceo es dominado por *Muhlenbergia robusta* (E. Fourn.) Hitchc., que forma una carpeta casi continua que llega a cubrir incluso al estrato arbustivo. Durante la estación seca, las hojas de la mayoría de las especies de arbustos permanecen marchitas y el estrato herbáceo desaparece casi por completo.

2. *Quercus castanea-Q. convallata*. Se distribuye en la porción central del volcán, en el extremo superior del gradiente de altitud, entre 1,800 y 2,340 m, en terrenos con exposición este, con pendientes mayores de 35 ° ([Figura 1](#)). El bosque es abierto, el VIR de las especies dominantes *Quercus castanea* y *Q. convallata* es de 53.83 y 34.56, respectivamente. La altura promedio del dosel es de 10 m, aunque algunos individuos de ambas especies alcanzan hasta 20 m de altura. Es común la presencia de individuos aislados de *Arbutus xalapensis*. El estrato arbustivo es denso, las especies características son *Desmodium cinereum* (Kunth) DC., *Hyptis oblongifolia* Benth., *Salvia mexicana*, *Stevia subpubescens* Lag., *Verbesina angustifolia* y *Viguiera ensifolia* (Sch. Bip.) S.F. Blake ([Tabla 2](#)).

**Tabla 2.** Resumen de los parámetros estructurales más importantes de las asociaciones vegetales del volcán Sanganguey, Nayarit, México.

Asociación vegetal	Número de especies	Árboles			Arbustos		
		Altura promedio (m)	Área basal promedio (m <sup>2</sup> /ha)	Densidad promedio (Ind/ha)	Altura promedio (m)	Cobertura promedio (m <sup>2</sup> /ha)	Densidad promedio (Ind/ha)
<i>Quercus aristata</i> - <i>Q. glaucooides</i>	32	7.87	15.01	43.5	1.11	301.36	3024
<i>Quercus laeta</i>	13	10.43	9.28	36	1.75	246.66	4800
<i>Quercus calophylla</i>	15	12.64	17.55	64.5	1.19	278.46	1900
<i>Quercus salicifolia</i> - <i>Q. magnoliifolia</i>	11	12.56	55.74	69	1.05	165.00	1800
<i>Quercus praeco</i> - <i>Q. castanea</i>	42	13.34	19.93	72	1.33	247.58	2200
<i>Quercus obtusata</i> - <i>Q. rugosa</i>	27	9.50	15.17	52.5	1.29	157.50	2300
<i>Alnus jorullensis</i> - <i>Quercus urbanii</i>	23	16.95	10.71	38	1.06	196.92	1093
<i>Quercus castanea</i> - <i>Q. convallata</i>	9	10.81	19.12	65	1.13	164.61	1863
<i>Pinus devoniana</i> - <i>Q. obtusata</i>	9	12.73	14.44	28	2.10	588.88	1866

La columna 2, número de especies, incluye también a las herbáceas más comunes encontradas en las parcelas de muestreo.

3. *Pinus devoniana-Quercus obtusata*. Se distribuye en el extremo inferior del gradiente de altitud, entre los 1,500 y 1,700 m, en terrenos de pendiente moderada de la región este y sureste del volcán (Figura 1). Es un bosque abierto con dominancia fisonómica y estructural de *Pinus devoniana* y *Quercus obtusata* con VIR de 53.92 y 16.07, respectivamente. La altura promedio del estrato arbóreo es de 12 m, aunque algunos individuos de *P. devoniana* alcanzan hasta 20 m (Tabla 2). El estrato arbustivo es cerrado y está dominado por *Lippia umbellata* y *Stevia myricoides* McVaugh; otros elementos importantes son *Acacia pennatula* (Schltdl. & Cham.) Benth., *Calea zacatechichi* Schltdl., *Hyptis albida*, *Karwinskia latifolia* y *Lamoureauxia multifida* Kunth.

4. *Quercus calophylla*. Se distribuye en la región norte del volcán, en un intervalo altitudinal amplio de entre 1,500 y 2,100 m (Figura 1). En el extremo inferior del gradiente las pendientes son moderadas y el bosque es semicerrado con dominancia de *Quercus calophylla* (VIR = 62.34 %), la especie codominante es *Q. deserticola* Trel., con VIR de 27.07 %. La altura del estrato arbóreo es en promedio de 10 m, aunque hay elementos emergentes de hasta 18 m (Tabla 2). El estrato arbustivo es semicerrado con dominancia de *Mimosa syciocalpa* B.L. Rob. (VIR = 5.21), otras especies comunes son *Acacia pennatula*, *Alloispermum scabrifolium* (Hook. & Arn.) H. Rob., *Salvia mexicana*, *Stevia subpubescens* y *Styrax ramirezii* Greenm.

