

Clasificación y ordenación de la vegetación del norte de la Sierra Nevada, a lo largo de un gradiente altitudinal

ARTURO SÁNCHEZ-GONZÁLEZ*
LAURO LÓPEZ-MATA*

Resumen. Se realizó un análisis de la vegetación y de los factores que influyen en su estructura y distribución a lo largo de un gradiente altitudinal en el norte de la Sierra Nevada, Estado de México. Se seleccionaron 21 sitios de muestreo con base en el reconocimiento fisonómico de los tipos de vegetación en un intervalo de 2750 a 4100 m snm. En cada sitio se establecieron dos parcelas de 1000 m² para el muestreo de árboles, y dentro de ellas, dos parcelas de 250 m² para el de arbustos y seis de 9 m² para el de herbáceas. La técnica de clasificación utilizada fue el análisis de agrupamiento y para la ordenación de la vegetación se emplearon análisis de correspondencia rectificado (DCA) y análisis de correspondencia canónica (CCA); el atributo estructural de la vegetación, fue el valor de importancia relativa de las especies. El análisis incluyó datos de 202 especies y 37 variables ambientales. Las técnicas de clasificación y ordenación detectaron seis tipos de vegetación de menor a mayor altitud: encinar arbustivo, bosque de encino, bosque mixto, bosque de oyamel, bosque de pino y pastizal alpino. La distribución de las especies fue continua a lo largo del gradiente por lo que no hay evidencia de la existencia de comunidades discretas. En el norte de la Sierra Nevada existe un patrón en la estructura y distribución de las comunidades vegetales definido principalmente por el gradiente de altitud (temperatura y precipitación) y por las propiedades del suelo: materia orgánica, cationes y punto de marchitez permanente en el horizonte A₂, así como los nutrimentos y la profundidad del horizonte O, y la pendiente del terreno. Las técnicas de clasificación y ordenación probaron ser métodos complementarios para la detección de los seis tipos de vegetación a lo largo del gradiente altitudinal estudiado.

Palabras clave: ordenación, clasificación, bosques templados, análisis multivariado.

Abstract. An analysis of the vegetation and the physical factors associated with their structure and distribution along an elevation gradient from 2750 to 4100 m was conducted in the north of Sierra Nevada, Mexico. Based on field physiog-

* Programa de Botánica, Colegio de Postgraduados. Montecillo 56230, Texcoco, Estado de México. México. artsag@hotmail.com y lauro@colpos.colpos.mx

onomic recognition of the vegetation, 21 sampling sites were selected. In each site two 1000 m² plots were established for tree sampling, and within each plot two 250 m² subplots and six 9 m² subplots were randomly selected for shrub and herbaceous sampling, respectively. The statistical analyses were carried out by using cluster analysis as classification technique and detrended correspondence analysis (DCA) and canonical correspondence analysis (CCA) as ordination techniques, which were applied on the species relative importance value as structural attribute. The analyses included data for 202 species and 37 environmental variables. Both the classification and ordination techniques detected six vegetation types from lowest to highest elevations: scrub-oak, oak forest, mixed forest, fir forest, pine forest, and alpine grassland. These communities are not strictly discrete since they showed continuity in species distribution throughout the gradient. There was a pattern in the structure and distribution of the plant communities mainly defined by the altitudinal gradient and by soil properties. The altitudinal gradient includes changes in temperature and rainfall. Soil properties include changes in organic matter, cations, and the permanent wilting point of the horizon A₂, as well as nutrients and depth of horizon O, and the slope of the terrain. The classification and ordination techniques proved to be complementary methods in the detection of the six vegetation types along the elevation gradient studied.

Key words: ordination, classification, temperate forests, multivariate analysis.

Introducción

La faja volcánica transmexicana (*sensu* Ferrusquía, 1998) o eje volcánico transversal es una de las provincias morfotectónicas más importantes de México ya que constituye la transición entre las regiones biogeográficas neártica y neotropical (Rzedowski, 1978; Challenger, 1998). Las investigaciones de los bosques templados distribuidos sobre esta faja se han enfocado principalmente hacia la descripción de la vegetación (Rzedowski, 1954; May Nah, 1971; Ern, 1976; Anaya *et al.*, 1980; Narave, 1985; Álvarez del Castillo, 1987; Almeida *et al.*, 1994), así como al conocimiento de determinadas comunidades vegetales (Beaman, 1962, 1965; Madrigal, 1967; Obieta y Sarukhán, 1981; González, 1986; Ávila *et al.*, 1994; Nieto de Pascual, 1995; Ávila y López-Mata, 2001) y a los efectos de las perturbaciones sobre la vegetación (Burgos y Villa, 1976; Jardel, 1986; López, 1994; González, 1998; Alonso, 2000).

Aunque a lo largo de la faja volcánica transmexicana se encuentran las montañas más altas de México, los estudios de carácter cuantitativo de la vegetación a lo largo de gradientes de altitud se remiten a los trabajos de Velázquez y Cleef (1993) y Velázquez (1994). Estos autores emplearon técnicas estadísticas de análisis multivariado para el estudio de las comunidades vegetales de los volcanes Tláloc y Pelado, localizados al sur y sureste de la ciudad de México, respectivamente.

Velázquez y Cleef (1993) llevaron a cabo la clasificación de la vegetación utilizando el análisis de especies indicadoras de dos vías (TWINSPAN). Los autores mencionados discuten las similitudes y diferencias entre las comunidades vegetales presentes en los volcanes Tláloc y Pelado en la Sierra Chichinautzin y las de zonas aledañas de los volcanes Popocatepetl e Iztaccíhuatl en la Sierra Nevada. Una de sus conclusiones principales fue que la composición y distribución de las comunidades vegetales de estas dos regiones difieren sustancialmente, como un reflejo de condiciones ambientales distintas (*i.e.* historia geológica, altitud, tipos de suelo y actividades humanas). Velázquez (1994) utilizó las técnicas de ordenación Análisis de Correspondencia Rectificado (DCA) y Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) para investigar los factores ambientales relacionados con la distribución de la vegetación de los volcanes Tláloc y Pelado. Sus resultados indicaron que la altitud y la humedad del suelo son las variables más relevantes y que los efectos de los incendios y el pastoreo tienen un efecto menor.

La importancia del uso de las técnicas de análisis multivariado en los estudios sinecológicos estriba en que permiten detectar los factores ambientales responsables del cambio en la estructura y distribución de la vegetación (Austin, 1987; Sardinero, 2000; Palmer, 2003).

En las inmediaciones de la Sierra Nevada, que forma parte de la faja volcánica transmexicana, está asentado uno de los mayores complejos urbanos del mundo, la zona metropolitana de la ciudad de México, la cual ejerce una enorme presión sobre la vegetación circundante y en general sobre los recursos naturales. Por ello, es imperante realizar estudios que aporten información precisa sobre los bosques templados que ahí se localizan, ya que estas comunidades vegetales proveen de múltiples y valiosos servicios ambientales. El cerro Tláloc, localizado al norte de la Sierra Nevada resulta particularmente interesante de estudiar, por su importancia ecológica y económica (CONABIO, 2002) y porque a la fecha no existe trabajo sinecológico publicado para dicha zona. Los objetivos de la presente investigación son: aportar información cuantitativa sobre la estructura y distribución de la vegetación en el norte de la Sierra Nevada y detectar, utilizando técnicas de clasificación y ordenación, las principales variables ambientales relacionadas con ella.

Área de estudio

El área de estudio se localiza en la región fisiográfica conocida como Sierra Nevada, al oriente del Estado de México y se extiende sobre el declive oeste del cerro Tláloc, entre los 19° 23' 43" y 19° 28' 37" latitud norte y entre los 98° 42' 51" y 98° 48' 12" longitud oeste. Forma parte de la Sierra de Río Frío, en lo que corresponde a la región norte de la Sierra Nevada (Fig. 1). Las elevaciones más notables corresponden a los cerros Tláloc con 4120 m, Telapón con 4060 m, Yoloxóchitl con 3900 m y Los Potreros con 3900 m. Las laderas de estas elevaciones muestran problemas graves de erosión en toda la región montañosa (Palma, 1996). A lo

