



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Análisis Estructural de la Vegetación Ribereña en la Región de Nizanda, Oaxaca, México.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

B I Ó L O G O

P R E S E N T A :

EDWIN EDUARDO LEBRIJA TREJOS



DIRECTOR DE TESIS: DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO

2001

290103





Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



REPUBLICA NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

MAT. MARGARITA ELVIRA CHÁVEZ CANO
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:
 "Análisis estructural de la vegetación ribereña en la región
 de Nizanda, Oaxaca, México."

realizado por Edwin Eduardo Lebrija Trejos

con número de cuenta 9560189-4 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis

Propietario Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo

Propietario Dr. Antonio Lot Helgueras

Propietario Biól. Eduardo Alberto Pérez García

Suplente M. en C. Nelly Diego Pérez

Suplente M. en C. Pedro Ramírez García

[Handwritten signatures]
 Eduardo A. Pérez G.
 N. Diego
 José Benítez

Consejo Departamental de Biología

[Handwritten signature: Edna María Suárez Díaz]

Dra. Edna María Suárez Díaz

FACULTAD DE CIENCIAS
 U.N.A.M.



DEPARTAMENTO
 DE BIOLOGIA

A quienes me han
compartido
su vida

AGRADECIMIENTOS

A Jorge Meave, cuyo compromiso con la docencia es admirable y digno de elogio. La elaboración de este trabajo no hubiera sido posible sin su disponibilidad incondicional y su valiosa instrucción, la cual ha permitido, por encima de todo, culminar de manera inmejorable mi formación profesional. Agradezco por igual su amistad; a través de su calidez y confianza toda dificultad fue menor.

Un especial agradecimiento a Eduardo Pérez quien me invitó a trabajar en Nizanda a pesar de haberme tenido como su estudiante en dos ocasiones. La orientación y el apoyo brindado fueron fundamentales para la concepción de esta tesis y el desarrollo de todas las fases del trabajo. No puedo dejar de agradecer en igual forma su valiosa amistad.

A Bartolino Reyes, Liliana López, Balam Pérez, Adriana Osnaya, Noé Rosas, Marco Romero y Rocío González por su colaboración en el trabajo de campo. A Marco Romero agradezco además su paciente ayuda en las innumerables consultas y problemas computacionales.

A la Familia Reyes Manuel y otros tantos habitantes de Nizanda por el recibimiento ofrecido en cada visita, por su compañía y por los granitos de arena ofrecidos.

Al Dr. Antonio Lot, la M. en C. Nelly Diego y el M. en C. Pedro Ramírez, quienes con sus cuestionamientos y sugerencias enriquecieron y mejoraron notablemente este trabajo.

A mis compañeros del Laboratorio de Ecología por compartir sus conocimientos, así como los espacios y el equipo, generando una atmósfera de trabajo sumamente agradable.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, en particular a la Facultad de Ciencias, por el apoyo otorgado a través de la beca PROBETEL.

Finalmente agradezco el motivante cariño de Virginia, de mis incondicionales amigos y de mi familia. Especialmente doy gracias a mis padres por su gran confianza y a mis hermanos por su empuje.

CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS	vi
RESUMEN	vii
CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN	1
1.1 Presentación del estudio	1
1.2 La vegetación ribereña	3
1.2.1 Definición	3
1.2.2 Características distintivas	4
1.2.3 Generalidades sobre la composición y estructura	6
1.3 Consideraciones sobre la hidrología y geomorfología de la zona ribereña .	8
1.3.1 Relación entre hidrología y geomorfología	8
1.3.2 Aspectos hidrológicos	8
1.3.3 Aspectos geomorfológicos	9
1.3.4 El efecto de la escala y otros factores	10
1.4 Justificación y objetivos	11
CAPÍTULO II. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA Y SISTEMA DE ESTUDIO	13
2.1 Localización	13
2.2 Hidrología	13
2.3 Fisiografía	17
2.4 Geología y edafología	17
2.5 Clima	18
2.6 Vegetación	19
CAPÍTULO III. MÉTODOS	22
3.1 Selección del sistema de estudio	22
3.2 Selección y ubicación de los sitios de muestreo	23
3.3 Selección de la muestra y unidades de muestreo	23

3.4	Trabajo de campo.....	25
3.4.1	Obtención de datos.....	25
3.4.2	Medición de variables ambientales	25
3.5.	Descripción de la vegetación	26
3.5.1	Composición florística.....	26
3.5.2	Estructura cuantitativa.....	27
3.5.3	Diversidad.....	28
3.6	Análisis multivariado.....	29
CAPÍTULO IV. RESULTADOS		31
4.1	Descripción general de la vegetación ribereña de Nizanda.....	31
4.1.1	Florística.....	31
4.1.1.1	Composición.....	31
4.1.1.2	Diversidad	33
4.1.2	Estructura cuantitativa.....	35
4.2	Clasificación y ordenación de las parcelas de muestreo	43
4.2.1	Clasificación.....	43
4.2.2	Ordenación.....	49
4.3	Descripción y comparación de los grupos del análisis multivariado.....	55
CAPÍTULO V. DISCUSIÓN.....		63
5.1	Composición florística y diversidad.....	64
5.2	Fisonomía y estructura cuantitativa.....	73
5.3	Variación de la vegetación y comunidades ribereñas.....	82
5.4	Sobre el reconocimiento de la vegetación y su importancia	92
CAPÍTULO VI. CONCLUSIONES.....		97
LITERATURA CITADA.....		99
APÉNDICE 1		110

APÉNDICE 2	123
APÉNDICE 3	130
APÉNDICE 4	132

RESUMEN

Se analizó la estructura y composición de la vegetación ribereña en 26 parcelas de 100 m², ubicadas a lo largo de 8 km del sistema fluvial del Río Verde en la región de Nizanda, Oaxaca, México, cuya particularidad radica en la presencia de caudales con flujos perennes e intermitentes. A todos los individuos mayores de 30 cm se les midió su altura, su cobertura y su diámetro a la altura de pecho (DAP) siempre que fuera ≥ 1 cm. Se emplearon técnicas de análisis multivariado para integrar la información, identificar comunidades y correlacionar sus características con la altitud, la orientación, la pendiente y la pedregosidad de la parcela. Se encontraron 285 morfoespecies, en su mayoría árboles, pertenecientes a 74 familias, entre las cuales estuvieron mejor representadas Leguminosae, Euphorbiaceae, Asteraceae, Rubiaceae y Malpighiaceae. Esta vegetación es una de las más diversas de la región y presentó, de forma característica, una baja densidad de individuos con DAP ≥ 1 cm (2,865 ind. ha⁻¹), aunque alta en términos de aquellos con DAP ≥ 10 cm (677 ind. ha⁻¹), una gran cobertura (606%), y una gran área basal (71 m² ha⁻¹). La altura del dosel fue de 15 m en promedio. Se distinguieron de manera consistente dos comunidades cuyas características se atribuyeron a la combinación de factores relacionados con la hidrología y la geomorfología del sistema. Por encima de la planicie de inundación se encontró una combinación de elementos característicos de zonas húmedas, algunos adaptados a inundaciones, y otros que pueden sobrevivir en ambientes más secos. Esta comunidad es semejante a las selvas medianas, aunque es más baja, menos densa y aparentemente más productiva que éstas. En la planicie de inundación se presentó una comunidad menos diversa dominada por la freatofita *Astianthus viminalis*, la cual estuvo acompañada de un importante componente herbáceo. A parte de las diferencias florísticas, estas comunidades difirieron significativamente sólo en la altura del dosel (\bar{X} = 11 y 16 m, respectivamente). La influencia del río sobre la vegetación en sus márgenes fue determinante. Resulta fundamental reconocer a la vegetación ribereña de forma particular para subsanar el pobre entendimiento de este tipo de vegetación, íntimamente ligado al recurso hidrológico tan escaso e importante en este país.

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN

1.1 Presentación del estudio

Muchos autores han señalado la importancia ecológica de las cuencas de los ríos y la necesidad de su estudio y conservación por la elevada diversidad biológica que se concentra en ellas (Naiman *et al.*, 1993, 1998; Sánchez-Silva, 1986). La vegetación ribereña es un componente muy importante de estas áreas, pues forma parte del ecotono de enlace entre los ecosistemas terrestres y acuáticos.

Funcionalmente, los ecosistemas ribereños cumplen con diversos servicios ecológicos: estabilizan el terreno, protegiéndolo de las fuerzas erosivas del agua; controlan las inundaciones y la intensidad de las corrientes; proporcionan sombra, sustrato, alimento y diversos microclimas y hábitats donde descansan y se protegen muchas especies animales y vegetales, tanto terrestres como acuáticas; protegen la cuenca hidrológica filtrando el flujo superficial y subsuperficial de las zonas adyacentes, reduciendo la velocidad del escurrimiento subsuperficial, favoreciendo la infiltración del agua y manteniendo los mantos freáticos y la humedad del sistema; tienen un alto valor recreativo y paisajístico; y algunas especies de los bosques ribereños proveen al hombre de alimento y materias (Franklin, 1992; Hernández, 1989; Kellman *et al.*, 1994; Meave y Kellman, 1994; Redford y Fonseca, 1986; Sedgwick y Knopf, 1989; Waring y Schlesinger, 1985; Wayne, 1992; Wyant y Ellis, 1990).

En México, las presiones agrícolas, industriales y de generación de energía en estas zonas han provocado la desaparición paulatina de la vegetación asociada a corrientes de agua (Rzedowski, 1981). A pesar de ello, los estudios realizados sobre la vegetación ribereña en México son muy escasos, quizá porque sus comunidades cubren un área limitada, son muy variadas y difíciles de estudiar y describir (Rzedowski, 1981, 1994). Sánchez-Silva (1986: 70) menciona que "es

sorprendente que en la bibliografía se haga una mención somera y ocasional de la vegetación en galería; es un aspecto descuidado de los estudios ecológicos".

Un estudio realizado en la región de Nizanda, en el Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, reveló la existencia de un mosaico vegetacional muy heterogéneo donde los componentes de la flora se distribuyen de manera diferencial, tanto en términos de presencia como abundancia (Pérez-García *et al.*, 1998; enviado). Las comunidades vegetales asociadas a los cauces de este complejo paisaje también presentan variaciones. El estudio de estas comunidades no sólo permite detallar la visión sobre la vegetación local, puesto que se estudian más finamente, si no que además constituye un aporte al conocimiento general de la vegetación ribereña de nuestro país.

Tomando en cuenta las funciones protectoras de la vegetación ribereña y dadas las condiciones locales y regionales, el estudio posee no sólo importancia ecológica sino también social. Debido a que en la región se desarrollan actividades agrícolas, pecuarias y recreativas en áreas adyacentes a los ríos, además de la caza en los alrededores, las funciones relacionadas con la protección de la cuenca, la protección de los taludes del cauce y el mantenimiento de hábitats adquieren una fuerte importancia social.

Barreto (2000) describió varias especies de anfibios y reptiles que se refugian en estas zonas. Entre ellas se encuentran la iguana negra (*Ctenosaura pectinata*) y la iguana verde (*Iguana iguana*), que son cazadas para el autoconsumo y la venta. La protección de la cuenca es también fundamental, pues el recurso hidrológico es usado no sólo por la fauna y la flora local, sino también por los habitantes de la localidad. En lo que respecta al mantenimiento de las orillas del río, se observó la importancia de esta función protectora durante las dos temporadas de lluvias que ocurrieron durante la realización del trabajo, ya que las grandes crecientes provocaron la erosión de sus márgenes en las zonas desprovistas de cubierta vegetal. Aparte de las consecuencias ecológicas, la pérdida del suelo también tiene implicaciones socioeconómicas, puesto que la mayoría de estos terrenos se destinan al uso agrícola, e inclusive algunas áreas son de uso recreativo. Los

esfuerzos para evitar más pérdidas de terreno implican un gasto que es absorbido por los propietarios de las tierras y la comunidad en general.

Es dentro de este marco que se planteó este estudio, consistente en un análisis florístico-estructural, el cual pretende contribuir al conocimiento de la ecología de la vegetación ribereña, que ha recibido poca atención en el país (Rzedowski, 1994), aún no es reconocida de forma integral y está siendo afectada fuertemente por cambios en el uso del suelo.

1.2 La vegetación ribereña

1.2.1 Definición

Las comunidades vegetales asociadas a las riberas de los ríos son muy heterogéneas. En términos de composición de especies y de estructura, estas comunidades fluctúan desde las que tienen un dosel cerrado, abundantes lianas y grandes áreas basales, hasta aquellas donde los árboles están tan esparcidos que parecen sabanas (Brinson, 1990; Carr, 1998; Wyant y Ellis, 1990).

Rzedowski (1981) las engloba bajo el término "bosques de galería", a los cuales define como agrupaciones arbóreas muy heterogéneas, en ocasiones dominadas por arbustos, de 4 a 40 m de altura, con árboles de hoja perenne, decidua o parcialmente decidua, que pueden incluir numerosas trepadoras y epífitas o carecer de ellas, y ser densos o estar constituidos por árboles muy esparcidos e irregularmente distribuidos. Aunado a esta heterogeneidad fisonómica y estructural, dicho autor menciona que se trata de un tipo de vegetación cosmopolita que se encuentra en lugares de clima caliente y templado, seco o húmedo, desarrollándose a lo largo de corrientes de agua más o menos permanentes.

A pesar de que esta vegetación sea ampliamente reconocida en el mundo (en general bajo los nombres de "Gallery Forests" o "Riparian Forests"), es muy probable que esta amplia gama de características y condiciones hayan provocado que en México carezca de un reconocimiento particular generalizado. Este problema ya ha sido expresado por Rzedowski (1981: 152, 154) que critica como "arguyendo

similitudes fisonómicas, se han reunido comunidades vegetales de significado ecológico muy desigual" (e.g. el bosque caducifolio de Miranda y Hernández-X. (1963) que incluye a las comunidades ribereñas de *Populus*, *Salix* y *Fraxinus*, al lado de las de *Liquidambar* y *Quercus*).

A pesar de estas importantes anotaciones, todavía en obras recientes sobre vegetación mexicana se han reconocido a algunas comunidades ribereñas como variantes fisonómicas de otros tipos de vegetación (e.g. CEMEX, 1996; Challenger, 1998; González-Soriano *et al*, 1997; Pennington y Sarukhán, 1998). Existen de cualquier forma otros trabajos en los que no sólo no ha sido así, sino que a pesar de que la vegetación ribereña no forma parte de los objetivos del estudio, ésta ha sido reconocida. Meave (1990: 27), por ejemplo, distinguió a las comunidades presentes en las orillas de los ríos y excluyó de su trabajo sobre la selva alta perennifolia a los márgenes del río Lacanjá "por que en ellos se presenta un cambio fisonómico muy evidente con respecto al resto de la vegetación. Además hay una variación florística muy clara con la presencia de especies... que están restringidas a estas partes".

La vegetación ribereña o bosque de galería (*sensu* Rzedowski, 1981) posee características únicas que comparten todas sus comunidades y que tienen origen en su entorno hidrológico y geomorfológico en la proximidad del ecosistema acuático. Por esto, la definición más común para este tipo de vegetación es simplemente la de una comunidad vegetal asociada a una quebrada, un río, o cualquier terreno sujeto a inundación fluvial.

Los atributos en común que posee la vegetación ribereña hacen de ella un tipo de vegetación que puede definirse de manera concreta a pesar de que agrupa a diversas comunidades. Los factores ecológicos que operan en un área determinada ocasionan que algunas comunidades ribereñas posean propiedades fisonómicas y estructurales semejantes a otros tipos vegetacionales, pero de ninguna manera deben ser confundidas.

1.2.2 Características distintivas

Para comprender a las comunidades ribereñas como un tipo de vegetación

bien determinado, es necesario enfocarse en un conjunto de características funcionales y ecológicas (derivadas del ambiente ribereño), más que en las fisonómicas y estructurales. Esto implica una definición basada en propiedades que combinan a la vegetación y el ambiente.

De manera fundamental, la vegetación ribereña se distingue de otros tipos vegetacionales por poseer un manto freático elevado; por encontrarse sujeta a las constantes fluctuaciones del nivel de los cuerpos de agua en circulación y las consecuencias que esto acarrea (inundaciones, transporte de sedimentos y fuerzas abrasivas y erosivas del agua); por su forma lineal como consecuencia de su proximidad a cuerpos lóticos; por su abundancia de agua y suelos aluviales ricos; por que la energía y material del paisaje que le rodea converge y pasa a través de ella, en cantidades mucho mayores que en cualquier otro sistema; y porque está conectada con los ecosistemas de río arriba y río abajo (Brinson, 1990; Mitsch y Gosselink, 1986; Naiman *et al.*, 1998).

En numerosas ocasiones, se hace referencia a ella como el enlace entre los ecosistemas terrestres y acuáticos (Brooks *et al.*, 1997; Naiman *et al.*, 1993; Waring y Schlesinger, 1985). Sobre este aspecto se destaca que la vegetación ribereña, vista como un ecotono, opera no sólo como un sistema de transición lateral, es decir de la margen del río hacia la tierra, sino también como un eje de transición longitudinal, es decir, río arriba - río abajo (Wissmar y Swanson, 1990).

Funcionalmente la vegetación ribereña conforma sistemas muy abiertos e inestables, con una gran productividad resultante de las condiciones hidrológicas imperantes, y una continua interacción, a través de intercambios de energía, nutrientes y especies, con los sistemas acuáticos y terrestres con los que colinda (Brinson, 1990; Hughes, 1988, 1990; Mitsch y Gosselink, 1986; Naiman *et al.*, 1993). Este sistema es un transformador de nutrientes más que un sumidero o fuente de éstos (Mitsch y Gosselink, 1986).

Aun cuando en algunas ocasiones sus límites con los sistemas terrestres sean poco precisos como resultado de algunas de las características que lo definen (los cambios en los niveles de inundación, la humedad del suelo, la morfología del

terreno y la perturbación que se dan estacional y anualmente modifican la franja vegetacional), paradójicamente estos sistemas se encuentran bien diferenciados en el paisaje (Wissmar y Swanson, 1990). El caso más claro lo constituyen las zonas ribereñas de climas áridos o semiáridos, los cuales sostienen una franja de abundante vegetación que contrasta con las sabanas, desiertos u otros ecosistemas no forestales típicos de estas zonas (Bren *et al.*, 1998; Busch y Smith, 1995; Hughes, 1988, 1990; Mitsch y Gosselink, 1986; Stromberg *et al.*, 1993; Waring y Schlesinger, 1985; Wyant y Ellis, 1990), aunque también se encuentran ejemplos de climas subhúmedos tales como el sistema descrito por Meave (1991; Meave y Kellman, 1994) en la sabana de Mountain Pine Ridge, Belice.

1.2.3 Generalidades sobre la composición y estructura

Los procesos y factores a los que se encuentra sometida la vegetación ribereña no sólo nos permiten definirla, sino que también producen patrones fisonómico-estructurales que posibilitan hacer ciertas generalizaciones, no obstante la ya mencionada heterogeneidad de esta vegetación. De cualquier forma, es importante no perder de vista que, en contraste con otros elementos del paisaje, muchas comunidades ribereñas son componentes que aparecen y desaparecen en respuesta a disturbios frecuentes de modo que tienen variaciones espaciales que llevan a características transitorias en términos de estructura física y organización biológica (Hughes, 1988, 1990; Naiman *et al.*, 1993; Räsänen *et al.*, 1987; Salo *et al.*, 1986; Wissmar y Swanson, 1990).

Las características únicas de los sistemas ribereños y su condición de interfase entre los sistemas acuáticos y terrestres, hacen que en general esta vegetación sea florística y estructuralmente más diversa que los ecosistemas adyacentes. La diversidad se expresa en términos de altos niveles de riqueza específica, abundancia y complejidad estructural. Los bosques ribereños constituyen el clásico ejemplo del principio ecológico del "efecto de borde" (Kellman *et al.*, 1996; Kellman y Tackaberry, 1993; MacDougall y Kellman, 1992; Mitsch y Gosselink, 1986; Naiman *et al.*, 1998).

A un nivel comunitario, hay patrones estructurales y de composición que se repiten en regiones geográficamente separadas (Brinson, 1990). Se ha observado que, casi sin excepción, hay un incremento en el número de especies de árboles desde las zonas con mayor frecuencia de inundación hacia las de menor frecuencia.

Según los datos disponibles para diversos bosques ribereños de Estados Unidos y algunos países de Latinoamérica, los que están presentes en el trópico húmedo y regiones templadas (e.g. sudeste de E.E.U.U.) tienden hacia una mayor densidad y área basal que aquéllos de regiones áridas y los ubicados más al norte. Las comparaciones de las áreas basales de los bosques ribereños con la de los bosques de tierras adyacentes han mostrado que esta variable es de la misma magnitud o inclusive mayor en los primeros que en las zonas contiguas. Las diferencias más obvias aparecen en los regímenes de baja precipitación, donde el sistema soporta comunidades forestales y las zonas adyacentes no, o donde las áreas basales en las zonas colindantes son menores (Bren *et al.*, 1998; Brinson, 1990; Busch y Smith, 1995; Hughes, 1988, 1990; Lott *et al.*, 1987; Stromberg *et al.*, 1993; Waring y Schlesinger, 1985). Naiman *et al.* (1998) mencionan que la biomasa vegetal de los bosques ribereños está entre las mayores de cualquier ecosistema en el mundo.

En relación con la estructura vertical de las comunidades ribereñas se ha visto que en la mayoría de los casos el componente arbóreo es el más conspicuo, mientras que el sotobosque posee menor densidad y número de especies (Brinson, 1990). En algunos casos, sin embargo, los arbustos dominan y persisten, pues compiten exitosamente con especies de árboles que podrían establecerse; esta situación se ha observado en zonas donde se han abierto espacios debido a la mortalidad de árboles causada por disturbios naturales o de origen antrópico (Busch y Smith, 1995; Carr, 1998; Lot y Novelo, 1990; Rzedowski, 1981).

1.3 Consideraciones sobre la hidrología y la geomorfología de la zona ribereña

1.3.1 Relación entre hidrología y geomorfología

El entorno hidrológico y geomorfológico particular de las zonas ribereñas es el responsable de que la vegetación que en ellas se desarrolla sea única (Brinson, 1990). Las circunstancias que genera este entorno influyen sobre una amplia gama de elementos ecosistémicos y existen un sinnúmero de estudios que ponen en evidencia la dependencia que esta vegetación tiene respecto a los procesos geomorfológicos e hidrológicos.

Así como la vegetación se encuentra estrechamente ligada a la geomorfología e hidrología de la zona, éstas características también están estrechamente ligadas entre sí. Las particularidades de una modifican y determinan a la otra, de tal forma que el efecto conjunto de sus propiedades se refleja sobre la cubierta vegetal. Por ejemplo, cuando las inundaciones de alta intensidad producen ciertos rasgos geomorfológicos, como elevaciones o depresiones, se establecen a su vez las condiciones que determinan la duración y la frecuencia de inundaciones subsecuentes en esas zonas. Una vez esbozada esta interrelación de factores pueden delinearse los aspectos generales que consolidan el entendimiento funcional del sistema ribereño.

1.3.2 Aspectos hidrológicos

El efecto de la hidrología sobre la vegetación depende de la naturaleza del hidroperiodo, esto es, de la duración de las inundaciones, su intensidad y su frecuencia (Bren *et al.*, 1988; Hughes, 1988, 1990; Naiman *et al.*, 1993; Sánchez-Silva, 1986; Stromberg *et al.*, 1993; Wissmar y Swanson, 1990). La estructura de la vegetación y la composición específica de los bosques ribereños generalmente presentan patrones de cambio a lo largo de gradientes de frecuencia e intensidad de inundación (Brinson, 1990; Hughes, 1990; Salo *et al.*, 1986; Stromberg *et al.*, 1993).

Estos contrastes en la vegetación son el resultado de la respuesta de las especies a factores asociados con la anegación, tales como la aireación del suelo y

la disponibilidad de nutrientes, y a otras circunstancias producidas por las inundaciones (Brooks *et al.*, 1997; Correll y Weller, 1989; Meave, 1991; Salo *et al.*, 1986). Por un lado, éstas destruyen y excluyen plantas como resultado de las fuerzas abrasivas y erosivas del agua, así como por el transporte y la carga de sedimentos y desechos, los cuales pueden incluir hasta árboles enteros (Waring y Schlesinger, 1985). Por otro, mediante la depositación y el transporte de material aluvial, crean nuevas áreas para la colonización y forman gradientes de elevación donde las plantas muestran variaciones en la tolerancia a los flujos y movimientos de sedimentos (Gibbs y Leitão Filho, 1978; Hughes, 1990; Meave, 1991; Salo *et al.*, 1986).

Brinson (1990) explica el patrón observado empleando las categorías de estrategias de Grime. Según él, los competidores responden a la disminución en la frecuencia de inundación y por lo tanto son más abundantes en las zonas más altas. Hacia la zona de mayor frecuencia de inundación, las especies tolerantes y ruderales comparten el terreno, respondiendo a la inundación como estrés las primeras, y como disturbio las segundas.

El hidroperiodo también afecta la diversidad de las comunidades. Su intensidad, duración y frecuencia explican por qué los sitios con menor número de especies se encuentran o en las zonas donde estas características son mayores o en las regiones áridas. En las primeras, el menor número de especies adaptadas a los periodos largos de anoxia explica el patrón observado; en las regiones áridas, el hábitat freatófítico y la tolerancia a la desecación serían los factores restrictivos para la diversidad (Hughes, 1988, 1990; Mitsch y Goselink, 1986; Naiman *et al.*, 1993; Wissmar y Swanson, 1990; Wyant y Ellis, 1990).

1.3.3 Aspectos geomorfológicos

A través de la depositación de material aluvial y del transporte de sedimentos río abajo o de la excavación de la superficie, las inundaciones, tanto de largo como de corto plazo, no sólo causan la agradación, degradación o el equilibrio del terreno, sino que además producen formaciones características que influyen directamente

sobre el desarrollo y la naturaleza de la vegetación (Brinson, 1990; Hughes, 1988, 1990; Mitsch y Gosselink, 1986; Naiman *et al.*, 1993; Räsänen *et al.*, 1987; Salo *et al.*, 1986; Sánchez-Silva, 1986).

Atendiendo más al componente de la morfometría del terreno, se ha observado que ciertos tipos de vegetación y distribución se encuentran en parches que corresponden con los límites entre superficies geomórficas y gradientes que van desde el canal hacia las terrazas. A lo largo de un transecto que va del canal a las tierras adyacentes, los tipos de comunidades se alternan entre aquellos ubicados en las depresiones topográficas con especies adaptadas a inundaciones frecuentes y prolongadas, y los que se encuentran en las elevaciones del terreno con especies que se encuentran en las tierras altas comparativamente más secas. En los casos donde la planicie de inundación está poco desarrollada, los bosques ribereños difieren de los del ecosistema adyacente solamente por poseer más humedad disponible debido a la influencia del río (Brinson, 1990; Gibbs y Leitão Filho, 1978; Hughes, 1988, 1990; Metzger *et al.*, 1997; Salo *et al.*, 1986). En cuencas más estrechas que carecen de la variación topográfica ondulante, se observa una transición gradual de comunidades frecuentemente inundadas y plantas más hidrofílicas, a bosques con baja frecuencia de inundación en los bordes con los ecosistemas adyacentes (Lott *et al.*, 1987; Metzger *et al.*, 1997).

1.3.4 El efecto de la escala y otros factores

Si bien los factores arriba mencionados son comunes entre la vegetación ribereña, es muy importante entender que el hecho de que ésta se desarrolle a lo largo de cualquier cuerpo de agua corriente, sea una quebrada, una zanja, o un río de cualquier magnitud, implica que los factores producidos por el entorno geomorfológico e hidrológico sean diferentes en su naturaleza, variedad, magnitud y escala de afectación; es decir, las características naturales de la zona ribereña cambian con el tamaño del río (Naiman *et al.*, 1992).

Además de la dimensión del sistema de que se trate, influyen también otros elementos como el clima, la topografía, la pendiente del canal, el área de drenaje, la

geología y la edafología (Hughes, 1988; Naiman *et al.*, 1993; Wyant y Ellis, 1990). Así, si la topografía incide fundamentalmente sobre el área inundable y la profundidad de la inundación, ésta depende de la dimensión del sistema fluvial, que mientras más grande, más complejos los patrones que genera (Brinson, 1990; Thomas, 1988). El área de drenaje, por su parte, tiene efectos sobre la duración de la inundación: las cuencas pequeñas tienen un drenaje rápido y picos de inundación abruptos, mientras que las cuencas grandes tienen picos de inundación menos repentinos y de mayor duración. La pendiente del canal incide sobre la frecuencia de inundación, ya que un río con pendiente pronunciada (como los que se dan en las tierras altas) se desborda con menor frecuencia que un río con pendiente suave. Los suelos, con sus distintas capacidades de almacenamiento de agua y permeabilidad, son otra variable que determina la profundidad del agua superficial y la duración de la anegación (Mitsch y Gosselink, 1986).

Finalmente, el clima juega un papel muy importante con respecto a la hidrología. La cantidad de precipitación y su distribución en el tiempo determinan tanto la naturaleza del hidropereodo y sus efectos, como la naturaleza del caudal del río (Hughes, 1988). La estacionalidad, por ejemplo, a través del incremento en el flujo de agua, aumenta la erosión efectiva y el movimiento de materiales (Thomas, 1988) y determina también, en conjunción con la cantidad de lluvia, si el río es perenne o efímero. El flujo de los ríos en temporada de sequía se debe al agua freática que entra al canal de flujo; cuando las precipitaciones en un área no son suficientes para mantener al agua freática por encima del fondo del canal de flujo, el río pierde su caudal y se convierte en efímero (Allan, 1995).

1.4 Justificación y objetivos

Para que el presente estudio pueda cumplir con el objetivo general de contribuir al conocimiento de la ecología de la vegetación ribereña en México, se plantearon los siguientes objetivos particulares:

- 1) Caracterizar la composición y estructura de la vegetación ribereña en la

región de Nizanda, Oaxaca.

2) Analizar la variación de la vegetación y describir los tipos de comunidades presentes.

3) Elaborar un análisis de diversidad, incluyendo la creación de un listado de las especies encontradas en el muestreo.

4) Reconocer de forma preliminar la correlación entre los factores y gradientes ambientales, con los cambios en composición y estructura de las distintas comunidades encontradas.

5) Puntualizar la importancia y particularidades de este tipo de vegetación de manera que se fomente su reconocimiento y se busque consenso en su denominación.

A través de la consecución de estos objetivos, además de su aporte general, el trabajo pretende contribuir a tener una visión más detallada del bosque ribereño de la región cuya vegetación se encuentra poco explorada (Meave *et al.*, 1996; Pérez-García *et al.*, enviado). Se espera también que los resultados del estudio ofrezcan elementos para evaluar la importancia local del sistema y se genere información básica sobre su estructura y funcionamiento, útil para trabajos de ecología aplicada tales como la conservación, la restauración y el manejo de este sistema que, como se ha mencionado, se encuentra ya afectado.

CAPÍTULO II

DESCRIPCIÓN DEL ÁREA Y SISTEMA DE ESTUDIO

2.1 Localización

El área de estudio se encuentra en los alrededores del poblado de Nizanda, en la vertiente pacífica de la depresión del Istmo de Tehuantepec, en el distrito de Juchitán, Oaxaca ($16^{\circ} 39' 30''$ N, $95^{\circ} 00' 40''$ O; Fig. 1). Los límites naturales están dados por los cerros y lomeríos que conforman el área de captación del Río Verde y la planicie costera de Tehuantepec. En el norte se encuentra el parteaguas de las vertientes del Golfo de México y del Pacífico, formado por los cerros Naranjo, Cieneguilla y Mojón, en la Sierra Banderilla, y un sistema de sabanas que se continúa hacia el este y centro del Istmo. El límite oeste también forma parte de la Sierra Banderilla y más precisamente está dado por los cerros y lomeríos en los alrededores del poblado El Zapote ($16^{\circ} 39' 20''$ N, $95^{\circ} 02' 30''$ O) y los caseríos de Shivagui ($16^{\circ} 38' 30''$ N, $95^{\circ} 05' 00''$ O) y Guichilona ($16^{\circ} 40' 00''$ N, $95^{\circ} 05' 40''$ O). El límite este del área está formado por un sistema de cerros denominado Cordón La Cordillera, que rodean el pueblo de Mazahua ($16^{\circ} 37' 40''$ N, $94^{\circ} 57' 50''$ O) y la continuación del sistema de sabanas. Finalmente el límite sur está dado por el contacto con la Planicie Costera de Tehuantepec, donde el río se incorpora al Canal Principal del Distrito de Riego Número Diecinueve y continúa acanalado hasta su desembocadura en el Mar Muerto Superior (INEGI, 1981; 1985b; 1988).

El sistema fluvial de estudio se orienta en términos generales de norte a sur, iniciando en su porción norte en el sitio donde lo cruza el poliducto de PEMEX, a la altura donde también intercepta al sistema de sabanas, y se extiende 8 km hacia el sur, hasta la planicie de inundación cercana al poblado de La Cueva, donde cruza nuevamente el poliducto de la paraestatal (Fig. 2).

2.2 Hidrología

El único río dentro del área de estudio así delimitada, conocido como Río

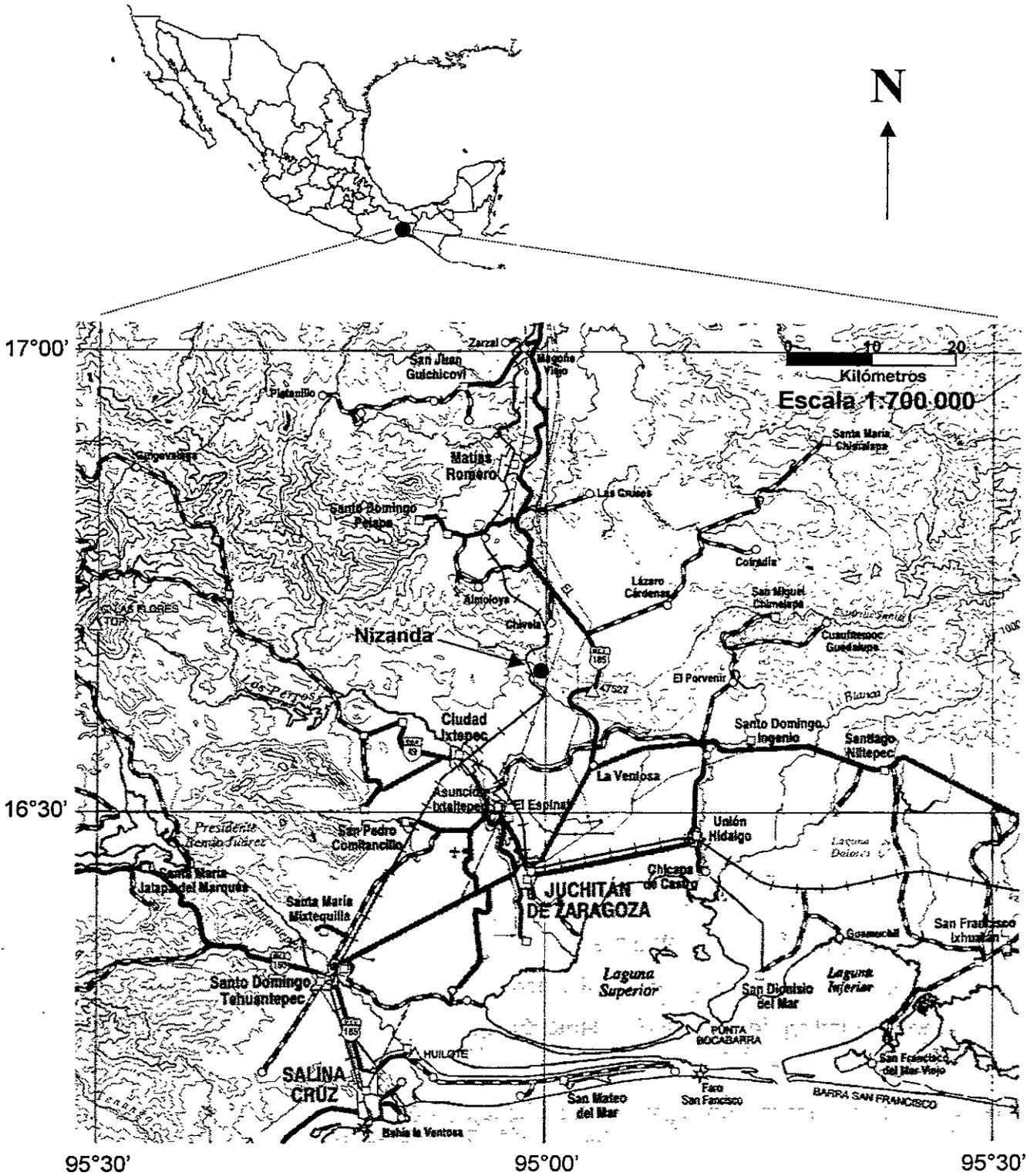


Figura 1. Ubicación del área de estudio en la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca. Imagen tomada de INEGI (1999).

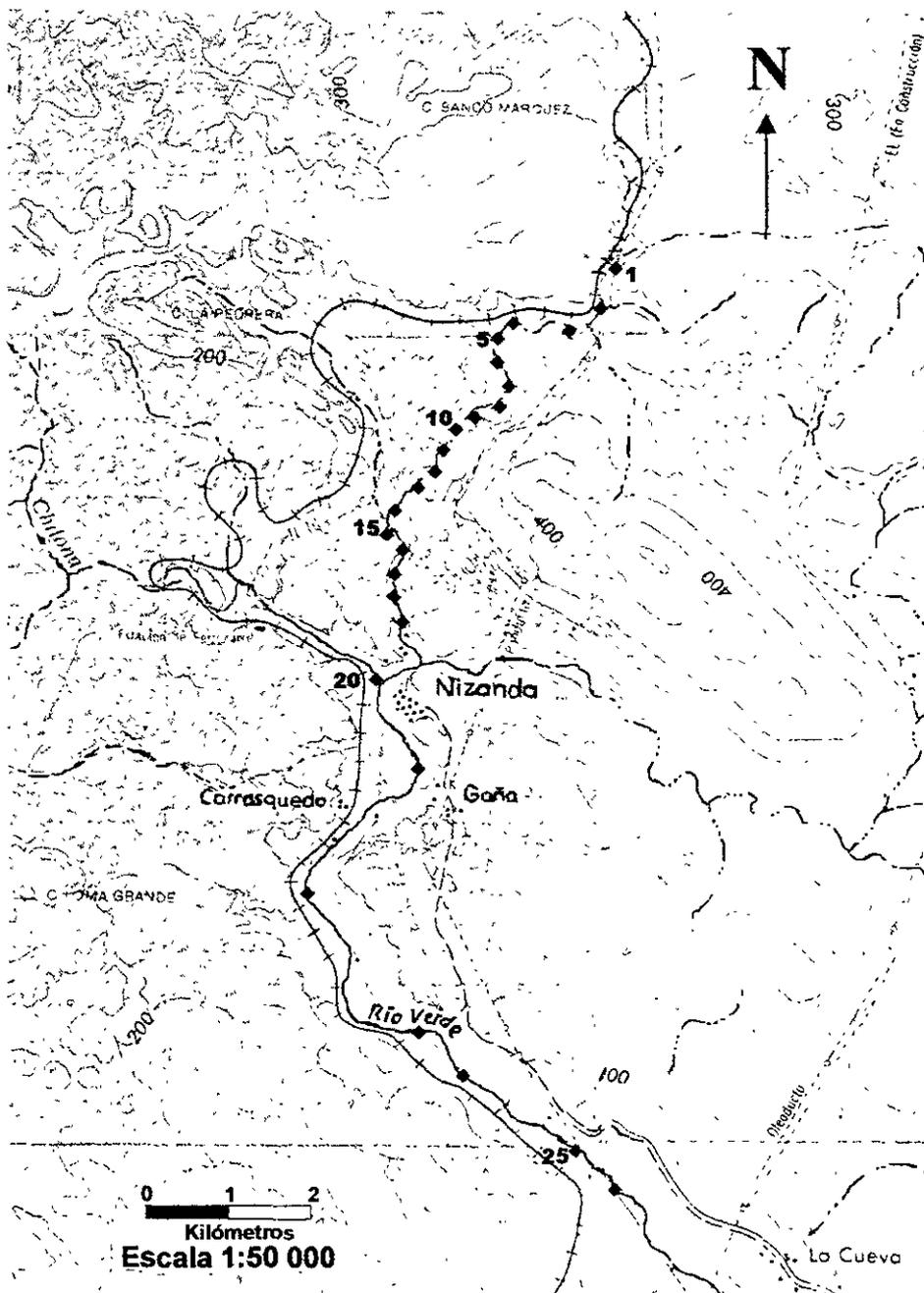


Figura 2. Mapa del sistema de estudio y ubicación de las parcelas cuyos números van en orden descendente en dirección N-S. Se muestran algunos de ellos para referencia. Imagen tomada de INEGI (1985b, 1988).