En el extremo superior del gradiente de altitud, en terrenos con pendientes abruptas, el dosel del bosque es codominado por *Q. calophylla* y *Q. obtusata*, con VIR de 40.66 y 34.16 %, respectivamente. También se observan individuos aislados de *Arbutus xalapensis* (VIR = 10.13). La altura promedio del estrato arbóreo es de 14 m, aunque algunos individuos de *Q. calophylla* alcanzan hasta 25 m de altura. En el estrato arbustivo, que es cerrado, las especies más representativas son *Alloispermum scabrifolium* y *Stevia subpubescens* (Tabla 2).

5. *Quercus salicifolia-Quercus magnoliifolia*. Se distribuye en la región norte del volcán en un intervalo de altitud de entre 1,500 y 1,700 m (Figura 1). Es un bosque abierto, en la parte alta está bordeado por lomeríos y laderas con pendientes fuertes y en la parte baja por semiplanicies con pendientes moderadas (11-18 °), que son aprovechadas para agricultura de temporal y semipermanente.

Las especies dominantes son *Quercus salicifolia* y *Q. magnoliifolia*, con VIR de 35 y 31.89 %, respectivamente; otras especies arbóreas importantes son *Q. peduncularis* Née y *Q. laeta*, con VIR de 17.49 y 2.48 %, respectivamente. Se identificaron dos estratos arbóreos, el inferior con promedio de 12.5 m de altura y el superior, conformado por individuos de *Q. salicifolia* que alcanzan hasta 30 m de altura. El estrato arbustivo es cerrado, por la alta densidad de individuos de *Ageratum corymbosum* Zuccagni ex Pers., *Desmodium cinereum*,

*Hyptis oblongifolia*, *H. albida*, *Lasianthaea ceanotifolia* y *Smilax moranensis* M. Martens & Galeotti.

6. *Alnus jorullensis-Quercus urbanii*. Es un bosque semicerrado, que se distribuye en un intervalo de altitud amplio de entre 1,500 y 2,340 m, en el norte, oeste y noroeste del Sanganguey ([Figura 1](#)). La pendiente en la mayor parte de la superficie de distribución fluctúa entre 18 y 25 °. El estrato arbóreo está compuesto principalmente por *Alnus jorullensis* que alcanza el VIR más alto (74.23 %) a los 1,800 m snm. El dosel inferior mide en promedio 12 m de altura y el dosel superior 20, algunos individuos emergentes llegan a medir hasta 25 m.

El estrato arbustivo es denso, las especies más comunes incluyen a *Alloispermum scabrifolium*, *Desmodium cinereum*, *Desmodium madrense* Hemsl., *Desmodium sumichrasti* (Schindl.) Standl., *Guardiola mexicana* Bonpl., *Hyptis rhytidea*, *Lagascea helianthifolia* Kunth, *Lopezia lopezoides* (Hook. & Arn.) Plitmann, P.H. Raven & Breedlove, *Rumfordia floribunda* DC., *Salvia thyrsoiflora* Benth., *Stevia subpubescens*, *Verbesina angustifolia*, *Viguiera buddlesiformis* (DC.) Benth. & Hook. f. ex Hemsl. y *V. ensifolia*.

En sitios de altitud baja e intermedia (> 1,700 m), con pendientes fuertemente inclinadas y exposición noroeste, *Q. urbanii* alcanza VIR de 60.51 %; en esta asociación también se presentan individuos aislados de *Arbutus xalapensis*. La altura promedio de los árboles es de 16 m, pero se presentan algunas eminencias aisladas de hasta 25 m.

En sitios de mayor altitud, de alrededor de 1,900 m, el dosel del bosque es codominado por *A. jorullensis*, *Q. obtusata*, *Q. salicifolia* y *Q. rugosa*, con VIR de 28.94, 20.52, 26.94 y 10.09 %, respectivamente. En la parte norte de su distribución, sobre los 2,100 m snm, el encinar es más abierto y está dominado por *A. jorullensis* y *Q. rugosa*, con elementos aislados de *A. xalapensis*. La altura promedio del estrato arbóreo es de 17 m, aunque algunos individuos alcanzan los 30 m ([Tabla 2](#)).

7. *Quercus laeta*. Se distribuye al este del Sanganguey, en un intervalo de altitud amplio, que va desde los 1,500 a los 2,100 m ([Figura 1](#)), en terrenos de pendiente moderada (25-30 °). Es un encinar caducifolio abierto, el estrato arbóreo, está dominado ampliamente por *Quercus laeta* (VIR = 80.58 %). La caducidad de la mayoría de las especies arbóreas favorece la acumulación de grandes cantidades de hojarasca en el suelo. Se presentan individuos aislados de *Arbutus xalapensis*, que son conspicuos en la época de estiaje, por ser de los pocos elementos perennifolios. La altura promedio del estrato arbóreo es de 10 m, aunque algunos individuos de *Q. laeta* destacan como eminencias aisladas de hasta

15 m. En el estrato arbustivo, denso y cerrado, la especie con mayor importancia estructural es *Salvia mexicana* con VIR de 16.85 % ([Tabla 2](#)).