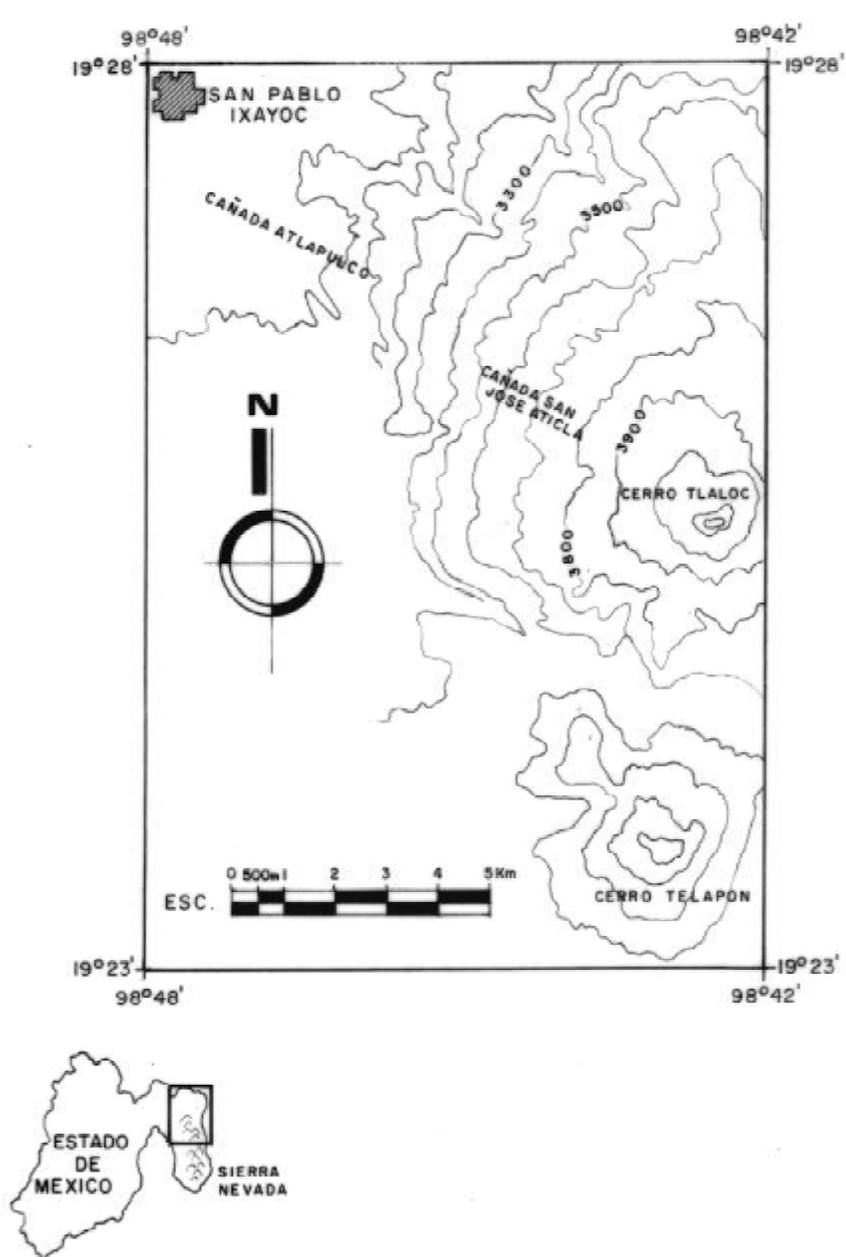


Fig. 1. Localización geográfica del cerro Tlaloc al norte de la Sierra Nevada, Estado de México.

largo del declive occidental del cerro Tláloc, se distinguen tres subtipos climáticos: en las áreas planas más cercanas a los lomeríos el clima es C (w0) (w) b(i'); templado subhúmedo, con una precipitación media anual de 700 mm. Con régimen de lluvias en verano, temperatura media anual entre 12 y 18°C y con una oscilación térmica entre 5 y 7°C. En la zona de lomeríos, hacia las estribaciones de la Sierra de Río Frío el clima es C (w1) (w) b(i'); templado subhúmedo, con una precipitación media anual entre 800 y 900 mm, régimen de lluvias en verano, temperatura media anual entre 12 y 18°C y con una oscilación térmica entre 5 y 7°C. En las laderas montañosas el clima es de tipo C (w2) (w) b(i'); templado subhúmedo, con una precipitación media anual entre 900 y 1200 mm, régimen de lluvias en verano, temperatura media anual entre 10 y 14°C y con una oscilación térmica entre 5 y 7°C (Ortiz y Cuanalo, 1977). Tales fluctuaciones climáticas se deben principalmente a la influencia de la orografía. La niebla y el rocío son frecuentes y persistentes y en ocasiones se presentan nevadas en las partes altas (García, 1968). A medida que se asciende por las laderas la temperatura disminuye en una proporción promedio de 0.49°C por cada 100 m de aumento en altitud, por esta razón los climas varían de templados a fríos (García, 1968; Ortiz y Cuanalo, 1977). Los suelos son incipientes, de textura gruesa en las proximidades del cono cinerítico del Tláloc y en el resto del área negros, profundos, muy ricos en materia orgánica y de textura media (migajones o francos). Con base en fotografías aéreas y recorridos de campo Palma (1996) reporta seis tipos de vegetación: bosque de pino, bosque de oyamel, pastizal, bosque de pino-oyamel-encino, bosque de pino-aile-encino y bosque de pino-encino. El principal uso del suelo es la agricultura de temporal siendo los cultivos más importantes: maíz, frijol, asociación maíz-frijol-calabaza, cebada y avena.

Material y métodos

La elección de los sitios de muestreo fue preferencial (Matteucci y Colma, 1982) y se basó en el reconocimiento previo, mediante recorridos de campo, de las diferentes variantes fisonómicas de la vegetación presentes en el área de estudio. Para la caracterización estructural se utilizó el muestreo con área, para lo cual en cada sitio elegido (unidad de muestreo) se ubicaron al azar subunidades de muestreo que consistieron en dos parcelas de 1000 m² cada una y en ellas se realizaron las mediciones y observaciones para el estrato arbóreo. Dentro de cada una de estas parcelas, se localizaron aleatoriamente una parcela de 250 m² y tres parcelas de 9 m² para las mediciones del estrato arbustivo y herbáceo, respectivamente. El conocimiento paulatino de la zona durante el trabajo de campo permitió establecer el número de unidades de muestreo en cada sitio elegido, de acuerdo a los siguientes criterios: la complejidad estructural (grado de homogeneidad de acuerdo a las especies dominantes fisonómicas), la extensión espacial y el grado de perturbación de cada tipo de vegetación reconocido.

El muestreo inició en el paraje Meyahualco, cercano al poblado de San Pablo Ixayoc, municipio de Texcoco, a los 2750 m de altitud y terminó en la cima del cerro Tláloc, a los 4100 m de altitud, en este gradiente altitudinal se eligieron 21 sitios de muestreo. El sitio de muestreo 1 se ubicó a 2750 m snm, los sitios de muestreo 2 y 3 se ubicaron entre los 850 y 2950 m snm, los sitios 4 a 13 se localizaron entre los 2900 y 3200 m snm, del 14 a 19 se ubicaron entre los 3100 y 3500 m snm, el sitio 20 se localizó a 3650 m snm y el sitio 21 a 3950 m snm.

La estructura de la vegetación a lo largo del gradiente altitudinal se analizó con base en los valores relativos de área basal (para árboles), densidad, frecuencia y cobertura (para arbustos y herbáceas). Los valores relativos de los atributos estructurales se combinaron en el valor de importancia relativa, VIR (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974).

Para calcular el VIR de las especies se utilizó la formula:

$$\text{VIR} = \frac{1}{3}(\text{cobertura relativa} + \text{densidad relativa} + \text{frecuencia relativa})$$

para arbustos y herbáceas. La Cobertura (C) viene dada por la formula:

$$C = p \left[\frac{1}{4}(d_1 + d_2) \right]^2,$$

donde $p = 3.1416$, d_1 y d_2 son los diámetros mayor y menor perpendiculares entre sí de la proyección vertical de la copa del arbusto o cobertura de las herbáceas. El VIR para árboles se calculó con la formula:

$$\text{VIR} = \frac{1}{3}(\text{área basal relativa} + \text{densidad relativa} + \text{frecuencia relativa})$$

El área basal (AB) fue calculada como:

$$AB = p r^2,$$

donde $p = 3.1416$ y r es el radio del árbol = $\frac{1}{2} \text{DAP}$ (diámetro a la altura del pecho) de los individuos con $\text{DAP} \geq 1$ cm (Matteucci y Colma, 1982).

La densidad se calculó como el número de individuos en 54 m² (herbáceas), 500 m² (arbustos) y 2000 m² (árboles); y la frecuencia fue estimada como el número de subunidades de muestreo (parcelas) en que apareció cada especie.

Durante el trabajo de campo (agosto de 2000 a diciembre de 2001) se efectuaron colectas botánicas para su determinación posterior. La nomenclatura de las especies se basó en la obra de Calderón de Rzedowski y Rzedowski (2001), la forma de vida de las especies se estableció en campo con base en el criterio de Moreno (1984) y consultando la obra de Calderón de Rzedowski y Rzedowski (2001). Para los nombres de los tipos de vegetación se utilizó la clasificación de Rzedowski (1978), excepto para el bosque mixto.