Verde, es perenne e influente; su caudal se infiltra antes de entrar al Distrito de Riego Número Diecinueve, en la Planicie Costera del Golfo de Tehuantepec, hacia la que fluye, aunque en la época de lluvias mantiene un flujo superficial hasta su incorporación al Canal Principal.

El Río Verde se forma por la unión de varios arroyos, la mayoría de ellos intermitentes, que drenan el agua de los manantiales existentes en la zona, así como la que escurre durante las lluvias de los cerros y lomeríos de la región. Los principales arroyos se conocen localmente como Agua Tibia, Chilona, Mazahua y el "Río de El Zapote". Los arroyos Agua Tibia, Chilona y Mazahua se unen todos a la altura de Nizanda.

El arroyo Agua Tibia proviene del norte y drena el agua del Cerro Naranjo y los terrenos al norte del poblado; posee agua durante todo el año sólo en las partes de su curso donde se alimenta de manantiales de agua subterránea. El más grande de los manantiales de este arroyo mantiene un flujo perenne desde el paraje conocido como Agua Tibia hasta poco después del poblado de Nizanda, donde junto con la incorporación de los arroyos Mazahua y Chilona forma el denominado Río Verde; el resto de los manantiales se ubican por encima de esta zona y a pesar de mantener áreas con cuerpos de agua, ésta no forma corrientes superficiales.

Los dos últimos arroyos mencionados y el arroyo conocido como "Río de El Zapote", que se incorpora más al sur, cerca del caserío denominado Carrasquedo, son intermitentes, por lo que fluyen solamente durante la época de lluvias. El Mazahua llega a Nizanda desde el oeste y es el drenaje de los cerros del Cordón la Cordillera y la mayor parte de los escurrimientos del sistema de sabanas que fluyen hacia la vertiente del Pacífico; el arroyo Chilona drena los escurrimientos de los lomeríos y cerros cercanos a los caseríos de Shivagui y Ghichilona, partiendo de la Sierra Banderilla y llegando a Nizanda por el oeste; y el "Río de El Zapote" trae la escorrentía de los cerros y lomeríos alrededor del poblado del mismo nombre (INEGI, 1981; 1985b). En los años muy lluviosos estos arroyos pueden llevar agua durante todo el año.

2.3 Fisiografía

El área de captación del Río Verde es una zona con cerros que no sobrepasan los 800 m s.n.m., y en su mayoría está dominada por lomeríos de 250 m s.n.m. en promedio. Las características fisiográficas más notorias de la zona las conforman los cerros del Cordón La Cordillera en el este, los cerros de la Sierra Banderilla en el noroeste y el oeste, y un sistema de afloramientos de caliza que corre del noroeste al sureste.

En el este, el cerro más alto tiene 700 m s.n.m. y forma parte del Cordón La Cordillera. Al noroeste se encuentran los cerros Naranjo, Cieneguilla y Mojón con 740, 680 y 800 m s.n.m., respectivamente. Del sistema de afloramientos de roca caliza, el cerro más alto se conoce como Cerro Verde y alcanza una altitud de 500 m s.n.m. En el este se encuentra el cerro Nizaguvia con 680 m s.n.m. (INEGI, 1981; 1985b).

El sistema fluvial de estudio corre desde una altitud de 180 m s.n.m. en su parte norte, correspondiente al arroyo Agua Tibia, y desciende hasta aproximadamente 70 m s.n.m. en la parte sur, donde se ubica la planicie de inundación del Río Verde. En su porción alta el cauce serpentea entre los lomeríos de esquistos y afloramientos de caliza, es estrecho y desciende de manera escalonada, con una pendiente promedio de 1.5° hasta el paraje conocido como Agua Tibia (que da el nombre a este arroyo). Desde este punto hasta la incorporación de los ríos Chilona y Mazahua, la pendiente se reduce en promedio a 1.0° y después de la incorporación de estos cauces se reduce a 0.5°. En esta porción baja el cauce se hace más ancho y plano, y presenta una planicie de inundación bien definida.

2.4 Geología y edafología

La mayoría de las rocas presentes en la zona se originaron durante el Mesozoico, específicamente en el Cretáceo Inferior, y están representadas por complejos metamórficos (esquistos) y rocas calizas (INEGI, 1982). El tramo del lecho río arriba está constituido fundamentalmente por estos esquistos y en algunas partes por roca caliza, mientras que en su porción baja el río corre sobre un lecho de aluvión.

En el área dominan los suelos de tipo Litosol y secundariamente los Feozems háplicos y Regosoles eutrícos, ambos de textura media. En la Planicie Costera del Istmo y el valle del Río Verde, hacia el sur de la zona de estudio, los suelos son del tipo Cambisol crómico de textura media y Cambisol éútrico, predominando éste último sobre el primero (SPP, 1981). Pérez-García *et al.* (enviado) mencionan que los depósitos aluviales que se ocupan para cultivo, los cuales se encuentran a partir del último tramo de la porción media y las partes bajas del sistema de estudio, poseen suelos profundos y arenosos, aunque en algunos casos presentan texturas más finas; también describe suelos más profundos y con gran cantidad de arcillas en los aluviones.

2.5 Clima

Las estaciones meteorológicas más cercanas a la zona reportan para las partes bajas, un clima cálido subhúmedo con lluvias en verano, cuya fórmula climática es Aw0(w)igw' (García, 1987). La precipitación anual es de aproximadamente 928.7 mm y la temperatura media anual de 27.3°C.

Según la carta de efectos climáticos regionales de noviembre a abril (SPP, 1984b), el área se encuentra entre la isoterma media máxima de 30°C en su extremo sur y de 27°C en el extremo norte; la isoterma media mínima de 18°C cruza la zona en su porción norte. Para los meses de mayo a octubre, la isoterma media máxima de 33°C pasa por la parte central del área de estudio y la isoterma media mínima de los 22.5°C por el límite sur (SPP, 1984a).

Con respecto a la precipitación pluvial, existe una estacionalidad muy marcada, con una época de secas que se extiende de noviembre a abril, y una lluviosa que abarca de mayo a octubre. En la misma carta de efectos climáticos regionales se distinguen dos zonas de precipitación total pluvial en los meses lluviosos: una que se extiende del poblado de Nizanda hacia el norte, con un intervalo de precipitación de 800-900 mm, y otra que se extiende de Nizanda hacia al sur, con precipitación de 700-800 mm. Las partes altas de los cerros Naranja, Cieneguilla y Mojón se encuentran en una zona de mayor precipitación (1000-1100 mm). En los meses de noviembre a abril se distinguen tres zonas: una en el extremo norte con un intervalo de 100-125 mm, otra

porción central con precipitaciones de 75-100 mm, y una última en el extremo sur donde caen entre 25-50 mm.

Una particularidad climática importante en esta región son los fuertes vientos que inciden sobre la zona producto del encajonamiento de los vientos alisios provenientes del Golfo. Sus efectos se intensifican a su vez con la llegada de los Nortes y generan importantes limitaciones en el desarrollo vegetal (Rodrigo-Álvarez, 1994; E. Pérez García, com. pers.).

2.6 Vegetación

La vegetación predominante es típica de la zona ecológica tropical subhúmeda de México (*sensu* Toledo *et al.*, 1985). Según la carta de Uso del suelo y Vegetación (INEGI, 1985a), la mayor parte del área (alrededores del poblado de Nizanda, hacia El Zapote en el este y hacia La Mata en el sur), está cubierta por selva baja caducifolia, encontrándose selva mediana subperennifolia hacia la Sierra Banderilla en el noreste (Cerro Naranjo y Tilo) y vegetación de sabana al norte, hacia el poblado de Chivela y faldas del Cerro Naranjo.

No obstante que sólo la selva baja caducifolia y las sabanas forman grandes manchones, la gran variación fisiográfica y geológica del área descrita arriba genera un mosaico vegetacional muy heterogéneo con diversos tipos de vegetación que se desarrollan en condiciones microambientales particulares (Meave *et al.*, 1996; Pérez-García *et al.*, 1998; sometido). Meave *et al.* (2000; Pérez-García *et al.*, sometido) describen los siguientes tipos de vegetación:

Selva baja caducifolia. Presenta dos variantes asociadas al tipo de roca sobre la que se desarrollan. La variante sobre esquistos es una vegetación baja (menos de 7 m) y está dominada por leguminosas y euforbiáceas. Las trepadoras herbáceas y leñosas de las familias Asclepiadaceae, Convolvulaceae, Dioscoreaceae, Bignoniaceae, Malpighiaceae y Sapindaceae son comunes, y el estrato herbáceo está dominado por *Agave angustifolia* y *Bromelia palmerii*. Por su parte, la selva baja caducifolia que se desarrolla sobre roca caliza contrasta por su abundancia de bromeliáceas, cactáceas y orquídeas en los sitios escarpados, y por la presencia en el

estrato arbóreo de elementos de otras familias como Burseraceae, Moraceae, Apocynaceae y Bombacaceae.

Matorral espinoso. Presenta un dosel cerrado y bajo (≤ 4 m) con abundantes leguminosas y rutáceas con espinas laterales. Este tipo de vegetación se desarrolla sobre esquistos en las zonas de transición entre selvas bajas y sabanas.

Sabanas. Están dominadas por pastos y en menor medida por ciperáceas. En estas zonas se encuentran también diversas leguminosas entre individuos de otras especies pertenecientes a diversas familias, algunas de ellas árboles pequeños como *Byrsonima crassifolia* y *Psidium hypoglaucum*. Esta vegetación se desarrolla de manera natural en lomas con suelos poco desarrollados y roca madre de esquistos.

Selva mediana subperennifolia. Representada en el estrato arbóreo por individuos de *Enterolobium cyclocarpum*, *Andira inermis*, *Cynometra oaxacana*, *Inga vera*, *Ficus* sp., *Annona squamosa* y *Tabebuia rosea*, entre otros. Por debajo de estas especies crecen comúnmente plantas de *Piper* sp., *Xanthosoma* sp., *Malmea depressa* y *Croton niveus*. Esta comunidad se establece a lo largo de los arroyos con caudales perennes, por lo que conforma una franja de vegetación delgada de entre 2 y 12 m de ancho.

Bosque de galería. Dominado por árboles de *Astianthus viminalis*, se presenta de manera fragmentada en franjas angostas, no mayores de 10 m, a los lados de ríos estacionales o cuyo cauce se infiltra hasta desaparecer por completo. Esta vegetación se encuentra muy afectada por la presencia de agrosistemas en toda la planicie de inundación.

Selva mediana subcaducifolia. Destaca por la presencia de especies como *Coccoloba barbadensis*, *Guazuma ulmifolia*, *Licania arborea*, *Morisonia americana* y varias especies del género *Bursera* típicas de la selva baja caducifolia. Se desarrolla en arroyos estacionales, aunque también se presenta una variante en las partes altas del Cerro Naranja (sobre los 500 m s.n.m.); esta variante posee especies más típicas de las selvas húmedas como *Chamaedora graminifolia*, *Cecropia peltata*, *Brosimum alicastrum*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Piper auritum* y *Rheedia edulis*.

Vegetación acuática y subacuática. En cuerpos de agua permanentes y semipermanentes presenta especies de helechos como *Acrostichum danaeifolium* y

Ceratopteris thalictroides, con elementos de origen probablemente secundario como *Thypha dominguensis* y *Cyperus* sp.

Matorral xerófilo. Desarrollado sobre los afloramientos de roca caliza, se caracteriza por poseer un estrato herbáceo dominado por especies de los géneros *Agave*, *Hechtia* y otras rosetófilas. El estrato arbóreo es discontinuo y muy bajo. Entre las especies herbáceas características se encuentran diversas orquídeas, bromeliáceas y cactáceas globosas.

Además de estos tipos vegetacionales, se encuentran agrosistemas que se ubican fundamentalmente en las riberas de los arroyos y ríos y en los piedemonte. Están formados principalmente por cultivos de maíz mezclado con calabaza, aunque también existen plantaciones de sorgo y cacahuete.

Hasta el momento se han identificado 747 especies en la vegetación de la región de Nizanda, y se espera que este número incremente con la identificación de otros 200 ejemplares (Pérez García *et al.*, sometido).

CAPÍTULO III

MÉTODOS

Numerosos atributos o caracteres de la vegetación han sido utilizados para describirla, analizarla y clasificarla. En este estudio se abarcaron diferentes aspectos de la florística y la estructura (*sensu* Kershaw, 1973) de las comunidades. Además del reconocimiento y la descripción de los patrones de estructura y composición, los datos se simplificaron y ordenaron a través de métodos multivariados con el fin de analizar la variación de la vegetación, describirla y tratar de establecer, al menos de manera preliminar, sus relaciones con el ambiente. A continuación se detallan los métodos empleados para la evaluación de las variables y su análisis.

3.1 Selección del sistema de estudio

Con el fin de evaluar el estado de la vegetación y tener una visión general de las comunidades y su entorno, se realizaron caminatas prospectivas por los cauces de los principales arroyos de la zona (Agua Tibia, Chilona y Mazahua) y por el cauce del Río Verde.

Partiendo de estas observaciones se seleccionó el tramo con la menor perturbación antrópica posible y que cumplía con el criterio práctico de accesibilidad. A pesar de representar un mismo cauce, éste se consideró como una muestra apropiada de la vegetación ribereña de la zona, tomando en cuenta que esta vegetación tiene como característica un eje de transición longitudinal y que el cauce elegido constituye un continuo ecológico de 8 km de longitud, además que presenta características hidrológicas, geológicas y fisiográficas que representan de manera adecuada las diferentes condiciones imperantes en el área.

3.2 Selección y ubicación de los sitios de muestreo

Puesto que algunas zonas del área de estudio se encuentran severamente deterioradas, el muestreo se distribuyó a lo largo del tramo de forma irregular, ya que no se tomaron datos en zonas ocupadas por milpas, potreros o zonas con evidencias de una alta y constante perturbación, que se encontraron sobre todo en las partes bajas del sistema. Tampoco se tomaron datos en zonas con extensos afloramientos de caliza o esquistos que carecen de suelo; sin embargo, por la naturaleza de la zona, algunas unidades de muestreo (parcelas) presentaron manchones con estas características. Las parcelas fueron colocadas de forma paralela a la corriente, justo en el límite entre la vegetación y el río (Fig. 3).

3.3 Selección de la muestra y unidades de muestreo

La inspección de las comunidades hecha a lo largo de los recorridos mencionados permitió establecer el tamaño y la forma de las unidades de muestreo. Dado que el sistema presenta una forma lineal y que las partes más anchas de la franja de vegetación no rebasan los 12 m y en la mayoría de los casos se mantiene alrededor de los 7 m, se eligió un área rectangular de 5 x 20 m, de forma que resultara equivalente en superficie a las unidades de 10 x 10 m que han sido utilizadas en otras comunidades de la región (E. Pérez y J. Meave, datos no publicados) y que permitiera, dada la forma, hacer una buena evaluación de la variación transversal y longitudinal en el sistema. Para facilitar las mediciones y las estimaciones subjetivas realizadas, las parcelas fueron subdivididas en cuatro cuadros de 5 x 5 m, aunque los datos fueron procesados en conjunto.

El tamaño de la parcela definido fue preferido sobre otros de mayor dimensión, pues permitió optimizar el tiempo y los recursos disponibles para obtener el mayor número de unidades de muestreo posibles, y con ello aumentar la precisión en la estimación de las variables (Matteucci y Colma, 1982; Krebs, 1999).

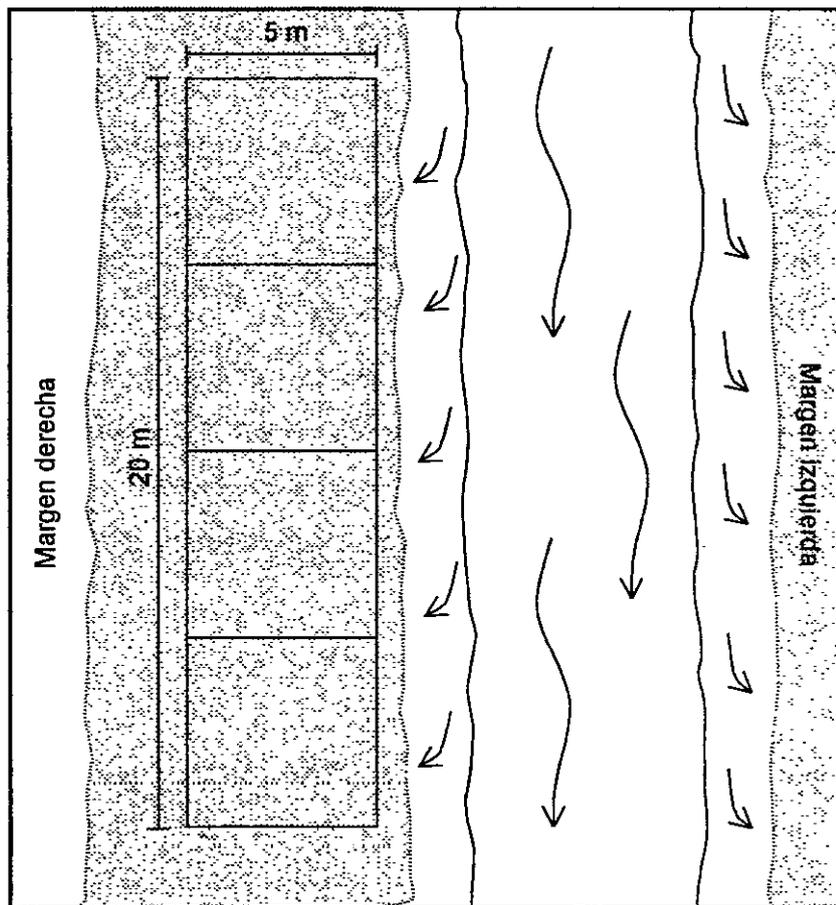


Figura 3. Diagrama a escala 1:200 de las partes más angostas río arriba en el que se muestra la ubicación de las parcelas de muestreo, junto con sus dimensiones y subdivisiones. La zona sombreada representa a la franja de vegetación ribereña; las flechas grandes indican la dirección de la corriente; las flechas pequeñas marcan la zona en la que el agua fluye solamente durante las avenidas o épocas de descarga máxima del río, que no necesariamente implican una inundación.

3.4 Trabajo de campo

El trabajo de campo se desarrolló en seis salidas realizadas entre diciembre de 1998 y noviembre de 1999. Todos los datos fueron recolectados en un total de 26 unidades de muestreo.

3.4.1 Obtención de datos:

Se tomaron en cuenta todos los individuos > 30 cm de altura, cuyo punto de enraizamiento medio estuviera dentro de la parcela. Para cada individuo se registró la identidad específica: en caso de desconocimiento, se recolectó un espécimen para su posterior identificación. A todos ellos se le midieron las siguientes variables:

- **Altura total.** Se utilizó un flexómetro graduado en centímetros para medir los individuos bajos (3 m aprox.), mientras que para los individuos más altos se hicieron estimaciones visuales, partiendo de las mediciones hechas con el flexómetro o, en los casos en que fue posible, de la altura calculada con un clinómetro para algún árbol en la parcela. En ocasiones se utilizó la garrocha de colecta, de altura conocida, como referencia. La comparación entre evaluación subjetiva y parámetro medido disminuyó el grado de error de la evaluación subjetiva (Matteucci y Colma, 1982).
- **Diámetros mayor y menor de la cobertura vegetal.** Dependiendo de la longitud de éstos, se emplearon tanto flexómetros como cintas de medir de 30 y 50 m graduadas en cm.
- **Diámetro a la altura de pecho (DAP).** Se midió para todos los tallos, siempre y cuando éstos fueran > 1 cm a una altura de 1.3 m, lo cual constituye el estándar para la altura de pecho. Para los tallos < 12 cm se utilizó un vernier y para dimensiones mayores se midió el perímetro con una cinta flexible graduada en cm.

3.4.2 Medición de variables ambientales:

Adicionalmente, para la correlación de los factores ambientales, se midió o

evaluó en cada una de las parcelas de muestreo:

- **Altitud de la parcela.** Medida con un altímetro barométrico marca Thommen con precisión ± 5 m.
- **Pendiente.** Es la medida de la inclinación, perpendicular al río, de la parcela de muestreo. Fue medida con un clisímetro marca Suunto con precisión $\pm 2.5^\circ$.
- **Orientación de la parcela.** Se obtuvo calculando la ortogonal de la dirección de la corriente (obtenida ubicando la brújula de forma paralela a la corriente) considerando la margen del río sobre la cual se encontraba la parcela. Para la parcelas sobre la margen derecha se restaron 90° a la dirección de la corriente, y para las ubicadas sobre la margen izquierda se efectuó la operación contraria (ver Fig. 3).
- **Pedregosidad.** Se evaluó según intervalos de valor porcentual para acotar la subjetividad. Los intervalos fueron: $<5\%$, 6-15%, 16-25%, 25-50%, 50-75%, $>75\%$. Posteriormente estos fueron transformados a numerales unitarios (1-6) asignando el número 1 al intervalo de pedregosidad más bajo.

3.5 Descripción de la vegetación

3.5.1 Composición florística:

Se elaboró una lista de las especies presentes en todas las unidades de muestreo. En ésta se utilizan las familias de Pteridophyta, Magnoliopsida y Liliopsida reconocidas por Moran y Riba, 1995, Cronquist, 1981, y Dahlgren *et al.*, 1982, respectivamente, que han sido empleadas por Pérez-García *et al.* (enviado) para la caracterización florística de la zona. La única diferencia estriba en la denominación de las leguminosas como una sola familia (Leguminosae), con el fin de facilitar la ubicación de los ejemplares no identificados de este grupo.

La identificación de las morfoespecies recolectadas se llevó a cabo fundamentalmente a través del cotejo con ejemplares depositados en el microherbario de la región de Nizanda que posee el Laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias, UNAM, cuyas especies han sido identificadas con la ayuda de

numerosos especialistas (Meave y Pérez-García, 2000). Los ejemplares fértiles recolectados fueron identificados, herborizados y entregados al Herbario Nacional de México (MEXU) previa corroboración por especialistas. Duplicados de estos ejemplares también fueron incorporados a la colección del microherbario.

3.5.2 Estructura cuantitativa.

A partir de los datos obtenidos se calcularon las siguientes variables:

- Cobertura: se calculó tanto la cobertura total de las plantas como la cobertura por especie. Se obtuvo utilizando la fórmula:

$$C = \frac{(D1 + D2)^2}{4} \Pi$$

donde C= cobertura, D1 = diámetro mayor de la cobertura, D2= diámetro menor de la misma y $\Pi= 3.141592$.

- Área basal: se calculó como el área de la sección transversal del tallo a la altura de pecho (1.3 m), utilizando la fórmula para una circunferencia.
- Densidad: considerada como el número de plantas por unidad de área, se expresó en términos absolutos extrapolando a una hectárea el número de plantas enraizadas dentro de las parcelas. En términos relativos, se calculó como la densidad de una especie en particular expresada como un porcentaje de la densidad total.
- Frecuencia: se calcularon las frecuencias relativa y absoluta. La frecuencia absoluta se expresó como el porcentaje del total de unidades muestrales que contiene al menos un individuo de determinada especie. La frecuencia relativa se calculó con la fórmula:

$$Fr = \frac{(\text{frecuencia de la especie})}{\Sigma \text{ frecuencias de todas las especies}} \times 100$$

- Valor de Importancia: se utilizó el valor de importancia relativa de Curtis y

McIntosh (**VIR**), sumando para ello la dominancia relativa, la densidad relativa y la frecuencia relativa de las especies. La dominancia se tomó en cuenta en un sentido estructural, empleando a la cobertura como un indicador de ésta. La dominancia relativa se calculó con la fórmula:

$$Dr = \frac{\text{(cobertura de la especie)}}{\text{cobertura del total de especies}} \times 100$$

3.5.3 Diversidad

En este estudio se entendió a la diversidad como la variedad de especies vegetales presentes en la comunidad y se describió a través de diversos índices con el objeto primordial de servir como un atributo descriptivo. Los índices elegidos contemplan, ya sea de forma separada o en conjunto, los dos componentes de la diversidad: número de especies y su abundancia relativa.

La riqueza de especies (S), evaluada como la densidad de éstas, se empleó: 1) para describir el número de especies presentes y, 2) como un primer evaluador de las diferencias entre muestras, dada su efectividad para la detección de diferencias entre sitios (Magurran, 1988). Para evaluar la dominancia se utilizó el índice de Berger-Parker (d), el cual expresa la importancia proporcional de la especie más abundante:

$$d = N_{\text{máx}} / N$$

donde $N_{\text{máx}}$ es el número de individuos de la especie más abundante. Magurran (1988) considera que el cálculo de estos dos índices ofrecen más información que el simple uso de los índices de Shannon-Wiener y de Simpson.

Para obtener una medida de diversidad que combinara sus dos componentes, se emplearon los índices de Shannon-Wiener (H'):

$$H' = - \sum (p_i)(\ln p_i)$$

y el inverso de Simpson (1/D):

$$1/D = \frac{N(N-1)}{\sum n_i(n_i-1)}$$

donde N es el número de individuos de todas las especies, n_i el número de individuos de la especie i, y p_i es la proporción de individuos de la especie i (Magurran, 1988).

El índice de Shanon-Wiener también se utilizó para la evaluación de la equitatividad (E), calculada con la fórmula:

$$E = \frac{H'}{H_{\text{máx}}} = \frac{H'}{\ln S}$$

3.6 Análisis multivariado

Para sortear los problemas asociados con la subjetividad en la elección de tan diversos métodos, se prefirió utilizar una amplia gama de ellos y buscar patrones entre los resultados derivados de su aplicación. Esto permite a su vez juzgar la fortaleza y naturalidad de los resultados (Digby y Kempton, 1987; Gauch, 1982). A este respecto, Matteucci y Colma (1982) mencionan que los resultados del análisis multivariado representan meramente una abstracción alrededor de la cual se centran sus inferencias sobre la vegetación de estudio.

Los métodos empleados incluyeron clasificaciones monotéticas (datos de presencia-ausencia) y politéticas (datos de presencia-ausencia y cuantitativos), tanto divisivas como aglomerativas. El método divisivo empleado fue el Análisis de Especies Indicadoras de Dos Vías (TWINSPAN). Dentro de los métodos aglomerativos se incluyeron el del Vecino Más Cercano, del Vecino Más Lejano, de Promedios Aritméticos entre Grupos Ponderado y No Ponderado (WPGMA y UPGMA, respectivamente) y el Método de Ward (Jongman *et al.*, 1995; Matteucci y Colma, 1982; Zavala, 1986).

Junto con la clasificación se utilizaron también varios tipos de ordenación con el objeto de complementar el análisis y elucidar los factores responsables de la

naturaleza de las comunidades de forma indirecta. Para ello, se realizó una correlación lineal entre los ejes de la ordenación y las variables ambientales evaluadas (Jongman *et al.*, 1995). Los métodos empleados para la ordenación fueron: Análisis de Componentes Principales, Análisis de Correspondencia Sin Tendencia y Escalamiento Multidimensional No Métrico (PCA, DCA y NMDS, respectivamente; Jongman *et al.*, 1995; Matteucci y Colma, 1982; Zavala, 1986).

Las clasificaciones aglomerativas y las ordenaciones por los métodos NMDS y PCA se llevaron a cabo con el programa STATISTICA (StatSoft. Inc., 1998). Para el DCA se utilizó el programa DECORANA (Hill, 1979a). La clasificación divisiva fue realizada con el programa TWINSpan (Hill, 1979b).

Las matrices empleadas por estos programas también se produjeron con diversas medidas de similitud y disimilitud (distancia) que se calcularon a partir de datos tanto de presencia-ausencia, como cuantitativos. Entre estos últimos se empleó el índice de importancia (IV) sin su componente de frecuencia, dado que este parámetro no se puede calcular por parcela.

CAPÍTULO IV

RESULTADOS

4.1 Descripción general de la vegetación ribereña de Nizanda

4.1.1 Florística

4.1.1.1 Composición

En la superficie total muestreada (0.26 ha) se registraron 285 morfoespecies. El 66.3% (189) de ellas se identificó hasta el nivel de especie, 28 más (9.8%) se identificaron hasta el nivel de género, 52 (18.2%) sólo pudieron ser reconocidas hasta familia y 16 de ellas (5.6%) quedaron como desconocidas. El listado florístico elaborado (Apéndice 1) incluye las 285 morfoespecies (a las que en adelante nos referiremos como especies) y otras 13 especies (colectadas fuera de las parcelas de muestreo pero presentes en la vegetación ribereña), las cuales corresponden a 74 familias; dos de ellas pertenecientes a la división Pteridophyta y el resto a Magnoliophyta. Dentro de esta división, 64 familias son Magnoliopsida y las 8 restantes son Liliopsida. En la Tabla 1 se presenta el recuento florístico de todas las especies identificadas.

Del total de las familias representadas en las parcelas del muestreo, Leguminosae es la más importante en términos de riqueza específica, ya que a ella pertenecen 35 de las 285 especies encontradas. Este número es más del doble de la que poseen las Euphorbiaceae, que con 17 especies es la segunda familia mejor representada. A estas dos familias le siguen Asteraceae, Rubiaceae y Malpighiaceae con 13, 11 y 10 especies, respectivamente. En la Figura 4 se muestran otras 14 familias que, junto a las mencionadas arriba, aportan el 60.4% del total de las especies encontradas.

Las especies fueron clasificadas según su forma de crecimiento en hierbas, trepadoras (leñosas y herbáceas), arbustos y árboles (Fig. 5). La forma de crecimiento predominante es la arbórea, que comprende al 39.6% de las especies encontradas. Entre las especies de árboles más comunes se encuentran *Andira inermis* (Leguminosae), *Astianthus viminalis* (Bignoniaceae), *Astronium graveolens*

Tabla 1. Recuento florístico de las especies presentes en el muestreo. Los números excluyen el grupo de plantas no identificadas de cada grupo.

Grupo	Familias	Géneros	Especies
Pteridofitas	2	4	4
Liliopsida	8	19	19
Magnoliopsida	64	157	179
Total	74	180	202

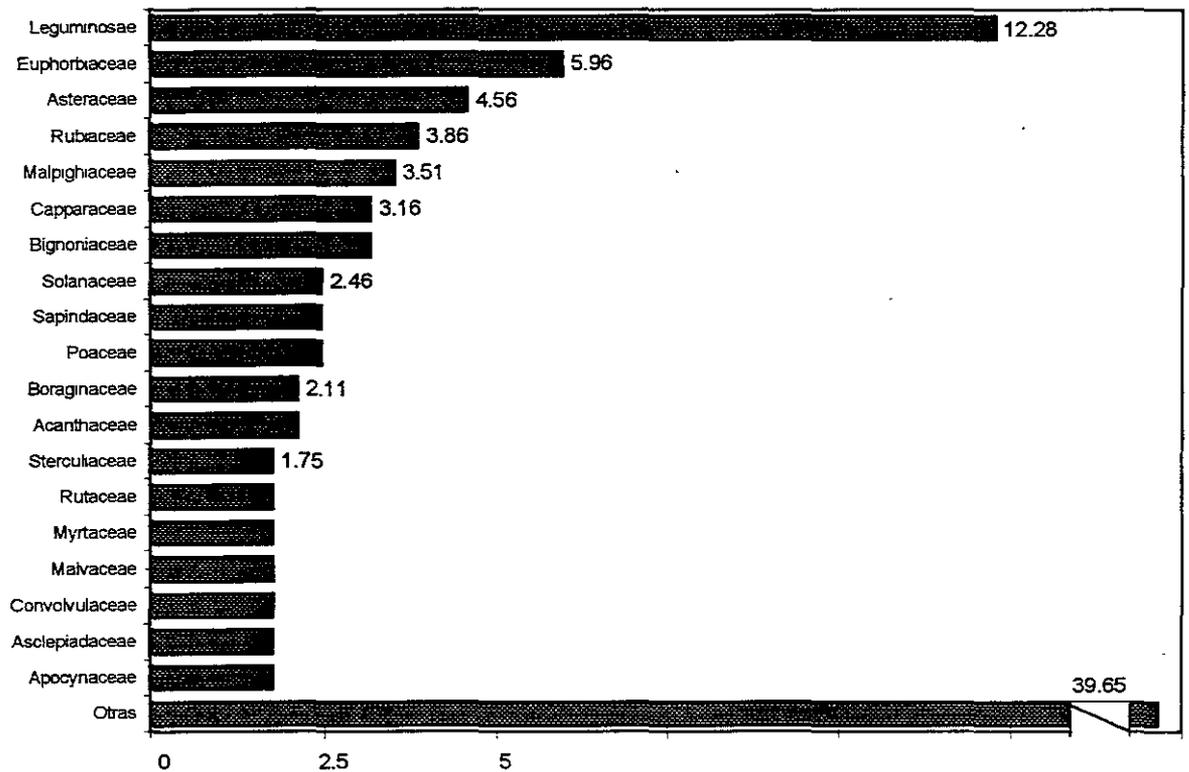


Figura 4. Distribución de las especies por familia. En la categoría "otras" se agruparon las familias cuyo aporte es menor al 1.5% del total. La escala del eje de las abscisas ha sido cortada para enfatizar las diferencias entre los grupos menores.

(Anacardiaceae), *Croton niveus* (Euphorbiaceae), *Cynometra oaxacana* (Leguminosae), *Inga vera* (Leguminosae), *Malmea depressa* (Annonaceae), *Nectandra salicifolia* (Lauraceae), *Tabebuia impetiginosa* (Bignoniaceae) y *Thounidium decandrum* (Sapindaceae). El segundo grupo con mayor número de especies fue el de los arbustos, con el 23.2% del total. En este grupo son elementos comunes *Acalypha diversifolia* (Euphorbiaceae), *Croton pseudoniveus* (Euphorbiaceae), *Erythroxyllum havanense* (Erythroxyllaceae), *Jacquinia macrocarpa* (Teophrastaceae), *Ouratea mexicana* (Ochnaceae), *Piper* sp01 (Piperaceae), *Tabernaemontana chrysocarpa* (Apocynaceae) y *Rondeletia leucophylla* (Rubiaceae). La vegetación ribereña presenta además una gran cantidad de lianas cuyo número de especies es apenas menor que el de las hierbas. Estas dos últimas formas de crecimiento representan el 17.9% y el 19.3% de las especies, respectivamente. Entre las especies comunes de trepadoras se encuentran *Byttneria aculeata* (Sterculiaceae), *Heteropterys laurifolia* (Malpighiaceae), *Hemiangium excelsum* (Hipocrateaceae), *Hiraea reclinata* (Malpighiaceae), *Paullinia cururu* (Sapindaceae), *Rourea glabra* (Connaraceae) y *Smilax spinosa* (Smilacaceae); entre las hierbas se pueden mencionar a *Bromelia palmerii* (Bromeliaceae), *Capraria biflora* (Scrophulariaceae), *Commelina rufipes* var. *glabrata* (Commelinaceae), *Lasiacis grisebachii* var. *grisebachii* (Poaceae), *Panicum parcum* (Poaceae), *Plumbago scandens* (Plumbaginaceae) y *Ricinus communis* (Euphorbiaceae).

La distribución de frecuencias de las especies en el muestreo presentó una forma de J invertida (Fig. 6). El 77% de las especies aparecieron en un máximo de cuatro unidades de muestreo y más de la mitad de éstas se encontraron solamente en un cuadro. Con excepción de las clases 6 y 8, se observa que el resto de ellas tienen una frecuencia de especies baja, conteniendo cada clase un número no mayor de cinco especies. Ninguna de las especies apareció en más de 21 cuadros.

4.1.1.2 Diversidad

La Tabla 2 muestra todos los valores calculados correspondientes a los índices elegidos para la evaluación de la diversidad en las parcelas de muestreo. El número de especies presentes en el área de muestreo varió dependiendo del criterio

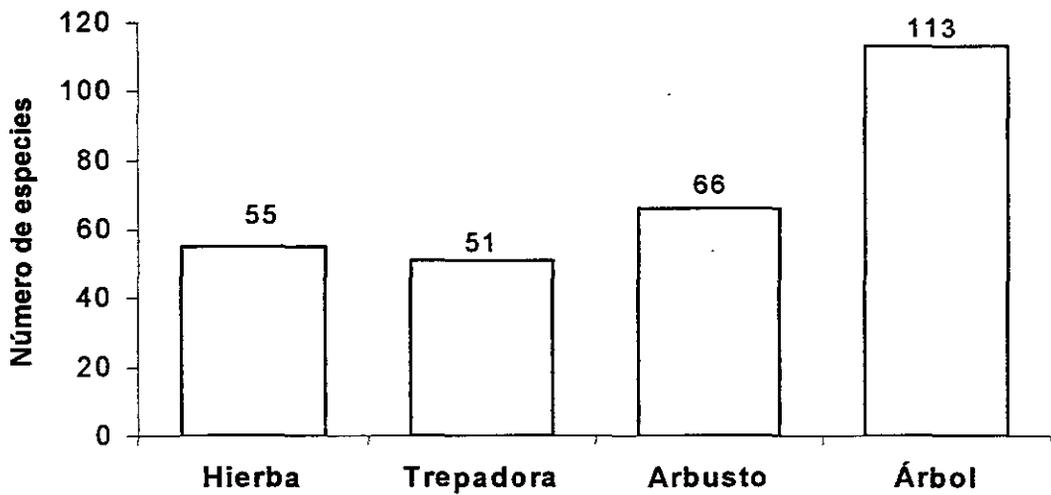


Figura 5. Espectro biológico de las formas de crecimiento de las especies de plantas vasculares identificadas. Los números encima de las barras indican el total de especies por categoría. Las trepadoras incluyen tanto especies herbáceas como leñosas.