8. *Quercus praeco-Q. castanea*. Es un bosque caducifolio semicerrado, que se distribuye al noreste del volcán, en un gradiente de altitud de 1,500 a 2,000 m ([Figura 1](#)); las pendientes del terreno son en general muy inclinadas (> 35 °). El estrato arbóreo es dominado por *Quercus praeco* y *Q. castanea*, que presentan VIR de 67.31 y 18.54 %, respectivamente. La altura promedio del dosel del bosque fue de 14 m, siendo muy homogéneo. En altitudes intermedias, por arriba de 1,700 m, las especies codominantes fueron *Q. praeco* y *Alnus jorullensis* con VIR de 73.79 y 18.18 %, respectivamente. Otros elementos arbóreos acompañantes fueron *Arbutus xalapensis*, *Bursera penicillata* (Sessé & Moc. ex DC.) Engl., *Bursera* sp. y *Q. gentryi* C.H. Mull. ([Tabla 2](#)). Los estratos arbustivo y herbáceo son cerrados, las especies más comunes en el estrato arbustivo son *Desmodium cinereum*, *Erythrina* sp., *Hyptis oblongifolia*, *Lantana camara* L., *Lantana horrida* Kunth, *Roldana* sp., *Salvia* sp., *Verbesina angustifolia* y *V. parviflora* S.F. Blake.

9. *Quercus obtusata-Quercus rugosa*. Es un bosque abierto subperennifolio que se distribuye en un intervalo de altitud de entre 1,500 y 1,800 m, en sitios con orientación suroeste y oeste-suroeste ([Figura 1](#)), en suelos pedregosos y con pendiente moderada de hasta 18 °. En el piso altitudinal inferior, entre los 1,500 y 1,700 m, el VIR de *Q. obtusata* es de 47.70 % y la altura promedio de los árboles de 9 m, con algunos elementos emergentes de hasta 15 m. En altitudes superiores a 1,700 m, *Eysenhardtia polystachya* es un componente arbóreo dominante, con VIR de 14.88 %; la altura promedio del dosel es de 9 m, pero algunos elementos emergentes alcanzan hasta 20 m de altura. En altitudes de más de 1,800 m, las especies arbóreas dominantes son *Q. rugosa* y *Q. crassipes* con VIR de 36.78 y 32.48 %, respectivamente; la altura promedio del dosel es de 10 m, con algunos elementos emergentes de *Q. rugosa* de hasta 20 m ([Tabla 2](#)). El estrato arbustivo y herbáceo es cerrado y está compuesto por los siguientes elementos: *Acacia pennatula*, *Acaciella angustissima* (Mill.) Britton & Rose, *Acourtia dieringeri* L. Cabrera, *Ageratina mairiana* (DC.) R.M. King & H. Rob., *Bolanosa coulteri* A. Gray, *Calea integrifolia* (DC.) Hemsl. e *Hyptis rhytidea*, principalmente.

*Ordenación de la vegetación.* La ordenación directa de los sitios, obtenida mediante el Análisis de Correspondencia Canónica (CCA), muestra las relaciones entre asociaciones vegetales, especies y factores ambientales. El valor de las raíces características para los tres primeros ejes de la ordenación ([Tabla 3](#), [Figura 3](#)) indica diferencias entre las

asociaciones vegetales, relacionadas con gradientes ambientales a lo largo de estos ejes de variación (Ter Braak & Prentice 1988, Velázquez 1994). Al igual que en la clasificación, a lo largo de los dos primeros ejes de ordenación se distinguen claramente 4 grupos: a) sitios 1, 6, 19 y 20, b) sitios 5 y 7, c) sitio 12, d) sitio 2; los demás sitios forman conglomerados menos obvios, pero discernibles con la ayuda del dendrograma del CA (Figura 3).

**Tabla 3.** Resultados del análisis de correspondencia canónica en donde se indican los valores de las raíces características, la correlación entre las especies, los factores ambientales, el porcentaje de varianza explicada por los datos de las especies y por las relaciones especies-ambiente, para los tres primeros ejes de la ordenación, y la correlación entre los tres primeros ejes y las nueve variables ambientales analizadas.

Ejes	1	2	3
Raíces características	0.928	0.788	0.755
Correlación Especies-Factores Ambientales	0.993	0.973	0.987
Varianza explicada acumulada (%)	10.7	19.8	28.5
Longitud del gradiente (estimado con DCA)	6.995	2.310	1.880
Suelos:			
Altitud	-0.415*	0.174	-0.073
Pedregosidad	0.462*	0.056	-0.803*
Profundidad del suelo	-0.098	0.387	0.112
pH del horizonte A	-0.492*	0.092	0.014
Conductividad	0.308	-0.238	-0.176
Porcentaje de arena	0.373	0.136	-0.105
Materia orgánica	-0.699*	0.304	-0.370
Pendiente	0.164	0.732*	0.068
Distribución altitudinal	0.169	0.599*	0.290

\*Variables con mayor grado de asociación con los ejes de ordenación

La variable ambiental más relacionada positivamente con el primer eje de ordenación fue la pedregosidad y las variables con mayor correlación negativa para el mismo eje fueron, en orden de importancia: materia orgánica, pH del horizonte A y altitud. En cuanto al segundo eje, las variables con mayor correlación positiva fueron: distribución altitudinal y pendiente (Tabla 3).