En cada unidad de muestreo se determinaron las siguientes características edáficas: hojarasca (kg/m^2), profundidad del horizonte O (cm) y profundidad del horizonte A_1 (cm); para el horizonte A_1 y A_2 : capacidad de campo (CC) (%), punto de marchitez permanente (PMP) (%), densidad aparente (Da) (mg m^{-3}), densidad real (Dr) (mg m^{-3}), arcilla (%), arena (%), limo (%), potencial de hidrogeniones (pH), materia orgánica (MO) (%), calcio (Ca^{++}) (Cmol/kg), magnesio (Mg^{++}) (Cmol/kg), sodio (Na^+) (Cmol/kg) y potasio (K^+) (Cmol/kg); para el horizonte O: nitrógeno (N) (%), fósforo (P) (%), potasio K (%), calcio (Ca) (%) y magnesio (Mg) (%). Además se midieron las características ambientales: altitud (m), pendiente (%) y exposición (grados). Las técnicas utilizadas para la determinación de las características edáficas fueron las descritas por Aguilera (1989).

Con los datos obtenidos se elaboraron dos matrices de datos. La primera matriz consistió de los 21 sitios de muestreo (columnas) y del VIR de 202 especies (filas); y la segunda matriz de los mismos 21 sitios de muestreo y de 37 variables ambientales y edáficas (filas). Con la primera matriz se realizó la clasificación numérica y la ordenación indirecta; y con la primera y segunda matriz se realizó la ordenación directa. Para elegir las variables ambientales y edáficas más correlacionadas con la composición de las especies (primera matriz) se utilizó el criterio de selección "hacia adelante" del programa CANOCO (Ter Braak y Šmilauer, 1998).

La clasificación numérica de la vegetación se realizó mediante el análisis de agrupamiento (CA), una técnica jerárquica aglomerativa que analiza las muestras en forma individual para fusionarlas sucesivamente en grupos de tamaño creciente, hasta que todas las muestras son sintetizadas en un sólo grupo. Se eligió el índice de Sørensen como la medida de distancia para definir la similitud entre los grupos, por ser de los más robustos para datos ecológicos (McCune y Mefford, 1999) y como método de unión de grupos el de promedio entre grupos (UPGMA), ya que introduce relativamente poca distorsión en la distancia entre agrupamientos con respecto a la matriz de distancias original (Ludwig y Reynolds, 1988) y evita el efecto de encadenamiento generado con otros métodos de unión (Digby y Kempton, 1987). Para la clasificación de la vegetación se utilizó el programa PC-ORD (McCune y Mefford, 1999), los resultados se presentan en un dendrograma en el que la medida de distancia se transformó a la función objetiva de Wishart (1969) expresada como porcentaje de información remanente. Con esta función se evita que la unión de dos grupos ocurra a una distancia menor que en una fusión previamente establecida. Para determinar el número de grupos en el dendrograma se eligió un nivel de corte que considerara un compromiso entre la pérdida de información y la simplificación de un número de unidades de vegetación interpretables desde un punto de vista natural (McCune y Grace, 2002).

Para la ordenación de la vegetación se utilizó el Análisis de Correspondencia Rectificado (DCA) y el Análisis de Correspondencia Canónica (CCA), ambas técnicas son apropiadas cuando las especies muestran relaciones de tipo unimodal a gradientes ambientales (Ter Braak y Prentice, 1988). Dado que los datos del VIR

de las especies fueron colectados a lo largo de un gradiente ambiental amplio de más de 1000 m de altitud, un modelo unimodal es apropiado (Austin, 1987; Velázquez, 1994; Palmer, 2003). El Análisis de Correspondencia Rectificado es una técnica de ordenación indirecta en la que los gradientes ambientales son inferidos a partir de los datos de las especies (Ludwig y Reynolds, 1988). Las relaciones entre estos gradientes y las variables ambientales pueden ser examinadas posteriormente, usualmente mediante un análisis de correlación. El Análisis de Correspondencia Canónica es una técnica de ordenación directa y representa además un caso especial de regresión múltiple donde la composición de especies es directamente relacionada con las variables ambientales. CCA es además una técnica eficiente cuando no se cumple el supuesto de respuesta unimodal de las especies a gradientes ambientales (Palmer, 1993).

La prueba de permutaciones Monte Carlo permitió determinar si los valores de las raíces características de los primeros ejes de la ordenación y los valores de correlación entre las especies y las variables ambientales obtenidos con el CCA eran estadísticamente significativos ($P < 0.05$). Para realizar los análisis se utilizó el programa de cálculo CANOCO (Ter Braak y Šmilauer, 1998).

Resultados

Clasificación

El análisis de agrupamiento (CA) con un nivel de corte menor de 45% de la información retenida permitió distinguir seis tipos de vegetación: encinar arbustivo, bosque de encino, bosque mixto, bosque de oyamel, bosque de pino y pastizal alpino (Fig. 2). Los tipos de vegetación definidos con el CA corresponden, en general, a los patrones fisonómicos de distribución altitudinal observados. La Figura 3 muestra su distribución por medio de un perfil fisonómico fisiográfico del norte de la Sierra Nevada a lo largo del gradiente estudiado.

El sitio de muestreo 1 correspondió al encinar arbustivo, este tipo de vegetación tiene un intervalo de distribución altitudinal de 2750 a 2840 m, se desarrolla sobre suelos moderadamente profundos a profundos, de textura media (migajones o francos) y ricos en materia orgánica, se presenta principalmente sobre laderas de cerros con declive pronunciado superior a 40% y en hondonadas. La precipitación varía de 800 a 1000 mm y la temperatura media anual de 14 a 15°C (Ortiz y Cuanalo, 1977). Las especies con mayor VIR en el estrato arbóreo fueron *Ceanothus coeruleus*, *Quercus rugosa* y *Arbutus xalapensis*; en el estrato arbustivo las especies más importantes fueron *Arctostaphylos pungens*, *Eupatorium rhomboideum*, *Loeselia mexicana*, *Quercus microphylla*, *Salvia microphylla*, *Stevia salicifolia* y *Verbesina virgata*. En el estrato herbáceo las especies con mayor VIR fueron *Alchemilla aphanoides*, *Bouvardia ternifolia*, *Cheilanthes marginata*, *Eupatorium schaffneri*, *Festuca rosei*, *Hypericum silenoides*, *Manfreda pringlei*, *Muhlenbergia robusta* y *Stevia jorullensis* (Cuadro 1).

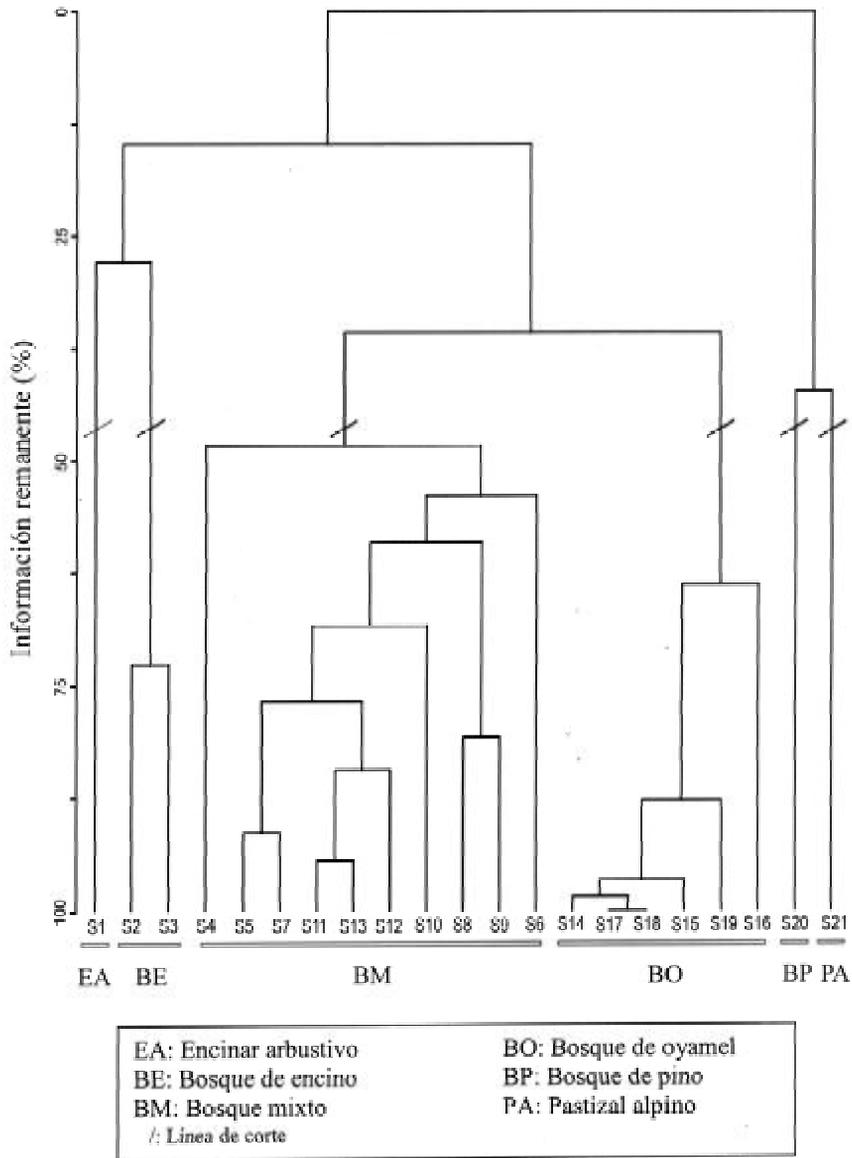


Fig. 2. Dendrograma del análisis de agrupamiento que muestra las relaciones jerárquicas entre los sitios de muestreo. Cada rama del dendrograma está etiquetada con el sitio de muestreo correspondiente (S1 a S21). La escala vertical es la función objetiva de Wishart, e indica el porcentaje de información presente a medida que los grupos se fusionan.