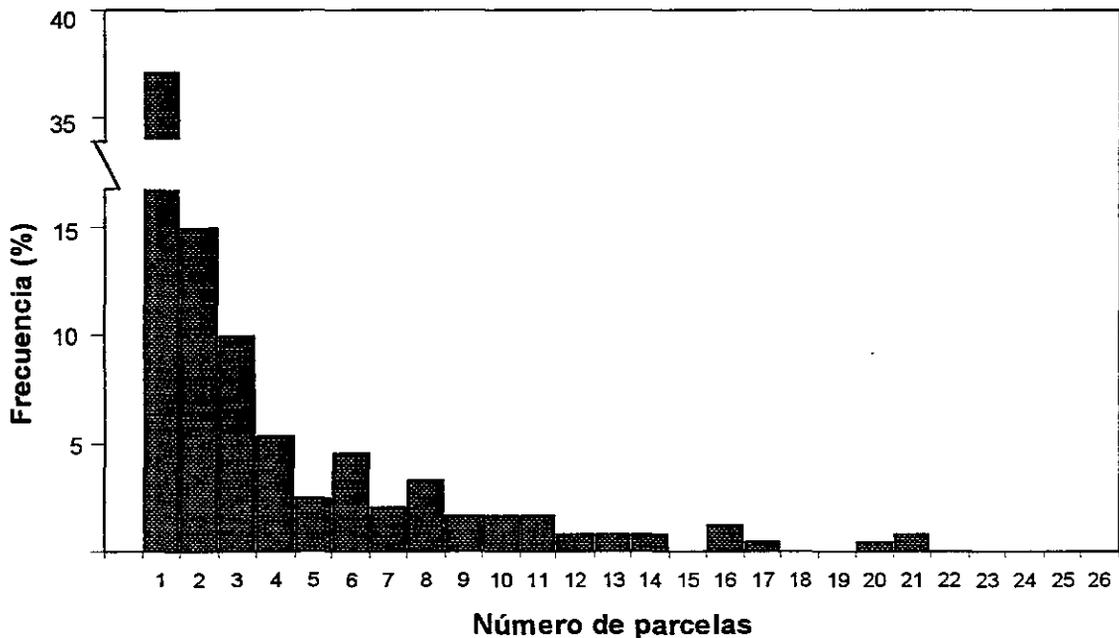


Figura 6. Distribución de frecuencias de las especies en las parcelas de muestreo. La escala de las ordenadas presenta un corte para enfatizar las diferencias entre los grupos de menor frecuencia.

de inclusión de los individuos. El total de especies encontradas en toda la superficie muestreada ($S_{tot} = 285$) se redujo a 242 especies cuando se consideraron solamente los individuos con más de 30 cm de altura (S_{30}), y a 201 especies si el límite se eleva a 50 cm (S_{50} ; Apéndice 2). La disminución en el número de especies presentes por parcela no tuvo un patrón definido y puede ser nula como en las parcelas 4 y 15 cuando se consideró el cambio entre S_{30} y S_{50} , o de hasta 13 especies, como en la parcela 5 haciendo la misma consideración.

La riqueza promedio por parcela fue de 37, 32 y 28 especies para S total, S_{30} y S_{50} , respectivamente. Estas tres modalidades de expresión de la riqueza específica variaron considerablemente desde un 38% a un 42% entre las parcelas. La parcela 13 fue la que presentó la mayor riqueza de especies, sin importar las consideraciones sobre el tamaño de los individuos. Cuando se trató de identificar la parcela con el menor número de especies, sí fue necesario especificar el tamaño de los individuos considerados. Así, las parcelas 4, 6 y 20 poseyeron el menor número de especies encontradas en 100 m² para S_{tot} , mientras que la parcela 24 fue la de menor riqueza cuando se consideraron S_{30} y S_{50} (Tabla 2).

Los promedios calculados para los índices de Berger-Parker (d), inverso de Simpson ($1/D$), Shannon-Wiener (H') y el índice de equitatividad (E) fueron de 0.24, 15.5, 1.22 y 0.36, respectivamente. Los índices inverso de Simpson y Berger-Parker mostraron una alta variación entre las parcelas, con coeficientes de variación de 72% y 52.6%, respectivamente. Los otros dos índices presentaron una variación baja, menor al 21%. La parcela 5 fue la que tuvo una mayor coincidencia entre los máximos y mínimos de estos índices, ya que posee el mínimo para d y los máximos para $1/D$, H' y E . La parcela 24 también tuvo una alta coincidencia entre los índices, presentando los cálculos mínimos para $1/D$, H' y E , y el segundo valor más alto para d . La parcela 4, que se ha mencionado como una de las de menor S total, fue la que presentó el máximo para d ($d = 0.47$), y comparte con la parcela 24 el mínimo para E .

4.1.2 Estructura cuantitativa

En las 26 parcelas de muestreo se registró un total de 2,723 individuos mayores de 30 cm de altura. En la Tabla 3 se muestra la síntesis estructural y de

Tabla 2. Valores de la riqueza específica y de los índices de Berger-Parker (d), Inverso de Simpson (1/D), Shannon-Wiener (H') y equitatividad (E) de las 26 parcelas de muestreo. La riqueza específica (S) se evaluó para el total de morfoespecies colectadas (S_{tot}) y para individuos con alturas mayores a los 30 cm (S_{30}) y 50 cm (S_{50}). Los valores subrayados y en negritas indican los valores mínimos y máximos, respectivamente. D.E.= desviación estándar; C.V.= coeficiente de variación.

Unidad muestreal	S_{tot}	S_{30}	S_{50}	d	1/D	H'	E
1	41	30	27	0.28	11.0	1.25	0.37
2	47	40	37	0.19	16.1	1.37	0.37
3	52	49	41	0.09	30.2	1.53	0.39
4	<u>22</u>	18	18	0.47	03.9	0.85	<u>0.29</u>
5	<u>67</u>	62	49	<u>0.07</u>	47.5	1.68	0.41
6	<u>22</u>	19	17	0.36	06.4	1.01	0.34
7	42	35	31	0.13	17.6	1.34	0.38
8	23	22	20	0.27	09.3	1.11	0.36
9	48	42	37	0.10	34.8	1.52	0.41
10	37	33	30	0.13	29.1	1.42	0.40
11	47	41	38	0.09	29.5	1.48	0.40
12	59	47	41	0.10	25.3	1.48	0.38
13	69	63	55	0.23	14.9	1.49	0.36
14	26	25	21	0.41	05.5	1.03	0.32
15	31	28	28	0.30	06.5	1.05	0.32
16	29	28	26	0.24	12.2	1.24	0.37
17	29	26	25	0.25	10.3	1.18	0.36
18	39	36	35	0.13	15.1	1.31	0.40
19	28	21	20	0.17	14.3	1.18	0.39
20	<u>22</u>	18	17	0.43	03.9	0.77	0.27
21	25	21	16	0.20	11.8	1.14	0.38
22	32	30	26	0.15	18.2	1.32	0.39
23	30	24	20	0.39	05.2	0.95	0.30
24	23	<u>13</u>	<u>12</u>	0.43	<u>03.8</u>	<u>0.74</u>	<u>0.29</u>
25	30	17	<u>12</u>	0.41	05.2	0.93	0.33
26	46	42	31	0.19	14.6	1.35	0.36
Total	285	242	201	0.07	45.1	1.93	0.35
Promedio	37	32	28	0.24	15.5	1.22	0.36
D.E.	13.8	13.3	11.1	0.13	11.1	0.25	0.04
C.V. (%)	37.2	41.7	39.6	52.6	72.0	20.7	11.1

Nota: los totales son valores calculados para toda la comunidad (cálculo para las 26 parcelas de muestreo, y no la suma de los valores de las parcelas individuales).

composición para estas parcelas. La mayor parte de los individuos (73%) fueron plantas pequeñas (90 cm de altura en promedio), con un DAP < 1 cm, y representaron un total de 216 especies. A pesar de ser numerosos (1,978 individuos) y de representar una riqueza relativamente alta, estos individuos aportaron muy poco (7%) a la cobertura total. Los individuos con DAP \geq 1 cm fueron menos numerosos (745 individuos), más altos (4.9 m de altura promedio) y representaron a un número considerablemente menor de especies (109, aunque existen 25 especies exclusivas al grupo). Poco más de una décima parte de estos individuos (103) son árboles del dosel que tienen una altura promedio de 12.6 m y troncos con DAP \geq 20 cm. Estos 103 árboles representaron una fracción relativamente pequeña del total, en términos de abundancia (4%) y riqueza específica (11%); sin embargo, aportaron la mayor parte del área basal, con 15.6 m² de un total de 18.6 m² (84%), así como un alto porcentaje de la cobertura total (57 %). Al considerar estas características a nivel de los individuos con DAP \geq 5 cm, se observó que el 11.4% de plantas, pertenecientes a 70 especies, contribuyen con el 97% del área basal total y con el 84% de la cobertura total (Tabla 3). Los individuos con DAP entre 1 y 5 cm estuvieron muy frecuentemente ramificados desde la base, con promedios de 1.8 tallos por planta y 2.8 m de altura.

En la Tabla 4 se presentan los cálculos de densidad, cobertura y área basal extrapolados a una hectárea, así como la altura máxima de cada una de las 26 unidades de muestreo. La densidad varió desde 5,200 en la parcela 19, hasta 19,000 ind. ha⁻¹ en la 20. Con un promedio (\pm 1 D.E.) de 10,473 \pm 4,270 ind. ha⁻¹, la densidad presentó un coeficiente de variación de casi 41%. El 56% de la densidad total fue aportada por individuos pertenecientes a 21 especies (todas ellas con una densidad relativa > 1%); entre las especies que más contribuyeron a la densidad de plantas están *Piper* sp01 (7.3%), *Cynometra oaxacana* (6.4%), *Astronium graveolens* (4.1%), *Lonchocarpus* sp03 (3.6%), *Malmea depressa* (3.6%) y *Andira inermis* (3.2%; Apéndice 2).

La cobertura en todas las parcelas excedió ampliamente al 100%. La parcela 25 poseyó la menor cobertura (28,601 m² ha⁻¹). Este mínimo de cobertura coincidió en esta parcela con la menor altura máxima registrada y con el segundo valor más

Tabla 3. Síntesis estructural y de riqueza específica en 26 parcelas (0.26 ha) de muestreo de la vegetación ribereña de Nizanda, Oax.

Variable	Clase diamétrica (DAP en cm)				
	< 1	≥ 1	≥ 5	≥ 10	≥ 20
No. de individuos	1978 (73%)	745 (27%)	310 (11.4%)	176 (6.4%)	103 (3.8%)
No. de tallos	1978 (62%)	1205 (38%)	423 (13%)	234 (7.4%)	116 (3.6%)
Área basal (m ²)	-	18.6 (100%)	18.1 (97.5%)	17.4 (94%)	15.6 (83.8%)
Cobertura (m ²)	1093 (7%)	14686 (93%)	13182 (83.5%)	11734 (74%)	8937 (56.6%)
Altura promedio (m)	0.9	4.9	8.0	10.0	12.6
Total de especies	216 (89%)	109 (45%)	70 (29%)	44 (18%)	26 (11%)

Tabla 4. Datos calculados para la estructura cuantitativa de las 26 unidades de muestreo evaluadas. Los valores subrayados y en negritas indican los valores mínimos y máximos, respectivamente. D.E.= desviación estándar; C.V.= coeficiente de variación.

Parcela	Densidad (ind. ha ⁻¹)	Cobertura (m ² ha ⁻¹)	Área basal (m ² ha ⁻¹)	Altura máxima (m)
1	8000	44141	39	12
2	11500	53641	47	12
3	11700	61168	52	13
4	7400	105227	147	26
5	14500	45188	33	11
6	6900	59919	84	21
7	9500	66413	91	23
8	7700	56792	55	24
9	9300	54185	48	12
10	6200	57160	83	12
11	10800	75396	107	22
12	13800	52491	60	15
13	17500	46501	34	13
14	7900	48639	33	13
15	18300	67513	78	18
16	8800	34091	<u>24</u>	10
17	7900	66961	36	17
18	16700	75355	76	20
19	<u>5200</u>	40781	41	13
20	19000	47892	102	11
21	7000	107591	130	18
22	5900	139910	160	13
23	13100	54683	112	18
24	6100	55066	85	10
25	6100	<u>28601</u>	53	<u>8</u>
26	15500	32593	46	<u>8</u>
Promedio	10473	60688	71	15.1
D.E.	4270	24667	37.1	5.1
C.V. (%)	40.8	40.6	52.0	33.7

pequeño para la densidad de individuos. En contraste, la cobertura máxima calculada de $139,910 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ (1,400%) correspondió a la parcela 22 y coincidió con el máximo de área basal en esta misma parcela. El máximo de cobertura superó al promedio ($60,688 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$) por más de 3.2 veces la desviación estándar. La variación de la cobertura (40.6%) en las diferentes parcelas fue muy semejante a la correspondiente a la densidad. Fueron pocas las especies responsables de la mayor parte de la cobertura. La leguminosa *Andira inermis* aportó el 19.7% de la cobertura total; debajo de ella se encontraron *Astianthus viminalis* (11.1%), *Cynometra oaxacana* (9.5%), *Guazuma ulmifolia* (6.0%) y *Ficus insipida* (5.1%). Estas especies acumularon más del 50% de la cobertura y junto con otras 11 son responsables del 78% de la cobertura total por hectárea (Apéndice 2).

El área basal promedio extrapolada a una hectárea de vegetación ribereña fue de 71 m^2 . Ésta fue la variable con el mayor coeficiente de variación (52%) y el intervalo de valores abarcó desde $24 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ (1.3 D.E. por debajo de la media) en la parcela 16, hasta $160 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ (2.4 D.E. por encima de ella) de la parcela 22. Al igual de lo que ocurrió con otras variables, un pequeño grupo de especies arbóreas fueron responsables de la mayor parte del área basal. Específicamente hubo 13 especies que aportaron el 89% del área basal. Entre éstas destacaron: *Astianthus viminalis* (26.9%), *Andira inermis* (22.9%), *Cynometra oaxacana* (10.3%), *Ficus insipida* (6.5%) y *Enterolobium cyclocarpum* (5.9%; Apéndice 2).

La altura máxima de los individuos en cada unidad de muestreo fue la variable con menor variación (CV= 34%). La mayor de las alturas máximas se registró en la parcela 4 (26 m); la menor fue de 8 m y la comparten las unidades 25 y 26. El promedio de la altura máxima fue de 15.1 m y presentó una desviación estándar de 5.1 m. Las especies de árboles que se encontraron en las partes más altas del dosel de las parcelas de muestreo son *Astianthus viminalis*, *Andira inermis*, *Astronium graveolens*, *Bursera* sp03, *Coccoloba barbadensis*, *Cynometra oaxacana*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Ficus insipida*, *Tabebuia pentaphylla* y *Thouinidium decandrum*.

La Figura 7 muestra la distribución de frecuencias de las variables estructurales junto con la curva normal esperada para cada una de ellas si se tratase

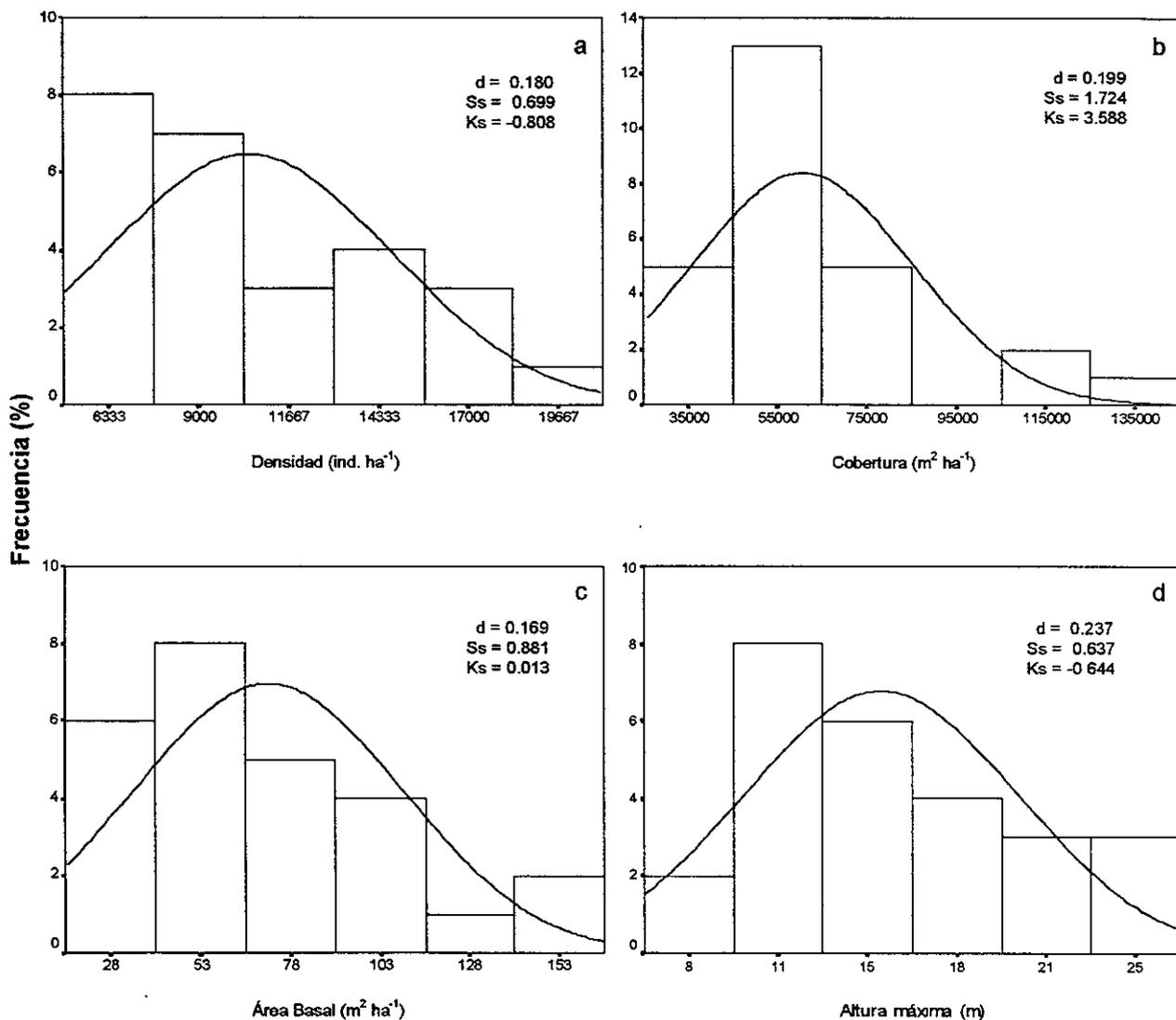


Figura 7. Distribución de frecuencias de las variables estructurales de las 26 unidades de muestreo evaluadas. Como referencia, se muestra la curva normal y los valores del sesgo (Ss) y la kurtosis (Ks); d= estadístico de prueba de Kolmogorov-Smirnov.

de una misma población. Todas las variables presentaron un sesgo hacia la derecha (positivo); el sesgo de la distribución de frecuencias de la altura máxima (Fig. 7d) fue el menor de todos (0.637) mientras que el sesgo de la curva para la cobertura (Fig. 7b) resultó de gran magnitud, resaltando el valor de frecuencia 0 para el intervalo comprendido entre los 80,000 y 100,000 m² ha⁻¹. Las desviaciones de la normalidad solamente fueron significativas, según la prueba de Kolmogorov-Smirnov, para la cobertura (d=0.199, p de Lilliefors <0.01) y la altura máxima (d=0.237, p de Lilliefors <0.01).

La distribución de frecuencias de alturas (Fig. 8) mostró la existencia de una gran cantidad de individuos pequeños: el 51% de los individuos fueron ≤ 1 m de altura; a los 2 m de altura el porcentaje acumulado fue de 74% (1982 ind. de 206 especies) y para la clase de 4 m se acumuló el 89% de los individuos. En el intervalo comprendido de 2 a 4 m se sumaron 397 individuos (15%) de 101 especies. Entre las especies más abundantes (con más de 50 ind ha⁻¹) de este intervalo se encontraron: *Andira inermis*, *Astianthus viminalis*, *Astronium graveolens*, *Croton niveus*, *Cynometra oaxacana*, *Licania arborea*, *Lonchocarpus* sp03, *Malmea depressa*, *Nectandra salicifolia*, *Pilocarpus racemosus*, *Piper* sp01, *Tabernaemontana chrysocarpa* y *Thounidium decandrum*. Por debajo de este intervalo se encontraron además: *Byttneria aculeata*, *Capparis baducca*, *Capraria biflora*, *Commelina rufipes* var. *glabrata*, *Hemiangium excelsum*, *Hiraea reclinata*, *Inga vera*, *Jacquinia macrocarpa*, *Krugiodendron ferreum*, *Panicum parcum*, *Paullinia cururu*, *Plumbago scandens*, *Ricinus communis*, *Rondeletia leucophylla*, *Rourea glabra*, *Stemmadenia obovata* y *Thevetia plumeriaefolia*. Además de las 10 especies que conformaron los individuos más altos de las 26 parcelas, existen 18 especies más que, en conjunto con las mencionadas, alcanzaron alturas ≥ 8 m (la menor de las alturas máximas). Las especies identificadas de este grupo fueron: *Aspidosperma megalocarpum*, *Inga vera*, *Krugiodendron ferreum*, *Licania arborea*, *Lonchocarpus* sp03, *Manilkara* sp., *Nectandra salicifolia*, *Piptadenia obliqua*, *Pterocarpus rohrii*, *Sapium pedicellatum*, *Stemmadenia obovata*, *Thevetia plumeriaefolia* y *Trichilia* sp01. Este grupo de 28 especies estuvo representado por 114 individuos, lo que apenas representa el 4.3%

del total. Por encima de los 4 m de altura y antes de llegar a los 8 m se concentró el 6.4% de los individuos restantes (170).

En la distribución de las frecuencias de diámetros de los tallos se encontró un patrón semejante (Fig. 9). La mayor parte de los tallos pertenecieron a clases de diámetros pequeños. Las primeras tres clases diamétricas (de 0 a 15 cm) englobaron al 87.5% de los tallos, mientras que el 12.5% de los tallos restantes se distribuyeron en 18 clases diamétricas.

En el Apéndice 2 se desglosan las variables estructurales por especie y el cálculo de su importancia relativa según el índice de Curtis y McIntosh. Las 10 especies más importantes en la vegetación ribereña de Nizanda según este índice son (en orden decreciente de VIR): *Andira inermis*, *Cynometra oaxacana*, *Astianthus viminalis*, *Piper* sp01, *Astronium graveolens*, *Thounidium decandrum*, *Lonchocarpus* sp03, *Guazuma ulmifolia*, *Inga vera* y *Malmea depressa*.

4.2 Clasificación y ordenación de las parcelas de muestreo

4.2.1 Clasificación

Las clasificaciones realizadas produjeron 27 dendrogramas que mostraron de manera consistente la formación de al menos dos grupos de parcelas claramente diferentes. La Figura 10 muestra los dendrogramas producidos por el método de Ward con las medidas de disimilitud más comunes para datos de presencia ausencia y el índice de importancia (sin el componente de la frecuencia). Además, en la Figura 11 se observa el dendrograma del análisis Twinspan aplicado a la matriz de datos de abundancia absoluta de las especies. En el Apéndice 3 se pueden ver otros dendrogramas que ejemplifican la semejanza de los resultados obtenidos a pesar de la diversidad de métodos empleados.

Los dos grupos conformados por las clasificaciones se encuentran casi perfectamente definidos salvo por el hecho de que la parcela 21 apareció en uno u otro, dependiendo del tipo de datos empleados para el análisis. Cuando se utilizaron datos de presencia-ausencia, la parcela 21 apareció como miembro del grupo conformado por las seis últimas parcelas (G_1); en contraste, siempre que se utilizaron

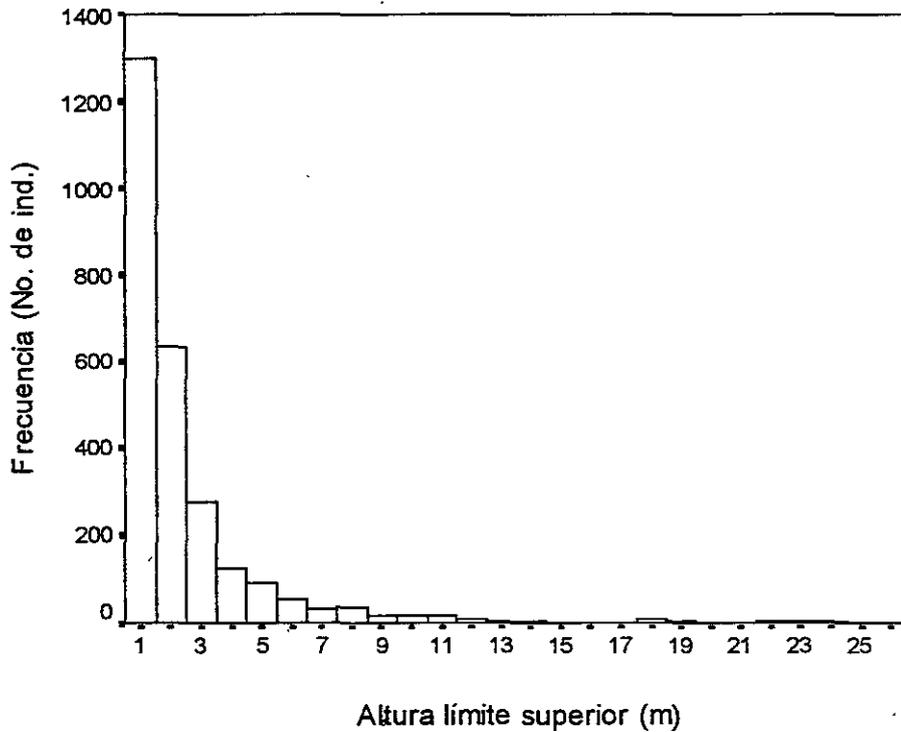


Figura 8. Distribución de las frecuencias de alturas de los individuos con altura ≥ 30 cm presentes en una superficie muestreada de 0.26 ha.

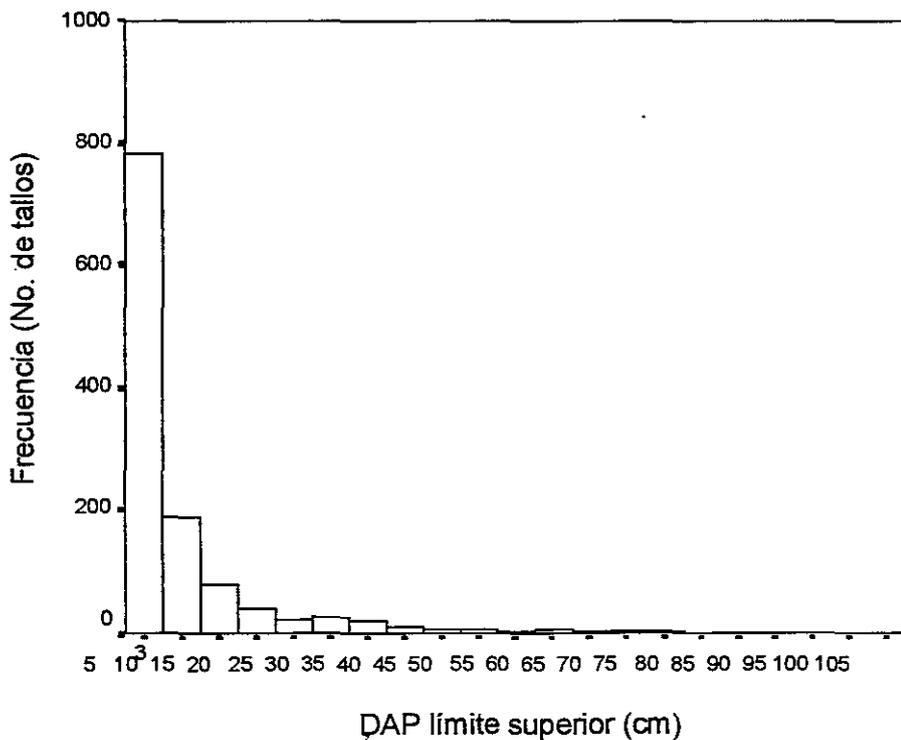


Figura 9. Distribución de las frecuencias de diámetros de los 1205 tallos con DAP ≥ 1 cm presentes en una superficie muestreada de 0.26 ha.

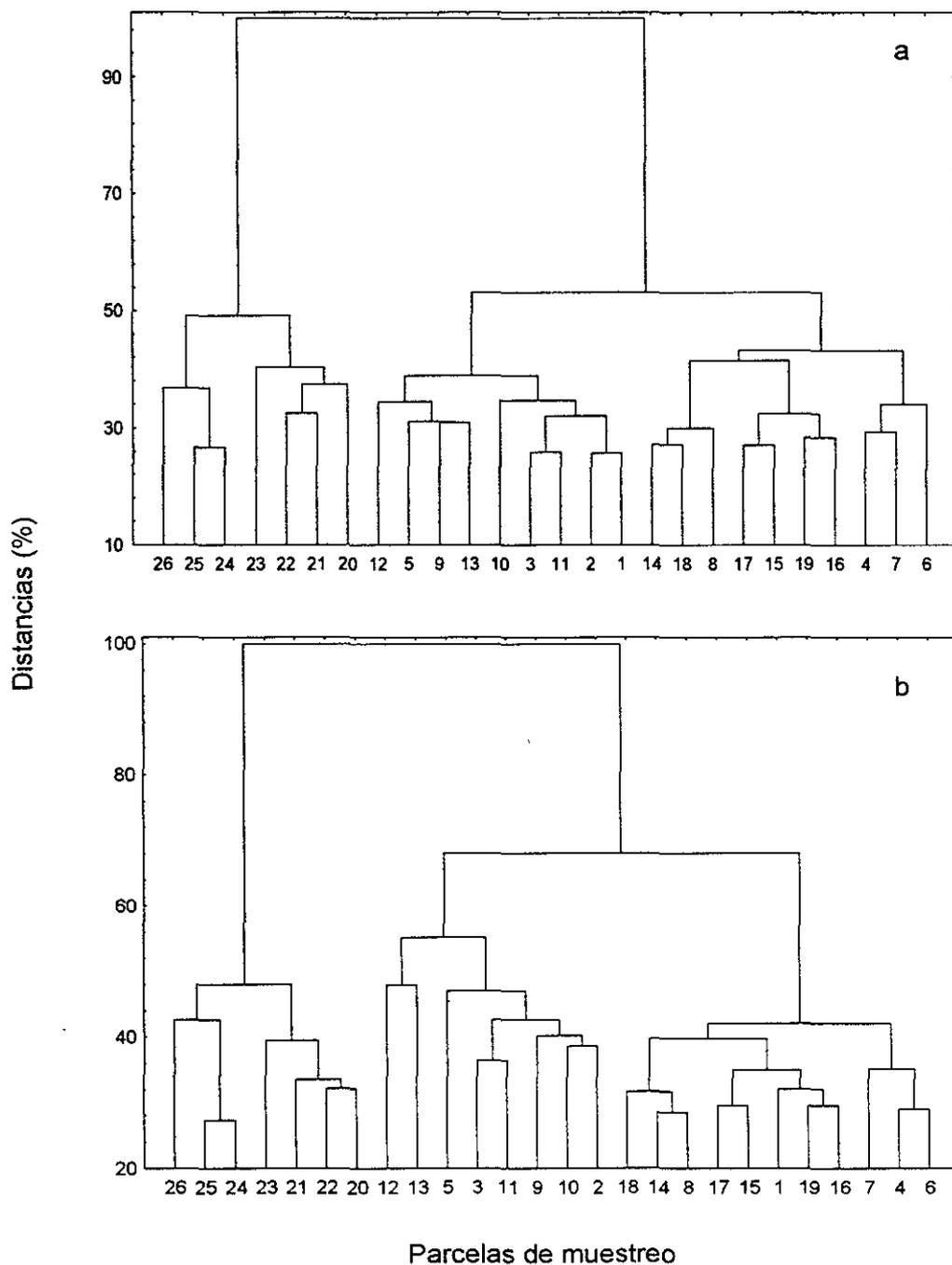


Figura 10. Dendrogramas de clasificación de las parcelas producidos por el método de Ward. La disimilitud entre parcelas se calculó a partir de datos de presencia-ausencia (a y b) y el índice de importancia (c y d), utilizando en las fórmulas el complemento del índice de Jaccard (a), la raíz cuadrada del coeficiente de emparejamiento simple (simple matching coefficient; b), la distancia $1-r$ (c) y la distancia euclidiana (d).

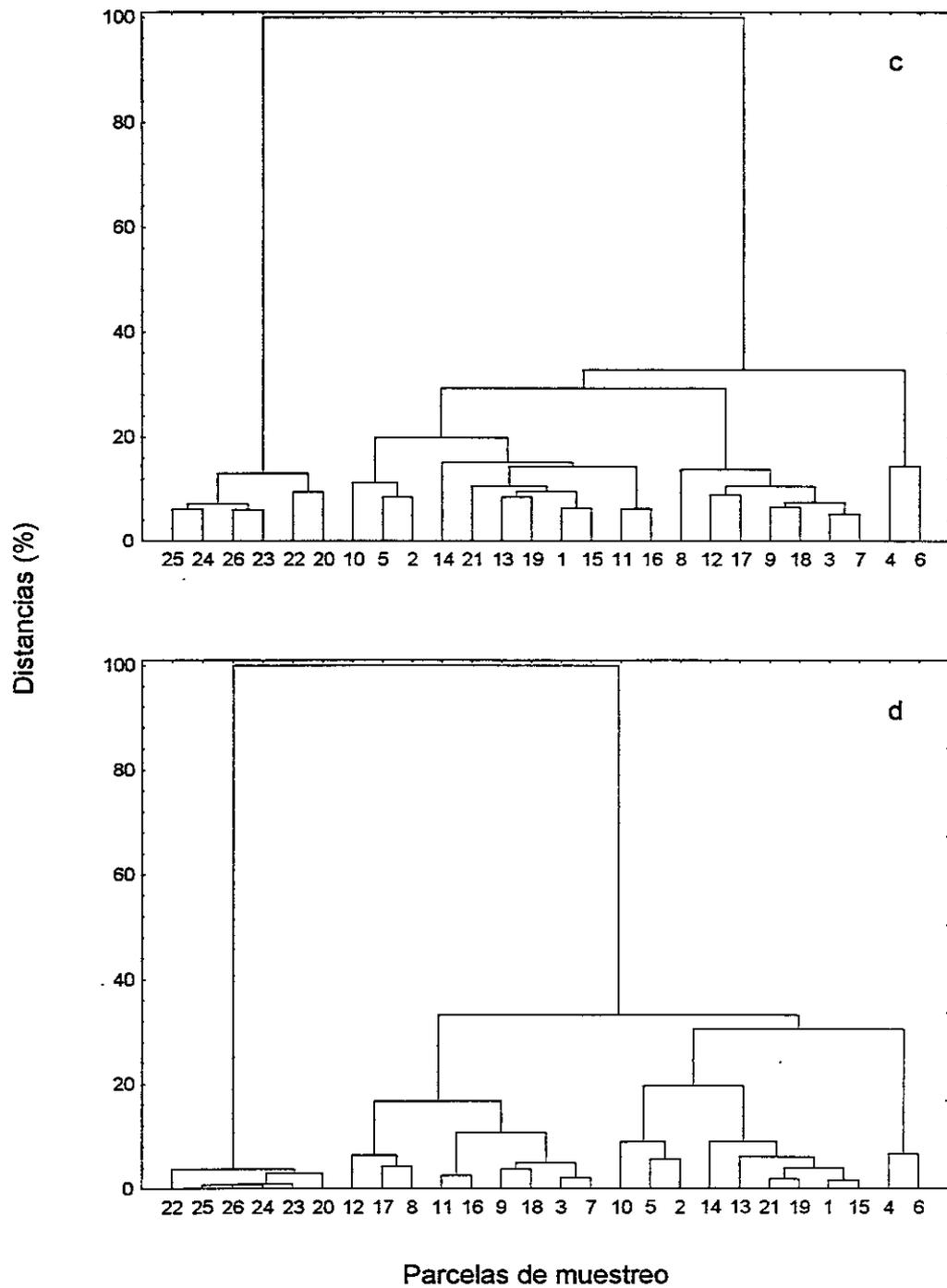


Figura 10. Continúa.

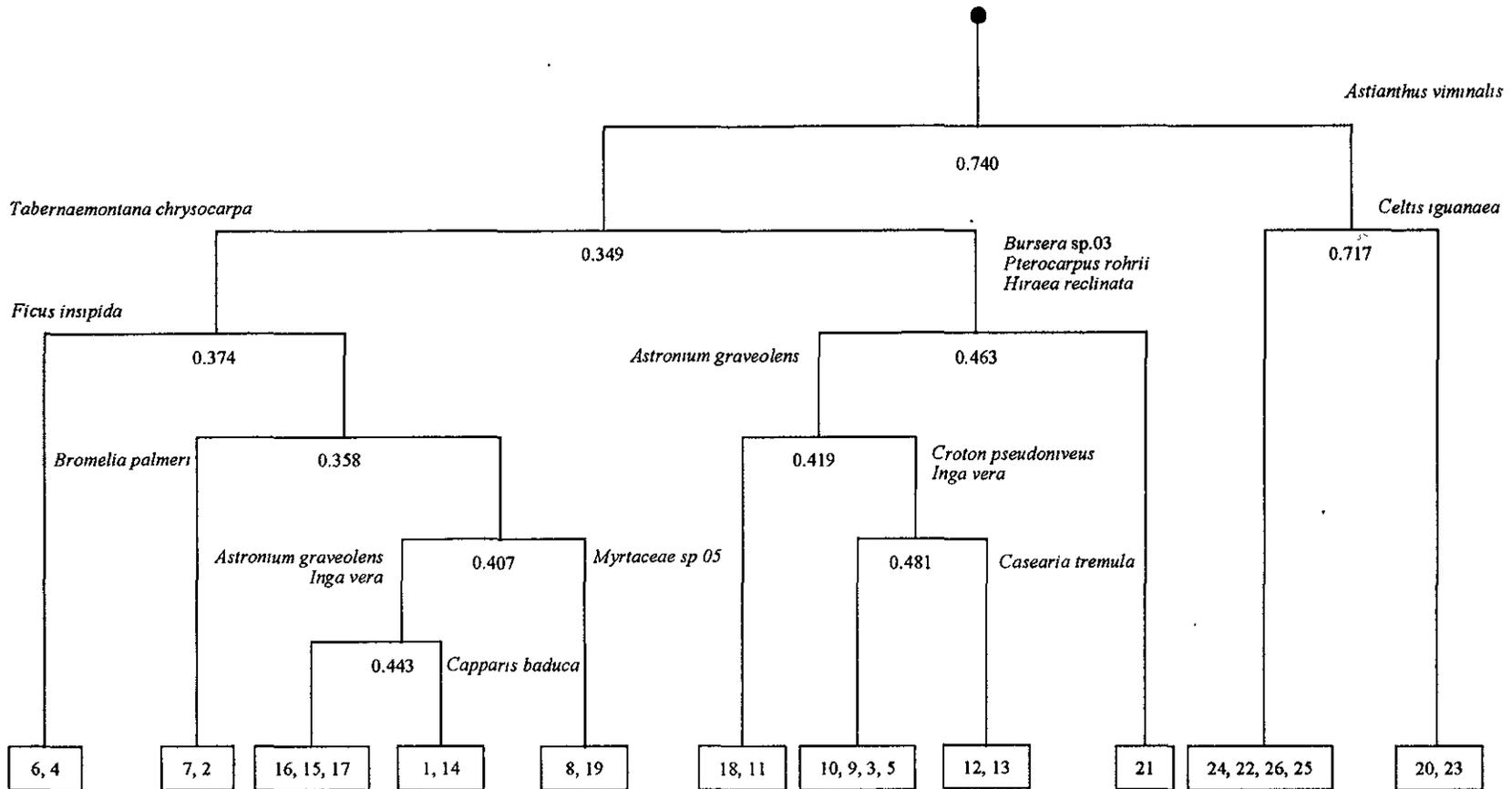


Figura 11. Dendrograma construido a partir de la aplicación del análisis Twinspan a la matriz de densidad de especies para las 26 parcelas de muestreo. Debajo de cada nivel de división (líneas horizontales) se muestra el valor propio (eigenvalue) de la ordenación primaria; se muestran a su vez las especies indicadoras de los grupos formados en cada dicotomía.

datos cuantitativos esta parcela formó parte de las 19 parcelas restantes (G_2 ; Figs. 10 y 11, Apéndice 3).