Los datos aleatorizados generados con permutaciones Monte Carlo indican que tanto los valores de las raíces características para los tres primeros ejes; como los valores de correlación entre las especies, las variables ambientales y los tres primeros ejes de la ordenación, son significativos ( $P < 0.04$ ), lo que sugiere que los valores obtenidos con el CCA no se deben al azar y el diagrama de ordenación proporciona una representación significativa de la distribución de las asociaciones vegetales y las variables ambientales analizadas (Tabla 3).

## Discusión

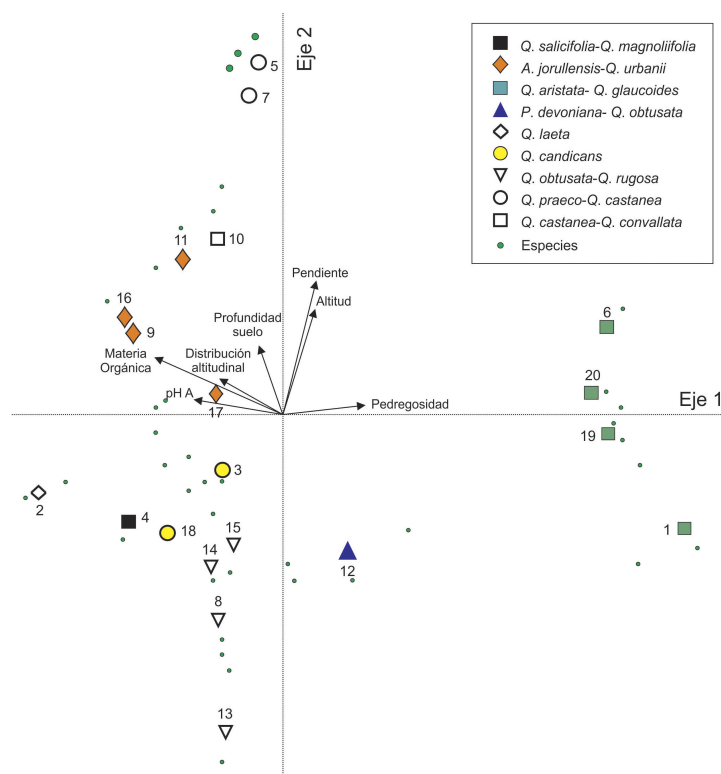
El análisis de la composición e importancia relativa de las especies de plantas en diferentes localidades representativas de las condiciones ambientales del Sanganguey, permitió reconocer nueve asociaciones vegetales, siete de ellas dominadas por especies del género *Quercus*. Los bosques identificados no habían sido descritos en estudios ecológico-florísticos previos realizados en el estado de Nayarit (Téllez-Valdés 1997).

La composición y riqueza de especies en el Sanganguey es inferior (Encina-Domínguez *et al.* 2009), semejante (Rubio-Licona *et al.* 2011) e incluso superior (Olvera-Vargas & Figueroa-Rangel 2012), a la registrada en otros estudios realizados en bosques de encino de México, pero el listado florístico del Sanganguey incluye especies con forma de vida arbórea y arbustiva, y sólo a las herbáceas más comunes. Por lo tanto, se requiere un estudio florístico que considere a todas las especies herbáceas (incluidos helechos y licopodios), para conocer la riqueza real, que sin duda es más elevada. Con respecto a las familias (v.gr., Asteraceae, Fabaceae, Fagaceae, Lamiaceae) y géneros (v.gr., *Quercus*, *Stevia*, *Ageratina*, *Commelina*, *Geranium*, *Polypodium*, *Salvia*, *Verbesina*), con mayor riqueza de especies en el Sanganguey, son también comunes en otros bosques de encino de otras regiones del país (Sánchez-González & López-Mata, 2003, Encina-Domínguez *et al.* 2009, Rubio-Licona *et al.* 2011) y distintas asociaciones vegetales características de la zona templada subhúmeda de México (Rzedowski 1978, Téllez-Valdés 1997, Toledo & Ordoñez 1998, Villaseñor 2016).

Por otra parte, la presencia de diferentes asociaciones vegetales en el Sanganguey se debe a la interacción de múltiples factores ambientales propios de una región montañosa, tales como la accidentada topografía (con pendientes pronunciadas, pequeñas mesetas y partes semiplanas en el piedemonte del volcán), cambios en las condiciones climáticas y edáficas locales a medida que se incrementa la altitud y el efecto de exposición de ladera, entre otros, como lo sugieren varios estudios realizados en distintas regiones del planeta (Kappelle *et al.* 1995, Körner 2007, Ebrahimi *et al.* 2015, Sharma *et al.* 2017).