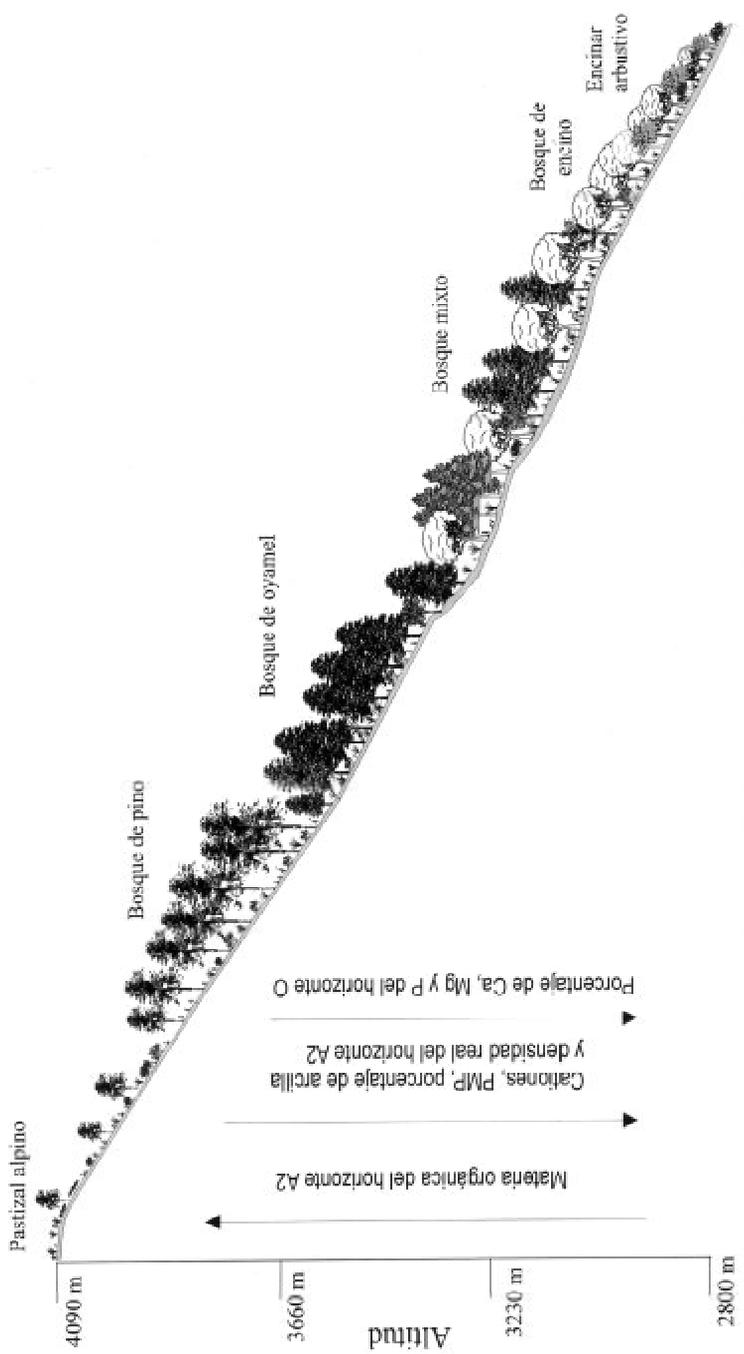


Fig. 3. Perfil fisiográfico de las comunidades vegetales presentes en el norte de la Sierra Nevada

Los sitios de muestreo 2 y 3 constituyen el bosque de encino. Este tipo de vegetación se desarrolla en un intervalo de distribución altitudinal de 2850 a 2950 m, sobre suelos profundos, de textura media (migajones o francos) y ricos en materia orgánica, se presenta principalmente sobre laderas de cerros con declive pronunciado superior a 40%. La precipitación varía de 800 a 1000 mm y la temperatura media anual de 12 a 14°C (Ortiz y Cuanalo, 1977). De acuerdo con el VIR la especie más importante en el estrato arbóreo fue *Quercus rugosa*, seguida de *Quercus laurina*, *Arbutus xalapensis* y *Ceanothus coeruleus*. En el estrato arbustivo las especies con mayor VIR fueron *Amelanchier denticulata*, *Baccharis conferta*, *Buddleia parviflora*, *Eupatorium glabratum*, *E. rhomboideum*, *Furcraea parmentierii*, *Ribes ciliatum*, *Salvia microphylla*, *Stevia salicifolia*, *Symphoricarpos microphyllus* y *Verbesina oncophora*. Las especies más importantes en el estrato herbáceo fueron *Alchemilla procumbens*, *Archibaccharis serratifolia*, *Asplenium monanthes*, *Brachypodium mexicanum*, *Castilleja tenuiflora*, *Festuca rosei*, *Galium aschenbornii*, *Gnaphalium chartaceum*, *Muhlenbergia macroura*, *Sedum moranense*, *Stipa ichu* y *Trisetum virletii* (Cuadro 1).

El siguiente grupo, constituido por diez sitios de muestreo (4 a 13) corresponde a una unidad fisonómica definida como bosque mixto, se presenta en altitudes que van de los 2900 a los 3200 m, en terrenos escarpados, donde las pendientes dominantes son mayores de 40%. La precipitación fluctúa de 900 a 1000 mm anuales y la temperatura media anual de 10 a 12°C (Ortiz y Cuanalo, 1977). Los suelos son oscuros, profundos, ricos en materia orgánica y de textura media (migajones o francos). Las especies arbóreas más importantes fueron *Abies religiosa*, *Quercus laurina* y *Cupressus lusitanica*. Dentro del bosque mixto (colindando con los sitios 7 y 9) se presentan bosquetes uniespecíficos de *Cupressus lusitanica*, la principal diferencia entre ambos tipos de bosque radica en el estrato arbóreo, pues la composición de especies herbáceas y arbustivas es similar. Otras especies comunes asociadas al bosque mixto fueron *Arbutus xalapensis*, *Berberis moranensis*, *Ceanothus coeruleus*, *Prunus serotina*, *Pinus pseudostrobus*, *P. leiophylla*, *Quercus glabrescens* y *Salix paradoxa*. Los estratos arbustivo y herbáceo son muy ricos en número de especies. En el estrato arbustivo las especies más importantes fueron *Acaena elongata*, *Baccharis conferta*, *Buddleia parviflora*, *Eupatorium pichinchense*, *E. rhomboideum*, *Fuchsia thymifolia*, *Lonicera pilosa*, *Monnina ciliolata*, *Ribes ciliatum*, *Rubus pringlei*, *Salvia fulgens*, *Senecio barba-johannis*, *S. angulifolius*, *S. cinerarioides*, *Symphoricarpos microphyllus* y *Verbesina oncophora*. En el estrato herbáceo, las especies con mayor VIR fueron *Alchemilla procumbens*, *Archibaccharis hieracioides*, *Chaptalia filaginoides*, *Didymaea alsinoides*, *Erigeron galeottii*, *Eupatorium pazcuarensis*, *Festuca amplissima*, *Geranium seemannii*, *Muhlenbergia macroura*, *Relbunium hypocarpium*, *Salvia elegans*, *S. microphylla*, *Sibthorpia repens*, *Stellaria cuspidata*, *Stevia monardifolia* y *Trisetum virletii* (Cuadro 1).