Dos de los dendrogramas que distinguen estos grupos indicaron una distancia relativa entre ellos del 96% y el resto (excepto Twinspan que carece de esta medida) una distancia del 100%. El análisis Twinspan realizó la separación partiendo de una ordenación primaria con un valor propio (eigenvalue) de 0.74; entre las especies preferenciales del grupo G_1 se encuentran *Astianthus viminalis*, *Plumbago scandens*, *Panicum parcum*, *Ricinus communis*, *Byttneria aculeata*, *Celtis iguanaea*, *Senna atomaria*, *Capraria biflora*, *Commelina rufipes* y *Crateva tapia*; entre las del grupo G_2 se encuentran *Andira inermis*, *Cynometra oaxacana*, *Astronium graveolens*, *Inga vera*, *Malmea depressa*, *Tabebuia pentaphylla*, *Jacquinia macrocarpa*, *Coccoloba barbadensis*, *Nectandra salicifolia* y *Acacia* aff. *hindsii*. Como especies no preferenciales aparecen *Bursera* sp03, *Casearia nitida*, *Lasiacis grisebachii* var *grisebachii* y *Thounidium decandrum*. La especie *Astianthus viminalis* es la que tiene el carácter de especie indicadora en la división de estos dos grupos.

Aunque en la Fig. 10 a,b pueden observarse tres grupos con una diferencia entre ellos de al menos 52%, en el resto de los dendrogramas de la misma figura a este mismo nivel se observan solamente los grupos antes mencionados (G_1 y G_2) que se forman con una diferencia interna no mayor al 37%. Por debajo del nivel de diferencia del 57% en la Figura 10b se aprecian dos grupos dentro de G_2 , uno formado por las parcelas 2, 3, 5, 9, 10, 11, 12 y 13 ($G_{2,1}$), y otro por las parcelas 1, 4, 6, 7, 8, 14, 15, 16, 17, 18, 19 ($G_{2,2}$). Salvo por la ubicación de la parcela 1, estos subgrupos son iguales a los dos de G_2 en la Figura 10a, con respecto a las parcelas que los componen. También son muy semejantes a los que formó el análisis Twinspan, salvo por el intercambio entre ellos de las parcelas 2 y 18 (ésta última la reconoce el programa como indeterminada) y la inclusión de la parcela 21 en el primero (Fig. 11); el valor propio de la ordenación primaria de esta dicotomía es tan sólo de 0.349.

En el G_1 de la figura 10a, con una distancia menor al 50%, también se distinguen dos subgrupos, uno formado por las parcelas 24, 25 y 26 ($G_{1,1}$) y otro por las parcelas 20, 21, 22 y 23 ($G_{1,2}$). Sin excepción, estos subgrupos están formados

por las mismas parcelas que conforman a los del G_1 en la Figura 10b, por debajo del 48% de disimilitud. El análisis Twinspan también distingue dos subgrupos dentro del G_1 , aunque ubica a la parcela 22 en el primer grupo mencionado arriba y excluye a la parcela 21 que, como ya se dijo, forma parte del G_2 cuando se utilizan datos cuantitativos. El valor propio de la ordenación primaria de esta dicotomía es 0.717 (Fig. 11).

A diferencia de lo que sucede en los dendrogramas producidos con datos florísticos, el grupo G_2 de las Figuras 10c,d (formado en ambos casos con una diferencia no mayor al 32%) posee subgrupos conformados por distintas parcelas dependiendo de la medida de distancia empleada. Aun así, por debajo del 30% de disimilitud se encuentran algunas coincidencias: las parcelas 4 y 6 aparecen formando un grupo distinto, aunque muy pequeño, y se forman otros dos grupos que se parecen entre dendrogramas, salvo por las parcelas 11 y 16 que se intercambian entre ellos. Sin incluir estas parcelas, los grupos contienen a las parcelas 3, 7, 8, 9, 12, 17, 18 ($G_{2,3}$), y 1, 2, 5, 10, 13, 14, 15, 19, y 21 ($G_{2,4}$).

En la Figura 10a se observa también que el eslabonamiento de las parcelas del grupo G_1 ocurre entre las que son adyacentes en el área de estudio; en la Figura 10b sucede algo semejante, excepto que las parcelas 20 y 22 se juntan antes de unirse con la parcela 21 que se encuentra en medio de ambas en el área de estudio (ver Fig. 2).

4.2.2 Ordenación

Los diagramas de ordenación de las parcelas según los métodos de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS por sus siglas en inglés) y análisis de correspondencia sin tendencia (DCA también por sus siglas en inglés) se muestran en las Figuras 12 y 13, respectivamente.

Independientemente de las diferencias en la ubicación particular de cada parcela en los espacios de ordenación, los diagramas mostraron, al igual que en la clasificación, una separación clara entre las parcelas 20, 22, 23, 24, 25 y 26 y el resto de ellas (G_1 y G_2 en la clasificación). Esta separación espacial y la formación de nubes de puntos resultó más marcada cuando se utilizó el índice de importancia

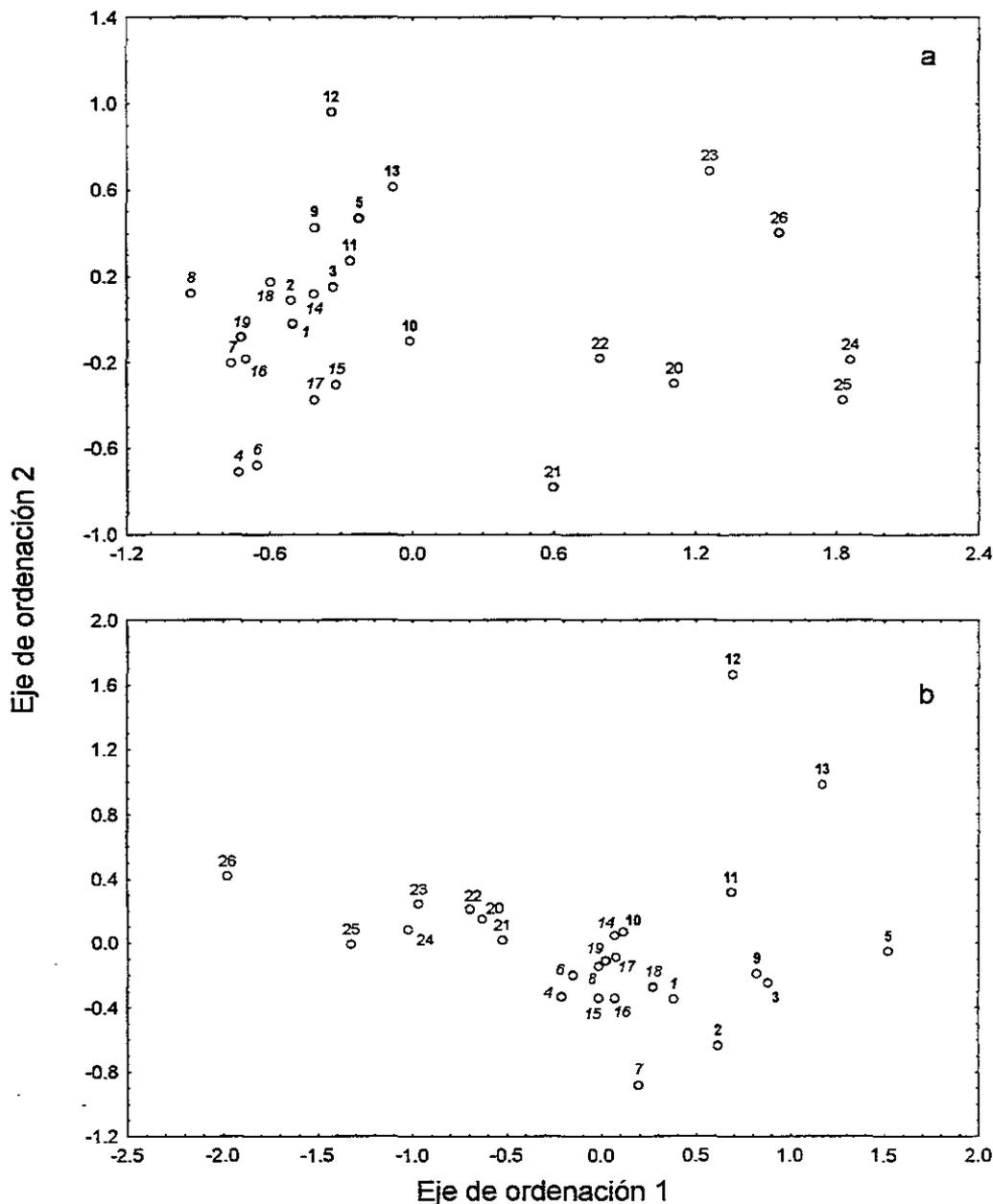


Figura 12. Diagramas de ordenación de las parcelas producidos por el Escalamiento Multidimensional no Paramétrico (NMDS) aplicado a las matrices de: índice de Sørensen (a), raíz cuadrada del coeficiente de emparejamiento simple (simple matching coefficient; b), distancia euclidiana (c) y $1-r$ (d) para el índice de importancia. Las parcelas en negritas y cursivas corresponden a los subgrupos $G_{2,1}$ y $G_{2,2}$, respectivamente. La parcela 1, que se intercambia entre ellos, aparece marcada en ambos caracteres. El resto, salvo la parcela 21, corresponden a G_1 . Los valores de estrés (stress) fluctúan entre 0.071 y 0.089, y los de enajenación (alienation) entre 0.08 y 0.1. Los valores más bajos pertenecen al diagrama c, seguido del d.

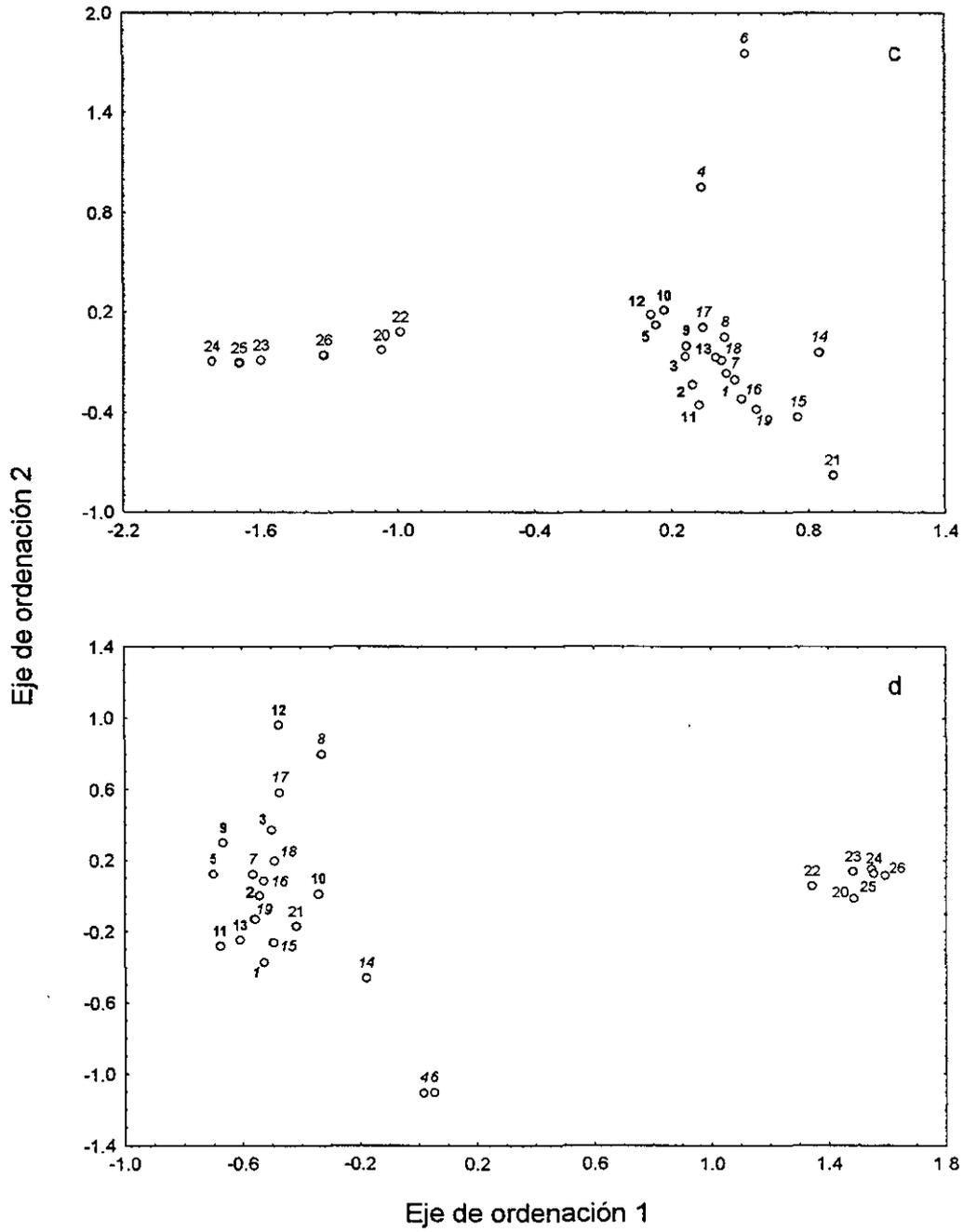


Figura 12. Continúa.

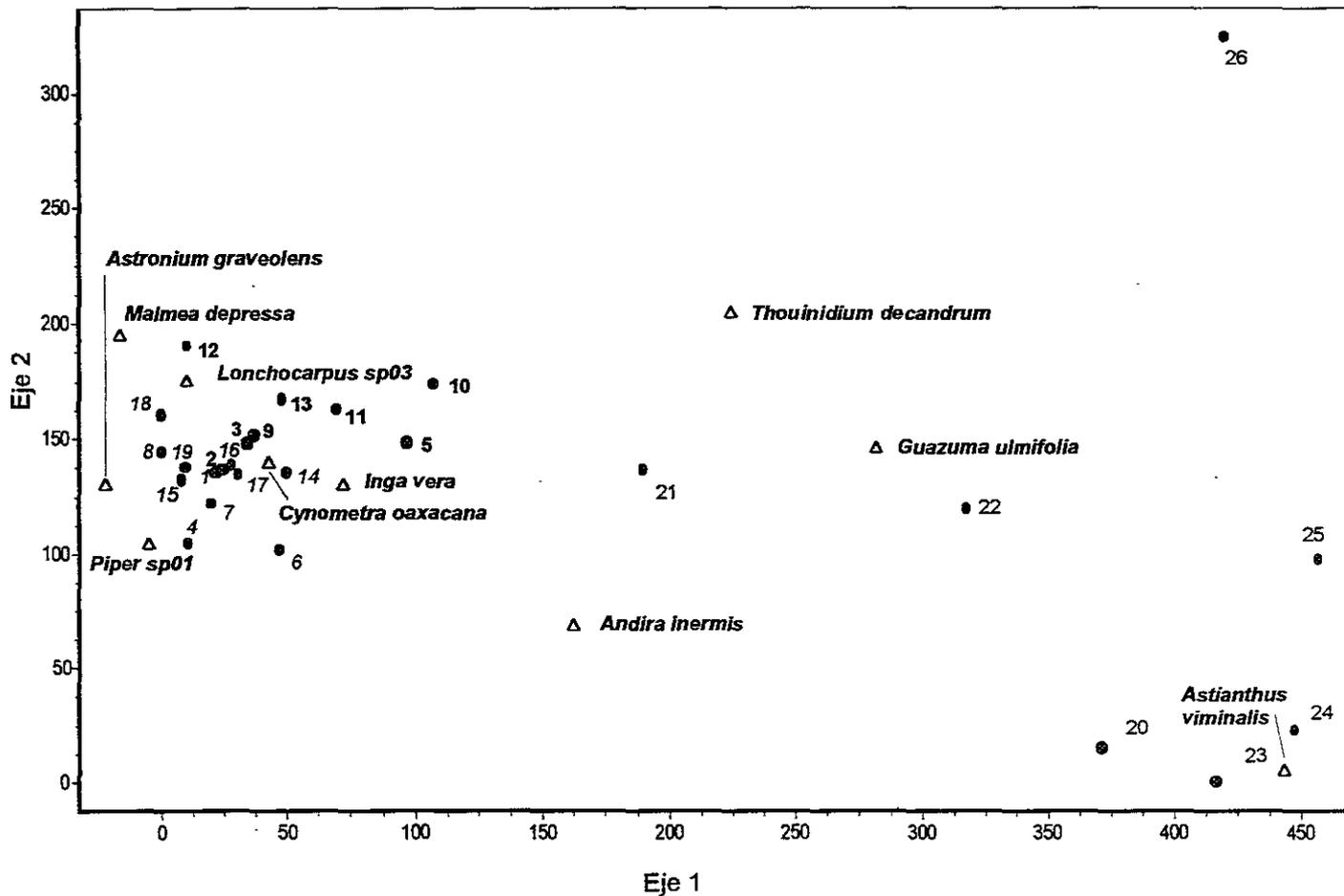


Figura 13. Diagrama de ordenación producido por el programa DECORANA de Hill (1979a) aplicado a la matriz de densidad de especies de las 26 parcelas de muestreo. Se muestran tanto las parcelas (puntos) como las especies más importantes (triángulos) según su VIR. Las parcelas etiquetadas con negritas y cursivas corresponden a los subgrupos $G_{2,1}$ y $G_{2,2}$, respectivamente, que conforman al grupo G_2 de la clasificación. El resto, salvo la parcela 21, corresponden al grupo G_1 . La escala está estandarizada a la desviación estándar multiplicada por 100, de tal forma que $100 = 1$ D.E. Los valores propios (eigenvalues) del eje 1 y el eje 2 son 0.85 y 0.45, respectivamente.

(Figs. 12c,d) que cuando se utilizaron solamente la densidad (Fig. 13) o los datos de presencia-ausencia (Figs. 12a,b).

El comportamiento en la ubicación de la parcela 21 fue semejante al mostrado por ella en el análisis de clasificación: cuando se utilizaron datos cualitativos, se ubicó cerca de la nube de parcelas del grupo G_1 (Figs. 12a,b), pero cuando se utilizaron datos cuantitativos se ubicó del lado de la nube del grupo G_2 (Figs. 12c,d y 13). En el diagrama de ordenación de la Figura 13 realizado con datos de densidad, aunque esta parcela se encontró más cercana a la nube del grupo G_2 , no estuvo tan cerca como en los otros diagramas producidos con datos cuantitativos.

Al considerar la ubicación de las parcelas en relación con cada uno de los ejes de ordenación se observó, en todos los diagramas, que la separación de estos grupos (G_1 y G_2) es clara con respecto al primer eje de la ordenación, no así con respecto al segundo eje. El segundo eje fundamentalmente mostró, excepto en las Figura 12c,d y de manera menos clara que el primer eje, la separación de las parcelas que conforman los subgrupos $G_{2,1}$ y $G_{2,2}$ en los dendrogramas de clasificación producidos con datos de presencia-ausencia (Figs. 12a,b y 13). En la Figura 12b,c se observó cierta separación de estos subgrupos en el primer eje.

Con respecto a los subgrupos $G_{2,3}$ y $G_{2,4}$ producidos por las clasificaciones de las Figuras 10c,d, se observó su separación en el segundo eje de la ordenación de los diagramas producidos con la distancia 1-r para el índice de importancia (Fig. 14a,b). El segundo eje de las Figuras 12a y 13 produjo también una separación de las parcelas del grupo G_1 aunque no es consistente ni entre diagramas de ordenación ni entre los subgrupos del G_1 mencionados en el análisis de clasificación.

En contraste con estas separaciones del G_1 , en los otros casos, la ordenación generó nubes de puntos relativamente más compactas (Figs. 12b,c,d). En todos los diagramas de ordenación, las parcelas 4 y 6, que se identificaron como un subgrupo pequeño del G_2 en la Figura 10c,d, aparecieron siempre cercanas entre sí y en los extremos de la nube de puntos del G_2 , o relativamente alejadas (Figs. 12c,d).

Entre los resultados producidos por el programa DECORANA, se observó que las especies *Guazuma ulmifolia* y *Astianthus viminalis* se encuentran ubicadas más cerca de las parcelas del grupo G_1 , que de las parcelas del grupo G_2 ; *Thouinidium*

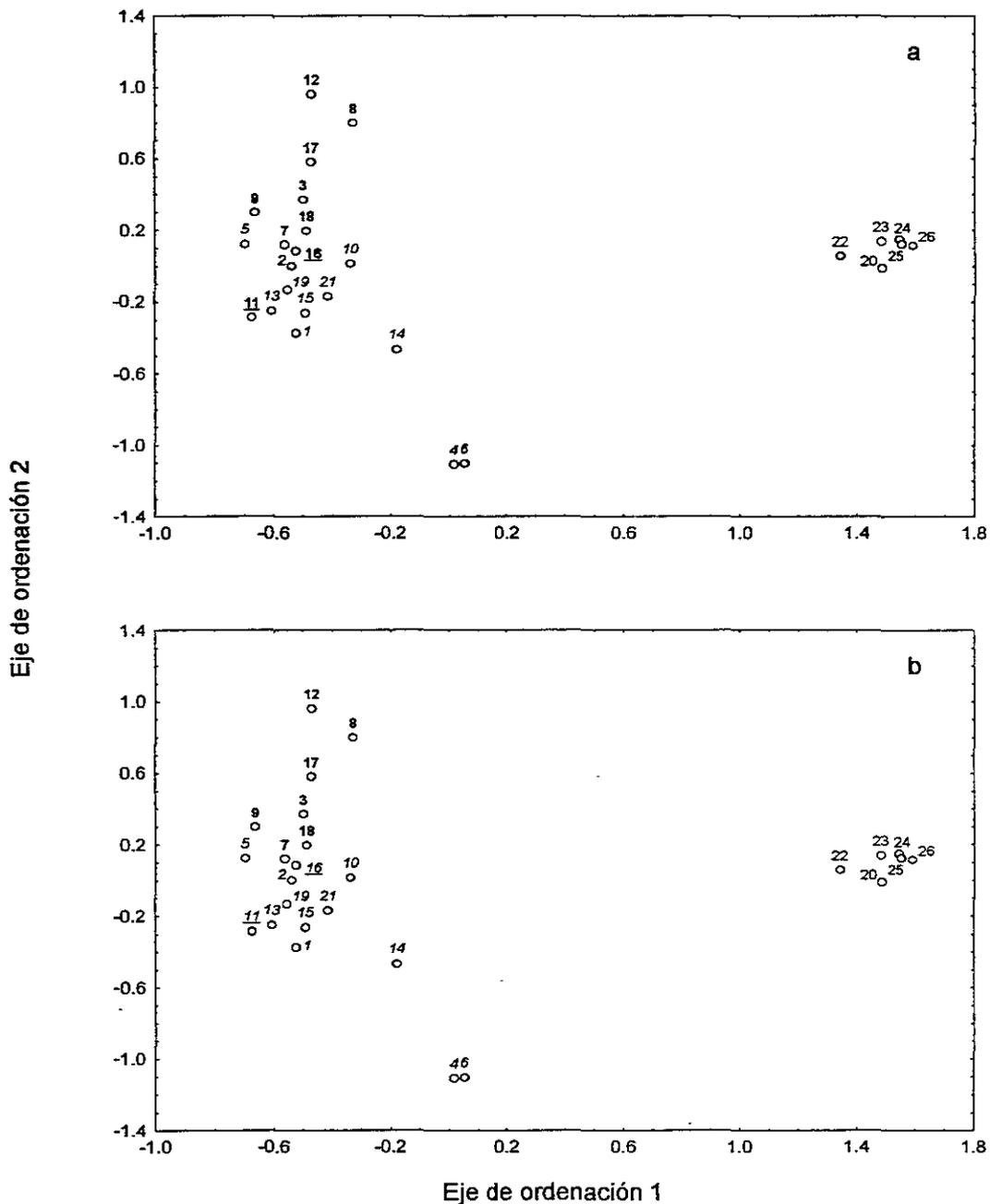


Figura 14. Diagramas de ordenación de la Figura 12 d (producidos con la distancia 1-r para los valores del índice de importancia) en donde se marcan a los subgrupos $G_{2,3}$ y $G_{2,4}$ de la clasificación en negritas y cursivas, respectivamente. Las parcelas 11 y 16 aparecen subrayadas para indicar su flotación en uno u otro grupo. a) Incorpora a las parcelas 11 y 16 en el subgrupo $G_{2,3}$; b) incorpora a las parcelas 11 y 16 en el subgrupo $G_{2,4}$.

decandrum quedó ubicada casi al centro del espacio de ordenación, al igual que *Andira inermis*, mientras que *Astronium graveolens*, *Cynometra oaxacana*, *Inga vera*, *Lonchocarpus* sp03, *Malmea depressa* y *Piper* sp01 aparecieron dentro de la nube de puntos de las parcelas del grupo G₂. Esta ubicación guarda relación con los resultados del análisis Twinspan: *Astianthus viminalis*, que apareció cercana a las parcelas del grupo G₁, es la especie indicadora de este grupo y una de las especies preferenciales. De igual forma, *Astronium graveolens*, *Cynometra oaxacana*, *Inga vera* y *Malmea depressa* son indicadoras del grupo G₂ y *Thounidium decandrum*, que apareció en medio del espacio, es una de las especies marcadas como no preferenciales por el análisis TWINSPAN.

El diagrama del análisis de DECORANA también reveló que los grupos G₁ y G₂ comparten pocas especies, ya que la máxima distancia entre las parcelas de los grupos G₁ y G₂ es de más de 4 D.E., y para la mayoría de ellas es de hasta 3.5 D.E.

En el Apéndice 4 pueden observarse otros diagramas de ordenación producidos con diversos métodos, coeficientes de comunidad y tipos de datos que confirman las observaciones generalizadas para todos los diagramas.

En la Tabla 5 se presentan los resultados de la correlación lineal realizada entre los ejes de las ordenaciones y las variables ambientales evaluadas en el muestreo. Sólo la altitud mostró una correlación significativa y constante con el eje 1 de los diferentes diagramas de ordenación. Aunque el segundo eje también mostró algunas correlaciones significativas, el único patrón considerable fue el de la pendiente que tuvo una correlación significativa en tres de las cinco ordenaciones.

4.3 Descripción y comparación de los grupos del análisis multivariado

En la Tabla 6 se presentan los valores de diversidad de los grupos G₁ y G₂. El total de especies en estos grupos fue de 105 y 214, respectivamente (las especies presentes en cada grupo pueden consultarse en el Apéndice 1) y aunque la riqueza específica del grupo G₁ fue doblada por la del grupo G₂ en todos los casos considerados (S_{tot} , S_{30} y S_{50}), sólo se encontraron diferencias significativas para S_{50} (66 especies en G₁ y 160 en G₂; t 2 colas= 2.95, $p=0.01$). Los valores de

Tabla 5. Correlación lineal entre las variables evaluadas en el muestreo y los ejes de ordenación de los diagramas de las Figuras 11 y 12. Las correlaciones marcadas en negritas son significativas con $p < 0.05$. Las letras entre paréntesis indican el diagrama en la figura 12 al que pertenecen los ejes correlacionados. Pdr.= pedregosidad; Pnd.= pendiente; O.P.= orientación de la parcela.

Variable	<u>DECORANA</u>		<u>NMDS (a)</u>		<u>NMDS (b)</u>		<u>NMDS (c)</u>		<u>NMDS (d)</u>	
	Eje 1	Eje 2	Eje 1	Eje 2	Eje 1	Eje 2	Eje 1	Eje 2	Eje 1	Eje 2
Altitud	-0.78	0.14	-0.80	0.02	0.75	-0.32	0.67	0.36	-0.73	-0.19
Pdr.	-0.31	0.09	-0.31	0.17	0.37	0.01	0.21	0.29	-0.32	0.08
Pnd.	-0.53	0.37	-0.46	0.57	0.63	0.45	0.39	-0.07	-0.57	0.44
O.P.	-0.08	-0.17	-0.11	0.49	0.35	0.43	-0.05	0.03	-0.08	0.32

equitatividad, Shannon-Wiener e inverso de Simpson para G_2 también fueron superiores a los de G_1 . Por el contrario, la dominancia, según el índice de Berger-Parker, fue inferior (Tabla 6). Se observó a su vez que los coeficientes de variación en el G_2 se redujeron, salvo para la dominancia, con respecto a los calculados para toda la vegetación ribereña.

En la Figura 15 se presentan los espectros biológicos de las formas de crecimiento de las especies en ambos grupos. Estos presentan diferencias significativas entre grupos ($\chi^2=31.57$, $p<0.001$). Las diferencias más notorias corresponden a las especies herbáceas y arbóreas: las hierbas representan un porcentaje del total aproximadamente 3.5 veces mayor en el G_1 que en el G_2 , mientras que los árboles son un poco menos que el doble en el G_2 .

En la Tabla 7 se presentan los cálculos de la estructura cuantitativa de los dos grupos. Existió una gran semejanza entre la densidad y la cobertura y, aunque el área basal total del grupo G_1 es 1/3 mayor que la del grupo G_2 (92.8 y 61.5 m² ha⁻¹, respectivamente), ninguna de estas tres características difirió significativamente entre grupos. En cambio, la altura máxima, con valores promedio de 11.3 y 16.1 para G_1 y G_2 , sí mostró diferencias significativas (Mann-Whitney U=22.5, $p=0.03$). Al igual que los coeficientes de variación de las variables florísticas, también para las estructurales G_2 presentó una reducción de valores de estos coeficientes con respecto a los calculados para toda la comunidad, indicado que es un grupo más homogéneo.

Tomando en cuenta los valores estructurales de las especies se observó que en el grupo G_1 , poco más del 75% de la cobertura correspondió a tan sólo tres especies y que una de ellas, *Astianthus viminalis*, aportó cerca del 50% (Fig. 16). En el caso del área basal, la dominancia fue aún más notoria, ya que esta especie aportó alrededor del 90% del total. En el grupo G_2 se presentó mayor equitatividad en la contribución de las especies a estas variables, ya que las diez primeras según su valor de importancia relativa (VIR) suman solamente el 63% de la cobertura (Fig. 16) y el 67% del área basal. Es notable que en el grupo G_1 se ubican, principalmente debido a su abundancia, cinco especies herbáceas dentro de las diez más importantes: Malvaceae sp10, *Plumbago scandens*, *Panicum parcum*, *Ricinus*

Tabla 6. Valores de la riqueza específica y de los índices de diversidad calculados para los grupos G1 y G2 de la clasificación. Se muestra el promedio por parcela junto con la desviación estándar (D.E.) y el coeficiente de variación (C.V.). Los totales corresponden al cálculo para todas las parcelas de cada grupo. Los nombres de las variables corresponden a los de la Tabla 2.

	S total		S ₃₀		S ₅₀		d		1/D		H'		E	
	G ₁	G ₂	G ₁	G ₂	G ₁	G ₂	G ₁	G ₂	G ₁	G ₂	G ₁	G ₂	G ₁	G ₂
Promedio	31	40	24	35	20	31	0.33	0.21	8.47	17.6	1.01	1.3	0.32	0.37
D.E.	9	15	11	13	8	11	0.13	0.11	6.28	11.5	0.27	0.2	0.05	0.03
C.V (%)	28	37	44	38	39	34	38.4	53.8	74.1	65.5	26.3	17	14.1	8.68
Total	105	214	90	182	66	160	0.14	0.10	16.9	31.2	1.48	1.8	0.33	0.34

Tabla 7. Datos calculados para la estructura cuantitativa de los grupos G1 y G2 de la clasificación. El total de la densidad, la cobertura y el área basal están referidos a 1 ha. D.E. y C.V. son la desviación estándar y el coeficiente de variación, respectivamente.

	Densidad (ind. 100m ⁻²)		Cobertura (m ² 100m ⁻²)		Área basal (m ² 100m ⁻²)		Altura máxima (m 100m ⁻²)	
	G ₁	G ₂	G ₁	G ₂	G ₁	G ₂	G ₁	G ₂
Promedio	109	105	597.9	585.0	0.93	0.62	11.3	16.1
D.E.	57	39	407.9	159.7	0.42	0.31	3.8	5.1
C.V (%)	52.1	37.5	68.2	27.3	45.3	50.8	33.3	31.4
Total (ha ⁻¹)	10950	10505	59791	58503	92.8	61.5	18.0	26

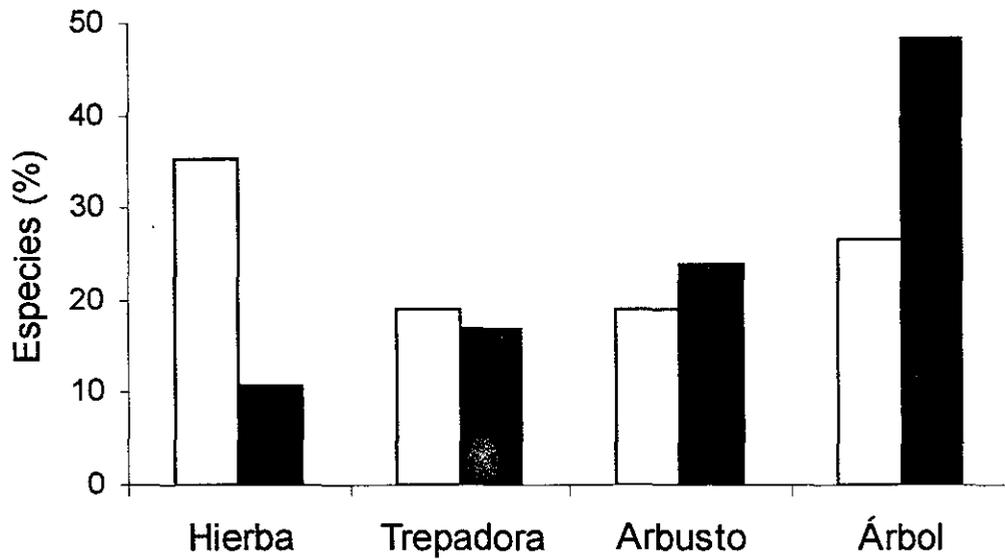


Figura 15. Espectro biológico de las formas de crecimiento de las especies de los grupos G₁ (blanco) y G₂ (negro). Las trepadoras incluyen tanto especies herbáceas como leñosas.

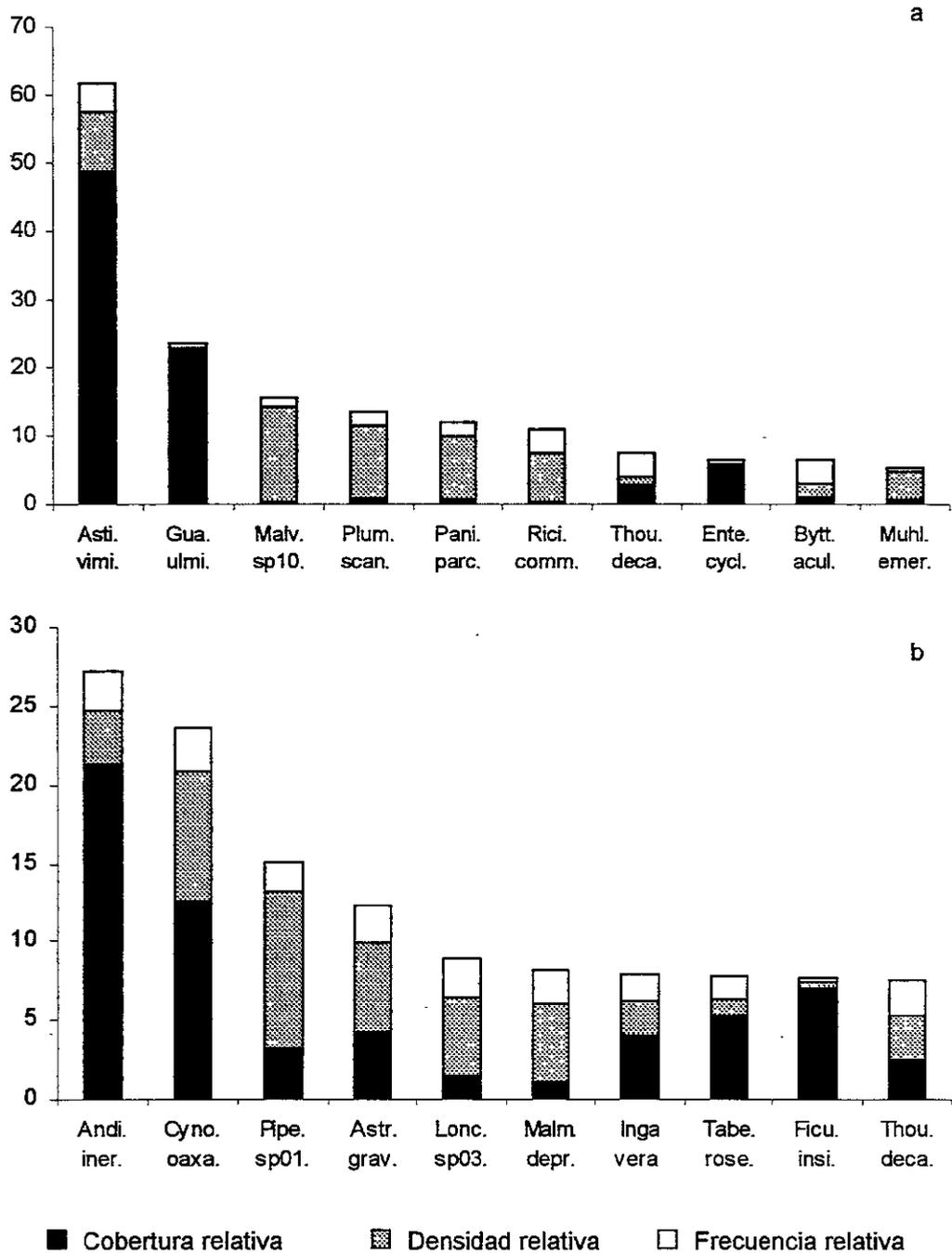


Figura 16. Valor de importancia relativa según el índice de Curtis y McIntosh (VIR) de las 10 primeras especies, según el propio índice, en los grupos G₁ (a) y G₂ (b). Los nombres se abrevian empleando las primeras cuatro letras del género y el epíteto específico; los nombres completos pueden consultarse en el Apéndice 1.