En este trabajo se corroboró la eficiencia de las técnicas de clasificación y ordenación, pues fue posible reconocer asociaciones vegetales por los cambios en la distribución y abundancia de las especies dominantes (VIR) a través del paisaje (Bravo-Bolaños *et al.* 2016). Los resultados indican que la distribución espacial de las asociaciones vegetales se correlaciona en particular con cambios en las características del suelo (materia orgánica, pH y pedregosidad), la altitud y la exposición. Acorde con los resultados obtenidos, en otros estudios realizados en distintas regiones montañosas del planeta se menciona que las condiciones climáticas,





**Figura 3.** Análisis de correspondencia canónica de las 20 parcelas de muestreo, 62 especies de plantas y 7 de las 9 variables ambientales analizadas, en el volcán Sanganguey, Nayarit, México.

edáficas y fisiográficas son los principales factores asociados con la variación en la riqueza y composición de las especies de plantas (Olvera-Vargas *et al.* 2010, Ebrahimi *et al.* 2015, Saima-Shehzadi *et al.* 2018). Las variaciones topografico-climáticas drásticas o abruptas afectan en forma más evidente el cambio en la composición de especies (diversidad beta) y estructura de la vegetación (Sánchez-González & López-Mata 2003, Sharma *et al.* 2017), lo que podría explicar la presencia de nueve distintas asociaciones vegetales en el Sanganguey en distancias relativamente cortas, en un intervalo de altitud de cerca de 700 m (Bravo-Bolaños 2008).

La altitud se considera como un gradiente ambiental indirecto, que representa en realidad una combinación compleja de variables, principalmente climáticas (temperatura y precipitación), que si tienen un efecto directo sobre el desarrollo de las plantas (Whittaker & Niering 1975, Körner 2007, Sharma *et al.* 2017). En un piso de altitud determinado, la pendiente, la topografía y el efecto de ladera pueden provocar cambios bruscos en la temperatura en distancias relativamente cortas (Körner 2007, Olvera-Vargas *et al.* 2010, Olvera-Vargas & Figueroa-Rangel 2012).

En el presente estudio los bosques de *Quercus* se agruparon (diagrama de ordenación) de acuerdo a su fenología foliar, de izquierda (caducifolios) a derecha

(perennifolios). Es probable que los cambios en las condiciones de humedad y temperatura ocasionados por la altitud y el efecto de ladera estén relacionados con su distribución: en el este y noreste del Volcán se distribuye el encinar caducifolio, en el oeste y norte el encinar subcaducifolio; y al sur, sureste y suroeste, el encinar perennifolio. Acorde con lo anterior, Olvera-Vargas & Figueroa-Rangel (2012) mencionan que los bosques caducifolios de *Quercus* en el Centro-Occidente de México se distribuyen en sitios secos en laderas orientadas en dirección opuesta a la humedad que proviene del Océano Pacífico, lo cual concuerda parcialmente con los resultados obtenidos, probablemente por la posición geográfica aislada y el estrecho intervalo de altitud de aproximadamente 700 m (1,500-2,200 m) del volcán con respecto a los bosques de Jalisco.

La capacidad de respuesta de las especies a determinados factores ambientales limitantes también podría estar influyendo en la distribución de los bosques de *Quercus* en el Volcán Sanganguey (Encina-Domínguez *et al.* 2009, Poulos 2009, Olvera-Vargas *et al.* 2010, Olvera-Vargas & Figueroa-Rangel 2012, Morales-Pacheco *et al.* 2018). Por ejemplo, la asociación *Quercus castanea-Q. convallata* se distribuye en el piso altitudinal superior, en sitios con pendientes pronunciadas, suelos someros y con alta pedregosidad. En contraste, la asociación *Pinus devoniana-*

*Q. obtusata* se distribuye en el piso de altitud inferior, en laderas con exposición sureste que son las más secas por la alta radiación solar que reciben, en sitios de pendiente ligera y suelos someros. La asociación *Quercus salicifolia*-*Q. magnoliifolia*, también se desarrolla en el piso de altitud inferior en el Sanganguey, en sitios con pendiente moderada, suelos someros y con afloramientos rocosos, aunque se restringe a laderas con exposición norte, donde la humedad es más alta.

En el área de estudio, los valores de pH y de cantidad de materia orgánica, también están relacionados con la distribución de las asociaciones vegetales. Como se menciona en algunas investigaciones, y ocurre también en el Sanganguey, la cantidad de materia orgánica se incrementa con la altitud, probablemente como consecuencia de la disminución en la temperatura y el aumento en la precipitación pluvial (Sánchez-González & López-Mata 2003, Poulos, 2009, Zhang *et al.* 2013, Ebrahimi *et al.* 2015, He *et al.* 2016). Bajo estas condiciones de humedad y temperatura, que podrían también estar asociadas con el efecto de exposición de ladera, la tasa de descomposición de la materia orgánica es más lenta y el pH del suelo es ácido (Kappelle *et al.* 1995, Kappelle & van Uffelen 2006, Zhang *et al.* 2013, Saima-Shehzadi *et al.* 2018).