El siguiente grupo definido por seis sitios (14 a 19) correspondió al bosque de oyamel (*Abies religiosa*). Este tipo de bosque se localizó principalmente en las barrancas, cañadas y partes bajas de las laderas entre 3100 y 3500 m de altitud y con pendientes mayores de 40%. La precipitación anual es de 900 a 1000 mm y la

temperatura media anual de 10 a 12°C (Ortiz y Cuanalo, 1977). Los suelos son oscuros, profundos, ricos en materia orgánica y de textura media (migajones o francos). Esta comunidad tiende a presentarse en sitios húmedos y protegidos, forma masas puras, excepto en sus límites de altitud superior e inferior donde aparecen otras especies arbóreas. La especie más importante del estrato arbóreo fue *Abies religiosa*, a la cual frecuentemente se asociaron *Alnus acuminata*, *Berberis moranensis*, *Pinus hartwegii*, *P. montezumae*, *Salix paradoxa* y *S. lasyolepis*. En el estrato arbustivo del bosque de oyamel las especies más importantes fueron *Acaena elongata*, *Buddleia parviflora*, *Comarostaphylis discolor*, *Fuchsia microphylla*, *F. thymifolia*, *Ribes ciliatum*, *Salvia fulgens*, *S. gesnerifolia*, *Senecio barba-johannis*, *S. angulifolius*, *S. cinerarioides* y *Symphoricarpos microphyllus*. En el estrato herbáceo las especies con mayor VIR fueron *Alchemilla procumbens*, *Archibaccharis hieracioides*, *Brachypodium mexicanum*, *Didymaea alsinoides*, *Erigeron galeottii*, *Eupatorium pazcuarensis*, *Festuca amplissima*, *Galium aschenbornii*, *Senecio callosus*, *S. platanifolius*, *S. toluccanus*, *Stellaria cuspidata* y *Stevia monardifolia* (Cuadro 1).

Los dos sitios restantes (20 y 21) están marcadamente separados de los demás en el dendrograma, y constituyen el bosque de pino y el pastizal alpino, respectivamente. El bosque de pino se presenta aproximadamente entre 3500 y 3900 m de altitud, en sitios con declive ligero a fuerte, con pendiente general de 7 a 40%. La precipitación fluctúa de 1000 a 1200 mm anuales y la temperatura media anual de 6 a 10°C (Ortiz y Cuanalo, 1977). Los suelos son negros, profundos, ricos en materia orgánica y de textura media (migajones o francos). La especie más importante en el estrato arbóreo fue *Pinus hartwegii*; en el estrato arbustivo las especies con mayor VIR fueron *Acaena elongata*, *Baccharis conferta*, *Senecio angulifolius* y *S. cinerarioides*. Las especies del estrato herbáceo con mayor VIR fueron *Alchemilla procumbens*, *Calamagrostis toluccensis*, *Cerastium nutans*, *Cinna poiformis*, *Lithospermum distichum*, *Lupinus montanus*, *Penstemon gentianoides* y *Oxalis alpina* (Cuadro 1).

El pastizal alpino se presentó aproximadamente entre los 3900 y 4100 m de altitud, en la cima del cerro Tlálloc, en terrenos muy ondulados, con pendiente general del 25%. La precipitación fluctúa de 1000 a 1200 mm anuales y la temperatura media anual de 6 a 10°C (Ortiz y Cuanalo, 1977). En esta comunidad los suelos varían de someros, entre las fracturas de las rocas, a moderadamente profundos, son negros y muy ricos en materia orgánica. En el estrato arbóreo la especie con mayor VIR fue *Pinus hartwegii*, mientras que en el estrato arbustivo fueron *Baccharis conferta*, *Berberis schiedeana*, *Juniperus monticola* y *Senecio mairetianus*. El estrato herbáceo del pastizal alpino presentó como especies más importantes a *Agrostis toluccensis*, *Alchemilla procumbens*, *Calamagrostis intermedia*, *C. schiedeana*, *Calandrinia acaulis*, *Conyza gnaphaloides*, *Gnaphalium liebmannii*, *Potentilla ranunculoides* y *Senecio roseus* (Cuadro 1).

Ordenación indirecta

La figura 4 muestra la ordenación de los sitios y las especies obtenida por medio del Análisis de Correspondencia Rectificado (DCA). El elevado valor de la raíz característica ($l = 0.81$) para el primer eje indica una alta correlación entre los sitios y las especies (Cuadro 2). La longitud del gradiente para este eje (6.995) es considerable, lo que sugiere un cambio significativo en la composición de especies entre sitios, definido por gradientes ambientales relacionados con el primer eje. Los bajos valores de las raíces características para los ejes 2 y 3 (0.225 y 0.163, respectivamente) así como la longitud del gradiente para éstos (2.311 y 1.884, respectivamente) corroboran la importancia del primer eje en cuanto a la explicación del alto grado de correspondencia entre sitios y especies. La figura 4 muestra que a lo largo del primer eje de ordenación aparecen en primer lugar los sitios de muestreo 1 a 3, el sitio 1 (encinar arbustivo) está más separado de los sitios 2 y 3 que forman el bosque de encino. Después aparece un grupo conformado por una transición gradual de los sitios que constituyen el bosque mixto (4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12 y 13) y los sitios 14, 15, 16, 17, 18 y 19 que forman el bosque de *Abies*

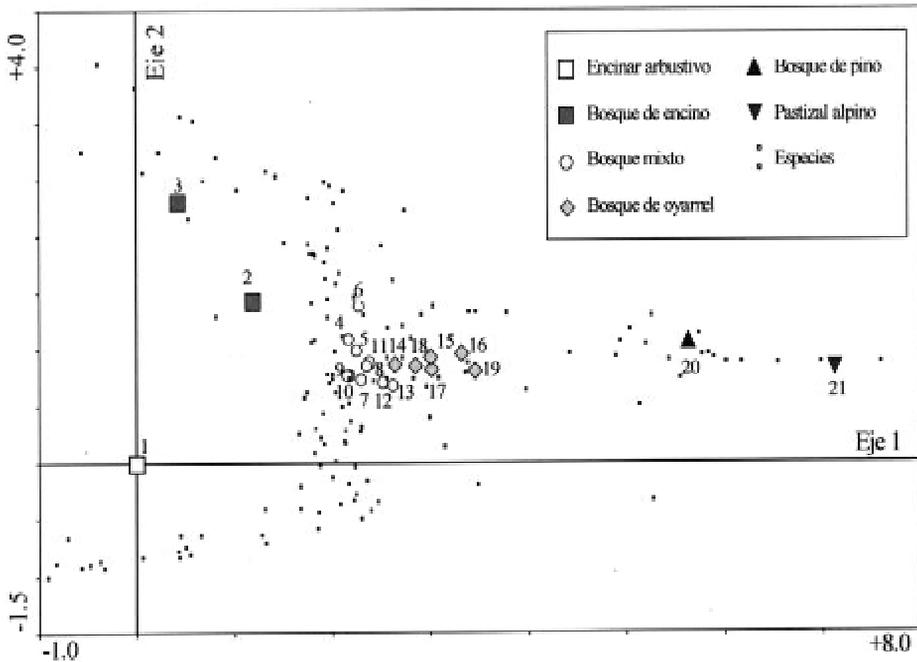


Fig. 4. Análisis de correspondencia rectificado de 21 sitios de muestreo con 202 especies de plantas del cerro Tláloc, en el norte de la Sierra Nevada.

Cuadro 2. Resultados del análisis de correspondencia rectificado donde se indican los valores de las raíces características y el porcentaje de varianza explicada por los datos de las especies para los tres primeros ejes de la ordenación

Ejes	1	2	3	Inercia total
Raíces características	0.806	0.225	0.163	4.021
Longitud del gradiente	6.995	2.311	1.884	
Varianza acumulada (%)	20	26	30	

religiosa. Al final de este eje de variación aparece el bosque de pino (sitio 20) y el pastizal alpino (sitio 21).

La correlación entre el primer eje de la ordenación y las 37 variables ambientales estudiadas, indicó que la altitud es la variable más altamente correlacionada (0.907), seguida por la materia orgánica del horizonte A_2 (0.773), el porcentaje de Mg del horizonte O (-0.780) el Mg del horizonte A_2 (-0.658), la pendiente del terreno (-0.609), la densidad real del horizonte A_2 (-0.608), el porcentaje de Ca del horizonte O (-0.594), el K del horizonte A_1 y A_2 (-0.504 y -0.599, respectivamente), y la profundidad del horizonte O y A_1 (-0.517 y 0.502 respectivamente).

Ordenación directa

La figura 5 muestra la ordenación de los sitios, las especies y los factores ambientales obtenida mediante el Análisis de Correspondencia Canónica (CCA). El valor

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

Ejes	1	2	3
Raíces características	0.791	0.591	0.342
Correlación especies-factores ambientales	0.994	0.960	0.975
Varianza acumulada (%):			
De las especies	19.7	34.4	42.8
De las relaciones especies- ambiente	28.5	49.9	62.2

de las raíces características para los tres primeros ejes de la ordenación (Cuadro 3) sugieren que hay una buena separación entre las comunidades vegetales, asociada a gradientes ambientales a lo largo de estos ejes de variación (Ter Braak, 1987; Velázquez, 1994). Al igual que en la ordenación indirecta, a lo largo de los dos primeros ejes de ordenación (Fig. 5) se distingue un grupo constituido por los sitios de muestreo 1 (encinar arbustivo), 2 y 3 (bosque de encino); después aparece otro conglomerado formado por el bosque mixto (sitios 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12 y 13) y por el bosque de oyamel (sitios 14, 15, 16, 17, 18 y 19); y finalmente el bosque de pino (sitio 20) y el pastizal alpino (sitio 21) claramente separados entre sí y de los demás sitios.