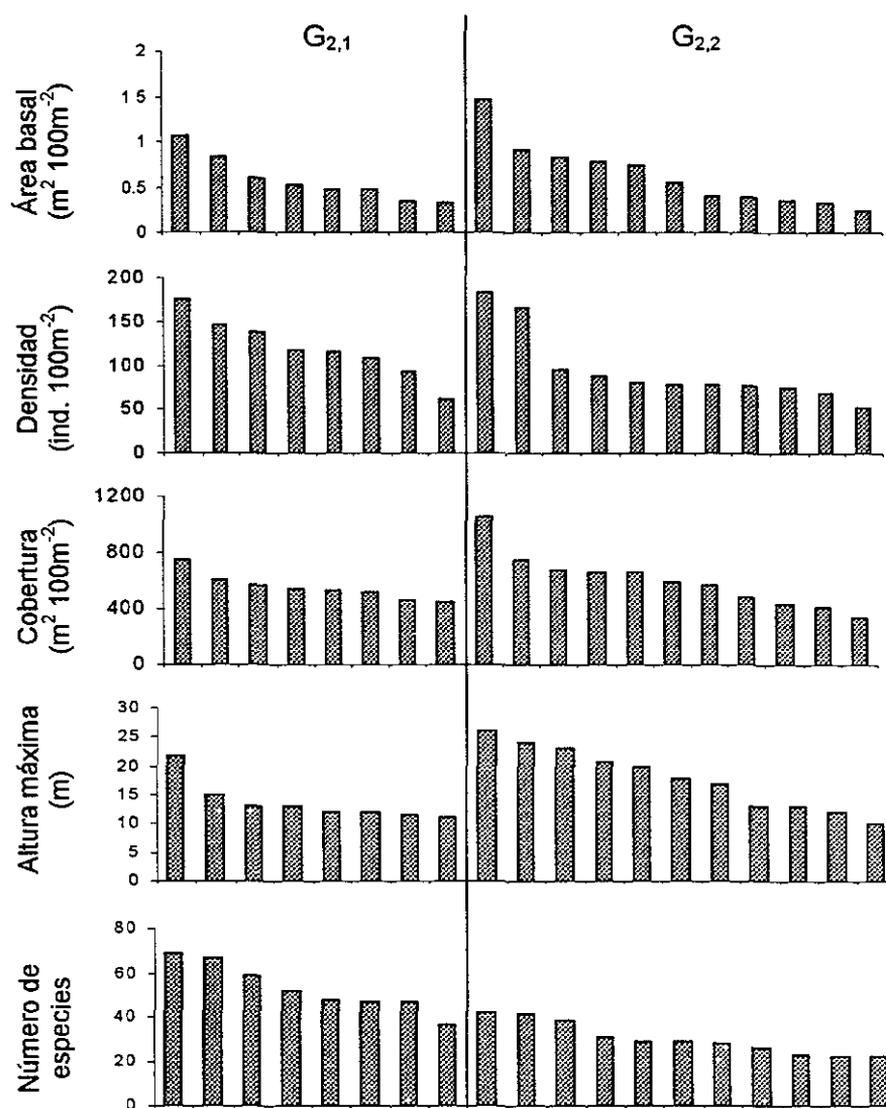


Figura 17. Variables vegetacionales de las parcelas (barras) de los subgrupos G_{2,1} y G_{2,2} de la clasificación. El acomodo en cada grupo sigue un orden de magnitud descendente.

communis y *Muhlenbergia emerseleyi*, mientras que en el G₂ sólo una de las especies dentro de las diez primeras no es arbórea (*Piper* sp01). *Thounidium decandrum* es la única especie que comparten los grupos dentro de estas diez especies.

Con respecto a las características de la vegetación de los subgrupos G_{2,1} y G_{2,2} (Fig. 17), distinguidos en la clasificación con bases florísticas y separados en el espacio de varias de las ordenaciones producidas, se observó que la densidad, la altura máxima y el número de especies (Fig. 17b,d,e, respectivamente) presentaban las mayores diferencias entre las parcelas de uno y otro subgrupo. No obstante, sólo el número de especies mostró una diferencia significativa entre las parcelas de ambos grupos (Mann-Whitney U=3.0, $p < 0.01$).

CAPÍTULO V

DISCUSIÓN

Como se mencionó en la introducción de este trabajo y se ha constatado a través de la investigación realizada, la definición y denominación de las comunidades ribereñas en México es inconsistente y confusa, lo que probablemente ha producido, amén de las razones expuestas por Rzedowski (1981, 1994), que su estudio particular sea limitado y esté relegado a un segundo término cuando se realizan trabajos sobre la vegetación de una región. En numerosos casos, estas comunidades han sido tratadas como otros tipos de vegetación que no reflejan las características asociadas al entorno hidrológico, las cuales hacen de ellas un tipo vegetacional ampliamente reconocido en el mundo como un sistema distinto a otros ajenos al ambiente ribereño, sin importar la dimensión de éste (Naiman *et al.*, 1993).

A pesar de que las comunidades ribereñas objeto de este estudio habían sido reconocidas con anterioridad, con base en atributos fisonómicos y fenológicos, como bosque de galería (término típicamente empleado para comunidades dominadas por freatofitas), selva mediana subcaducifolia y subperennifolia (Meave y Pérez-García, 2000; Pérez-García *et al.*, enviado), y que este estudio carece de una descripción funcional que permita definir a este tipo de vegetación integrando todos los elementos distintivos detallados en la introducción, el enfoque de esta investigación se basa en el reconocimiento de una comunidad cuyas características guardan estrecha relación con el ambiente ribereño por heterogéneo que parezca en sus propiedades.

A este respecto, los resultados no sólo permitieron caracterizar las comunidades estudiadas y su variación, sino que permitieron identificar rasgos comúnmente discutidos en la literatura sobre la vegetación ribereña y que son interpretables a partir de las particularidades del entorno ribereño. Por esta razón, se pueden reconocer en conjunto como vegetación ribereña, caracterizada de manera preliminar por los siguientes atributos: 1) las comunidades estudiadas presentan la forma lineal característica de esta vegetación; 2) el número de especies promedio por parcela es uno de los más altos registrados entre las muestras con la misma

superficie en las otras comunidades de la región; y 3) el área basal y la cobertura son particularmente grandes.

En términos de su composición, se puede resaltar que la vegetación estudiada posee elementos típicos de las riberas de ríos. Por ejemplo, Rzedowski (1981) menciona que las especies dominantes más características de los bosques de galería pertenecen a varios de los géneros encontrados, e.g.: *Astianthus*, *Celtis*, *Coccoloba*, *Enterolobium*, *Ficus*, *Guazuma*, *Inga*, *Lonchocarpus*, *Tabebuia*, *Acacia*, *Aeschynomene*, *Augusta*, *Mimosa*, *Piper* y *Solanum*. Las características florísticas y estructurales se discutirán y puntualizarán a lo largo del presente capítulo, contextualizándose dentro y fuera de la zona de estudio.

5.1. Composición florística y diversidad

Entre los elementos de estas comunidades no resulta sorprendente encontrar a varias de las especies dominantes o características de la vegetación circundante, ya sea de la selva baja de esquistos (*Lonchocarpus emarginatus*, *Coccoloba liebmannii*, *Jacquinia macrocarpa*, *Poeppigia procera*), de la selva baja sobre roca caliza expuesta (*Plumeria rubra*, *Guaiacum coulterii*), del matorral espinoso (*Gliricidia sepium*, *Croton niveus*) y hasta del matorral xerófilo (*Plumeria rubra*, *Selenicereus coniflorus*). La presencia de estas especies es un claro reflejo de la gran heterogeneidad ambiental del área de estudio que es atravesada de norte a sur por el sistema fluvial estudiado.

Aunque a nivel de las familias bien representadas se encuentran primeramente las Leguminosae y Euphorbiaceae, taxa comúnmente importantes en las selvas neotropicales, ya sean secas o húmedas (Gentry, 1982; Lott *et al.*, 1987), a éstas le siguen varias familias típicas de las zonas subhúmedas (Asteraceae, Malpighiaceae, Capparaceae, Solanaceae y Convolvulaceae), mezcladas con otras que se encuentran mejor representadas en las zonas húmedas (Acanthaceae, Rubiaceae y Sapindaceae; Challenger, 1998; Gentry, 1982; Lott *et al.*, 1987; Rzedowski, 1981; Standley *et al.*, 1974; Trejo-Vázquez, 1998). Sobre el número de especies por muestra, destaca que la familia Bignoniaceae apareció muy por debajo

del segundo lugar en el que las ubica Gentry (1982) en sus cinco sitios de selva seca (*dry forest*), aun por debajo de las Rubiaceae y apenas mejor representadas que las Sapindaceae (ver Fig. 4), familias que están bien representadas en zonas húmedas.

A nivel de taxa inferiores, la importancia de elementos de las selvas húmedas es más evidente: nueve de las diez especies más importantes en la comunidad (Apéndice 2) se encuentran comúnmente en ellas (Pennington y Sarukhán, 1998; Standley y Steyermark, 1946a, 1946b, 1949). Otras dos especies de árboles, *Malmea depressa* y *Nectandra salicifolia*, también entre las primeras especies en importancia principalmente por su abundancia, pertenecen a familias polinizadas por escarabajos, cuya ausencia es notable en selvas de la zona subhúmeda, a diferencia de las selvas de zonas húmedas (Challenger, 1998).

La presencia diversificada de otros grupos comunes en selvas de esta última zona sólo se explica por la proximidad de las corrientes de agua, ya que ésta deja de ser un factor limitante para su establecimiento al reducir el fuerte estrés hídrico al que normalmente se encuentran sometidas las plantas de la zona subhúmeda. Este estrés se debe a los efectos combinados de la fuerte radiación solar, la precipitación pluvial escasa y marcadamente estacional, la pobre capacidad de retención de agua de los suelos, que a menudo son poco profundos y rocosos, y una temporada de sequía prolongada (Challenger, 1998).

La combinación de elementos de zonas húmedas y otros que pueden sobrevivir en condiciones más áridas, también ha sido observado en bosques ribereños de África y la región oeste y mediterránea de los E.E.U.U. (Brinson, 1990; Huges, 1988). Esta puede ser una característica muy importante de esta vegetación, dado que Gentry (1982) no encontró especies compartidas entre ninguno de sus sitios de selvas secas y lluviosas (*wet forests*). En la vegetación ribereña de Nizanda se encuentran tanto especies compartidas con sus selvas secas (e.g. *Combretum fruticosum*, *Guazuma ulmifolia*, *Pterocarpus rohrii* y *Stemmadenia obovata*, entre otras) como con sus selvas lluviosas (e.g. *Acalypha diversifolia*, *Hiraea reclinata* y *Brosimum alicastrum*).

Aunque varias de las especies encontradas sean elementos recurrentes en las selvas de zonas húmedas, y a pesar de que la vegetación ribereña pueda servir

como refugio de especies de las selvas del trópico húmedo (Meave y Kellman, 1994), varios elementos tales como *Astronium graveolens*, *Acacia farnesiana*, *Acacia aff. hindsii*, *Andira inermis*, *Brosimum alicastrum*, *Coccoloba barbadensis*, *Cynometra oaxacana*, *Diospyros digyna*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Ficus insipida*, *Guazuma ulmifolia*, *Hyperbaena mexicana*, *Inga vera*, *Licania arborea*, *Ricinus communis*, *Spondias radlkoferi*, *Sapium pedicellatum*, *Tabebuia pentaphylla* y *Trichilia havanensis* se encuentran comúnmente en las orillas de los ríos (Gibbs y Leitão-Filho, 1978; Lot y Novelo, 1990; Rzedowski, 1981, 1994; Standley *et al.* 1974; Standley y Steyermark, 1946a, 1946b, 1949). La confluencia de estas especies, que son importantes en la comunidad estudiada, constituye un indicio de que no se trata de un tipo de vegetación que se manifiesta simplemente debido a condiciones más méxicas, sino también por otros factores asociados a las corrientes de agua.

En la introducción se mencionó que, a través de diferentes mecanismos, las corrientes de agua generan un mosaico de condiciones que hacen que la composición y abundancia de las especies varíen en el espacio y el tiempo en un eje tanto lateral como longitudinal. Una revisión más detallada de los requerimientos y características ecológicas de algunas de las especies exclusivas del ambiente ribereño permite advertir una heterogeneidad ambiental propia a estos sistemas.

En la comunidad se encontraron especies tolerantes a inundaciones como *Ficus insipida*, *Andira inermis* y *Tabebuia pentaphylla*, especies de suelos con mal drenaje como *Diospyros digyna* y *Coccoloba barbadensis*; especies típicas de suelos arenosos como *Acacia aff. hindsii*, *Argemone mexicana* y *Ludwigia erecta*; otras comunes en márgenes rocosas como *Psychotria horizontalis*; unas más que forman parte de comunidades a lo largo de arroyos de corriente rápida como *Rondeletia leucophylla*; y freatofitas típicas como *Astianthus viminalis*, que se presenta en zonas con corrientes intermitentes (Metzger *et al.*, 1997; Diego-Pérez *et al.*, 1996/97; Pennington y Sarukhán, 1998; Rzedowski, 1981, 1994; Standley *et al.*, 1974; Standley y Steyermark, 1946a, 1946b, 1949).

La presencia de estas especies indica que existen zonas en las que se generan condiciones de oxigenación inadecuada que pueden producirse en periodos de inundación de tan sólo unos días (Mitsch y Gosselink, 1986); zonas

características generadas por el transporte y depositación de materiales tales como bancos de arena y grava y acumulaciones de sedimentos finos poco permeables como arcillas y limos, y otras desprovistas de suelo en donde los afloramientos rocosos son comunes por la constante erosión de la corriente (Naiman *et al.*, 1998). También es interesante que se presenten varias especies ruderales, de hábitats efímeros y vegetación secundaria, puesto que los disturbios constantes por acción directa e indirecta del flujo hidrológico son otra característica de estos sistemas (*e.g.* disturbios causados por las inundaciones, el transporte de sedimentos y restos orgánicos, y las fuerzas abrasivas y erosivas del agua).

Aunque resulte muy difícil determinar los factores que provocan la presencia de estas últimas especies (la perturbación antrópica puede ser un factor responsable muy importante debido al fuerte pastoreo comúnmente presente en la vegetación ribereña de las regiones subhúmedas; Challenger, 1990), hay que considerar que dentro de este grupo, especies como *Annona reticulata*, *Byttneria aculeata*, *Croton lobatus*, *Ipomoea trifida*, *Ludwigia octovalvis*, *Lantana hirta*, *Ricinus communis* y *Trichilia havanensis* sólo han sido colectadas en estas zonas (Meave y Pérez-García, 2000; Pérez-García *et al.*, enviado). Aún más, se ha reportado que otras especies presentes en la porción baja del río (donde las inundaciones son más frecuentes e intensas) tales como *Ricinus communis* y pastos de los géneros *Eragrostis* y *Echinochloa* son comunes en los depósitos arenosos de las bandas convexas del río Ommo en Etiopía (Carr, 1998).

Nilsson *et al.* (1989) proponen que las riberas de los ríos podrían ser el hábitat original para muchas de las especies ruderales presentes en estos sistemas. En otro sentido, Brinson (1990) opina que no es sorprendente encontrar especies y géneros similares en bosques ribereños de regiones geográficas diversas, puesto que esto simplemente refleja la importancia que tienen las condiciones edáficas y las limitaciones fisiológicas a los que las plantas de los sistemas ribereños están sometidas.

Las particularidades del ambiente se reflejan también en que 58 especies encontradas en el muestro, no se han recolectado más que en los ambientes ribereños de la zona (Meave y Pérez-García, 2000; Pérez-García *et al.*, enviado;

Apéndice 1).

Observando el espectro biológico de las formas de crecimiento, no es raro que varias de las especies comunes mencionadas sean especies arbóreas. Hay que recordar que la dominancia del componente arbóreo y su elevado número de especies, es otra de las características de los ambientes ribereños. Resulta interesante que el porcentaje de lianas (22.1%), recalculado eliminando las especies herbáceas para evitar los problemas de los criterios de muestreo y las formas de crecimiento consideradas en ellos, es muy semejante al encontrado en los bosques ribereños de Chamela (21%) en donde son significativamente más abundantes y diversas que en los bosques adyacentes (Lott *et al.*, 1987).

A partir de la forma de la curva de distribución de frecuencias de las especies, se puede advertir un patrón típico en el cual aparece una gran cantidad de especies raras (presentes en una o dos parcelas) y tan sólo unas cuantas de amplia distribución (Pollock, 1998); esto podría significar que a pesar de la pequeña extensión del sistema, éste es muy importante para la persistencia de una gran cantidad de especies.

Las 285 morfoespecies encontradas en la superficie de muestreo representan entre el 32 y el 34% del total de especies calculadas para la región (entre 850 y 900; Pérez García *et al.*, sometido). Aunque este porcentaje se reduce al 28.5% para las especies plenamente identificadas, cuando se considera la representatividad a nivel de género, el ambiente ribereño contiene al 47% de ellos y para las familias el porcentaje aumenta a 64. Estos números resultan considerablemente altos si se toma en cuenta que la superficie ocupada por la vegetación ribereña es mucho menor que la de otros tipos vegetacionales de la zona.

Esta característica del bosque ribereño ha sido observada en diversas regiones como los E.E.U.U., Francia, Finlandia, Suecia, la Amazonía peruana y brasileña y Senegal. Por ejemplo, en E.E.U.U. el 74% de todas las especies de plantas dentro de la cuenca de Kashdan, en el sudeste de Alaska, se encontraron en los corredores ribereños; en Suecia se cita que un solo corredor ribereño contiene el 13% de toda la flora vascular de ese país; en la cuenca del amazonas todas las selvas periódicamente inundadas pueden tener alrededor del 20% de todas las

especies de árboles estimadas, y en el parque nacional Delta du Saloum en Senegal, el 42% de las especies de árboles registradas están confinadas al sistema de bosques ribereños (Gibbs y Leitão Filho, 1978; Lykke y Goudiaby, 1999; Naiman *et al.*, 1993; Pollock, 1998).

En el caso de Nizanda no debe perderse de vista que existen otros cauces con vegetación ribereña que muy probablemente posea una heterogeneidad florística que contribuya aún más a la diversidad de la región, tal y como ha sido observado en otros sistemas ribereños de zonas subhúmedas de Belice y Venezuela (Kellman *et al.*, 1994).

Aunque no se pretende realizar un análisis extenso de las afinidades florísticas, llama la atención que de las 58 especies exclusivas de esta vegetación, 47 de ellas se encuentran también en Tabasco y Veracruz (Cowan, 1983; Sosa y Gómez-Pompa, 1994), y que de las especies que han sido identificadas como importantes (Fig. 16); sólo *Cynometra oxacana* no parece presentarse en estos dos estados que conforman gran parte de la provincia del Golfo de México (*sensu* Rzedowski, 1981). Si bien este hecho no contradice que las afinidades fitogeográficas más fuertes de la región Istmo de Tehuantepec sean con la Planicie Costera del Pacífico (Pérez-García *et al.*, enviado), sí es un indicio de que al menos a través de las comunidades ribereñas de esta área puede existir un considerable flujo de especies entre provincias.

Se ha mencionado que los cálculos de diversidad hechos en este estudio tienen por objeto servir como atributos descriptivos, y las comparaciones válidas sólo son posibles, dada la forma de las curvas especies/área, entre muestras con una misma superficie y criterios de inclusión. Estos criterios son en parte satisfechos (el número de parcelas por comunidad varía considerablemente) por los muestreos realizados por Meave y Pérez-García (2000) en la sabana, el matorral xerófilo (MX), la selva baja caducifolia sobre roca (SBCr) y sobre suelo (SBCs) y otros dos tipos de matorrales de la zona de estudio.

En la Tabla 8 se presentan los resultados obtenidos para estas comunidades vegetales, junto con los de la comunidad ribereña (V.R.) en su conjunto (S_{tot} en Tabla 2). El promedio de especies por parcela para la comunidad ribereña es

considerablemente más alto que el encontrado para la sabana, el matorral II (matorrales no espinosos), el MX y la SBCr, no así con respecto al promedio de especies en la SBCs ni el matorral I (matorrales espinosos).

Tabla 8. Riqueza de especies para seis comunidades vegetales de la región de Nizanda, Oaxaca. Datos tomados de Meave y Pérez-García (2000). N= número de muestras, D.E.= desviación estándar. El promedio se expresa en número de especies por 100 m².

Comunidad	N	Especies	Promedio	D. E.
Sabana	39	138	28.33	4.05
Matorral I	21	173	41.48	6.51
Matorral II	8	65	28.38	3.42
MX	12	38	13.33	3.95
SBCr	9	108	25.33	10.05
SBCs	23	304	38.04	7.00
V. R.	26	285	37.35	13.80

El número de especies encontradas es también de los más altos, y aunque la superficie acumulada evaluada sea mayor que la del resto de las comunidades (excepto la sabana), las parcelas de esta comunidad se ubicaron en una área menos extensa que la de aquéllas con promedios semejantes, por lo que puede suponerse que abarcan menos de la heterogeneidad fisiográfica y ambiental de la zona.

Dados los problemas mencionados para la comparación, sólo es posible decir que la comunidad ribereña se encuentra dentro de las de mayor diversidad de la zona. De cualquier forma vale la pena puntualizar otras consideraciones que fortalecen esta idea. En primer lugar, el valor de la D.E. es el más alto (éste se mantiene alto inclusive para S1 y S2; ver Tabla 2), indicando que la mayor variación de la riqueza se encuentra en la vegetación ribereña; ya se ha comentado que la inclusión de parcelas ubicadas en comunidades ribereñas de otros cauces de la zona podría aumentar considerablemente los valores de su diversidad. En segundo lugar,

y a diferencia de las otras comunidades, el muestreo no incluyó a especies epífitas o parásitas, lo que definitivamente aumentaría sus valores de diversidad.

Con respecto al número de especies encontradas y su disminución según el tamaño de los individuos considerados (de S_{30} a S_{50} ; Tabla 2), puede notarse un gran dinamismo tanto en la composición de especies del sistema, como en los factores determinantes. La disminución se atribuye, por un lado, a un grupo de plantas herbáceas que no crecen más de 50 cm (sean estacionales o no), y por otro, a un conjunto de plántulas de especies que carecen de individuos mayores tanto en las parcelas en las que se presentan (reducción en el número de especies por parcela), como en el área muestreada (reducción en el número total de especies). Puesto que parcelas evaluadas en épocas de secas muestran reducciones grandes y pequeñas (Tabla 2, parcelas 4, 7, 8, 24 y 25), al igual que otras parcelas evaluadas en épocas de lluvias (Tabla 2, parcelas 1, 5, 12, 17, 18), puede decirse que la disminución no parece ser totalmente dependiente de la precipitación. Por otro lado, la falta de un patrón claro de la disminución entre las diferentes parcelas indica que los factores responsables de ella son heterogéneos a lo largo del río.

En relación con los totales de los índices de diversidad, el valor del índice de dominancia de Berger-Parker (d) indica que no existe en la comunidad ninguna especie cuyo número de individuos sea abrumadoramente mayor, por lo que no puede hablarse de dominancia por parte de alguna especie y con ello se fortalece la idea de una comunidad diversa. Esta idea se apoya aún más en el hecho de que los valores de los índices de Simpson y Shannon-Wiener para toda la comunidad son muy semejantes a los encontrados en la parcela más diversa (Tabla 2). La equitatividad, por su parte, tampoco es muy alta, por lo que sí puede hablarse de la existencia de un grupo no muy grande de especies que son más abundantes que el resto, hecho que se reflejó de otra manera en la curva de distribución de frecuencias de las especies ya comentada.

Analizando los valores de los índices en las diferentes parcelas tampoco parece haber un patrón claro. Existen parcelas en las que el índice de Berger-Parker indica que en ellas se presenta una especie que aporta casi la mitad de los individuos presentes (valores mayores de 0.4; ver Tabla 2) y otras en las que este

índice es bajo y la equitatividad considerable, es decir, que varios individuos de especies distintas coexisten en ese espacio.

Según Huston (1979; Connell, 1978), la coexistencia de especies puede lograrse a través de la reducción en la tasa de exclusión competitiva, lo que a su vez puede producirse por diversos factores relacionados con la productividad y la frecuencia de disturbios, aspectos muy variables a lo largo de los cauces (Brinson, 1990; Hughes, 1990; Kellman y Meave, 1997; Kellman y Tackaberry, 1993; Mitsch y Gosselink, 1986; Naiman *et al.*, 1990, 1993; Nilsson *et al.*, 1989; Pollock, 1998; Salo *et al.*, 1986; Sánchez-Silva, 1986; Wissmar y Swanson, 1990).

Independientemente de los factores involucrados en la determinación de la diversidad del sistema, los datos sugieren que éstos actúan de manera diferente en las diversas parcelas, apoyando la idea de la heterogeneidad tan frecuentemente mencionada para estos sistemas.

Otro de los resultados interesantes radica en el alto coeficiente de variación del índice de Simpson. Barbour *et al.* (1999) mencionan que este índice difícilmente cambia de forma considerable entre una muestra y otra, dado que pondera a las especies más abundantes y no a las raras, que son las que generalmente se modifican. La fluctuación observada indica que aun las especies abundantes varían considerablemente en un corto espacio (ya sea en número o densidad), lo que podría interpretarse como otra evidencia de heterogeneidad ambiental.

Los datos obtenidos no permiten realizar un análisis profundo sobre la riqueza específica y la diversidad del sistema y sólo pueden enunciarse ideas generales como las planteadas. De cualquier forma, las observaciones concuerdan con la descripción de la naturaleza de la composición y la diversidad de especies en estos sistemas. Se ha notado que la riqueza de especies varía considerablemente en el espacio y el tiempo debido fundamentalmente a que se trata de sistemas no equilibrados cuyas características influyen de manera importante en la formación de hábitats y la estabilidad de la geología y el microclima (Naiman *et al.*, 1993; Nilsson *et al.*, 1987, 1989; Salo *et al.*, 1986; Wyant y Ellis, 1990). Esto permite que una gran variedad de especies puedan coexistir.

Aunque en diversos casos se habla de un mosaico de formaciones terrestres

de superficie amplia, la heterogeneidad de hábitats se da a muy diversas escalas. Brinson (1990) menciona que las características microtopográficas de la planicie de inundación son responsables de la distribución de las especies herbáceas, y muy probablemente de arbustos y árboles. Kellman *et al.* (1994, 1996; Kellman y Meave, 1997) también mencionan que los disturbios diversifican los micrositios disponibles para las plántulas, lo que puede ser muy importante en una vegetación en donde las altas tasas de inmigración también son consideradas como importantes para la gran diversidad de plantas vasculares; en Belice estos autores han encontrado evidencias que sugieren una alta tasa de recambio de especies en los bosques ribereños.

La dificultad para determinar los factores responsables de la riqueza específica y los patrones de diversidad a lo largo de los ríos está patente en diversos trabajos sobre este tema. En un estudio diseñado para evaluar los patrones de riqueza específica y el papel de diversos factores ambientales en la determinación de esta riqueza a lo largo de los ríos, Nilsson *et al.* (1989) concluyeron que los ríos constituyen gradientes ambientales muy complejos en los cuales muy pocos factores, si es que alguno, tienen una influencia preponderante en la riqueza de especies. Kellman *et al.* (1994; Kellman y Tackaberry, 1993) también mencionan que no les ha sido posible identificar algún factor de abrumadora importancia que provoque la coexistencia local de especies, sino que más bien sus resultados sugieren que son un grupo de mecanismos, cada uno de los cuales aumenta parcialmente la diversidad, que colectivamente son capaces de sostener una alta densidad de especies.

5.2 Fisonomía y estructura cuantitativa

Los resultados de la estructura cuantitativa muestran que la vegetación ribereña de Nizanda posee un reducido grupo de individuos y especies arbóreas que la dominan fisonómicamente debido a su talla y cobertura, pero a su vez un numeroso grupo de plantas pequeñas, importante en términos de densidad y composición de especies (Tabla 3; Figs. 8 y 9). Los resultados con respecto a este último grupo de plantas, a pesar de que parte de él es un componente efímero,

coinciden con la observación hecha por Meave (1990) en el sentido de que el sotobosque contribuye significativamente a la flora de la selva húmeda, al poseer un alto porcentaje del total de especies presentes, así como un gran número de especies exclusivas (Tabla 3).

Este grupo de plantas pequeñas ($DAP < 5$ cm) es también el principal responsable de la variación observada en la densidad, no sólo porque conforma la mayor parte de los individuos censados (89%), sino porque la densidad no muestra correlación lineal significativa ($p < 0.05$) ni con la cobertura, ni con el área basal ($R = -0.22$ y -0.13 , respectivamente; si los cambios de densidad fueran debidos a los individuos grandes, la cobertura y el área basal estarían correlacionados con la densidad). Como se ha mencionado, de éstas últimas son responsables los individuos de gran tamaño.

Al comparar el coeficiente de variación de la densidad con algunos calculados para otras zonas, se puede observar que éste es relativamente grande (Tabla 9; adicionalmente Meave, 1990 cita coeficientes de variación de 11.3 y 13.4 %); con ello otra vez se tienen evidencias indirectas de una gran heterogeneidad en el sitio. En otras comunidades ribereñas del trópico también se ha observado una gran variación interna en la densidad de árboles y crecimiento de plantas del sotobosque (Gibbs y Leitão Filho, 1978). Es importante mencionar que valores bajos y altos de densidad se presentan en parcelas cercanas y realizadas en una misma temporada (lluvias o secas), por lo que si bien la precipitación podría ser un factor en la variación, seguramente no sería el único involucrado.

Comparando los cálculos de densidad con los de las otras comunidades tropicales de la Tabla 9, se observa que en esta comunidad son generalmente más bajos, aunque en algunos casos los datos para $DAP \geq 10$ son semejantes, y sólo resultan mayores que los encontrados en las localidades de Costa Rica y Senegal que corresponden a vegetaciones ribereñas. Con respecto a otros datos de densidad, resulta menor que los promedios calculados para las selvas secas de México ($5,800 \text{ ind. ha}^{-1} \pm 132 \text{ D.E.}$, $DAP=1$ cm; Trejo-Vázquez, 1998) y Costa Rica y Venezuela ($3,320 \text{ ind. ha}^{-1}$; $DAP=2.5$ cm; Gentry, 1982). Gentry (1982) menciona además una constancia en los valores de densidad encontrados en los diferentes

tipos de selvas tropicales ($\bar{X} = 330 \pm 50$ ind $1,000 \text{ m}^2$; este cálculo excluye sus muestreos en vegetación ribereña). Tomando en cuenta los límites inferiores empleados, también puede considerarse menor que el intervalo reportado por Challenger (1998) para las selvas subhúmedas y húmedas de México (2,104-3,308 ind ha^{-1} , DAP > 3 cm; 1,700-3,250 ind ha^{-1} , DAP > 2.5 cm, respectivamente).

A partir de estos datos se puede suponer que la densidad de individuos en la comunidad ribereña de Nizanda es menor que la de las comunidades adyacentes (sobre todo dados los valores reportados por Challenger, 1998; Gentry, 1982; Lott *et al.*, 1987 y Trejo-Vázquez, 1988, referentes al mismo tipo de vegetación que el que rodea a la vegetación ribereña estudiada). De corroborarse la suposición en torno a la densidad, pueden hacerse otras observaciones interesantes respecto a la particularidad de esta característica estructural.

Aunque varias de las especies abundantes pertenezcan a selvas de zonas húmedas, la densidad de individuos en esta comunidad es menor que en dichas zonas. También se encontraría concordancia con otras comunidades ribereñas de zonas subhúmedas en las que la densidad de individuos es entre 37 y 63% menor con respecto a la densidad en selvas adyacentes (Gentry, 1982; Holdridge *et al.*, 1971).

Brinson (1990) también menciona como una característica común de los bosques ribereños un sotobosque con densidades reducidas. Otro caso interesante es el encontrado por Gallardo (1996) en donde la densidad de su sitio 2 de bosque tropical subcaducifolio (BTSC "en fondo de cañada") se reduce en más de la mitad con respecto a sus otros cuatro sitios de BTSC (este sitio presentó también una mayor área basal y mayor riqueza de especies; características típicas de los bosques ribereños). Aunque en el caso de Chamela esta reducción no es clara, tampoco se contradice el patrón propuesto ya que la densidad de individuos con DAP ≥ 2.5 de la muestra ribereña es intermedia entre las densidades de las otras dos muestras de selvas adyacentes, sin que existan diferencias significativas (Lott *et al.*, 1987).

Al considerar por separado la densidad de los individuos "grandes" (DAP ≥ 10 cm), puede advertirse otro patrón importante. En Nizanda, la densidad de individuos con DAP ≥ 10 cm es mayor que la media pantropical de $497.4 \text{ ind } \text{ha}^{-1} \pm 135$ (D.E.)

Tabla 9. Datos estructurales para diversos tipos de vegetación tropical. SAP= selva alta perennifolia, SMSP= selva mediana subperennifolia, SMSC= selva mediana subcaducifolia, SBC= selva baja caducifolia, VR= vegetación ribereña. La columna DAP (diámetro a la altura de pecho) indica el límite inferior considerado en las mediciones. Para las localidades en las que ha sido posible se ha calculado el coeficiente de variación y se muestra entre paréntesis debajo del dato. La cifra marcada con un asterisco (*) es un dato de altura.

Localidad y Clasificación	DAP (cm)	Densidad (ind. ha ⁻¹)	Área basal (m ² ha ⁻¹)	Fuente
Chamela, Jal., Méx. VR, SBC sitios 1, 2	2.5	4520 ± 700 (15.5%)	52.4 ± 1.4 (2.7%)	Lott <i>et al.</i> (1987)
		3940 ± 1020 (25.9%)	26.1 ± 8.3 (31.8%)	
		5060 ± 900 (17.8%)	21.8 ± 5.1 (23.4%)	
	10	990 ± 330 (33.3%)	44.4 ± 14.3 (32.2%)	
		710 ± 210 (29.6%)	19.6 ± 9.1 (46.4%)	
		660 ± 190 (28.8%)	13.2 ± 5.0 (37.9%)	
Parque "La Vainilla" Zihuatanejo, Gro., Méx. Sitios SMSC 1, 2, 3	3.8	1034, 410, 1111	39.4, 56.0, 50.6	Gallardo (1996)
Santa Gertrudis, Ver., Méx. SMSP	1	5009	43.54	Cruz-García (1997)
Santa Gertrudis, Ver., Méx. SMSP	1	4262	33.35	Godínez-Ibarra (1999)
Uxpanapa, Ver., Méx. SAP	10	846		
	28.6	109	24.8	Vázquez-Torres (1991)

Tabla 9. Continúa.

Localidad y Clasificación	DAP (cm)	Densidad (ind. ha ⁻¹)	Área basal (m ² ha ⁻¹)	Fuente
Sta. María Chimalapas, Oax., Méx. SAP	27.5	131	25.74	Vera-Caletti (1998)
Yaxchilán, Chis., Méx. SAP	1	4913	30	Valle-Doménech (2000)
Mountain Pine Ridge, Belice. VR	5	1894 ± 498 (26.3%)	26.6 ± 8.8 (33.1%)	Meave y Kellman (1994)
	10	766 ± 241 (31.5)	21.9 ± 8.8 (40.2%)	
Mare Du Dragon, Senegal. VR	1	1770	-	Lykke y Goudiaby, (1999)
	5	615	21	
	10	307	19.2	
Río Ommo, Etiopía. VR	2 m*	3608 ± 1001 (27.7%)	242.7 ± 78.8 (32.5%)	Carr (1998)
Panamá. VR bosque mixto	10	3792	59.6	Holdridge <i>et al.</i> , (1971)
Costa Rica, VR <i>Erythrina glauca</i> , <i>Terminalia lucida</i> , <i>Anacardium excelsum</i>	10	335, 540, 440	70.5, 65.0, 60.7	Golley <i>et al.</i> (1975)
Nizanda, Oax. Méx. VR	1	2865	71.5	Extrapolación a una hectárea de los valores de la Tabla 3.
	5	1192	69.6	
	10	676	66.9	
	20	396	60.0	

calculada por Meave y Kellman (1994). En general, la mayor densidad de individuos con respecto a otras comunidades se observó para estos individuos, y se encontraron 26 especies con árboles con DAP ≥ 20 cm (Tabla 3). En Chamela, las abundancias absolutas de estos individuos grandes fueron significativamente

mayores en el transecto ribereño. Esta diferencia no se limitó a la abundancia sino que abarcó su riqueza, dado que se encontraron 23 especies con árboles > 20 cm (Lott *et al.*, 1987). Gallardo (1996) caracteriza al mencionado sitio 2 por la abundancia y la riqueza específica de árboles grandes. La descripción de la vegetación ribereña de Belice como una comunidad densa también se refiere a los árboles con DAP ≥ 10 cm (Meave y Kellman, 1994). Aun más, Gentry (1982) menciona que las diferencias en densidades de árboles con DAP ≥ 10 cm entre sus sitios secos, húmedos y lluviosos (*dry, moist y wet*, respectivamente) no son significativas, para los cuales reporta promedios de 35, 41 y 51 individuos en 1000 m²; estos tres valores extrapolados a una hectárea serían menores que los encontrados en Nizanda (Tabla 9). Más interesante es su comentario sobre su muestra de vegetación ribereña en Venezuela, en la que advierte que a pesar de poseer la densidad total anticipada por su promedio, "es única por una inusual densidad de árboles grandes (86 ind. con DAP ≥ 10 cm)" (Gentry, 1982: 30). Estos resultados sugieren que la mayor densidad de árboles grandes podría ser otra característica importante del bosque ribereño, la cual esta asociada a la gran área basal que suelen presentar.

En la Tabla 9 se observa que el área basal en la comunidad es mayor que en la mayoría de los sitios reportados y es superada solamente por la de otra comunidad ribereña (e.g. Río Ommo, Etiopía). Con respecto a la zona ecológica en la que se encuentra esta comunidad, el cálculo está muy por encima del intervalo global para las selvas de esta zona (17-40 m² ha⁻¹; Murphy y Lugo, 1995), lo que confirmaría que el área basal de esta comunidad es mayor que el de las adyacentes. Esta es, sin duda, una de las características típicas de todos los bosques ribereños (Brinson, 1990; Naiman *et al.*, 1998).

La magnitud del área basal se encuentra inclusive muy cerca del límite superior del intervalo para las selvas húmedas (20-75 m² ha⁻¹; Murphy y Lugo, 1995) y muy por encima del promedio de área basal de 36.6 m² ha⁻¹ \pm 11.6 (D.E.) calculado por Meave y Kellman (1994), para bosques pantropicales cuya precipitación va desde los 1280 hasta los 5700 mm. Esto encaja en la descripción de que en estas zonas la biomasa de la vegetación está entre las más grandes de cualquier

ecosistema en la tierra (Naiman *et al.*, 1998).

Aunque la gran productividad es inherente a las características del ambiente ribereño y sus condiciones hidrológicas las que, a través de diferentes mecanismos, fundamentalmente proveen toda el agua necesaria y una gran cantidad de nutrientes (Brinson, 1990; Correll y Weller, 1989; Hughes, 1990; Mitsch y Gosselink, 1986; Naiman *et al.*, 1998), la magnitud del área basal en Nizanda podría deberse de forma particular a varios factores que se mencionan a continuación.

1) En cuencas pequeñas como la de Nizanda, las avenidas transportan lodos y materiales, provenientes de las laderas adyacentes, conformando un sustrato rico en nutrientes que puede dominar las partes angostas de la planicie de inundación (Brinson, 1990).

2) En estas cuencas, la filtración de agua subterránea a través de la zona ribereña hacia el canal de agua, transporta elementos disueltos que entran en contacto con la vegetación y son absorbidos por ésta en gran medida (Brinson, 1990; Hernández, 1989). Este efecto puede ser de suma importancia en esta zona debido a que el suelo de las selvas adyacentes acumula, en sus capas superiores, los productos de la degradación de una gran cantidad de hojas y raíces finas cuyo contenido de nitrógeno es mucho mayor que el observado en selvas húmedas. En los suelos de estas selvas la mineralización neta de nitrógeno no sólo alcanza su máximo al comenzar las lluvias, sino que éstas suelen caer cuando la cubierta vegetal es escasa, lo que hace que el suelo sea particularmente vulnerable a la erosión (Challenger, 1998; Maass, 1995).