En la región analizada, los factores ambientales que se relacionan con la disponibilidad de agua para las plantas, por ejemplo: precipitación escasa, evapotranspiración elevada, topografía compleja, poco desarrollo del suelo y alta pedregosidad en algunos sitios, son desfavorables para la agricultura (INEGI 2017). Esto explica la baja densidad humana en esta región, algunas personas realizan labores en los pocos agrosistemas que existen, pero no viven ahí. Sin embargo, las especies que conforman las distintas asociaciones vegetales están adaptadas a dichas condiciones ambientales, por lo que es importante que se establezcan programas de conservación y aprovechamiento racional de estos recursos naturales.

El volcán Sanganguey, como toda área forestal, proporciona servicios ambientales que incluyen: provisión de agua en calidad y cantidad principalmente hacia la cuenca del río Mololoa (Avalos-Jiménez *et al.* 2015), captura de carbono, generación de oxígeno, amortiguamiento del impacto de fenómenos naturales, modulación o regulación climática, protección de la biodiversidad, recreación, entre otros (Zhang *et al.* 2013). Aunado a los servicios ambientales indirectos, también proporciona bienes o productos tangibles (beneficios directos a los propietarios y pobladores de los terrenos forestales) como leña, postes, madera para construcción en el medio rural y para comercializar, plantas medicinales, entre otros (Luna-José *et al.* 2003). La cercanía de esta región montañosa a la ciudad de Tepic, realza su importancia cultural, turística y ecológica para el estado de Nayarit.

## Agradecimientos

A la Universidad Autónoma de Nayarit por su apoyo para la realización de los estudios de Maestría del primer autor a través de la beca PRODEP. Al Biól. Candelario Gómez Flores por la edición del mapa de vegetación. Al Dr. Fernando Zavala Chávez<sup>†</sup> por la identificación de las especies de *Quercus*. A la familia Silva Limón (Alejo, Leticia, José, Karina y Alejandra) por su apoyo, tiempo y amistad para realizar el trabajo de campo. Agradecemos a dos revisores anónimos del manuscrito y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) del estado de Nayarit, por el apoyo económico para la conclusión de la tesis de Maestría del primer autor.

## Material Suplementario

El material suplementario de este artículo puede consultarse aquí: <https://doi.org/10.17129/botsci.2490>

## Literatura citada

- Aguilera-Herrera N. 1989. *Tratado de edafología de México (Tomo 1)*. México, DF: Dirección General de Publicaciones, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. ISBN: 968-36-0453-6
- Avalos-Jiménez A, Flores-Vilches F, Marcelino FS. 2015. Integración del paisaje como propuesta de regionalización. Cuenca río Mololoa. *Revista Iberoamericana de las Ciencias Biológicas y Agropecuarias* 4: 1-15.
- Bravo-Bolaños O. 2008. *Distribución Espacial de las Asociaciones Vegetales del Volcán Sanganguey, Nayarit*. MSc. Thesis, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Bravo-Bolaños O, Sánchez-González A, de Nova-Vázquez JA, Pavón-Hernández NP. 2016. Composición florística, diversidad y estructura de la vegetación de la zona costera de Bahía de Banderas, Nayarit, México. *Botanical Sciences* 94: 603-623. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.461>
- Cavender-Bares J, Kitajima K, Bazzaz FA. 2004. Multiple trait associations in relation to habitat differentiation among 17 Floridian oak species. *Ecological Monographs*, 74: 635-662. DOI: <https://doi.org/10.1890/003-4007>
- Ebrahimi M, Masoodipour A, Rigi M. 2015. Role of soil and topographic features in distribution of plant species (case study: Sanib Taftan Watershed). *Ecopersia* 3: 917-932.
- Encina-Domínguez JA, Zarate-Lupercio A, Estrada-Castillón E, Reyna-Valdés J, Villareal-Quintanilla JA. 2009. Composición y aspectos estructurales de los