La selección de las variables ambientales más importantes indicó que las de mayor correlación positiva con el primer eje de la ordenación fueron, en orden de importancia: la materia orgánica del horizonte A_2 , la altitud, y la CC y el PMP del

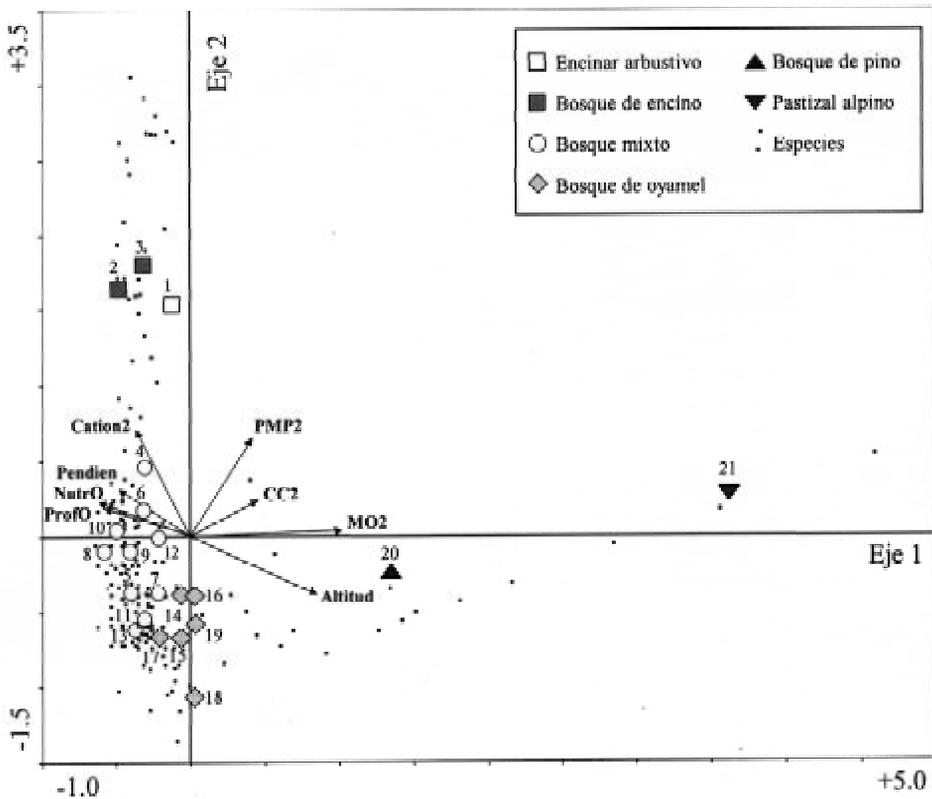


Fig. 5. Análisis de correspondencia canónica de 21 sitios de muestreo con 202 especies de plantas y diez variables ambientales (dos variables no representadas) del cerro Tláloc, en el norte de la Sierra Nevada.

horizonte A_2 (Cuadro 4, Fig. 5). Las variables con mayor correlación negativa para el mismo eje fueron: los nutrimentos (N, P, K, Ca y Mg) y la profundidad del horizonte O; el porcentaje de arcilla del horizonte A_1 , la pendiente del terreno y los cationes (K, Na y Mg) del horizonte A_2 .

En cuanto al segundo eje de la ordenación, las variables con mayor correlación positiva fueron los cationes (K, Na y Mg) y el PMP del horizonte A_2 . Las variables con mayor correlación negativa con dicho eje fueron la altitud y el porcentaje de porosidad del horizonte A_1 (Cuadro 4, Fig. 5). De acuerdo con el valor del factor de inflación (FI), las diez variables seleccionadas contribuyeron independientemente a la ordenación ($FI < 17$).

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 ($P < 0.02$), 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 comunidades vegetales y las variables ambientales estudiadas (Cuadro 4).

Cuadro 4. Correlación entre los dos primeros ejes de la ordenación y las diez variables ambientales, elegidas con la opción: "selección hacia adelante" del programa CANOCO. La información entre paréntesis sirve de referencia para las abreviaturas de las variables ambientales de la figura 5.

Variable	Eje 1	Eje 2
Altitud (Altitud)	0.782	-0.404
Pendiente (Pendien)	-0.442	0.322
Profundidad horizonte O (Prof O)	-0.533	0.205
Capacidad de campo horizonte A_2 (CC2)	0.421	0.244
Punto marchitez permanente horizonte A_2 (PMP2)	0.381	0.667
Porosidad horizonte A_1 (Porol)	0.254	-0.293
Arcilla horizonte A_1 (Arc1)	-0.499	0.069
Materia orgánica horizonte A_2 (MO2)	0.942	0.041
Cationes horizonte A_2 (Cation2)	-0.339	0.735
Nutrimentos horizonte O (NutrO)	-0.568	0.237

Discusión

Las investigaciones realizadas en las montañas que rodean el Valle de México reportan la presencia de tipos de vegetación similares a las del presente trabajo, pero con variaciones en la amplitud de su intervalo de distribución altitudinal. En el área estudiada, el bosque de pino (*Pinus hartwegii*) es el dominante fisonómico y estructural por arriba de los 3500 m de altitud y se hace menos denso y fisonómicamente distinto a partir de los 3900 m snm, donde coexiste con el pastizal alpino. Esto concuerda, en general, con los resultados de Ern (1976) para los volcanes Popocatepetl e Iztaccíhuatl; Velázquez y Cleef (1993) para los Volcanes Tláloc y Pelado; Álvarez del Castillo (1987) para el Volcán Ajusco y González (1986) para el Nevado de Toluca. Beaman (1965), fijó el límite superior del bosque de *P. hartwegii* en 4020 m snm en el Iztaccíhuatl y en 3910 m snm en el Popocatepetl, por arriba de este límite y hasta una altitud cercana a los 4300 m, encontró un tipo de vegetación dominada por gramíneas, que denominó pradera alpina, equivalente al pastizal alpino en éste trabajo. En la región norte de la Sierra Nevada, el pastizal alpino domina a partir de los 3900 m snm y su distribución se extiende hasta la cima del cerro Tláloc a 4100 m snm.

El bosque de oyamel es un tipo de vegetación bien definido por su fisonomía y requerimientos ambientales, el dosel en la mayoría de los bosques que rodean el Valle de México lo domina *Abies religiosa*, cuyas masas más densas y vigorosas se localizan entre los 2900 y 3200 m snm (Madrigal, 1967). En la zona de estudio, el intervalo de distribución de este tipo de bosque se encuentra entre los 3200 y 3500 m snm, un intervalo que resulta más acorde al reportado tanto por Anaya *et al.* (1980) para el occidente del volcán Iztaccíhuatl; como por Velázquez y Cleef (1993), para los volcanes Tláloc y Pelado; y por Nieto de Pascual (1995) para la Cañada de Contreras en el Distrito Federal.

En el norte de la Sierra Nevada, entre los 2900 y los 3200 m snm se localiza el bosque mixto, cuyas especies más importantes fueron *Abies religiosa*, *Quercus laurina* y *Cupressus lusitanica*. Velázquez y Cleef (1993) encuentran una transición similar entre el bosque de oyamel y un tipo de bosque mixto alrededor de los 3 200 m snm en los volcanes Tláloc y Pelado localizados al sur-sureste de la ciudad de México. En la zona de estudio el bosque de *Cupressus lusitanica* se presenta en forma de pequeños manchones uniespecíficos y comparte con el bosque mixto y el bosque de *Abies religiosa* un gran número de especies arbustivas y herbáceas. Rzedowski (1978) indica que en el centro de México el bosque de cedro puede dominar en manchones dentro del bosque de *Abies religiosa* y Velázquez y Cleef (1993) mencionan también que hay un gran número de especies comunes entre los bosques de oyamel, los bosques mixtos y los bosques de cedro de los volcanes Popocatepetl, Tláloc y Pelado.

En la zona estudiada el bosque mixto es reemplazado gradualmente por el bosque de encino que se ubica aproximadamente entre los 2850 y 2950 m snm.