3) La acumulación de desechos orgánicos en las bases de los árboles provocada por las crecidas inmovilizan nitrógeno y fósforo una vez que las aguas descienden, proveyendo un mecanismo para la conservación de nutrientes (Brinson, 1990). En Nizanda se produce una acumulación importante de restos orgánicos en las bases de la mayor parte de los árboles, dada la naturaleza estrecha tanto de la vegetación como del valle río arriba (podría pensarse que la mayor parte de la vegetación ribereña de Nizanda se encuentra en la orilla de las corrientes; inclusive en las partes bajas la presencia de los terrenos de cultivo sobre la planicie de inundación restringe a esta comunidad al borde del cauce).

**ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA**

Este último punto resulta muy interesante a la luz de que Kellman *et al.* (1994) y Gallardo (1996) reportan que los árboles más grandes de la comunidad ribereña se encuentran en la orilla de las corrientes.

No todos los bosques ribereños tienen áreas basales tan grandes. Algunos de los descritos como comunidades con baja biomasa, se encuentran inmersos en una matriz de sabana, y su baja productividad ha sido explicada por la pobre calidad en nutrientes que tienen los suelos de estas últimas (Kellman *et al.*, 1994; Meave y Kellman, 1994; Lykke y Goudiaby, 1999). Esto da fortaleza a la explicación de la naturaleza y la variación del área basal de estas comunidades.

A diferencia de la densidad, las variables cobertura y área basal están correlacionadas positivamente ($R=0.815$, $p<.0001$) tal y como generalmente ha sido observado (Barbour *et al.*, 1999). De esta forma, es de esperarse que la cobertura de la comunidad también sea de gran magnitud. Así lo demuestra el promedio de la cobertura correspondiente a un 606% (Tabla 9) que resulta considerable al contrastarla con los valores de 500% y 406% en las selvas altas perennifolias de Bonampak y Yaxchilán (Chiapas), respectivamente (Meave, 1990; Valle-Doménech, 2000).

Los resultados correspondientes a la altura del dosel muestran que ésta es la variable con menor variación dentro de la comunidad, y la que posee una mayor homogeneidad, al menos entre las diversas comunidades ribereñas contrastadas. De hecho Kellman *et al.* (1994) mencionan a la baja estatura de estos bosques como una de sus características compartidas, a la cual la vegetación ribereña de Nizanda puede adherirse.

Esta baja estatura sería otra de las características distintivas de la vegetación ribereña de zonas tropicales. La altura de los árboles del dosel en las selvas tropicales lluviosas (*Tropical Rain Forests*) fluctúa entre 30 y 45 m, con árboles emergentes de hasta 50 m (Meave y Kellman, 1994); los límites globales para las selvas húmedas están entre los 20-84 m (Murphy y Lugo, 1995). El promedio de la comunidad ribereña en Nizanda, aunque constituida por varias especies de árboles típicas de selvas tropicales húmedas, está claramente por debajo de cualquiera de estos valores (Tabla 4) y los árboles emergentes están apenas por encima del límite

inferior, sin alcanzar siquiera la altura entre la que fluctúan los árboles del dosel de estas últimas.

Hay varios ejemplos de la homogeneidad en la estatura de las comunidades ribereñas. En bosques ribereños inmersos en matrices de sabanas de zonas geográficas tan separadas como las de Belice, Venezuela y Senegal, la estatura de los árboles del dosel es, en todos ellos, de 20 m (Kellman *et al.*, 1994; Lykke y Goudiaby, 1999; Meave y Kellman, 1994); en Belice hay árboles que ocasionalmente alcanzan los 25 m. Otros bosques ribereños en zonas semiáridas de Kenia poseen comunidades cuyas alturas fluctúan entre 10 y 25 m, algunas con árboles emergentes de hasta 30 m (Hughes, 1988). A pesar de las grandes diferencias en la densidad y el área basal, entre los individuos de la vegetación de Senegal y Nizanda (Tabla 9), los promedios de altura de las diferentes categorías de DAP son muy semejantes (en Senegal: 4.0, 7.3 y 10.6 m para individuos ≥ 1 , 5 y 10 cm DAP, respectivamente; ver Tabla 3 para los datos de Nizanda). En la vegetación del río Ommo en Etiopía, la altura máxima registrada fue igual que la de Nizanda (26 m), con árboles normalmente entre los 16 y 24 m (Carr, 1998). Incluso en zonas húmedas como la Sierra de Santa Marta, Veracruz, la vegetación ribereña, constituida por elementos de selvas altas perennifolias y algunas especies características de zonas inundadas, la altura del dosel fluctúa entre 10 y 35 m, mientras que en la selva alta perennifolia de la zona va de 30 a 60 m (Ramírez-Ramírez, 1999). En Mata da Figueira, Brasil, el dosel del bosque ribereño, también conformado por especies típicas de selvas húmedas, posee una altura promedio de 15 m (Gibbs y Leitão Filho, 1978). En otras comunidades ribereñas de diversos ríos de la costa de Guerrero (México), los elementos arbóreos alcanzan una altura de 20 m (Diego-Pérez *et al.*, 1996/97).

Aunque la explicación de la baja estatura a partir de suelos empobrecidos es buena para algunos de los casos, muchas de estas comunidades tienen una biomasa tan grande que otras explicaciones relacionadas con problemas de anclaje parecen más adecuadas. En este sentido, puede pensarse en suelos poco profundos y en problemas relacionados con la fuerza de las inundaciones y los vientos. Es evidente que los suelos poco profundos serían un problema enfrentado sólo en las

partes del río por encima de la planicie de inundación (éstas últimas típicamente poseen suelos profundos por la acumulación de sedimentos durante años) y aquellos problemas relacionados con las inundaciones serían exclusivos de las partes bajas. En Nizanda, las inundaciones se presentan como picos abruptos de gran fuerza como sucede normalmente en cuencas pequeñas; además, se ha mencionado la importancia que tienen los vientos en esta zona.

Al inicio de la discusión sobre la estructura de la comunidad se comentó que las plantas pequeñas constituyen un grupo importante. El análisis más detallado de los resultados sobre la distribución de frecuencias de diámetros y alturas, revela una comunidad cuyas poblaciones parecen mantener un buen estado de regeneración, tanto por el número de individuos pequeños (que generalmente implican estados juveniles), como también por que entre las especies abundantes de lianas, arbustos y hierbas que se encuentran por debajo de los 2 m, se encuentran especies de árboles que también son abundantes por encima de los 8 m. Estas especies también están presentes de forma importante entre los 2 y 4 m de altura, mezcladas con individuos de las especies más altas del dosel y otras de tamaño mediano.

Una de las limitaciones en el muestreo de esta vegetación la constituyó precisamente el estado deteriorado de las partes ubicadas en la planicie de inundación, por lo que este estado "saludable" de la vegetación es una imagen general que puede no cumplirse en la porción baja del sistema, como lo sugiere la falta de individuos pequeños de la especie arbórea más importante de esta zona.

5.3 Variación de la vegetación y comunidades ribereñas

Los resultados de la distribución de frecuencias de las variables estructurales sugieren la presencia de dos poblaciones (estadísticas) distintas en cuanto a la cobertura y la altura máxima, no así con respecto al área basal y la densidad. Con los resultados del análisis multivariado es posible hacer una mejor definición e interpretación de esta variación puesto que posibilitan el manejo y la integración de una mayor cantidad de variables que de otra forma resultan imposibles de interpretar en su conjunto, y que aisladas ofrecen una imagen muy pobre sobre la naturaleza de

la vegetación.

Los consistencia en la formación de los grupos G_1 y G_2 por la clasificación, y la ubicación de sus parcelas en la ordenación como nubes de puntos discretas, permiten que éstos sean distinguidos como comunidades diferentes. Las distancias existentes entre ellos en la clasificación y la ubicación de las parcelas en el eje 1 de la ordenación del programa DECORANA, ponen en evidencia el escaso número de especies compartidas entre estas comunidades (tan sólo 33; Apéndice 1). Por su parte, las especies preferenciales (*i.e.* especies con amplitud ecológica estrecha y por lo tanto mejores indicadores del ambiente; Jongman *et al.*, 1995), determinadas por el análisis Twinspan, y aquellas representadas en el espacio de ordenación del DECORANA, sugieren diferencias claras en cuanto a las condiciones en que se desarrollan. Las especies preferenciales de G_1 crecen en ambientes relativamente secos, abiertos, con condiciones de estrés y disturbio y, en el caso de la especie indicadora (*i.e.* *Astianthus viminalis*), con un manto freático elevado. Por su parte, las especies de G_2 crecen típicamente en zonas húmedas, algunas de ellas inundables.

Estos resultados coinciden, en primera instancia, con las características de las zonas del río en las que se ubican sus parcelas. Las parcelas de G_2 están ubicadas en el arroyo Agua Tibia, en la parte estrecha con pendiente pronunciada, protegida por los lomeríos adyacentes y en donde se presentan diversos manantiales. Las parcelas de G_1 , por su parte, se ubican a partir del inicio de la planicie de inundación, la mayoría de ellas en su porción más baja, donde el río se ensancha y generalmente se infiltra por completo en la época de secas (Fig. 2).

De cualquier forma, existen razones para creer que no existe un límite preciso entre ambas comunidades. Los resultados "inconsistentes" de la parcela 21 sugieren que esta es transicional, pues aunque en ella se presentaron varias especies características de G_1 , su abundancia fue baja y al incorporar datos de ésta, tanto aislados como en combinación con datos de cobertura (resumidos en el índice de importancia), o quedó ubicada de forma intermedia (ver Figs. 12, 13) o se incorporó a G_2 (ver Figs. 10c,d, 11 y 12), evidenciando una semejanza estructural con éste. Los resultados del TWINSPAN también apoyan esta idea pues, a pesar de agrupar a esta parcela dentro de G_2 , la ubicó de forma aislada y junto a G_1 , indicando que, en

referencia al resto, guarda una mayor similitud con este grupo.

Otro elemento de apoyo es que esta parcela está en un área en la que la vegetación ha sido perturbada fuertemente (en los alrededores del pueblo y principios de la planicie de inundación), por lo que se evitó un muestreo más equitativo que produjera varias parcelas de esta zona. Si esta área correspondiera en efecto a una zona transicional, posiblemente aparecerían más parcelas que transformarían las nubes de puntos creadas por el DECORANA y el NMDS basados en el Índice de Sørensen y la raíz cuadrada del coeficiente de emparejamiento simple (en donde la parcela 21 aparece en la porción media del eje principal) en hiperelipses, o sea, un continuo en la vegetación, con lo que la segregación de la vegetación en dos comunidades sería, por el contrario, una disección de ésta. Otras evidencias de una posible continuidad la muestran algunos de los dendrogramas del Apéndice 3, en los que a pesar de que los grupos siguen separándose, se observa un ligero encadenamiento que denota una mayor continuidad en los datos.

Entre los otros resultados no es posible encontrar diferencias con una consistencia suficiente que permita distinguir otros grupos naturales. En la clasificación, por ejemplo, algunas parcelas que forman parte de un grupo por sus semejanzas florísticas, forman parte de otro de acuerdo a la abundancia y cobertura de sus componentes. Aun más, los grupos esbozados tienen más de un 50% de semejanza, que es un nivel mínimo generalmente aceptado para considerar a un par de muestras como un mismo grupo (Barbour *et al.*, 1999); esto con excepción de la Figura 10a, en la que se distinguen los grupos $G_{2,1}$ y $G_{2,2}$, y de la Figura 10b, en cuyo caso se distinguirían varios grupos pequeños.

Existen, de cualquier forma, patrones muy interesantes entre los resultados de la clasificación y la ordenación. Con respecto a los grupos formados con criterios florísticos, destaca que las parcelas unidas en el denominado $G_{2,1}$ se encuentran todas río arriba, antes de la zona donde el agua corre superficialmente de forma permanente; en el caso del análisis Twinspan, la parcela 21, que se une a las filas de este subgrupo, se encuentra en una porción de la planicie donde en época de secas, el caudal se reduce drásticamente hasta el punto en que en los años poco lluviosos el agua permanece tan sólo de forma estancada. Por su parte, todas las parcelas

situadas en la parte media con un caudal perenne se encuentran dentro del subgrupo $G_{2,2}$, al que se suman otras de las ubicadas en las partes altas, en donde existen varios manantiales pequeños; una de ellas, la parcela 4, se localiza junto al escurrimiento de un aguaje conspicuo.

Las parcelas de estos grupos fueron separadas en cuatro de los cinco diagramas de ordenación (en dos de ellos inclusive en el primer eje). Según las suposiciones de las técnicas de ordenación y el análisis indirecto de gradientes, la separación de estas parcelas en el eje de ordenación sugiere que están formadas por especies que se distribuyen diferencialmente en un gradiente que, idealmente, representa algún factor ambiental (Jongman *et al.*, 1995; Matteucci y Colma, 1982).

Analizando las especies señaladas como preferenciales, encontramos que varias de las de $G_{2,1}$ se presentan también en una vegetación de tipo más seco como la selva baja caducifolia adyacente (e.g. *Capparis indica*, *Casearia tremula*, *Croton niveus*, *Pilocarpus racemosus*, *Piptadenia obliqua*, *Plumeria rubra*, *Pterocarpus rohrii*, *Stemmadenia obovata* y *Thevetia plumeriaefolia*). Las de $G_{2,2}$, en contraste, son más típicas de selvas altas perennifolias o zonas con abundante agua (e.g. *Aspidosperma megalocarpon*, *Brosimum alicastrum*, *Cynometra oaxacana*, *Diospyros digyna*, *Ficus insipida*, *Hyperbaena mexicana*, *Licania arborea*, *Augusta rivalis*, *Piper* sp01, *Pouteria* sp., *Psychotria horizontalis* y *Tabernaemontana chrysocarpa*).

La formación de los subgrupos $G_{2,3}$ y $G_{2,4}$ en la clasificación con criterios cuantitativos (que mezclan completamente a las parcelas de $G_{2,1}$ y $G_{2,2}$), implica que a pesar de que algunas parcelas poseen un importante componente florístico afín a condiciones altas de humedad, su estructura (en términos de la densidad y cobertura de sus componentes) es semejante a las de parcelas con especies de zonas menos húmedas. Estos grupos también se separan en el segundo eje del espacio de ordenación de la Figura 14, sugiriendo que responden al mismo factor que separa a los primeros subgrupos de G_2 .

Estas evidencias fortalecen la percepción de la gran heterogeneidad espacial y generan una idea más clara de ella. Desafortunadamente, ninguna de las variables medidas evalúa directamente el flujo del caudal o el agua disponible, de forma que éstas pudiesen calificarse como el factor fundamental en la variación.

La altitud, la variable mejor correlacionada con el primer eje de las ordenaciones, sólo puede relacionarse de forma indirecta con estos factores a partir de las descripciones realizadas. La elevación en los sistemas ribereños involucra a factores combinados que afectan la textura, el drenaje interno y la aireación de los suelos, así como a la naturaleza del hidropereodo y los disturbios que causa (Brinson, 1990; Pollock, 1998; Salo *et al.* 1986; Wyant y Ellis, 1990). Si la altitud estuviera directa y únicamente relacionada con la humedad en la forma comentada, esto es, con una zonación del flujo de agua, también estaría correlacionada con el segundo eje. La carencia de una variable que mida este factor puede ser la responsable de la falta de correlación, en todos los casos, de alguna variable con el segundo eje. De cualquier forma, la correlación de la pendiente con el segundo eje puede relacionarse más directamente con la humedad, dado que su correlación indica que en los lugares más inclinados, y por lo tanto en donde el agua del cauce se extiende menos lateralmente, se ubicaron las parcelas de G_2 que no sólo tuvieron elementos de zonas más secas, sino que inclusive llegaron a ser dominantes (hecho indicado por la separación de $G_{2,3}$ y $G_{2,4}$).

Es evidente que parte de la heterogeneidad se debe directamente a la zonación del flujo de agua a lo largo del sistema, dado que las diferencias, tanto entre los grupos G_1 y G_2 como entre los subgrupos $G_{2,1}$ y $G_{2,2}$, están relacionadas con la presencia y el desarrollo de un grupo de especies típicamente más mesofítico. No hay que olvidar que la variación de las comunidades ribereñas, tanto lateral como longitudinal, es una más de sus características importantes y que estas zonas comúnmente abarcan procesos ecológicos y gradientes ambientales definidos, abruptos y pronunciados (Naiman *et al.*, 1998, 1993; Nilsson *et al.* 1989).

Los resultados derivados de la comparación entre las comunidades revelan que además de las diferencias claras en el componente florístico, existen entre ellas otras diferencias significativas relacionadas con la naturaleza del caudal, la ubicación geográfica y los disturbios. Entre las primeras diferencias se encuentra un número significativamente menor de especies ≥ 50 cm de altura en la comunidad formada por las parcelas de G_1 , que como se ha dicho, se presenta en la planicie de inundación, en la mayor parte de la cual el río se infiltra en época de sequía.

En las planicies de inundación de corrientes intermitentes, la vegetación ribereña está sujeta tanto a condiciones de deficiencia como de exceso de agua, por lo que la sobrevivencia depende de la capacidad de las especies para sobrellevar periodos de sequía y de inundaciones (Brinson, 1990). Esta necesidad adaptativa hace que la diversidad en zonas con estas características sea menor. También en numerosas ocasiones se ha hablado de la reducción en la diversidad causada por disturbios tanto naturales como antropogénicos, siempre que éstos sean demasiado frecuentes, selectivos o intensos (Connell, 1978; Huston, 1979; Sousa, 1984; Pollock, 1998; Wayne, 1992). Además del régimen de disturbios naturales, en Nizanda la planicie de inundación está sometida al constante pastoreo de animales domésticos y a otros usos por parte de los pobladores de la zona (e.g. desrame de los árboles de *Astianthus viminalis*). Estas actividades pueden representar un factor que influye en el mantenimiento de una diversidad baja en esta comunidad. Hay que notar que al considerar la diversidad de la comunidad de G_2 de forma aislada, ésta se ubica definitivamente entre las más diversas (si no la más diversa dadas las consideraciones puntualizadas en párrafos anteriores).

El espectro de formas de crecimiento es otra de las diferencias significativas encontradas entre las dos comunidades. La alta proporción de especies herbáceas y la situación inversa para las arbóreas en G_1 puede deberse a la acción combinada de varios factores. Por un lado están los mismos factores que limitan la diversidad, puesto que a diferencia de los árboles, una gran cantidad de hierbas anuales y perennes son capaces de soportar ambas condiciones. Por otro lado, no hay limitaciones para las especies herbáceas en cuanto a luminosidad se refiere, a pesar de la gran cobertura del estrato arbóreo. Esto se debe a la forma lineal y angosta de la vegetación, al ancho del río en la planicie de inundación y a la ausencia de vegetación circundante por su conversión en tierras de cultivo.

Aunque la forma lineal también se da en las partes altas, en estas zonas la penetración de la luz es menor por varias razones: en general está sombreada por los lomeríos adyacentes y en particular sus bordes están sombreados, en el lado terrestre, por la vegetación adyacente y en el lado acuático, por la vegetación de la otra margen, que se encuentra a unos pocos metros de distancia. En las partes bajas

la luz no sólo penetra directamente por la inexistencia de estas barreras, sino que el albedo es mayor debido a la superficie reflejante del río tanto con agua como sin ella (por el fondo arenoso), y al aumento que se genera con la sustitución de la vegetación adyacente por tierras de cultivo (Maass, 1995).

La altura del dosel es la tercera diferencia significativa entre las comunidades. La comunidad de G₁ presenta un dosel más bajo, coincidente con el patrón observado en otros bosques ribereños donde con el aumento en la aridez decrece la altura de éste (Brinson, 1990). Además, los árboles altos son afectados por diversos factores. Por un lado, esta parte del sistema carece de la protección de los fuertes vientos de la zona que ofrecen los montes y lomas en las partes río arriba. Por otro, el sustrato es predominantemente arenoso y sufre una considerable erosión anual por las avenidas en la época de lluvias con lo que la fijación de los árboles se ve mermada. De hecho, durante la realización del trabajo se observó la ruptura del fuste en la parte media de uno de los individuos más altos de *Astianthus viminalis* por causa del viento, así como el desprendimiento de árboles enteros debido a la acción directa de las corrientes.

La comunidad conformada por las parcelas de G₁ se puede describir como poco densa y de baja estatura (aunque algunos árboles alcanzan hasta los 18 m), pero con una alta productividad, como lo indican su gran cobertura y área basal (Tabla 7). Ésta última está muy por encima de cualquiera de los límites y áreas basales reportados en párrafos anteriores y sólo es comparable con la de otras comunidades de freatofitas del género *Taxodium* que poseen áreas basales entre 50 y 93 m² ha⁻¹ (Brinson, 1990).

A pesar de que se encuentre más de una especie con crecimiento arbóreo entre las más importantes según el VIR (e.g. *Guazuma ulmifolia*, *Thouinidium decandrum*, *Enterolobium cyclocarpum*), sus valores indican que esta comunidad está dominada fisonómicamente por una sola, la freatofita *Astianthus viminalis*, la cual está acompañada de un estrato bajo abundante y diverso, frecuentemente ocupado por herbáceas como *Plumbago scandens*, *Capraria biflora*, *Commelina rufipes*, *Ludwigia erecta*, *L. sufruticosa*, trepadoras como *Byttneria aculeta*, arbustos como *Croton francoanus* y *Ricinus communis* y pastos como *Muhlenbergia*

emerseleyi y *Panicum parcum*.

Aun considerándola de forma separada de G₂, esta comunidad sigue presentando una gran heterogeneidad, como lo indican los coeficientes de variación de la mayor parte de las características evaluadas (ver Tablas 6 y 7). La heterogeneidad está probablemente asociada a la diversidad de sustratos y geoformas comunes en las planicies de inundación, pero también a la perturbación intensa (indiferenciable en su origen) que se ha venido comentando a lo largo del texto; en el Apéndice 1 puede verse que esta comunidad posee varios elementos ruderales y característicos de vegetación secundaria. La fuerte disminución que se produce en el número de especies cuando se pasa del conjunto de S₃₀ a S₅₀ (27%), se debe en particular a que muchas de ellas son trepadoras herbáceas y hierbas anuales, que no crecen hasta esa altura y que se presentan solamente en la época de lluvias.

Diversos estudios florísticos en Guerrero describen un bosque de galería (*sensu* Rzedowski, 1981) que se establece en ríos con comportamientos hidrológicos semejantes y que es muy parecido a la vegetación de esta comunidad. Todos ellos poseen en su estrato arbóreo a *Astianthus viminalis*, aunque también se comparten otras especies que se mencionan como componentes del estrato arbóreo tales como *Acacia farnesiana*, *A. picachensis*, *Cordia dentata* y *Guazuma ulmifolia*; otras del estrato arbustivo como *Solanum hazenii*; trepadoras como *Byttneria aculeata*, *Combretum fruticosum* y *Gronovia scandens*, y también herbáceas como *Euphorbia heterophylla*. Al igual que en Nizanda, estas comunidades son de baja estatura, con alturas del dosel entre 6 y 15 m de altura (Diego-Pérez y Lozada-Pérez, 1994; Fonseca y Lozada-Pérez, 1993; Lozada-Pérez, 1994; Vargas y Pérez, 1996). La especie dominante de esta comunidad es característica de las vegas arenosas de corrientes intermitentes con un manto freático elevado y tiene una amplia distribución en zonas cubiertas por selva baja y con una larga temporada de sequía aunque está restringida a México y el norte de Nicaragua (Pennington y Sarukhán, 1998; Rzedowski, 1994).

A diferencia de la comunidad de las partes bajas, las parcelas de G₂ conforman una vegetación muy rica en especies arbóreas en la que existe una codominancia que

tiene como elementos principales a *Andira inermis* y *Cynometra oaxacana* que aparecen junto a otras especies comunes como *Astronium graveolens*, *Coccoloba barbadensis*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Ficus insipida*, *Inga vera*, *Licania arborea*, *Lonchocarpus* sp03, *Tabebuia pentaphylla* y *Thouinidium decandrum*, las cuales alcanzan las partes altas del dosel. Otros árboles importantes de menor estatura son *Acacia* aff. *hindsii*, *Croton niveus*, *Malmea depressa*, *Nectandra salicifolia*, *Pilocarpus racemosus*, *Piptadenia obliqua* y *Stemmadenia obovata*. Entre los arbustos, *Piper* sp01. es muy importante, pues aparece frecuentemente formando manchones de gran cobertura bajo el dosel. Otros arbustos importantes son *Jacquinia macrocarpa*, *Psychotria horizontalis* y *Rondeletia leucophylla*, ésta última presente mayoritariamente en las orillas e islas pequeñas en medio del cauce. Entre estos elementos aparecen también de forma importante trepadoras leñosas como *Heteropteris laurifolia*, *Hemiangium excelsum*, *Hiraea reclinata*, *Rourea glabra* y *Paullinia cururu*. El estrato herbáceo es prácticamente inexistente, aunque *Bromelia palmerii* aparece de manera frecuente.

Esta comunidad también se caracteriza por ser poco densa, con una alta productividad y con un dosel bajo en relación a las selvas con las que ha sido asociada. De forma adicional a lo que se ha comentado sobre la estatura de la comunidad en general, Rzedowski (1981) menciona que la altura del bosque tropical subcaducifolio (al que corresponden las selvas medianas subcaducifolias) frecuentemente es de entre 20 y 30 m, y la del bosque tropical perennifolio (equivalente a las selvas medianas subcaducifolias) está por encima de los 25 m de alto. Un buen ejemplo particular lo constituyen los árboles del dosel de la selva mediana subcaducifolia del parque ecológico "La Vainilla" en Guerrero, ubicado en la misma zona ecológica, que se encuentran entre los 20 y los 25 m, con emergentes de hasta 35 m. En Nizanda el intervalo de altura de esta comunidad está entre los 11 y 26 m, con un promedio de 16 m.

Aunque son pocas las ocasiones en que vegetaciones semejantes se han descrito como vegetación ribereña, algunos trabajos permiten reconocer sistemas muy parecidos. Por ejemplo, en la cuenca del río Balsas, comprendiendo la mayor parte de las subcuencas de los ríos Tepalcatepec, Cutzamala y Tacámbaro en Michoacán y la

parte media del río Balsas en el estado de Guerrero, se genera, entre el bosque tropical caducifolio, un “tipo de vegetación riparia a lo largo de los lechos de ríos y arroyos de temporal, entre los cuales destacan algunos árboles de talla sobresaliente” (Fernández *et al.*, 1998: 9). Entre las especies que destacan menciona a *Andira inermis*, *Astianthus viminalis*, *Celtis iguanaea*, *Crateva tapia*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Licania arborea*, *Morisonia americana* y *Thouinidium decandrum*. Es muy interesante que en la porción del río Balsas en Guerrero, Vargas y Pérez (1996) describen un “bosque en galería” no mayor a 12 m de altura, entre cuyos componentes se encuentran *Acacia farnesiana*, *Acacia picachensis*, *Astianthus viminalis* y *Combretum fruticosum*. El bosque tropical subcaducifolio que describen Fernández *et al.* (1998) para la cuenca del Balsas posee un estrato arbóreo que oscila entre los 15 y 35 m de altura, con un promedio de 25 m. En otro estudio realizado en Guerrero, Verduzco y Rodríguez (1995) describen un “bosque en galería” sobre arroyos más o menos permanentes, que posee varias especies en común pertenecientes a diferentes estratos (*e.g.* *Coccoloba barbadensis*, *Ficus insipida*, *Inga vera*, *Melochia nodiflora*, *Plumbago scandens* y *Psychotria horizontalis*), y una altura no mayor de 15 m.

Estas descripciones sugieren que efectivamente la vegetación ribereña de las partes altas es más baja que la selva mediana, a la que se asocia debido a su composición florística. Las descripciones de la cuenca del Balsas ofrecen además un panorama interesante sobre la existencia de sistemas muy semejantes, lo que fortalece la idea de la identidad de la vegetación ribereña en su conjunto, desde los arroyos tributarios hasta el cauce principal.

.. Dado que las comunidades descritas guardan diferencias considerables en su composición y fisonomía, reconocerlas y nombrarlas conforme a sus particularidades tiene sentido al ofrecer una visión más acertada del mosaico vegetacional y la riqueza florística características de la región. Esta denominación, sin embargo, no debe perder de vista las propiedades del entorno, que las hace distintas a otras a las que se asemejan por algunos de sus rasgos fisonómicos y estructurales. De esta forma, se puede concluir que dentro de la vegetación ribereña de Nizanda, pueden reconocerse a la comunidad de *Astianthus viminalis* (G₁) y a la comunidad de *Andira inermis* y *Cynometra oaxacana* (G₂).

5.4. Sobre el reconocimiento de la vegetación ribereña y su importancia

Se ha comentado que en México, los trabajos sobre la vegetación ribereña son escasos y en general, su reconocimiento ha sido muy pobre. También se ha propuesto como un problema causal su definición y denominación. En diversos trabajos ha sido tratada, en mayor o menor medida (*i.e.* solamente mencionada), bajo categorías y nombres diferentes. En algunas ocasiones, se reconoce como un tipo de vegetación bien definida en términos ecológicos, y en otras, como una variante de otros tipos vegetacionales que se establece a lo largo de arroyos y ríos perennes o intermitentes. En la Tabla 10 se presenta una lista de los términos empleados para definirla en diversos trabajos sobre vegetación en México, en los que se ha reconocido de forma explícita.

A pesar de que la definición hecha por Rzedowski (1981) permite incluir dentro de este tipo vegetacional a comunidades diversas en términos de su estructura y fisonomía, es probable que el empleo de la palabra bosque haya provocado que, aun después de la publicación de su trabajo, muchas comunidades ribereñas no hayan sido reconocidas como tales sino como variantes de tipos descritos con mayor amplitud y por lo tanto, sólo estudiadas de forma somera. Esto se debe a que la clasificación de Miranda y Hernández-X. (1963), una de las clasificaciones más empleadas en México, no sólo no contempla a la vegetación ribereña como un tipo particular, sino que además considera a un bosque como una comunidad vegetal arbórea con pocas especies dominantes y generalmente con pocos bejucos o sin ellos. La distinción hecha entre un bosque y una selva en los términos mencionados es generalmente utilizada y por ello, comunidades como la G₂ aquí descrita, que guarda semejanzas con las selvas medianas, no son consideradas como bosque de galería, a pesar de que se deben indudablemente a la presencia de las corrientes de agua y que por ellas guardan características particulares en términos florísticos y estructurales. Es interesante, sin embargo, que el propio Miranda, en trabajos anteriores a su propuesta de clasificación de la vegetación, reconoce a selvas establecidas a lo largo de corrientes como un tipo de vegetación diferente al de las selvas ajenas al ambiente ribereño (Tabla 10).

Tabla 10. Términos empleados para denominar a las comunidades ribereñas en México. La columna Vegetación referida contiene una mención de las comunidades agrupadas bajo el término y, en el caso de los trabajos Rzedowski (1981) y Miranda y Hernández-X. (1963), las características empleadas para su definición.

Término	Vegetación referida	Fuente
Bosque de Galería	Agrupaciones arbóreas a lo largo de corrientes de agua más o menos permanentes. Se ha empleado en diversos trabajos para englobar comunidades de <i>Astianthus</i> , <i>Andira</i> , <i>Bucida</i> , <i>Calophyllum</i> , <i>Ficus</i> , <i>Inga</i> , <i>Licaria</i> , <i>Pachira</i> , <i>Pithecellobium</i> , <i>Populus</i> , <i>Platanus</i> , <i>Salix</i> , <i>Taxodium</i> , entre otras.	Rzedowski (1981)
Selva en galería (entre paréntesis en la obra original)	Variantes de la selva alta o mediana subcaducifolia en vegas de arroyos o ríos, que coexisten con la selva baja caducifolia o subcaducifolia, o con sabana.	Miranda y Hernández-X. (1963)
Vegetación riparia	“Matorrales espinosos” de <i>Prosopis</i> ; “agrupaciones ecológicas” constituidas por elementos de selvas altas perennifolias y zonas inundadas como <i>Andira</i> , <i>Annona</i> , <i>Calophyllum</i> , <i>Ficus</i> , <i>Inga</i> , <i>Lonchocarpus</i> , <i>Pachira</i> y <i>Pithecellobium</i> ; “tipo de vegetación riparia” con especies como <i>Andira</i> , <i>Licania</i> , <i>Enterolobium</i> , <i>Pithecellobium</i> , <i>Ficus</i> , <i>Astianthus</i> , y <i>Thouinidium</i> , entre otras; “asociaciones” de <i>Ficus glabrata</i> , <i>Bucida buceras</i> , <i>Andira galeottiana</i> , <i>Rhizophora mangle</i> y <i>Platanus lindeniana</i> . Todas ellas descritas en la desembocadura y orillas de ríos y arroyos permanentes e intermitentes.	Ortiz-Hernández (1995); Ramírez-altas (1999); Fernández et al. (1998); Valiente-riparia (1995); López-Thouinidium (1995); López-Mendoza (1980); Guizar-Nolazco y Moreno-Macías (1985)
Selva tropical de ribera	Comunidades de <i>Ficus</i> , <i>Inga</i> , <i>Lonchocarpus</i> y <i>Salix</i> , a lo largo de los cursos de agua de “bastante” caudal y escaso caudal de Tuxtepec, Oaxaca.	Miranda (1948)

Tabla 10. Continúa.

Término	Vegetación referida	Fuente
Bosques perennifolios y deciduos riparios	Comunidades de <i>Salix</i> , <i>Fraxinus</i> , <i>Populus</i> , <i>Platanus</i> y <i>Taxodium</i> , entre otros, restringidas al banco de los ríos y usualmente monoespecíficas.	Lot y Novelo (1990)
Selva alta-mediana riparia	Asociaciones en la margen de ríos, arroyos y lagunas, con dominancia variable de elementos de selvas perennifolias y zonas inundables (e.g. <i>Andira</i> , <i>Bravaisia</i> , <i>Calophyllum</i> , <i>Ficus</i> , <i>Inga</i> , <i>Lonchocarpus</i> , <i>Pachira</i> , <i>Pithecellobium</i> y <i>Tabebuia</i>).	Lot y Novelo (1990)
"Gallery Forests"	Comunidades de <i>Populus</i> , <i>Prosopis</i> , <i>Salix</i> y <i>Taxodium</i> en arroyos perennes e intermitentes que fluyen de la Sierra Madre Occidental a la parte central del desierto de Chihuahua.	West (1964)
"Arroyo Forests"	Bandas de "bosques semideciduos" entre el canal de agua y los lomeríos en Chamela, Jalisco.	Lott <i>et al.</i> (1987)
"Swamp and Lowland riparian forest"	Comunidades de <i>Andira galeottiana</i> , <i>Bravaisia integerrima</i> , <i>Bucida burceras</i> , <i>Calophyllum brasiliense</i> , <i>Haematoxylum campechianum</i> , <i>Pachira acuatica</i> , <i>Salix chilensis</i> y <i>Taxodium mucronatum</i> , a lo largo de los ríos de las tierras bajas (Chiapas), especialmente donde el agua corre lentamente, en áreas planas periódicamente inundadas donde el agua se mantiene por algunos meses, y en pantanos de agua dulce detrás del manglar.	Breedlove (1973)
"Temperate riparian forest"	Comunidades con árboles y arbustos de <i>Acer</i> , <i>Alnus</i> , <i>Baccharis</i> , <i>Crataegus</i> , <i>Platanus</i> , <i>Salix</i> , entre otros, a lo largo de arroyos de las tierras altas y la Sierra Madre de Chiapas.	Breedlove (1973)

En otro sentido, la falta de trabajos sobre esta vegetación sólo permitieron hacer una descripción muy general de las comunidades entendidas como “bosque de galería” por Rzedowski (1981). Su obra tan sólo menciona algunos géneros normalmente encontrados a lo largo de las corrientes de agua, de tal forma que en varios trabajos se opta por una forma más clara de agrupar a las comunidades a través de criterios fisonómicos, que el describir a la vegetación ribereña como un tipo particularmente definido como bosque de galería. Otra sensación sobre la incertidumbre que se genera por el empleo de este término es que la palabra “galería”, aunque describe una de las características de este tipo vegetacional, esto es, su forma lineal, no hace referencia directa al entorno ecológico que, como se ha discutido, genera las particularidades de esta vegetación.

La confusión generada por la palabra bosque también ha producido la utilización de otras expresiones para describir a esta vegetación. Así lo demuestra el empleo del término vegetación riparia para denominar a las comunidades ribereñas fisonómicamente semejantes a selvas, *sensu* Miranda y Hernández-X. (1963), en trabajos donde su sistema de clasificación constituye la base para la distinción de las comunidades (Tabla 10). La palabra riparia(o) es una traducción literal del término en inglés *riparian* (del latín *riparius*, que significa perteneciente al banco o costa de un río) y es utilizada sin mayor discusión o especificación del por qué de su empleo en lugar del término ribereño que es la traducción correcta del inglés al español.

El principal problema sobre la definición y denominación de este tipo de vegetación no radica en su particularidad (ésta ha sido notada desde hace tiempo en más obras generales sobre vegetación mexicana de las que aquí se exponen de forma directa; Beard, 1955; Leopold, 1950; Lundell, 1934; Miranda y Sharp, 1950; Shelford, 1963, Thom, 1967), sino en la dificultad que se genera para adoptar una entidad abstracta y objetiva que permita estudios más detallados, la muy necesaria comunicación científica y la posibilidad real de pasar de la investigación básica a la aplicada. Éstos son puntos fundamentales y muy necesarios para este tipo de vegetación que, como se ha detallado en el trabajo, forma parte de un sistema ecológico continuo muy importante. Un ejemplo de la falta de una definición y la importancia del problema lo constituye el trabajo de Ortiz-Hernández (1995), quien

estudió la vegetación ribereña con el objeto de constituir un marco para la evaluación del impacto de un proyecto hidráulico en Querétaro; no deja de sorprender que en este estudio, el bosque de galería se considere como "una asociación de la vegetación riparia".

Con el fin de eliminar los problemas de la divergencia de la terminología y sus criterios, aquí se ha manejado el término vegetación ribereña que incluye a toda comunidad que deba sus características y se diferencie de las áreas contiguas por la presencia de las corrientes de agua, independientemente de su diversidad estructural. Ahora bien, se considera que el empleo generalizado del término ripario(a) en numerosos trabajos sobre esta vegetación, puede ser tomado en cuenta como un elemento de peso para su aceptación en la denominación de estas comunidades. Con ello, se propone que la discusión gire en torno a los términos riparia o ribereña, aceptando que el empleo de la palabra vegetación resuelve los problemas sobre la heterogeneidad fisonómica y estructural y la confusión aún existente sobre la distinción entre selva y bosque.

CAPÍTULO VI

CONCLUSIONES

La vegetación que se establece a lo largo del sistema fluvial de Nizanda forma un corredor angosto que varía longitudinalmente en un corto espacio debido al efecto combinado de los factores relacionados con el flujo de agua y las características inherentes de los valles río arriba y las planicies de inundación. Como consecuencia, la vegetación contiene elementos adaptados a distintos sustratos y condiciones de humedad del suelo, haciendo que esta comunidad sea un componente importante del mosaico vegetacional de la región, particularmente heterogéneo y poseedor de una alta diversidad, a pesar de ocupar un área restringida.