- bosques de encino de la Sierra de Zapalinamé, Coahuila, México. *Acta Botanica Mexicana* **86**: 71-108. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm86.2009.1078>
- González-Villarreal L. 1986. *Contribución al conocimiento del género Quercus (Fagaceae) en el estado de Jalisco. Colección Flora de Jalisco*. Guadalajara, México: Universidad de Guadalajara. ISBN: 968-895-027-0
- He X, Hou E, Liu Y, Wen D. 2016. Altitudinal patterns and controls of plant and soil nutrient concentrations and stoichiometry in subtropical China. *Scientific Reports* **6**: 1-19. DOI: <https://doi.org/10.1038/srep24261>
- INEGI [Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática]. 2017. Anuario estadístico y geográfico de Nayarit. México.
- IPNI [The International Plant Names Index]. 2012. The Royal Botanic Gardens, Kew, Harvard University Herbaria & Libraries and Australian National Botanic Gardens <http://www.ipni.org>. (accessed July 10, 2018).
- Kappelle M, Van Uffelen JG, Cleef AM. 1995. Altitudinal zonation of montane *Quercus* forests along two transects in Chirripó National Park, Costa Rica. *Vegetatio* **119**: 119-153. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00045594>
- Kappelle M, van Uffelen JG. 2006. Altitudinal zonation of montane oak forests along climate and soil gradients in Costa Rica. In: Kappelle M, ed. *Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forest, Ecological Studies, Vol.185*. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, pp. 39-54. ISBN: 978-3-540-28909-8
- Körner C. 2007. The use of altitude in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* **22**: 570-574. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.006>
- Ludwig AJ, Reynolds FJ. 1988. *Statistical ecology: a primer on methods and computing*. New York: John Wiley. ISBN-10: 0471832359
- Luna-José AL, Montalvo-Espinosa L, Rendón-Aguilar B. 2003. Los usos no leñosos de los encinos en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. **72**: 107-117. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.1671>
- Matteucci SD, Colma A. 1982. *Metodología para el estudio de la vegetación*. Monografía No 23. Washington, DC: Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Programa Regional de Desarrollo Científico y tecnológico. [https://aprobiodoma.files.wordpress.com/2011/03/metod\\_para\\_el\\_estudio\\_de\\_la\\_vegetacion\\_archi\\_vol.pdf](https://aprobiodoma.files.wordpress.com/2011/03/metod_para_el_estudio_de_la_vegetacion_archi_vol.pdf) (accessed February 20, 2016).
- McCune B, Mefford M. 1999. PC-ORD. *Multivariate Analysis of Ecological Data*. v.4.0. Oregon, USA, Glen Beach: MjM Software design.
- McCune B, Grace JB. 2002. *Analysis of ecological communities*. Gleneden Beach, Oregon: MjM Software Design. ISBN-10: 0972129006
- McVaugh R. 1974. Flora Novo-Galiciana. (Fagaceae). *Contributions from the University of Michigan Herbarium*. **12**: 1-93.
- Morales-Pacheco JF, Cámara-Artigas R, Requena-Lara GN, Lara-Villalón M, García-Morales LJ. 2018. Patrón de distribución espacial de especies de *Quercus* y formaciones de encinos en Tamaulipas (México). *Boletín de la Asociación de Geógrafos Españoles*. **79**: 1-31. DOI: <http://dx.doi.org/10.21138/bage.2489>
- Mostacedo B, Fredericksen TS. 2000. *Manual de Métodos Básicos de Muestreo y Análisis en Ecología Vegetal*. Proyecto de Manejo Forestal Sostenible. Santa Cruz, Bolivia.
- Mueller-Dombois D, Ellemberg H. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. New York: John Wiley & Sons. ISBN: 0-471-62290-7
- Nájera-González O, Bójorquez-Serrano JL, Cifuentes-Lemus JL, Marcelino-Flores S. 2010. Cambio de cobertura y uso del suelo en la cuenca del río Mololoa, Nayarit. *Revista Biociencias* **1**: 19-29. DOI: <https://doi.org/10.15741/revbio.01.01.03>
- Newton AC. 2007. *Forest ecology and conservation: A handbook of techniques*. Oxford, UK: Oxford University Press. ISBN: 978 0 19-856745-5 DOI: <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198567448.001.0001>
- Olvera-Vargas M, Figueroa-Rangel BL, Vázquez-López JM. 2010. Is there environmental differentiation in the *Quercus* dominated forests of west-central Mexico? *Plant Ecology* **211**: 321-335. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11258-010-9792-z>
- Olvera-Vargas M, Figueroa-Rangel BL. 2012. Caracterización estructural de bosques montanos dominados por encino en el centro-occidente de México. *Ecosistemas* **21**: 74-84.
- Pérez-Mojica ME, Valencia-A.S. 2017. Estudio preliminar del género *Quercus* (Fagaceae) en Tamaulipas, México. *Acta Botanica Mexicana* **120**: 59-111. DOI: <http://dx.doi.org/10.21829/abm120.2017.1264>
- Poulos HM. 2009. A review of the evidence for pine-oak niche differentiation in the American Southwest. *Journal of Sustainable Forestry* **28**: 92-107. DOI: <https://doi.org/10.1080/10549810802626415>
- Richter M. 2008. Tropical Mountain forests - distribution and general features. In: Gradstein SR, Homeier J, Gansert D, eds. *The tropical Mountain Forest - Patterns and Processes in a Biodiversity Hotspot*. Göttingen Centre for Biodiversity and Ecology. The Biodiversity and Ecology Series 2, Germany. pp. 7-24. ISBN: 978-3-940344-22-9
- Romero-Rangel S, Rojas-Zenteno E, Rubio-Licona L. 2015. *Encinos de México (Quercus, Fagaceae) 100 especies*,