Las especies más importantes del bosque de encino fueron *Quercus rugosa*, *Ceanothus coeruleus*, *Arbutus xalapensis* y *Quercus laurina*. La amplitud de distribución y el elevado VIR de las tres primeras especies se extiende hasta el encinar arbustivo, otro tipo de vegetación presente a menor altitud, entre 2750 y 2800 m y que se presenta en pequeños manchones, la mayoría en proceso de regeneración. La fisonomía y composición del bosque de encino y el encinar arbustivo son ligeramente diferentes, la capacidad discriminatoria del CA permitió separarlos como distintos tipos de vegetación. Rzedowski (1978) menciona que no existe una separación neta entre los encinares arbustivos (matorrales de *Quercus*) y los arbóreos (bosques de encino), las características principales que se emplean para distinguirlos son la estatura y el tipo de ramificación, sin embargo, estos dos rasgos no siempre son un criterio confiable. Las especies del bosque de encino y el encinar arbustivo del norte de la Sierra Nevada se encuentran entre las más representativas de los bosques de encino de otras regiones ubicadas en la faja volcánica transmexicana a altitudes superiores a los 2400 m (Rzedowski, 1978; Challenger, 1998).

Los resultados obtenidos confirman que las técnicas de clasificación y ordenación son complementarias, como lo han reportado algunos autores (Ludwig y Reynolds, 1988; Podani, 1989; Sardinero, 2000). La técnica de clasificación (CA) permitió distinguir seis tipos de vegetación, mientras que las técnicas de ordenación (DCA y CCA) indicaron que hay un cambio gradual en la definición de estos seis tipos de vegetación a lo largo del gradiente altitudinal. Este cambio gradual en la composición de especies fue más evidente entre el bosque mixto y el bosque de oyamel (Cuadro 1, Figs. 4 y 5).

El patrón del paisaje observado a lo largo del gradiente estudiado es un mosaico de seis tipos de vegetación sin límites discretos, pero distinguibles por la asociación de especies con tolerancias ambientales similares. La distinción de las zonas de transición o ecotonos esta en función de la tasa de cambio de dichos gradientes ambientales, como lo han sugerido Whittaker (1978) y Auerbach y Shmida (1993).

Los resultados derivados de las técnicas de ordenación de la vegetación sugieren que en la región norte de la Sierra Nevada el patrón de distribución de los seis tipos de vegetación esta definido principalmente por el gradiente altitudinal, los nutrientes (P, Ca, Mg) del horizonte O; la profundidad de los horizontes O y A₁; la materia orgánica, los cationes (K, Na y Mg) y el PMP del horizonte A₂; y la pendiente del terreno. La influencia de la altitud sobre este patrón se manifiesta principalmente a través de los cambios en temperatura y precipitación (García, 1968; Ortiz y Cuanalo, 1977). La altitud es un factor físico que influye sobre las condiciones climáticas a través de variables como la temperatura y la precipitación, que tienen a su vez un efecto directo sobre el crecimiento vegetal y están correlacionadas de forma específica en cada sitio (Whittaker, 1970; Barton, 1994).

La información climatológica sobre el cerro Tlálloc es insuficiente para establecer el grado y tipo de relación entre la altitud, la temperatura y la precipitación. Algunas otras variables (la profundidad de los horizontes O y A₁, la materia orgá-

nica y el PMP del horizonte A₂ y la pendiente del terreno) que resultaron importantes en la explicación de la estructura y distribución de la vegetación están directamente relacionadas con la retención de humedad del suelo (Cuadro 4).

En un trabajo realizado en la Sierra Nevada por Anaya *et al.* (1980) se reportan resultados análogos a los del presente estudio, que indican que existe una distribución altitudinal, más o menos definida, de las distintas asociaciones vegetales, estrechamente relacionada con la temperatura, la precipitación y la topografía. Velázquez (1994), concluye también que las variables ambientales más importantes que explican la distribución de las comunidades vegetales de los volcanes Tláloc y Pelado en la Sierra Chichinautzin, son la altitud y la humedad del suelo.

En algunas regiones montañosas de Estados Unidos se han documentado resultados similares, que indican que además de la humedad y la temperatura, otros factores están frecuentemente correlacionados con la altitud y son potencialmente importantes en el control de la distribución de las comunidades vegetales, especialmente la frecuencia de incendios, la radiación solar, la profundidad del horizonte O, el porcentaje de carbono orgánico, la cantidad de luz del piso forestal, la temperatura del suelo, el pH y el porcentaje de suelo desnudo, entre otros de menor importancia (Whittaker y Niering, 1965; Allen y Peet, 1990; Barton, 1993; Barton, 1994; Sardinero, 2000).

Según Hamilton y Perrott (1981), en las partes altas de las montañas la estructura y distribución 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 o abióticos más benignos. 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.

La diferencias en composición y distribución de los tipos de vegetación identificados en este trabajo y en otras investigaciones realizadas en zonas aledañas de la faja volcánica transmexicana, son probablemente el reflejo de una diferente combinación de variables ambientales en cada paisaje en particular (Austin y Smith, 1989; Allen y Peet, 1990; Velázquez, 1994).

Conclusiones

Las técnicas de clasificación y ordenación permitieron definir seis tipos de vegetación (encinar arbustivo, bosque de encino, bosque mixto, bosque de oyamel, bosque de pino y pastizal alpino) a través del gradiente de altitud estudiado. Las especies con VIR altos presentaron intervalos de distribución cortos y localizados a través del gradiente de altitud, lo cual permitió definir los tipos de vegetación

mencionados. En cambio, los intervalos de distribución de la gran mayoría de las especies a lo largo de este gradiente fueron continuos, lo que sugiere que los tipos de vegetación identificados no pueden considerarse como entidades discretas. Las técnicas de ordenación utilizadas (DCA y CCA) indican que en el norte de la Sierra Nevada el patrón de distribución de las comunidades vegetales está influido principalmente por el gradiente altitudinal (precipitación y temperatura), y en menor medida por las condiciones de sitio tales como la materia orgánica, los cationes (K, Na y Mg) y el PMP del horizonte A_2 ; los nutrimentos (P, Ca y Mg) del horizonte O; la profundidad de los horizontes O y A_1 ; y la pendiente del terreno. Las diferencias en la composición, estructura y distribución de los tipos de vegetación identificados en este trabajo con respecto a otras investigaciones realizadas en la faja volcánica transmexicana son reflejo de una combinación diferente de variables ambientales y de la longitud del gradiente de altitud estudiado en cada zona. De cualquier manera, se requieren más estudios exploratorios, o aun mejor, de carácter experimental sobre las relaciones entre la vegetación y el ambiente para las zonas templadas de México para corroborar esta hipótesis.

Agradecimientos. Este proyecto fue financiado parcialmente por el Instituto de Recursos Naturales del Colegio de Postgraduados y por fondos propios. El primer autor agradece al CONACYT por otorgarle una beca crédito para realizar sus estudios de doctorado. Los autores agradecen la ayuda durante el trabajo de campo de don Blas Sánchez y Alejandro Sánchez del Comisariado Ejidal de San Pablo Ixayoc y de Lilia Salazar y Joaquín Becerra del Colegio de Postgraduados; a Enrique Guízar y Diódoro Granados de la División de Ciencias Forestales de la Universidad Autónoma de Chapingo quienes proporcionaron amablemente el espacio para identificar y almacenar los ejemplares colectados; al Sr. Francisco Ramos Marchena del Herbario Nacional de la UNAM la identificación de la mayoría de las especies, y las sugerencias y críticas constructivas de dos árbitros anónimos que contribuyeron a mejorar sustancialmente la versión final del artículo.

Literatura citada

- AGUILERA H., N. 1989. *Tratado de edafología de México*, tomo 1, 1a edición. Dirección General de Publicaciones, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- ALMEIDA, L., A. M. CLEEF, A. HERRERA, A. VELÁZQUEZ E I. LUNA. 1994. El zacatonal alpino del Volcán Popocatepetl, México, y su posición en las montañas tropicales de América. *Phytocoenología* 22: 391-436.
- ALONSO P., G. 2000. *Efecto de la perturbación en la dinámica de las especies de claros de diferentes tamaños en un bosque de pino-encino, en San Cayetano, Estado de México*. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma del Estado de México, Toluca, Estado de México. 103 p.
- ÁLVAREZ DEL CASTILLO, C. 1987. *La vegetación de la Sierra del Ajusco*. Cuaderno de Trabajo 33. Departamento de Prehistoria, Instituto Nacional de Antropología e Historia. México, D. F. 74 p.