A pesar del reducido tamaño y de la variabilidad temporal y espacial de las corrientes de agua de la zona, la influencia de ellas en la composición y estructura de las comunidades en sus márgenes es determinante. En las partes altas del sistema estudiado se establece un tipo de comunidad fisonómicamente parecido a las selvas medianas y con una gran cantidad de elementos de zonas húmedas, pero su componente florístico, aunado a los patrones estructurales encontrados, sugiere fuertemente que su desarrollo depende de las características distintivas de lo que se conoce como la zona ribereña. La falta de estudios detallados en comunidades semejantes a la tratada, impide hacer un análisis comparativo adecuado entre éstas y las selvas medianas ajenas a estos ambientes, aunque puede afirmarse que factores hidrológicos, geomorfológicos y edáficos son fundamentales para comprender las peculiaridades de la variación florística y estructural encontrada.

En las partes bajas del sistema estudiado, los problemas relacionados con el estrés hídrico, los disturbios, y otros factores relacionados con la geomorfología de los ríos, condicionan la presencia de las especies y favorecen el establecimiento de plantas ruderales y freatofitas. De esta forma, la heterogeneidad de condiciones se manifiesta en el establecimiento de comunidades con grandes diferencias en su composición y en su riqueza y diversidad, tanto de especies como de formas de crecimiento, pero que tienen una gran productividad, bajas densidades de plantas, poca estatura, y una elevada riqueza florística. Del análisis comparativo se desprende que estas

características se comparten con varias comunidades ribereñas dentro y fuera de las zonas tropicales, lo que motiva la realización de otros estudios de esta naturaleza en México, de tal forma que puedan generalizarse los patrones encontrados.

En el contexto de la región de Nizanda, si se pretende obtener una visión integral de la vegetación, sería conveniente reconocer a la vegetación ribereña de forma particular como una unidad, a pesar de la clara distinción hecha aquí entre las dos comunidades descritas en los resultados y discutidas más arriba. Dentro del marco de la vegetación a la escala de todo el territorio del país, es indudable que las particularidades de este tipo de vegetación hacen necesaria la búsqueda de un consenso en su conceptualización, de manera que dejen de estar relegadas en su estudio. Los avances que puedan lograrse en estos aspectos serán fundamentales para entender a un tipo de vegetación que presta servicios ecológicos muy diversos y de gran importancia, y que está íntimamente ligado al recurso hidrológico tan escaso e importante en este país.

LITERATURA CITADA

- Allan, D. 1995. *Stream Ecology. Structure and Function of Running Waters*. Chapman and Hall, Londres.
- Barbour, M., Burk, J., Pitts, W., Guillian, F. y Schwartz, M. 1999. *Terrestrial Plant Ecology*. Benjamin Cummings, Menlo Park.
- Barreto-Oble, D. 2000. *Análisis Ecológico y Distribucional de los Anfibios y Reptiles de la Región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca*. Tesis (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Beard, J. S. 1955. The classification of tropical American vegetation-types. *Ecology* 36: 89-100.
- Breedlove, D. E. 1973. The phytogeography and vegetation of Chiapas (Mexico). En: *Vegetation and Vegetational History of Northern Latin America*. Graham, A. (Ed.). pp 149-165. Elsevier, Amsterdam.
- Bren, L. J., O'Neill, I. C. y Gibbs, N. C. 1988. Use of map analysis to elucidate flooding in an Australian riparian river Red Gum forest. *Water Resources Research* 24: 1152-1162.
- Brinson, M. 1990. Riverine forests. En: *Ecosystems of the World*, Vol. 15, pp. 87-137. Elsevier, Amsterdam.
- Brooks, K., Folliott, P., Gregersen, H. y DeBano, L. 1997. *Hydrology and the Management of Watersheds*. Iowa State University Press, Ames.
- Busch, D. y Smith, S. 1995. Mechanisms associated with decline of woody species in riparian ecosystems of the southwestern U.S. *Ecological Monographs* 65: 347-370.
- Carr, C. 1998. Patterns of vegetation along the Omo River in southwest Ethiopia. *Plant Ecology* 135: 135-163.
- CEMEX. 1996. *Diversidad de Flora Mexicana*. Robles, G. (Ed.), México, D.F.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rainforests and coral reefs. *Science* 199: 1302-

1310.

- Correll, D. y Weller, D. 1989. Factors limiting processes in freshwater wetlands: an agricultural primary stream riparian forest. En: *Freshwater Wetland and Wildlife*, CONF-8603101, DOE Symposium series no. 61. Sharitz, R. R. y Gibbons, J. W. (Eds.). pp 9-23. USDOE Office of Scientific and Technical Information, Oak Ridge.
- Cowan, C.P. 1983. Flora de Tabasco. Listados Florísticos de México. I. Flora de Tabasco. Instituto de Biología, UNAM, México, D.F.
- Cronquist, A. 1981. *An Integrated System of Classification of Flowering Plants*. Columbia University Press, Nueva York.
- Cruz-García, N. 1997. Diversidad de Especies Arbóreas en una Selva Mediana Subperennifolia de Veracruz, México. Tesis (Ingeniero en Agroecología). Universidad Autónoma de Chapingo, Chapingo.
- Challenger, A. 1998. Utilización y Conservación de los Ecosistemas Terrestres de México. Pasado Presente y Futuro. CONABIO, UNAM, Agrupación Sierra Madre, México, D.F.
- Dahlgren, R. M. T., Clifford H. T. y Yeo P. F. 1985. *The Families of the Monocotyledons*. Springer-Verlag, Berlín.
- Diego-Pérez, N. y Lozada-Pérez, L. 1994. No. 3. Laguna de Tres Palos. En: *Estudios Florísticos en Guerrero*. Diego-Pérez, N. y Fonseca, R. M. (Eds.). Prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Diego-Pérez, N., Oviedo-Prieto, R., Lozada, L. y Fonseca, R. M. 1996/97. Vegetación costera de lagunas y zonas inundables Cuba-Guerrero, México. *Acta Botanica Hungarica* 40: 45-111.
- Digby, P. G. N. y Kempton, R. 1987. *Multivariate Analysis of Ecological Communities*. Chapman and Hall, Londres.
- Fernández-Nava, R., Rodríguez-Jiménez, C., Arreguín Sánchez, M. y Rodríguez Jiménez, A. 1998. Listado florístico de la cuenca del río Balsas, México. *Polibotánica* 9: 1-115.
- Fonseca, R. M. y Lozada-Pérez, L. No. 1. Laguna de Coyuca. En: *Estudios Florísticos en*

- Guerrero, Diego-Pérez, N. y Fonseca, R. M. (Eds.). Prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Franklin, J., F. 1992. Scientific basis for new perspectives in forests and streams. En: *Watershed Management, Balancing Sustainability and Environmental Change*. Naiman, R. (Ed.). pp. 25-72. Springer-Verlag, Nueva York.
- Gallardo, C. 1996. No. 8. Parque ecológico "La Vainilla". Zihuatanejo, Guerrero. En: *Estudios Florísticos en Guerrero*. Diego-Pérez, N. y Fonseca, R. M. (Eds.). Prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- García, E. 1987. *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen: Para Adaptarlo a las Condiciones de la República Mexicana*. Edición de la autora, México, D.F.
- Gauch, H. G. Jr. 1982. *Multivariate Analysis in Community Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gentry, A.H. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. En: *Evolutionary Biology*, Vol. 15. M. K. Hecht, B. Wallace y G. T. Prance (Eds.). pp. 1-84. Plenum press, Nueva York.
- Gibbs, P. E. y Leitão-Filho, H. F. 1978. Floristic composition of an area of gallery forest near Mogi Guaçu, state of São Paulo, SE Brazil. *Revista Brasileira de Botanica* 1: 151-156.
- Godínez-Ibarra, O. 1999. *Regeneración Natural, Riqueza y Diversidad de Especies en una Selva Mediana Subperennifolia del Centro de Veracruz*. Tesis (Biología). Fac. Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Golley, F. B., McGinnis, J. T., Clements, R. G., Child, G. I. y Duever, M. J., 1975. *Mineral Cycling in a Tropical Moist Forest Ecosystem*. University of Georgia press, Athens.
- González-Soriano, E., Dirzo, R. y Vogt, R. C. (Eds.). 1997. *Historia Natural de Los Tuxtlas*. UNAM, CONABIO, México, D.F.
- Guizar-Nolazco, E. y Moreno-Macías, E. 1985. *Estudio de la Vegetación de Municipio de Jolalpan, Puebla*. Departamento de Trabajos de Campo Universitarios. Universidad Autónoma de Chapingo, Chapingo.

- Hernández, B.E. 1989. Propuesta para recuperación del bosque ribereño en el río Mucujún. Una acción necesaria para mejorar la calidad del agua. *Revista Forestal Venezolana* 31: 3-58.
- Hill, M.O. 1979a. DECORANA - A FORTRAN Program for Detrended Correspondence Analysis and Reciprocal Averaging. Ecology and Systematics, Cornell University, Ithaca.
- Hill, M.O. 1979b. TWINSpan - A FORTRAN Program for Arranging Multivariate Data in an Ordered Two-Way Table by Classification of the Individuals and Attributes. Ecology and Systematics, Cornell University, Ithaca.
- Holdridge, L. R., Grenke, W. C., Hatheway, W. H., Liang, T. y Tosi, J. A., Jr., 1971. Forest Environments in Tropical Life Zones: A Pilot Study. Pergamon Press, Oxford.
- Hughes, F. M. R. 1988. The ecology of African floodplain forest in semi-arid and arid zones: a review. *Journal of Biogeography* 15: 127-140.
- Hughes, F. M. R. 1990. The influence of flooding regimes on forest distribution and composition in the Tana river floodplain, Kenya. *Journal of Applied Ecology* 27: 475-491.
- Huston, M. 1979. A general hypothesis on species diversity. *American Naturalist* 113: 81-101.
- Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática (INEGI). 1981. Carta topográfica, Juchitán E15-10 D15-1, escala 1:250,000. México, D.F.
- INEGI. 1982. Carta geológica, Juchitán E115-10, D15-1, escala 1:250,000. México, D.F.
- INEGI. 1985a. Carta de Uso del suelo y Vegetación, Juchitán E15-10 D15-1, escala 1: 250,000. México, D.F.
- INEGI. 1985b. Carta topográfica, Santo Domingo E15C64, escala 1:50,000. México, D.F.
- INEGI. 1988. Carta topográfica, Ciudad Ixtepec E15C63, escala 1:50,000. México, D.F.

- INEGI. 1999. Condensado estatal, Oaxaca, escala 1:700,000. México, D.F.
- Jongman, R. H. G., Ter Braak, C. J. F. y Van Tongeren O. F. R. 1995. *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kellman, M. y Meave, J. 1997. Fire in the tropical gallery forests of Belize. *Journal of Biogeography* 24: 23-34.
- Kellman, M. y Tackaberry, R. 1993. Disturbance and tree species coexistence in tropical riparian forest fragments. *Global Ecology and Biogeography Letters* 3: 1-9.
- Kellman, M., Tackaberry, R., Brokaw, N. y Meave, J. 1994. Tropical gallery forests. *National Geographic Research & Exploration* 10: 92-103.
- Kellman, M., Tackaberry, R. y Meave, J. 1996. The consequences of prolonged fragmentation: lessons from tropical gallery forests. En: *Forest Patches in Tropical Landscapes*. Schelhas J. y Greenberg, R. (Eds.). pp. 37-58. Island Press, Washington, D.C.
- Kershaw, K. A. 1973. *Quantitative and Dynamic Plant Ecology*. Edward Arnold, Londres.
- Krebs, C. J. 1999. *Ecological Methodology*. Benjamin Cummings, Menlo Park.
- Leopold, A. S. 1950. Vegetation zones of Mexico. *Ecology* 31: 507-518.
- López-Mendoza, R. 1980. Tipos de Vegetación y su Distribución en el Estado de Tabasco y Norte de Chiapas. Centro Regional Tropical Puyacatengo, Universidad Autónoma de Chapingo, Chapingo.
- Lot, A y Novelo, A. 1990. Forested wetlands of Mexico. En: *Ecosystems of the World*, Vol. 15, pp. 287-298. Elsevier, Amsterdam.
- Lott, E., Bullock, S. y Solís-Magallanes, J. A. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests of coastal Jalisco. *Biotropica* 19: 228-235.
- Lozada-Pérez, L. 1994. No. 2. Laguna de Mitla. En: *Estudios Florísticos en Guerrero*.

- Diego-Pérez, N. y Fonseca, R. M. (Eds.). Prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Lundell, C. L. 1934. Preliminary sketch of the phytogeography of the Yucatan peninsula. Carnegie Institution of Washington Publications. 436: 257-321.
- Lykke, A. M. y Goudiaby, A., 1999. Structure, floristic composition, and conservation potentials of a remnant gallery forest at "Mare du Dragon", Senegal. *Nordic Journal of Botany* 19: 561-574.
- Maass, J. M. 1995. Conversion of tropical dry forests to pasture and agriculture. En: *Seasonally Dry Tropical Forests*. Bullock, S. H., Mooney, H. A. y Medina, E. (Eds.). pp. 9-34. Cambridge University Press, Cambridge.
- MacDougall, A. y Kellman, M. 1992. The understorey light regime and patterns of tree seedlings in tropical riparian forest patches. *Journal of Biogeography* 19: 667-675.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological Diversity and Its Measurement*. Princeton University Press, Princeton.
- Matteucci, D. y Colma, A. 1982. *Metodología para el Estudio de la Vegetación*. OEA, Washington D.C.
- Meave, J. A. 1990. *Estructura y Composición de la Selva Alta Perennifolia de los Alrededores de Bonampak*. Instituto Nacional de Antropología y Conaculta, México, D.F.
- Meave, J. A. 1991. *Maintenance of Tropical Rain Forest Plant Diversity in Riparian Forests of Tropical Savannas*. Tesis doctoral, York University, Toronto.
- Meave, J. A., y Kellman, M. 1994. Maintenance of rainforest diversity in riparian forests of tropical savannas: implications for species conservation during Pleistocene drought. *Journal of Biogeography* 21: 121-135.
- Meave J. A., Pérez-García, E. y Gallardo, C. 1996. *Estudio ecológico-florístico de los enclaves de vegetación xerófila inmersos en una selva baja caducifolia en el Istmo de Tehuantepec, Oaxaca*. Informe final inédito presentado a la CONABIO. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Meave J. A. y Pérez-García, E. 2000. *Estudio de la diversidad florística de la región de*

Nizanda en el Istmo de Tehuantepec, Oaxaca (Proyecto L085). Informe final inédito presentado a la CONABIO. Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.

- Metzger, J. P., Bernacci, L. C. y Goldenberg, R. 1997. Patterns of tree species diversity in riparian forest fragments of different widths (SE Brazil). *Plant Ecology* 133: 135-152.
- Miranda, F. 1948. Observaciones botánicas en la región de Tuxtepec, Oaxaca, con notas sobre plantas útiles. *Anales del Instituto de Biología, México*, XIX. 1: 105-136.
- Miranda, F. y Sharp, A. J. 1950. Characteristics of the vegetation in certain temperate regions of eastern Mexico. *Ecology* 31: 313-333.
- Miranda, F. y Hernández-Xolocotzi, E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28: 29-179.
- Mitsch, W. J. y Gosselink, J. 1986. Riparian wetlands. En: *Wetlands*. pp. 353-389. Van Nostrand Reinhold, Nueva York.
- Moran, R. C. y Riba R. (Eds.). 1995. Volumen I Psilotaceae a Salviniaceae. En *Flora Mesoamericana*. Davidse, G., Sousa M. y Knapp S. (Eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, Missouri Botanical Garden y The Natural History Museum (Londres). México, D.F.
- Murphy, P. G. y Lugo, A. E. 1995. Dry forests of Central America and the Caribbean. En: *Seasonally Dry Tropical Forests*. Bullock, S. H., Mooney, H. A. y Medina, E. (Eds.). pp. 9-34. Cambridge University Press, Cambridge.
- Naiman, R., Beechie, T., Benda, L., Berg, D., Bisson, P., MacDonald, L., O'Connor, M., Olson, P. y Steel, A. 1992. Fundamental elements of ecologically healthy watersheds in the Pacific Northwest Coastal Ecoregion. En: *Watershed Management, Balancing Sustainability and Environmental Change*. Naiman, R. (Ed.). pp. 127-188. Springer-Verlag, Nueva York.
- Naiman, R., Décamps, H. y Pollock, M. 1993. The role of riparian corridors in maintaining regional biodiversity. *Ecological applications* 3: 209-212.
- Naiman, R., Fetherston, K., Mckcay, S. y Chen, J. 1998. Riparian forests. En: *River Ecology and Management. Lessons from the Pacific Coastal Ecoregion*. Naiman,

- Nilsson, C., Grelsson, G., Johansson, M. y Sperens, U. 1987. Can rarity and diversity be predicted in vegetation along riverbanks?. *Biology of Conservation* 44: 201-212.
- Nilsson, C., Grelsson, G., Johansson, M. y Sperens, U. 1989. Patterns of plant species richness along riverbanks. *Ecology* 70: 74-84.
- Ortiz-Hernández, A. 1995. Estructura de la vegetación acuática y riparia de los ríos San Juan, Tula y Moctezuma en los estados de Querétaro e Hidalgo, México. Tesis (Biología). Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, UNAM, México, D.F.
- Pennington, T. D. y Sarukhán, J. 1998. Árboles Tropicales de México. Manual para la Identificación de las Principales Especies. UNAM y Fondo de Cultura Económica, México, D.F.
- Pérez-García, E. A., Gallardo, C. y Meave, J. 1998. Heterogeneidad vegetacional en un paisaje complejo del trópico estacionalmente seco en el Istmo de Tehuantepec, Oaxaca. En: VII Congreso Latinoamericano de Botánica y XIV Congreso Mexicano de Botánica. Diversidad y Conservación de los Recursos Vegetales en Latinoamérica. Libro de Resúmenes. Sociedad Botánica de México, México, D.F.
- Pérez-García, E. A., Meave, J. y Gallardo, C. Enviado. Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec (Oaxaca), México.
- Pollock, M. 1998. Biodiversity. En: *River Ecology and Management. Lessons from the Pacific Coastal Ecoregion*. Naiman, R. y Bilby, R. (Edts.). pp. 289-318. Springer-Verlag, Nueva York.
- Ramírez-Ramírez, F. 1999. Flora y Vegetación de la Sierra de Santa Marta, Veracruz. Tesis (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Räsänen, M. E., Salo, J.S. y Kalliola, R. J. 1987. Fluvial perturbation in the western amazon basin; regulation by long-term sub-Andean tectonics. *Science* 238: 1398-1401.
- Redford, K. H. y da Fonseca, G. A. B. 1986. The role of gallery forests in the zoogeography of the Cerrados non-volant mammalian fauna. *Biotropica* 18: 126-135.
- Rodrigo-Álvarez, L. 1994. Geografía General del Estado de Oaxaca. Carteles editores,

- Rodrigo-Álvarez, L. 1994. Geografía General del Estado de Oaxaca. Carteles editores, Oaxaca.
- Rzedowski, J. 1981. Vegetación de México. LIMUSA, México D.F.
- Rzedowski, J. 1994. Geographical affinities of the riparian trees of Mexico. *Mémoires de la Société de Biogéographie* IV: 37-44.
- Salo, J., Kalliola, R., Häkkinen, I., Mäkinen, Y., Niemelä, P., Puhakka, M. y Coley, P. D. 1986. Riverdynamics and the diversity of amazon lowland forest. *Nature* 322: 254-258.
- Sánchez-Silva, R. 1986. Vegetación en galería y sus relaciones hidrogeomorfológicas. *Ingeniería Hidráulica en México* 1, mayo-agosto: 70-78.
- Sedgwick, J. A. y Knopf, F. L. 1989. Demography, regeneration, and future projections for a bottomland cottonwood community. En: *Freshwater wetland and wildlife*, CONF-8603101, DOE Symposium series no. 61. Sharitz R. R. y Gibbons, J. W. (Eds.). pp. 249-266. USDOE Office of Scientific and Technical Information, Oak Ridge.
- Shelford, V. E. 1963. *The Ecology of North America*. University of Illinois Press, Urbana.
- Sosa, V. y Gómez-Pompa, A. (compiladores). 1994. *Flora de Veracruz*. Lista Florística. Instituto de Ecología A.C., Xalapa.
- Sousa, W. P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 353-391.
- SPP (Secretaría de Programación y Presupuesto) 1981. *Atlas Nacional del Medio Físico*. México, D.F.
- SPP, INEGI. 1984a. Carta de efectos climáticos regionales mayo-octubre. Juchitán E15-10 D15-1, escala 1:250,000. México, D.F.
- SPP, INEGI. 1984b. Carta de efectos climáticos regionales noviembre-abril. Juchitán E15-10 D15-1, escala 1:250,000. México, D.F.
- Standley, P.C., Steyermark, J. 1946a. *Flora of Guatemala*. Fieldiana: Botany. 24, Part IV.

- Standley, P.C., Steyermark, J. 1946b. Flora of Guatemala. Fieldiana: Botany. 24, Part V.
- Standley, P.C., Steyermark, J. 1949. Flora of Guatemala. Fieldiana: Botany. 24, Part VI.
- Standley, P.C., Williams, L.O. y Gibson, D.N. 1974. Flora of Guatemala. Fieldiana: Botany. 24, Part X.
- StatSoft, Inc. 1998. STATISTICA for Windows [Programa de cómputo]. Tulsa, E.E.U.U.
- Stromberg, J., Wilkins, S. y Tress, J. 1993. Vegetation-hydrology models: implications for management of *Prosopis velutina* (Velvet mesquite) riparian ecosystems. Ecological Applications 3: 307-314.
- Thom, B. G. 1967. Mangrove ecology and deltaic geomorphology, Tabasco, Mexico. Journal of Ecology 55: 301-343.
- Thomas, D. 1988. The biogeomorphology of arid and semiarid environments. En: Biogeomorphology. Heather, V. (Ed.). pp. 193-221. Basil-Blackwell, Oxford.
- Toledo, V. M., Carabias, J., Mapes, C. y Toledo C. 1985. Ecología y Autosuficiencia Alimentaria. Siglo XXI, México, D.F.
- Trejo-Vázquez, R. I., 1998. Distribución y Diversidad de Selvas Bajas de México: Relaciones con el Clima y el Suelo. Tesis (Doctor en Ciencias; Biología). Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Valiente-Banuet, A., González, M. F. y Piñero, D. D. 1995. Vegetación selvática de la región de Gómez Farías. Acta Botánica Mexicana 33: 1-36.
- Valle-Doménech, A. J. 2000. Análisis Estructural de una Hectárea de Selva Alta Perennifolia en el Monumento Natural Yaxchilán (Chiapas), México. Tesis. (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Vargas, A. y Pérez A. 1996. No. 7. Cerro Chiletépetl y alrededores (Cuenca del Balsas). En: Estudios Florísticos en Guerrero. Diego-Pérez, N. y Fonseca, R. M. (Eds.). Prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Vázquez-Torres, M. 1991. Flora Vascular y Diversidad de Especies Arbóreas del Dosel Superior: en una Muestra de Selva Alta Sobre Substrato Cárstico en la Zona de

Uxpanapa. Textos universitarios, Universidad Veracruzana, Xalapa.

- Vera Caletti, M. P., 1998. Diversidad de Árboles en una Selva Alta Perennifolia de Santa María Chimalapa, Oaxaca. Tesis (Biología). Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, UNAM, México, D.F.
- Verduzco-Martínez, C. y Rodríguez, L. 1995. No. 4. El Rincón de la Vía. En: Estudios Florísticos en Guerrero. Diego-Pérez, N. y Fonseca, R. M. (Eds.). Prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Waring, R. y Schlesinger, W. 1985. Forest Ecosystems, Concepts and Management. Academic Press, Orlando.
- Wayne, E. 1992. Riparian responses to grazing practices. En: Watershed Management, Balancing Sustainability and Environmental Change. Naiman, R. (Ed.). pp. 442-457. Springer-Verlag, Nueva York.
- West, R. C. 1964. The natural regions of middle America. En: Natural Environments and Early Cultures. Vol. 1. West, R. C. (Ed.). En: Handbook of Middle American Indians. Wauchope, R. (Ed.). pp. 363-383. University of Texas Press, Austin.
- Wissmar, R. y Swanson, F. 1990. Landscape disturbances and lotic ecotones. En: The Ecology and Management of Aquatic-Terrestrial Ecotones. Naiman, R. y Decamp, H. (Edts.). pp. 65-80. UNESCO, Partenon Publishing Group. Paris.
- Wyant, J. G. y Ellis, J. E. 1990. Compositional patterns of riparian woodlands in the Rift Valley of northern Kenya. *Vegetatio* 89: 23-37.
- Zavala, J.A. 1986. Introducción al Enfoque Multivariado en Estudios de Vegetación. Cuadernos de divulgación, Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Xalapa.

APÉNDICE 1

Listado florístico del muestreo de vegetación ribereña de la región de Nizanda, Oaxaca, México. Se indica la comunidad en la que se presenta cada especie: G₂= comunidad de *Andira inermis* y *Cynometra oaxacana*, G₁= comunidad de *Astianthus viminalis*; su presencia exclusiva en la vegetación ribereña (EXC); y la forma de crecimiento (FC): A= árbol, Ar= arbusto, H= hierba y T= trepadora. El asterisco marca las especies con individuos > 50 cm de altura; el doble asterisco son especies colectadas fuera de las parcelas de muestreo. Los colectores de los ejemplares de referencia son: CGH= Claudia Gallardo Hernández, ELT= Edwin Lebrija Trejos, LLO= Liliانا López Olmedo, JM= Jorge Meave, EAPG= Eduardo A. Pérez-García.

	PTERYDOPHYTA	SMR	BRA	EXC	FC
PTERIDACEAE					
**	<i>Adiantum lunulatum</i> Burm. f. ELT 38, JM 2312	X			H
**	<i>Cheilanthes lozanii</i> (Maxon) R.M.Tryon et A.F.Tryon ELT 33, EAPG 1788	X			H
**	<i>Hemionitis pinnatifida</i> Baker ELT 31	X		X	H
SCHIZAEACEAE					
*	<i>Lygodium venustum</i> Sw. EAPG 1552	X			H
MAGNOLIOPHYTA					
MAGNOLIOPSIDA					
ACANTHACEAE					
*	<i>Justicia caudata</i> A.Gray CGH 2285, 2335	X			H
	<i>Ruellia inundata</i> Kunth CGH 2324	X			H
*	<i>Acanthaceae</i> sp17 CGH 1645		X		H
*	<i>Acanthaceae</i> sp15 ELT 78	X	X		H
*	<i>Aphelandra</i> sp01	X			Ar
*	<i>Aphelandra</i> sp03	X			Ar
AIZOACEAE					
	<i>Aizoaceae</i> sp01		X		H
AMARANTHACEAE					
*	<i>Amaranthus scariosus</i> Benth. CGH 1971		X		H

	SMR	BRA	EXC	FC
ANACARDIACEAE				
* <i>Astronium graveolens</i> Jacq. JM 2417	X		X	A
* <i>Mangifera indica</i> L.	X		X	A
* <i>Spondias radlkoferi</i> Donn.Sm. CGH 1607, EAPG 1098, 1496	X		X	A
ANNONACEAE				
* <i>Annona reticulata</i> L. CGH 1626	X		X	A
* <i>Malmea depressa</i> (Baill.) R.E.Fr. CGH 1450, 1625, JM 1812, 2283, EAPG 732, 867, 942, 1157, 1476, 1702	X			A
* <i>Sapranthus microcarpus</i> (Donn.Sm.) R.E.Fr. CGH 1669, JM 1820, EAPG 862, 905, 1150	X	X		A
* <i>Annonaceae</i> sp01	X			Ar
APOCYNACEAE				
* <i>Aspidosperma megalocarpon</i> Müll.Arg. CGH 1558	X		X	A
* <i>Plumeria rubra</i> L. f. <i>acutifolia</i> (Poir.) Woodson CGH 1527, 1565, JM 1793, 2150	X			A
* <i>Stemmadenia obovata</i> (Hook. et. Arn.) K.Schum. CGH 1461, 1568, 1922, EAPG 739, 1134, 1177, 1475	X	X		A
* <i>Tabernaemontana chrysocarpa</i> S.F.Blake EAPG 1244	X		X	Ar
* <i>Thevetia plumerifolia</i> Benth. CGH 1557, EAPG 856	X	X		A
ASCLEPIADACEAE				
<i>Macrocephala diademata</i> (Ker Gawl.) W.D.Stevens CGH 1608, 1926, 2289, EAPG 1009		X		T
<i>Marsdenia coulteri</i> Hemsl. CGH 1596, JM 1914, EAPG 829, 853, 970, 1107, 1137, 1724		X		T
<i>Marsdenia zimapanica</i> Hemsl. EAPG 1114, 1229	X		X	T
<i>Asclepiadaceae</i> sp06	X			T
<i>Asclepiadaceae</i> sp07	X			T
ASTERACEAE				
<i>Acourtia</i> sp. nov. ined. EAPG 1438	X			H
<i>Adenophyllum aurantium</i> (L.) Strother EAPG 1418, 1420, 1728	X			H
* <i>Chromolaena collina</i> (DC.) R.H. King et Rob. JM 2379, EAPG 1356	X		X	Ar
<i>Eclipta prostrata</i> (L.) L. EAPG 1756		X		H
** <i>Milleria quinqueflora</i> L. ELT 63		X	X	H
<i>Parthenium hysterophorus</i> L. EAPG 1556		X		H
<i>Porophyllum punctatum</i> (Mill.) S.F.Blake CGH 2280, JM 1787, EAPG 1608, 1685	X			H
** <i>Wamalchitamia strigosa</i> (DC.) Strother ELT 37	X			H

	SMR	BRA	EXC	FC
ASTERACEAE continúa				
<i>Wedelia acapulcensis</i> Kunth var. <i>tehuantepecana</i> (B.L.Turner) Strother CGH 2274, EAPG 714, 1524, 1566		X		Ar
* Asteraceae sp15 EAPG 1034		X		H
* Asteraceae sp17 ELT 51		X		H
* Asteraceae sp18	X			Ar
* Asteraceae sp19	X			H
* Asteraceae sp20		X		H
<i>Spilanthes</i> sp01 JM 2378		X		H
BIGNONIACEAE				
* <i>Adenocalymma inundatum</i> C.Mart. ex DC. CGH 1647, JM 1760, 2327, EAPG 1103	X			T
* <i>Astianthus viminalis</i> (Kunth) Baill. ELT 55, JM 2132, EAPG 1007		X	X	A
<i>Cydista potosina</i> (K.Schum. et Loes.) Loes. EAPG 1341	X			T
<i>Pithecoctenium crucigerum</i> (L.) A.H.Gentry JM 1859, EAPG 927	X	X		T
* <i>Tabebuia impetiginosa</i> (Mart. ex DC.) Standl. CGH 2356, EAPG 734	X			A
* <i>Tabebuia pentaphylla</i> (L.) Hemsl. EAPG 1444	X		X	A
* Bignoniaceae sp01	X			T
* Bignoniaceae sp02	X			T
Bignoniaceae sp17 EAPG 839	X			T
BORAGINACEAE				
* <i>Cordia curassavica</i> (Jacq.) Roem. et Schult. JM 1792, 1854, EAPG 715		X		Ar
* <i>Cordia dentata</i> Poir CGH 1694, JM 1771, 1902		X		A
* <i>Cordia inermis</i> (Mill.) I.M.Johnst. CGH 1584, JM 2314, EAPG 1480	X			Ar
Boraginaceae sp04		X		Ar
* Boraginaceae sp05		X		Ar
* <i>Cordia</i> sp01	X			A
BURSERACEAE				
* <i>Bursera arborea</i> (Rose) L.Riley JM 1865, EAPG 868	X			A
* <i>Bursera</i> sp03	X	X		A
CACTACEAE				
* <i>Nopalea karwinskiana</i> (Salm-Dyck) K.Schum. CGH 1570		X		H
<i>Opuntia puberula</i> Pfeiff. EAPG 2042	X			H
<i>Pilosocereus collinsii</i> (Britton et Rose) Byles et G.D.Rowley CGH 1590, EAPG 1319	X			H
<i>Selenicereus coniflorus</i> (Weing) Britton et Rose EAPG 1218	X			H

	SMR	BRA	EXC	FC
CAPPARACEAE				
* <i>Capparis baducca</i> L. JM 2108, EAPG 1069	X			A
* <i>Capparis incana</i> Kunth CGH 1466, 1686, EAPG 1090, 1104, 1120	X			A
* <i>Capparis indica</i> (L.) Druce CGH 1540, JM 2294, EAPG 1067	X			A
* <i>Capparis verrucosa</i> Jacq. EAPG 1042, 1072, 1465	X			A
* <i>Crateva tapia</i> L. CGH 1456, EAPG 1100, 1473	X	X	X	A
<i>Forchhammeria pallida</i> Liebm. EAPG 874, 875, 888, 1379, 1472	X			A
* <i>Morisonia americana</i> L. JM 1754, EAPG 1358	X			A
* <i>Polanisia viscosa</i> (L.) DC. CGH 1658, JM 1842, 1926		X		H
* Capparaceae sp09	X			Ar
CARICACEAE				
* <i>Jacaratia mexicana</i> A.DC. EAPG 819, 845, 969, 971	X			A
CELASTRACEAE				
* <i>Crossopetalum uragoga</i> (Jacq.) Kuntze EAPG 772, 994	X			A
* Celastraceae sp02	X			Ar
CHRYSOBALANACEAE				
* <i>Licania arborea</i> Seem. EAPG 1617, 1656	X		X	A
COMBRETACEAE				
* <i>Combretum decandrum</i> Jacq. EAPG 988	X		X	T
* <i>Combretum farinosum</i> Kunth CGH 1501, CGH 1576		X		T
CONNARACEAE				
* <i>Rourea glabra</i> Kunth EAPG 861	X		X	T
CONVOLVULACEAE				
<i>Ipomoea bracteata</i> Cav. ELT 1, EAPG 825, 854, 873	X			T
<i>Ipomoea trifida</i> (Kunth) G.Don. ELT 75		X	X	T
Convolvulaceae sp04		X		T
<i>Ipomoea</i> sp02	X			T
<i>Ipomoea</i> sp03	X			T
CUCURBITACEAE				
<i>Ibervillea millspaughii</i> (Cogn.) C.Jeffrey EAPG 802		X		T
Cucurbitaceae sp02	X			T

	SMR	BRA	EXC	FC
EBENACEAE				
* <i>Diospyros digyna</i> Jacq. CGH 1906	X		X	A
* <i>Diospyros salicifolia</i> Humb. et Bonpl. ex Willd. EAPG 1226	X			A
ERYTHROXYLACEAE				
* <i>Erythroxylum havanense</i> Jacq. EAPG 1109, EAPG 1466	X		X	Ar
EUPHORBIACEAE				
* <i>Acalypha diversifolia</i> Jacq.	X	X		Ar
* <i>Croton ciliatoglanduliferus</i> Ortega CGH 1510, JM 1833, EAPG 898	X	X		Ar
* <i>Croton francoanus</i> Müll.Arg. CGH 1548		X		Ar
* <i>Croton lobatus</i> L. EAPG 1655		X	X	H
* <i>Croton niveus</i> Jacq. CGH 1544, JM 1785, 1836, EAPG 728, 731, 1159	X			A
* <i>Croton pseudoniveus</i> Lundell CGH 1872	X			A
<i>Euphorbia heterophylla</i> L. EAPG 1863		X		H
<i>Jatropha alamanii</i> Müll.Arg. CGH 1542	X			A
* <i>Pedilanthus tithymaloides</i> (L.) Poit. subsp. <i>tithymaloides</i> CGH 1509, 1597	X			Ar
<i>Phyllanthus urinaria</i> L. ELT 53		X	X	H
* <i>Ricinus communis</i> L. ELT 56		X	X	H
* <i>Sapium pedicellatum</i> Huber CGH 1500, 1559	X		X	A
* <i>Cnidoscopus</i> sp01	X	X		A
* Euphorbiaceae sp05	X			Ar
* Euphorbiaceae sp06 ELT 28	X			A
Euphorbiaceae sp07	X			Ar
<i>Manihot</i> sp01 CGH 1432	X			Ar
FLACOURTIACEAE				
* <i>Casearia nitida</i> (L.) Jacq. JM 1803, 1841, EAPG 1474	X	X	X	A
* <i>Casearia tremula</i> (Griseb.) Griseb. ex C. Wright CGH 1538, 1575, 1846	X			A
* Flacourtiaceae sp02	X			A
Flacourtiaceae sp03	X			AR
GESNERIACEAE				
** <i>Achimenes grandiflora</i> (Schiede) DC. CGH 1908, ELT 35	X			H

	SMR	BRA	EXC	FC
HIPPOCRATEACEAE				
* <i>Hemiangium excelsum</i> (Kunth) A.C.Sm. CGH 1995, JM 1873, 1808, 1909	X			T
JULIANIACEAE				
<i>Amphipterygium adstringens</i> (Schltdl.) Standl. CGH 1482, 1516, JM 1774, EAPG 1313		X		A
LAURACEAE				
* <i>Nectandra salicifolia</i> (Kunth) Nees CGH 1670, JM 1810, 1811	X		X	A
LEGUMINOSAE				
* <i>Acacia farnesiana</i> (L.) Willd. EAPG 886		X		A
* <i>Acacia</i> aff. <i>hindsii</i> Benth. EAPG 1739	X	X	X	A
* <i>Acacia picachensis</i> Brandegee CGH 1512, EAPG 725, 884, 1151, 1204		X		A
* <i>Acacia pringlei</i> Rose EAPG 997	X			A
* <i>Aeschynomene compacta</i> Rose CGH 1551, EAPG 756, 800		X		Ar
* <i>Andira inermis</i> (W.Wright) Kunth ex DC. EAPG 1014, 1017	X		X	A
<i>Apoplanesia paniculata</i> C.Presl CGH 1536, EAPG 1359	X			A
<i>Bauhinia divaricata</i> L. CGH 1628	X			A
* <i>Chloroleucon mangense</i> (Jacq.) Britton et Rose CGH 1993, EAPG 1301	X			A
** <i>Crotalaria cajanifolia</i> Kunth ELT 6, EAPG 1681, 1857	X		X	H
* <i>Cynometra oaxacana</i> Brandegee JM 1893, 2303, EAPG 790, 863	X	X	X	A
* <i>Diphysa americana</i> (Mill.) M.Sousa EAPG 805	X			A
* <i>Enterolobium cyclocarpum</i> (Jacq.) Griseb. EAPG 946, 1178	X	X	X	A
<i>Gliricidia sepium</i> (Jacq.) Steud. EAPG 940, 1001, 1403, 1660	X			A
<i>Havardia campylacantha</i> (L.Rico et M.Sousa) Barneby et J.W Grimes CGH 1868, EAPG 1155	X			A
* <i>Inga vera</i> Willd. EAPG 938, 1011, 1015, 1154, 1198	X		X	A
* <i>Lonchocarpus emarginatus</i> Pittier CGH 1529, 1638, JM 1888, 1896, EAPG 811, 1369	X			A
** <i>Lonchocarpus lanceolatus</i> Benth. EAPG 834, 835, 1721, ELT 40	X			Ar
* <i>Lysiloma microphyllum</i> Benth. CGH 1688, JM 2319, EAPG 1124	X			A
* <i>Mimosa acantholoba</i> (Humb. et Bonpl. ex Willd.) Poir. var. <i>eurycarpa</i> B.L.Rob. EAPG 883		X		Ar
* <i>Mimosa tenuiflora</i> (Willd.) Poir. EAPG 963		X		Ar