- guía ilustrada. México: Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. ISBN: 978-607-02-6650-8.
- Rubio-Licona LE, Romero-Rangel S, Rojas-Zenteno C. 2011. Estructura y composición florística de dos comunidades con presencia de *Quercus* (Fagaceae) en el Estado de México. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* **17**: 77-90. DOI: <http://dx.doi.org/10.5154/r.rchscfa.2010.03.014>
- Rzedowski J 1978. *Vegetación de México*. México, DF: Limusa. ISBN: 968-18-0002-8
- Sabás-Rosales JL, Sosa-Ramírez J, Luna-Ruiz JJ. 2015. Diversidad, distribución y caracterización básica del hábitat de los encinos (*Quercus*: Fagaceae) del estado de San Luis Potosí, México. *Botanical Sciences* **93**: 881-897. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.205>
- Sahu-Sudam C, Pani-Amit K, Mohanta-Manas R, Kumar J. 2019. Tree species diversity, distribution and soil nutrient status along altitudinal gradients in Saptasajya hill range, Eastern Ghats, India. *Taiwania* **64**: 28-38. DOI: <https://doi.org/10.6165/tai.2019.64.28>
- Saima-Shehzadi Altaf-Adeela, Faiz-Muhammad H, Shahnaz- Fozia, Wu-Guang. 2018. Vegetation patterns and composition of mixed coniferous forests along an altitudinal gradient in the Western Himalayas of Pakistan. *Austrian Journal of Forest Science*. **135**: 159-180.
- Sánchez-González A, López-Mata L. 2003. Clasificación y ordenación de la vegetación del norte de la Sierra Nevada, a lo largo de un gradiente altitudinal. *Anales del Instituto de Biología (serie Botánica)* **74**: 47-71.
- Sánchez-González A, Valencia-Ávalos S, Álvarez-Zuñiga E. 2018. *Catálogo ilustrado de los encinos del Parque Nacional Los Mármoles, estado de Hidalgo, México*. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. México. ISBN: 978-607-482-540-4.
- SPP [Secretaría de Programación y Presupuesto]. 1981. *Síntesis de Información Geográfica del Estado de Nayarit, México*. ISBN: 968-809-190-1.
- SEMARNAT [Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales]. 2010. NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de Riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación*. 2da Sección, 30 de diciembre de 2010.
- Sharma CM, Mishra AK, Tiwari OP, Krishan R, Rana YS. 2017. Effect of altitudinal gradients on forest structure and composition on ridge tops in Garhwal Himalaya. *Energy, Ecology and Environment* **2**: 404-417. DOI: <https://doi.org/10.1007/s40974-017-0067-6>
- Ter Braak CJF, Prentice CI. 1988. A theory of gradient analysis. *Advances in Ecological Research* **18**: 271-313. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60183-X](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60183-X)
- Téllez-Valdés O. 1997. *Flora, vegetación y fitogeografía de Nayarit, México*. MscThesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- The Plant List. 2013. Version 1.1. <http://www.theplantlist.org/> The Royal Botanic Gardens, Kew and Missouri Botanical Garden (accessed June 9, 2018).
- Toledo VM, Ordoñez MJ. 1998. El Panorama de la Biodiversidad en México: una revisión de los hábitats terrestres. In: Ramamoorthy TP, Bye R, Lot A, Fa J, eds. 1998. *Diversidad Biológica de México: Orígenes y Distribución*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. pp. 739-757. ISBN: 9683665888
- Tropicos. 2019. Missouri Botanical Garden. <http://www.tropicos.org> (accessed June 6, 2019)
- Valencia-A S. 2004. Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **75**: 33-53. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.1692>
- Velázquez A. 1994. Multivariate analysis of the vegetation of the volcanoes Tláloc and Pelado, Mexico. *Journal of Vegetation Science* **5**: 263-270. DOI: <https://doi.org/10.2307/3236159>
- Villaseñor JL. 2016. Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **87**: 559-902. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.06.017>
- Whittaker RH, Niering WA. 1975. Vegetation of the Santa Catarina Mountains, Arizona. V. Biomass, production, and diversity, along the elevation gradient. *Ecology*, **56**: 771-790. DOI: <https://doi.org/10.2307/1936291>
- Wishart D. 1969. An algorithm for hierarchical classification. *Biometrics* **25**: 165-170. DOI: <https://doi.org/10.2307/2528688>
- Zavala-Chávez F. 1989. *Identificación de encinos de México*. México: Universidad Autónoma de Chapingo, División de Ciencias Forestales. ISBN: 9688840823
- Zhang JT, Xu B, Li M. 2013. Vegetation patterns and species diversity along elevational and disturbance gradients in the Baihua Mountain Reserve, Beijing, China. *Mountain Research and Development*. **33**: 170-178. DOI: <https://doi.org/10.1659/MRD-JOURNAL-D-11-00042.1>

**Editor de sección:** Guillermo Ibarra Manríque

**Author contributions:** OBB, trabajo de campo, identificación de especies, redacción del artículo; ASG, análisis estadísticos, resultados y discusión del artículo; JLG, trabajo de campo, análisis de suelos, redacción del artículo.