- ALLEN, R. B. Y R. K. PEET. 1990. Gradient analysis of forest of the Sangre de Cristo Range, Colorado. *Canadian Journal of Botany* 68: 193-201.
- ANAYA L., M. L., R. HERNÁNDEZ S. Y X. MADRIGAL S. 1980. *La vegetación y los suelos de un transecto altitudinal del declive occidental del Iztaccihuatl (México)*, Boletín Técnico 65. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales. México, D. F.
- AUERBACH, M. Y A. SHMIDA. 1993. Vegetation change along an altitudinal gradient on Mt. Hermon, Israel- no evidence for discrete communities. *Journal of Ecology* 81: 25-33.
- AUSTIN, M. P. 1987. Models for the analysis of species' response to environmental gradients. *Vegetatio* 69: 35-45.
- AUSTIN, M. P. Y T. M. SMITH. 1989. A new model for the continuum concept. *Vegetatio* 83: 35-47.
- ÁVILA B., C. Y L. LÓPEZ-MATA. 2001. Distribución y análisis estructural de *Abies hickelii* Flous & Gaussen en México. *Interciencia* 26: 244-251.
- ÁVILA B., C., J. AGUIRRE Y E. GARCÍA M. 1994. Variación estructural del bosque de oyamel *Abies hickelii* Flous & Gaussen, en relación con factores ambientales en el Pico de Orizaba, México. *Investigación Agraria, Sistemas y Recursos Forestales* 3: 5-17.
- BARTON, A. M. 1993. Factors controlling plant distributions: drought, competition, and fire in montane pines in Arizona. *Ecological Monographs* 63: 367-397.
- BARTON, A. M. 1994. Gradient analysis of relationships among fire, environment, and vegetation in a southwestern USA mountain range. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 121: 251-265.
- BEAMAN, J. H. 1962. The timberlines of Iztaccihuatl and Popocatepetl, México. *Ecology* 43: 377-385.
- BEAMAN, J. H. 1965. A preliminary ecological study of the alpine flora of Popocatepetl and Iztaccihuatl. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 29: 63-75.
- BURGOS M., F. Y A. B. VILLA S. 1976. *Aspectos Relevantes de la administración técnica forestal en la Unidad Forestal San Rafael*. Segundo Inventario Forestal Temporal y revisión del Proyecto General de Ordenación. Unidad Industrial de Explotación Forestal de San Rafael, Boletín 9, Estado de México. 168 p.
- CALDERÓN DE RZEDOWSKI, G. Y RZEDOWSKI, J. 2001. *Flora fanerogámica del Valle de México*. Instituto de Ecología A.C., Xalapa, Veracruz, México. 1406 p.
- CONABIO. 2002. *Programa de Regiones Prioritarias para la Diversidad. Regiones Prioritarias Terrestres*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Dirección Técnica de Análisis y Prioridades. http://www.conabio.gob.mx/biodiversidad/lista_rpt.htm. México, D. F.
- CHALLENGER, A. 1998. *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D. F. 847 p.
- DIGBY, P. G. N. Y R. A. KEMPTON. 1987. *Multivariate analysis of ecological communities*. Chapman and Hall Ltd. London. 206 p.
- ERN, H. 1976. Descripción de la vegetación montañosa de los estados mexicanos de Puebla y Tlaxcala. *Botanischen Garten und Botanischen Museum. Willdenowia Beiheft* 10. Berlin. 128 p.
- FERRUSQUÍA V., I. 1998. Geología de México: una sinopsis. In: T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa. (comps.). *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. pp. 3-109.

- GARCÍA, E. 1968. *Los climas del Valle de México*. Colegio de Postgraduados, Escuela Nacional de Agricultura, Chapingo, Estado de México. 63 p.
- GONZÁLEZ T., A. M. 1986. *Descripción y aspectos fitogeográficos de la vegetación alpina del Nevado de Toluca, Estado de México*. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 124 p.
- GONZÁLEZ P., M. 1998. *Efecto de la perturbación sobre la dinámica de la vegetación en bosques de pino-encino en San Cayetano, Estado de México*. Tesis, Facultad de Ciencias. Universidad Autónoma del Estado de México, Toluca, Estado de México. 110 p.
- HAMILTON, A. C. Y R. A. PERROTT. 1981. A study of altitudinal zonation in the montane forest belt of Mt Elgon, Kenia/Uganda. *Vegetatio* 45: 107-125.
- JAMES, C. F. Y E. C. MCCULLOCH. 1990. Multivariate analysis in ecology and systematics: panacea or Pandora's box? *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 129-166.
- JARDEL P., E. J. 1986. Efecto de la explotación forestal en la estructura y regeneración del bosque de coníferas de la vertiente oriental del Cofre de Perote, Veracruz, México. *Biotica* 11: 247-270.
- LÓPEZ B., R. 1994. *Geoecología del paisaje e impacto ambiental en la Sierra Nevada*. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 107 p.
- LUDWIG, A. J. Y F. J. REYNOLDS. 1988. *Statistical ecology: a primer on methods and computing*. Wiley, New York. 337 p.
- MADRIGAL S., X. 1967. *Contribución al conocimiento de la ecología de los bosques de oyamel (Abies religiosa (H.B.K.) Schl. et Cham.) en el Valle de México*, Boletín Técnico 18. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales. México, D. F. 94 p.
- MATTEUCCI, S. D. Y A. COLMA. 1982. *Metodología para el estudio de la vegetación*, Serie Biología, Monografía 22. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico. Washington, D.C. 168 p.
- MAY NAH, A. 1971. *Estudio fitoecológico del Campo Experimental San Juan Tetla, estado de Puebla, México*. Tesis, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, México, D. F. 130 p.
- MCCUNE, B. Y J. B. GRACE. 2002. *Analysis of ecological communities*. MjM software design. Gleneden Beach, Oregon. 300 p.
- MCCUNE, B. Y M. J. MEFFORD. 1999. *PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data*. Version 4. MjM Software Design. Gleneden Beach, Oregon. 237 p.
- MORENO, N. P. 1984. *Glosario botánico ilustrado*. Continental, México, D. F. 300 p.
- MUELLER-DOMBOIS, D. Y H. ELLENBERG. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. Wiley, New York. 547 p.
- NARAVE F., H. 1985. La vegetación del Cofre de Perote, Veracruz, México. *Biotica* 10: 35-151.
- NIETO DE PASCUAL, P. C. 1995. Estudio sinecológico del bosque de oyamel de la cañada de Contreras, Distrito Federal. *Revista Ciencia Forestal en México* 20: 3-34.
- OBIETA, M. C. Y J. SARUKHÁN. 1981. Estructura y composición de la vegetación herbácea de un bosque uniespecífico de *Pinus hartwegii*. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 41: 75-125.
- ORTIZ S., C. A. Y H. E. CUANALO DE LA C. 1977. *Levantamiento fisiográfico del área de influencia de Chapingo*. Colegio de Postgraduados, Escuela Nacional de Agricultura, Chapingo, Estado de México. 83 p.
- PALMA T., A. 1996. *Tipología del uso forestal de la tierra de la región norte de la Sierra Nevada y su cartografía*. Tesis, Colegio de Postgraduados, Montecillo, Estado de México. 103 p.

- PALMER, W. M. 1993. Putting things in even better order: the advantages of canonical correspondence analysis. *Ecology* 74: 2215-2230.
- PALMER, W. M. 2003. *Ordination methods for ecologists*. <http://www.carex.osuunx.ucc.okstate.edu>
- PODANI, J. 1989. Comparison of ordination and classifications of vegetation data. *Vegetatio* 83: 111-128.
- RZEDOWSKI, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Ángel (Distrito Federal, México) *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 8: 59-129.
- RZEDOWSKI, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México, D. F. 432 p.
- SARDINERO, S. 2000. Classification and ordination of plant communities along an altitudinal gradient on the Presidential Range, New Hampshire, USA. *Plant Ecology* 148: 81-103.
- TER BRAAK, C. J. F. 1987. The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. *Vegetatio* 69:69-77.
- TER BRAAK, C. J. F. Y I. C. PRENTICE. 1988. A theory of gradient analysis. *Advances in Ecological Research* 18: 271-313.
- TER BRAAK, C. J. F. Y P. SMILAUER. 1998. *CANOCO reference manual and user's guide to Canoco for Windows: software for canonical community ordination* (v. 4). Microcomputer Power, New York. 351 p.
- VELÁZQUEZ, A. 1994. Multivariate analysis of the vegetation of the volcanoes Tlaloc and Pelado, Mexico. *Journal of Vegetation Science* 5: 263-270.
- VELÁZQUEZ, A. Y A. M. CLEEF. 1993. The plant communities of the volcanoes "Tlaloc" and "Pelado", Mexico. *Phytocoenologia* 22: 145-191.
- WHITTAKER, R. H. 1970. *Communities and ecosystems*. Editorial MacMillan, New York. 385 p.
- WHITTAKER, R. H. 1978. Approaches to classifying vegetation. In: R. H. Whittaker (ed.) *Classification of plant communities*. Kluwer Academic, The Hague. pp. 3-19.
- WHITTAKER, R. H. Y W. A. NIERING. 1965. Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona. A gradient analysis of the south slope. *Ecology* 46: 429-452.
- WISHART, D. 1969. An algorithm for hierarchical classification. *Biometrics* 25: 165-170.

Recibido: 30. VIII. 02

Aceptado: 20. II. 03