	SMR	BRA	EXC	FC
LEGUMINOSAE continúa				
* <i>Myrospermum frutescens</i> Jacq. CGH 1684, 1726	X			A
* <i>Piptadenia obliqua</i> (Pers.) J.F.Macbr. CGH 2357, JM 1790, EAPG 724	X	X		A
* <i>Poeppigia procera</i> C.Presl CGH 2358, EAPG 1786	X			A
* <i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl CGH 1987, 1889, LLO 36, EAPG 976, 1038, 1075	X			A
* <i>Senna atomaria</i> (L.) H.S.Irwin et Barneby CGH 1424, JM 1781, 2280, EAPG 758, 801, 989,	X			A
* <i>Senna fruticosa</i> (Mill.) H.S.Irwin et Barneby CGH 1503, 1882, EAPG 807		X		A
** <i>Sesbania emerus</i> (Aubl.) Urb. ELT 65, 73			X	
* <i>Andira</i> sp01	X			A
* <i>Diphysa</i> sp01	X			A
* Leguminosae sp04	X			A
* Leguminosae sp05	X			A
* Leguminosae sp14	X	X		A
* Leguminosae sp28		X		A
* Leguminosae sp31	X			Ar
* <i>Lonchocarpus</i> sp02	X			A
* <i>Lonchocarpus</i> sp03	X			A
* <i>Lonchocarpus</i> sp04	X			A
LOASACEAE				
<i>Gronovia scandens</i> L. EAPG 1189		X		T
MALPIGHIACEAE				
* <i>Bunchosia canescens</i> DC. JM 1834, 1929	X			Ar
* <i>Heteropterys cotinifolia</i> A.Juss. CGH 1567, JM 1908, 1911	X			T
* <i>Heteropterys laurifolia</i> (L.) A.Juss. EAPG 1076, 1110	X		X	T
* <i>Hiraea reclinata</i> Jacq. CGH 1996, JM 2129, EAPG 1479	X	X	X	T
* <i>Malpighia emarginata</i> Sessé et Moc. ex DC. JM 2136	X			A
* <i>Malpighia ovata</i> Rose CGH 1600, JM 1825, EAPG 1758	X			A
* <i>Mascagnia dipholiphylla</i> (Small) Bullock CGH 1984, EAPG 1055, 1082, 1391	X			Ar
* <i>Stigmaphyllon lindenianum</i> A.Juss. CGH 1962, EAPG 987, 1757		X		T
* Malpighiaceae sp01	X			T
* Malpighiaceae sp13.		X		T
MALVACEAE				
* Malvaceae sp04 CGH 2367	X			Ar
* Malvaceae sp10 ELT 76		X		H

	SMR	BRA	EXC	FC
MALVACEAE continúa				
* Malvaceae sp11 ELT 77		X		H
* Malvaceae sp12		X		Ar
* Malvaceae sp13	X			Ar
MELIACEAE				
* <i>Trichilia havanensis</i> Jacq. EAPG 1197	X		X	A
* <i>Trichilia</i> sp01	X			A
MENISPERMACEAE				
* <i>Hyperbaena mexicana</i> Miers CGH 1990, 1991, JM 2282, EAPG 1023, 1094, 1485	X		X	A
MORACEAE				
* <i>Brosimum alicastrum</i> Sw. CGH 1921, EAPG 1412	X		X	A
<i>Dorstenia contrajerva</i> L. EAPG 1481	X		X	H
* <i>Ficus insipida</i> Willd. CGH 1605, 1606	X		X	A
* <i>Ficus petiolaris</i> Kunth CGH 1433, EAPG 1292, 1762	X			A
MYRSINACEAE				
* <i>Ardisia paschalis</i> Donn.Sm. CGH 1925, JM 1807, EAPG 1066, 1497	X X			A
* Myrsinaceae sp01				Ar
MYRTACEAE				
* <i>Calyptanthes schiedeana</i> O.Berg ELT 26, EAPG 1025, 1835	X		X	Ar
* <i>Eugenia</i> aff. <i>salamensis</i> Donn.Sm. CGH 2314	X			Ar
* <i>Eugenia</i> sp01 JM 1814	X			Ar
* Myrtaceae sp06	X			Ar
* Myrtaceae sp07	X			Ar
NYCTAGINACEAE				
* <i>Grajalesia fasciculata</i> (Standl.) Miranda EAPG 1044	X			A
* Nyctaginaceae sp01		X		Ar
* Nyctaginaceae sp02	X			A
* Nyctaginaceae sp07	X			Ar
OCHNACEAE				
* <i>Ouratea mexicana</i> (Humb. et Bonpl.) Engelm. EAPG 1423	X		X	Ar
ONAGRACEAE				
* <i>Ludwigia erecta</i> (L.) Itara CGH 1968		X	X	T
* <i>Ludwigia octovalvis</i> (Jacq.) P.H.Raven EAPG 1377		X	X	T

	SMR	BRA	EXC	FC
PAPAVERACEAE				
<i>Argemone mexicana</i> L. EAPG 985		X	X	H
PASSIFLORACEAE				
<i>Passiflora filipes</i> Benth. CGH 1617, 1620, EAPG 773	X			T
<i>Passiflora foetida</i> var. <i>hirsutissima</i> Killip JM 2306	X			T
Passifloraceae sp02		X		T
PHYTOLACCACEAE				
* <i>Petiveria alliacea</i> L. JM 1813, EAPG 1353		X		T
* <i>Rivina humilis</i> L. CGH 1660, 1837, 1901, ELT 43, EAPG 1348, 1432		X		H
* Phytolaccaceae sp02 <i>Rivina</i> sp01	X	X		Ar H
PIPERACEAE				
** <i>Peperomia asarifolia</i> Schlttdl. et Cham. ELT 36, EAPG 1560, 1811	X			H
* <i>Piper</i> sp01 CGH 1703	X	X	X	Ar
PLUMBAGINACEAE				
* <i>Plumbago scandens</i> L. CGH 2336, EAPG 796, 866	X	X		H
POLYGONACEAE				
<i>Antigonon flavescens</i> S. Watson JM 1789		X		T
* <i>Coccoloba barbadensis</i> Jacq. EAPG 1355	X		X	A
* <i>Coccoloba liebmanni</i> Lindau CGH 1972, 2164, 2350, EAPG 1361	X			A
PORTULACACEAE				
** <i>Talinum paniculatum</i> (Jacq.) Gaertn. ELT 48, JM 1826, EAPG 1795		X	X	H
RHAMNACEAE				
* <i>Gouania polygama</i> (Jacq.) Urb. CGH 1613, ELT 42	X			T
* <i>Krugiodendron ferreum</i> (Vahl) Urb. CGH 1523, 1978, 1994, JM 2156, 2305, EAPG 1338	X			A
<i>Ziziphus amole</i> (Sessé et Moc.) M.C. Johnst. CGH 1460, JM 1895, EAPG 1158, 1239	X			A
Rhamnaceae sp02	X			Ar
RUBIACEAE				
* <i>Augusta rivalis</i> (Benth.) J.H. Kirkbr., EAPG 1115	X		X	Ar
* <i>Guettarda macrosperma</i> Donn. Sm. JM 2291	X		X	A

	SMR	BRA	EXC	FC
RUBIACEAE continúa				
* <i>Psychotria horizontalis</i> Sw. EAPG 1841	X		X	Ar
* <i>Rondeletia leucophylla</i> Kunth EAPG 733, 1160, 1470	X		X	Ar
* <i>Randia</i> sp04	X			Ar
* <i>Randia</i> sp05	X			Ar
* <i>Randia</i> sp06	X			Ar
* <i>Randia</i> sp07 ELT 08	X			Ar
* Rubiaceae sp01	X			Ar
* Rubiaceae sp02	X			Ar
Rubiaceae sp10	X			Ar
RUTACEAE				
* <i>Amyris</i> aff. <i>sylvatica</i> Jacq. 1763 JM 1819	X		X	Ar
* <i>Casimiroa tetrameria</i> Millsp. EAPG 1068, 1720	X		X	A
* <i>Esenbeckia collina</i> Brandegees CGH 1440, JM 1839, EAPG 836, 837, 887	X			A
* <i>Pilocarpus racemosus</i> Vahl var. <i>racemosus</i> EAPG 838, 984, 726, 1735	X			A
* <i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg. ELT 24	X		X	A
SAPINDACEAE				
* <i>Cupania glabra</i> Sw. EAPG 1161	X		X	A
* <i>Paullinia cururu</i> L. CGH 1429, JM 1802, 2277, EAPG 1196	X			T
<i>Serjania caracasana</i> (Jacq.) Willd. CGH 1619, EAPG 903	X		X	T
<i>Serjania triquetra</i> Radlk. CGH 1573, JM 1890, 1932, EAPG 818	X			T
* <i>Thouinia villosa</i> DC. JM 2138	X			A
* <i>Thouinidium decandrum</i> (Bonpl.) Radlk. CGH 1967, ELT 12, 14, EAPG 1012, 1095	X	X	X	A
* <i>Thouinia</i> sp01 JM 1936		X		A
SAPOTACEAE				
* <i>Sideroxylon obtusifolium</i> (Roem. et Schult.) T.D.Penn. subsp. <i>buxifolium</i> (Roem. et Schult.) T.D.Penn. CGH 1444, 1989, ELT 10 JM 1800, 2290, EAPG 1112	X			A
* <i>Manilkara</i> sp. EAPG 1346	X			A
* <i>Pouteria</i> sp.	X			A
* Sapotaceae sp01		X		A
SCROPHULARIACEAE				
* <i>Capraria biflora</i> L. CGH 2322		X		H

	SMR	BRA	EXC	FC
SIMAROUBACEAE				
<i>Recchia</i> sp.	X			A
SOLANACEAE				
<i>Datura innoxia</i> Mill. EAPG 1653		X	X	H
<i>Nicotiana plumbaginifolia</i> Viv. CGH 1970		X		H
* <i>Physalis arborescens</i> L. CGH 1580, 2325, JM 1831, EAPG 738, 760, 839, 1105, 1546	X			H
** <i>Physalis solanaceus</i> (Schltdl.) Axelius ELT 66		X	X	H
<i>Solandra nizandensis</i> Matuda CGH 2316	X			Ar
<i>Solanum americanum</i> Mill. EAPG 991		X		H
* <i>Solanum glaucescens</i> Zucc. CGH 1464, 1562, 1876, JM 1925, 1945, EAPG 1149	X			H
* <i>Solanum hazenii</i> Britton CGH 1665, JM 2275, 2308, EAPG 778	X			A
STERCULIACEAE				
* <i>Ayenia glabra</i> S. Watson CGH 1585	X			Ar
* <i>Byttneria aculeata</i> (Jacq.) Jacq. CGH 1697	X	X	X	T
* <i>Guazuma ulmifolia</i> Lam. CGH 1653, EAPG 1101, 1613	X	X		A
* <i>Melochia nodiflora</i> Sw. EAPG 776, 910		X		Ar
THEOPHRASTACEAE				
* <i>Jacquinia macrocarpa</i> Cav. EAPG 1883	X	X	X	Ar
TILIACEAE				
* <i>Luehea candida</i> (Moc. et Sessé ex DC.) Mart. JM 1818, 2301	X			A
TURNERACEAE				
* <i>Turnera ulmifolia</i> L. EAPG 1579		X		Ar
ULMACEAE				
* <i>Celtis iguanaea</i> (Jacq.) Sarg. CGH 1458, 1563, JM 1901, 2278, EAPG 864, 923, 1303	X	X		A
Ulmaceae sp01		X		T
URTICACEAE				
<i>Pouzolzia nivea</i> S. Watson CGH 1427, 1494, 1571, EAPG 1500	X			A
VERBENACEAE				
* <i>Lantana hirta</i> Graham ELT 44		X	X	Ar

	SMR	BRA	EXC	FC
VERBENACEAE continúa				
* <i>Vitex mollis</i> Kunth CGH 1455, EAPG 990		X	X	A
VITACEAE				
<i>Vitaceae sp03</i>	X	X		T
<i>Vitaceae sp04</i> CGH 1595	X	X		T
ZYGOPHYLLACEAE				
* <i>Guaiacum coulteri</i> A. Gray CGH 1553, EAPG 1031	X			A
LILIOPSIDA				
ARACEAE				
<i>Philodendron hederaceum</i> (Jacq.) Schott CGH 1924	X	X	X	H
* <i>Syngonium neglectum</i> Schott JM 2102	X		X	T
* <i>Xanthosoma robustum</i> Schott EAPG 1004	X	X	X	H
ARECACEAE				
* <i>Sabal mexicana</i> Mart. EAPG 1245	X			H
BROMELIACEAE				
<i>Billbergia pallidiflora</i> Liemb. JM 1867	X			H
* <i>Bromelia palmeri</i> Mez CGH 1463, 1488, 1513	X			H
COMMELINACEAE				
* <i>Commelina rufipes</i> Seub. var. <i>glabrata</i> (D.R.Hunt.) Faden et D.R.Hunt CGH 1496, JM 1855, EAPG 1312, 1553		X		H
DIOSCOREACEAE				
<i>Dioscorea densiflora</i> Hemsl. CGH 2315, JM 1844	X			T
<i>Dioscoreaceae sp01</i>	X			T
ORCHIDACEAE				
* <i>Mesadenus lucayanus</i> (Britton) Schltr. CGH 1705, EAPG 947	X			H
POACEAE				
* <i>Digitaria bicornis</i> (Lam.) Roem. et Schult. CGH 1850		X		H
<i>Echinochloa colona</i> (L.) Link EAPG 1181, 1250, 1616		X		H
<i>Eragrostis cilianensis</i> (All.) Link ex. Vignolo EAPG 1188		X		H
<i>Guadua amplexifolia</i> J.Presl EAPG 2036		X	X	H

	SMR	BRA	EXC	FC
POACEAE continúa				
* <i>Lasiacis grisebachii</i> (Nash) Hitchc. var. <i>grisebachii</i> JM 1782 1897, EAPG 865	X	X		H
* <i>Leptochloa mucronata</i> (Michx.) Kunth EAPG 1612				H
<i>Muhlenbergia emersleyi</i> Vasey EAPG 1254				H
** <i>Olyra latifolia</i> L. ELT 27	X	X	X	H
* <i>Panicum parcum</i> Hitchc. et Chase EAPG 1521		X		H
SMILACACEAE				
* <i>Smilax spinosa</i> Mill. EAPG 1467	X		X	T
<i>Smilax</i> sp 01	X			T

APÉNDICE 2

Variables estructurales de las especies con individuos > 30 cm de altura encontradas en el muestreo de vegetación ribereña de la región de Nizanda, Oaxaca.

Especie	D	C	AB	F	DR	CR	ABR	FR	VIR
	(Ind ha ⁻¹)	(m ² ha ⁻¹)	(m ² ha ⁻¹)	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)
<i>Andira inermis</i>	8600	310514	425.11	76.92	3.16	19.68	22.90	2.41	25.25
<i>Cynometra oaxacana</i>	17400	149101	191.47	80.77	6.39	9.45	10.31	2.53	18.37
<i>Astianthus viminalis</i>	5900	174672	499.88	23.08	2.17	11.07	26.93	0.72	13.96
<i>Piper</i> sp01	19900	36185	2.36	53.85	7.31	2.29	0.13	1.69	11.29
<i>Astronium graveolens</i>	11200	47204	27.44	61.54	4.11	2.99	1.48	1.93	9.03
<i>Thounidium decandrum</i>	7200	40655	29.93	80.77	2.64	2.58	1.61	2.53	7.75
<i>Lonchocarpus</i> sp03	9900	16211	7.16	65.38	3.64	1.03	0.39	2.05	6.71
<i>Guazuma ulmifolia</i>	500	94583	11.82	11.54	0.18	5.99	0.64	0.36	6.54
<i>Inga vera</i>	4700	47993	30.19	50.00	1.73	3.04	1.63	1.57	6.33
<i>Malmea depressa</i>	9800	12616	4.29	53.85	3.60	0.80	0.23	1.69	6.09
<i>Ficus insipida</i>	700	80006	121.16	11.54	0.26	5.07	6.53	0.36	5.69
<i>Tabebuia pentaphylla</i>	2200	58029	73.06	38.46	0.81	3.68	3.94	1.20	5.69
Leguminosae sp04	1300	53660	50.58	30.77	0.48	3.40	2.72	0.96	4.84
<i>Jacquinia macrocarpa</i>	5200	3633	0.19	61.54	1.91	0.23	0.01	1.93	4.07
<i>Coccoloba barbadensis</i>	2400	33111	56.42	30.77	0.88	2.10	3.04	0.96	3.94
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	200	55073	109.98	7.69	0.07	3.49	5.92	0.24	3.80
Malvaceae sp10	9100	1113	0.00	7.69	3.34	0.07	0.00	0.24	3.65
<i>Nectandra salicifolia</i>	4200	14000	2.60	34.62	1.54	0.89	0.14	1.08	3.51
<i>Acacia</i> aff. <i>hindsii</i>	2600	7211	3.62	61.54	0.95	0.46	0.20	1.93	3.34
<i>Plumbago scandens</i>	7000	3117	0.00	15.38	2.57	0.20	0.00	0.48	3.25
<i>Pilocarpus racemosus</i>	4600	6805	1.49	34.62	1.69	0.43	0.08	1.08	3.20
<i>Croton niveus</i>	4300	14086	2.43	23.08	1.58	0.89	0.13	0.72	3.19
<i>Stemmadenia obovata</i>	2700	12578	2.45	42.31	0.99	0.80	0.13	1.33	3.11
<i>Piptadenia obliqua</i>	1900	16811	4.46	34.62	0.70	1.07	0.24	1.08	2.85
<i>Licania arborea</i>	2100	17675	7.74	26.92	0.77	1.12	0.42	0.84	2.73
<i>Panicum parcum</i>	6000	2522	0.00	11.54	2.20	0.16	0.00	0.36	2.72
<i>Hemiangium excelsum</i>	2600	2337	1.36	50.00	0.95	0.15	0.07	1.57	2.67
<i>Hiraea reclinata</i>	3200	2255	0.43	42.31	1.18	0.14	0.02	1.33	2.64
<i>Calyptanthes schiedeana</i>	1700	10524	6.55	42.31	0.62	0.67	0.35	1.33	2.62
<i>Tabernaemontana chrysocharpa</i>	3000	7015	3.75	30.77	1.10	0.44	0.20	0.96	2.51
<i>Thevetia plumeriaefolia</i>	1900	5064	6.76	46.15	0.70	0.32	0.36	1.45	2.46
<i>Rondeletia leucophylla</i>	2900	2646	0.19	38.46	1.07	0.17	0.01	1.20	2.44

Especie	D	C	AB	F	D R	C R	AB R	F R	VIR
	(Ind ha ⁻¹)	(m ² ha ⁻¹)	(m ² ha ⁻¹)	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)
<i>Ricinus communis</i>	4700	1039	0.09	19.23	1.73	0.07	0.00	0.60	2.39
<i>Sapranthus microcarpus</i>	2100	6148	2.43	38.46	0.77	0.39	0.13	1.20	2.37
<i>Rourea glabra</i>	2300	399	0.15	46.15	0.84	0.03	0.01	1.45	2.32
<i>Paullinia cururu</i>	2600	686	0.79	38.46	0.95	0.04	0.04	1.20	2.20
<i>Heteropterys laurifolia</i>	2000	1258	2.62	42.31	0.73	0.08	0.14	1.33	2.14
<i>Bursera</i> sp03	1300	9712	12.29	30.77	0.48	0.62	0.66	0.96	2.06
<i>Sideroxylon obtusifolium</i>	2000	5615	2.69	30.77	0.73	0.36	0.14	0.96	2.05
<i>Manilkara</i> sp.	900	11717	9.39	30.77	0.33	0.74	0.51	0.96	2.04
Leguminosae sp14	1500	5926	1.72	34.62	0.55	0.38	0.09	1.08	2.01
<i>Byttneria aculeata</i>	1900	3764	0.05	30.77	0.70	0.24	0.00	0.96	1.90
<i>Krugiodendron ferreum</i>	2500	6462	4.90	15.38	0.92	0.41	0.26	0.48	1.81
Acanthaceae sp15	3300	194	0.00	15.38	1.21	0.01	0.00	0.48	1.71
<i>Capparis baducca</i>	1800	465	0.00	30.77	0.66	0.03	0.00	0.96	1.65
<i>Croton pseudoniveus</i>	1000	8070	2.01	23.08	0.37	0.51	0.11	0.72	1.60
<i>Esenbeckia collina</i>	2000	1955	0.26	23.08	0.73	0.12	0.01	0.72	1.58
<i>Bromelia palmerii</i>	1600	1595	0.00	26.92	0.59	0.10	0.00	0.84	1.53
<i>Pterocarpus rohrii</i>	900	9155	7.27	19.23	0.33	0.58	0.39	0.60	1.51
<i>Celtis iguanaea</i>	1400	2239	3.30	26.92	0.51	0.14	0.18	0.84	1.50
<i>Capparis incana</i>	1200	4969	2.33	23.08	0.44	0.31	0.13	0.72	1.48
<i>Hyperbaena mexicana</i>	1100	2273	0.42	26.92	0.40	0.14	0.02	0.84	1.39
<i>Trichilia</i> sp01	800	4913	3.49	23.08	0.29	0.31	0.19	0.72	1.33
<i>Aspidosperma megalocarpon</i>	600	9459	10.00	15.38	0.22	0.60	0.54	0.48	1.30
Flacourtiaceae sp02	1000	6461	5.01	15.38	0.37	0.41	0.27	0.48	1.26
<i>Muhlenbergia emersleyi</i>	2600	2572	0.00	3.85	0.95	0.16	0.00	0.12	1.24
<i>Senna atomaria</i>	600	8448	2.97	15.38	0.22	0.54	0.16	0.48	1.24
<i>Capparis indica</i>	1000	2131	0.58	23.08	0.37	0.14	0.03	0.72	1.23
<i>Sapium pedicellatum</i>	200	14371	19.43	7.69	0.07	0.91	1.05	0.24	1.23
Desconocida 11	2000	1198	0.12	11.54	0.73	0.08	0.01	0.36	1.17
Nyctaginaceae sp02	800	326	0.00	26.92	0.29	0.02	0.00	0.84	1.16
<i>Capraria biflora</i>	2000	301	0.00	11.54	0.73	0.02	0.00	0.36	1.12
<i>Smilax spinosa</i>	1000	458	0.00	23.08	0.37	0.03	0.00	0.72	1.12
<i>Commelina rufipes</i>	1900	561	0.00	11.54	0.70	0.04	0.00	0.36	1.09
<i>Adenocalymma inundatum</i>	900	294	0.00	23.08	0.33	0.02	0.00	0.72	1.07
<i>Casearia nitida</i>	700	1353	0.53	23.08	0.26	0.09	0.03	0.72	1.07
Bignoniaceae sp01	800	139	0.26	23.08	0.29	0.01	0.01	0.72	1.03

Especie	D	C	AB	F	D R	C R	AB R	F R	VIR
	(Ind ha ⁻¹)	(m ² ha ⁻¹)	(m ² ha ⁻¹)	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)
<i>Randia</i> sp04	1100	365	0.00	19.23	0.40	0.02	0.00	0.60	1.03
Desconocida 20	1000	364	0.00	19.23	0.37	0.02	0.00	0.60	0.99
<i>Lasiacis grisebachii</i>	1000	259	0.00	19.23	0.37	0.02	0.00	0.60	0.99
<i>Sabal mexicana</i>	800	899	0.00	19.23	0.29	0.06	0.00	0.60	0.95
Asteraceae sp15	1500	101	0.00	11.54	0.55	0.01	0.00	0.36	0.92
<i>Erythroxylum havanense</i>	1200	1754	0.06	11.54	0.44	0.11	0.00	0.36	0.91
<i>Grajalesia fasciculata</i>	500	3324	4.72	15.38	0.18	0.21	0.25	0.48	0.88
Malvaceae sp13	900	781	0.00	15.38	0.33	0.05	0.00	0.48	0.86
<i>Crataeva tapia</i>	700	1627	0.66	15.38	0.26	0.10	0.04	0.48	0.84
<i>Eugenia</i> sp01	800	4132	3.00	7.69	0.29	0.26	0.16	0.24	0.80
<i>Nopalea karwinskiana</i>	1400	530	0.00	7.69	0.51	0.03	0.00	0.24	0.79
<i>Rivina humilis</i>	1100	167	0.00	11.54	0.40	0.01	0.00	0.36	0.78
Myrsinaceae sp01	1100	86	0.00	11.54	0.40	0.01	0.00	0.36	0.77
<i>Randia</i> sp07	200	9130	2.44	3.85	0.07	0.58	0.13	0.12	0.77
Myrtaceae sp06	500	942	0.27	15.38	0.18	0.06	0.01	0.48	0.73
<i>Ouratea lucens</i>	600	203	0.00	15.38	0.22	0.01	0.00	0.48	0.72
<i>Guetarda macrosperma</i>	1000	1505	19.20	7.69	0.37	0.10	1.03	0.24	0.70
<i>Psychotria horizontalis</i>	900	142	0.00	11.54	0.33	0.01	0.00	0.36	0.70
<i>Acalypha diversifolia</i>	1200	146	0.00	7.69	0.44	0.01	0.00	0.24	0.69
<i>Luehea candida</i>	400	4811	0.89	7.69	0.15	0.30	0.05	0.24	0.69
<i>Cordia dentata</i>	300	3163	1.33	11.54	0.11	0.20	0.07	0.36	0.67
<i>Xanthosoma robustum</i>	500	101	0.00	15.38	0.18	0.01	0.00	0.48	0.67
Myrtaceae bicolor	400	398	0.11	15.38	0.15	0.03	0.01	0.48	0.65
<i>Solanum hazenii</i>	500	1686	0.34	11.54	0.18	0.11	0.02	0.36	0.65
<i>Croton francoanus</i>	1000	2428	1.13	3.85	0.37	0.15	0.06	0.12	0.64
Leguminosae sp28	300	4476	1.62	7.69	0.11	0.28	0.09	0.24	0.63
<i>Annona reticulata</i>	300	4055	7.55	7.69	0.11	0.26	0.41	0.24	0.61
<i>Croton ciliatoglanduliferus</i>	1000	92	0.00	7.69	0.37	0.01	0.00	0.24	0.61
<i>Cnidosculus</i> sp01	500	858	0.35	11.54	0.18	0.05	0.02	0.36	0.60
<i>Morisonia americana</i>	600	303	0.04	11.54	0.22	0.02	0.00	0.36	0.60
<i>Casearia tremula</i>	600	71	0.00	11.54	0.22	0.00	0.00	0.36	0.59
<i>Trichilia havanensis</i>	300	1902	0.82	11.54	0.11	0.12	0.04	0.36	0.59
<i>Lysiloma microphyllum</i>	400	975	0.11	11.54	0.15	0.06	0.01	0.36	0.57
<i>Aphelandra</i> sp01	500	236	0.00	11.54	0.18	0.01	0.00	0.36	0.56
<i>Guadua amplexifolia</i>	100	6291	1.07	3.85	0.04	0.40	0.06	0.12	0.56

Especie	D	C	AB	F	D R	C R	AB R	FR	VIR
	(Ind ha ⁻¹)	(m ² ha ⁻¹)	(m ² ha ⁻¹)	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)
<i>Mimosa tenuiflora</i>	200	5226	2.81	3.85	0.07	0.33	0.15	0.12	0.53
<i>Combretum farinosum</i>	400	118	0.25	11.54	0.15	0.01	0.01	0.36	0.52
Desconocida 26	300	723	0.19	11.54	0.11	0.05	0.01	0.36	0.52
<i>Chromolaena collina</i>	400	182	0.02	11.54	0.15	0.01	0.00	0.36	0.52
<i>Physalis arborescens</i>	400	223	0.03	11.54	0.15	0.01	0.00	0.36	0.52
Rubiaceae sp02	400	2053	0.33	7.69	0.15	0.13	0.02	0.24	0.52
<i>Myrospermum frutescens</i>	300	354	0.11	11.54	0.11	0.02	0.01	0.36	0.49
Desconocida 70	100	5153	4.08	3.85	0.04	0.33	0.22	0.12	0.48
<i>Guaiacum coulteri</i>	200	1671	11.46	7.69	0.07	0.11	0.62	0.24	0.42
<i>Acacia farnesiana</i>	200	1577	0.26	7.69	0.07	0.10	0.01	0.24	0.41
<i>Gouania polygama</i>	400	324	0.00	7.69	0.15	0.02	0.00	0.24	0.41
<i>Coccoloba liebmanni</i>	700	325	0.02	3.85	0.26	0.02	0.00	0.12	0.40
<i>Melochia nodiflora</i>	400	174	0.00	7.69	0.15	0.01	0.00	0.24	0.40
Myrtaceae sp07	300	785	0.05	7.69	0.11	0.05	0.00	0.24	0.40
<i>Pedilanthus tithymaloides</i>	400	167	0.00	7.69	0.15	0.01	0.00	0.24	0.40
<i>Acacia picachensis</i>	100	3578	0.81	3.85	0.04	0.23	0.04	0.12	0.38
<i>Lonchocarpus. emarginatus</i>	300	432	0.12	7.69	0.11	0.03	0.01	0.24	0.38
Celastraceae sp02	300	296	0.00	7.69	0.11	0.02	0.00	0.24	0.37
<i>Amyris aff. sylvatica</i>	300	148	0.00	7.69	0.11	0.01	0.00	0.24	0.36
<i>Cupania glabra</i>	300	82	0.00	7.69	0.11	0.01	0.00	0.24	0.36
<i>Poeppigia procera</i>	300	218	0.02	7.69	0.11	0.01	0.00	0.24	0.36
<i>Aphelandra</i> sp03	300	40	0.00	7.69	0.11	0.00	0.00	0.24	0.35
Asclepiadaceae sp06	300	60	0.00	7.69	0.11	0.00	0.00	0.24	0.35
<i>Mimosa acantholoba</i>	200	2483	1.33	3.85	0.07	0.16	0.07	0.12	0.35
<i>Ardisia paschalis</i>	200	409	0.00	7.69	0.07	0.03	0.00	0.24	0.34
<i>Malpighia ovata</i>	500	617	0.01	3.85	0.18	0.04	0.00	0.12	0.34
<i>Plumeria rubra</i>	200	351	0.13	7.69	0.07	0.02	0.01	0.24	0.34
Annonaceae sp01	200	85	0.00	7.69	0.07	0.01	0.00	0.24	0.32
Bignoniaceae sp02	200	70	0.00	7.69	0.07	0.00	0.00	0.24	0.32
<i>Bunchosia canescens</i>	200	18	0.00	7.69	0.07	0.00	0.00	0.24	0.32
<i>Combretum decandrum</i>	200	36	0.00	7.69	0.07	0.00	0.00	0.24	0.32
<i>Cordia inermis</i>	200	11	0.00	7.69	0.07	0.00	0.00	0.24	0.32
<i>Heteropterys cotinifolia</i>	200	64	0.00	7.69	0.07	0.00	0.00	0.24	0.32
Nyctaginaceae sp07	200	35	0.00	7.69	0.07	0.00	0.00	0.24	0.32
Rubiaceae sp01	200	42	0.00	7.69	0.07	0.00	0.00	0.24	0.32

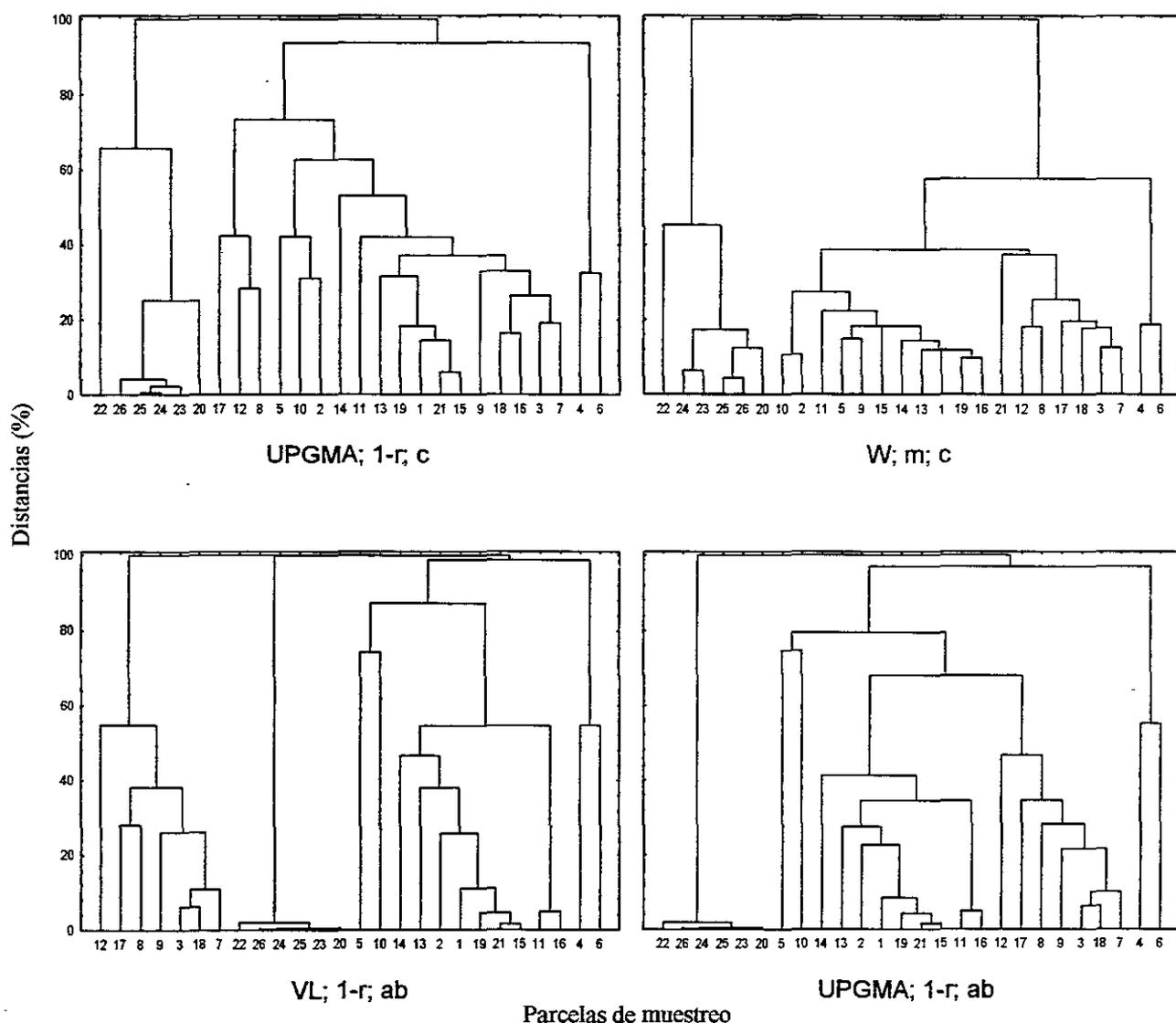
Espece	D	C	AB	F	DR	CR	ABR	FR	VIR
	(Ind ha ⁻¹)	(m ² ha ⁻¹)	(m ² ha ⁻¹)	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)
<i>Spondias radlkoferi</i>	200	108	0.00	7.69	0.07	0.01	0.00	0.24	0.32
Desconocida 71	100	2419	1.37	3.85	0.04	0.15	0.07	0.12	0.31
<i>Ludwigia erecta</i>	500	80	0.00	3.85	0.18	0.01	0.00	0.12	0.31
<i>Ludwigia octovalvs</i>	500	27	0.00	3.85	0.18	0.00	0.00	0.12	0.31
<i>Petiveria alliaceae</i>	500	101	0.00	3.85	0.18	0.01	0.00	0.12	0.31
<i>Pouteria</i> sp.	200	1293	0.35	3.85	0.07	0.08	0.02	0.12	0.28
<i>Syngonium neglectum</i>	400	258	0.00	3.85	0.15	0.02	0.00	0.12	0.28
<i>Vitex mollis</i>	100	1886	1.06	3.85	0.04	0.12	0.06	0.12	0.28
<i>Diphysa americana</i>	300	567	0.18	3.85	0.11	0.04	0.01	0.12	0.27
<i>Polanisia viscosa</i>	400	21	0.00	3.85	0.15	0.00	0.00	0.12	0.27
<i>Randia</i> sp05	400	117	0.00	3.85	0.15	0.01	0.00	0.12	0.27
<i>Diphysa</i> sp01	300	429	0.10	3.85	0.11	0.03	0.01	0.12	0.26
Malpighiaceae sp01	300	110	0.00	3.85	0.11	0.01	0.00	0.12	0.24
Malvaceae sp11	300	187	0.00	3.85	0.11	0.01	0.00	0.12	0.24
Nyctaginaceae sp01	100	1257	0.81	3.85	0.04	0.08	0.04	0.12	0.24
<i>Randia</i> sp06	300	180	0.00	3.85	0.11	0.01	0.00	0.12	0.24
Asteraceae sp20	300	23	0.00	3.85	0.11	0.00	0.00	0.12	0.23
<i>Casimiroa tetramera</i>	200	443	0.04	3.85	0.07	0.03	0.00	0.12	0.22
Desconocida 74	100	962	0.16	3.85	0.04	0.06	0.01	0.12	0.22
<i>Acacia pringlei</i>	200	293	0.00	3.85	0.07	0.02	0.00	0.12	0.21
<i>Crossopetalum uragoga</i>	100	804	0.29	3.85	0.04	0.05	0.02	0.12	0.21
<i>Zanthoxylum fagara</i>	100	792	0.11	3.85	0.04	0.05	0.01	0.12	0.21
<i>Andira</i> sp01	200	123	0.00	3.85	0.07	0.01	0.00	0.12	0.20
<i>Bursera arborea</i>	200	21	0.00	3.85	0.07	0.00	0.00	0.12	0.20
<i>Capparis verrucosa</i>	100	707	0.41	3.85	0.04	0.04	0.02	0.12	0.20
<i>Senna fruticosa</i>	200	168	0.00	3.85	0.07	0.01	0.00	0.12	0.20
Bignoniaceae sp17	200	0	0.61	3.85	0.07	0.00	0.03	0.12	0.19
Desconocida 76	200	16	0.00	3.85	0.07	0.00	0.00	0.12	0.19
<i>Digitaria bicornis</i>	200	7	0.00	3.85	0.07	0.00	0.00	0.12	0.19
<i>Echinocloa colona</i>	200	10	0.00	3.85	0.07	0.00	0.00	0.12	0.19
<i>Macroscepis diademata</i>	200	11	0.00	3.85	0.07	0.00	0.00	0.12	0.19
<i>Nicotiana plumbaginifolia</i>	200	10	0.00	3.85	0.07	0.00	0.00	0.12	0.19
<i>Stigmaphyllon lindenianum</i>	200	0	2.94	3.85	0.07	0.00	0.16	0.12	0.19
<i>Cordia curassavica</i>	100	201	0.00	3.85	0.04	0.01	0.00	0.12	0.17
<i>Ficus petiolaris</i>	100	126	0.00	3.85	0.04	0.01	0.00	0.12	0.17

Especie	D	C	AB	F	D R	C R	AB R	F R	VIR
	(Ind ha ⁻¹)	(m ² ha ⁻¹)	(m ² ha ⁻¹)	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)
<i>Lantana hirta</i>	100	189	0.00	3.85	0.04	0.01	0.00	0.12	0.17
<i>Manihot</i> sp01	100	201	0.10	3.85	0.04	0.01	0.01	0.12	0.17
<i>Thouinia</i> sp01	100	136	0.00	3.85	0.04	0.01	0.00	0.12	0.17
Acanthaceae sp17	100	7	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Adenophyllum aurantium</i>	100	1	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Aeschynomene compacta</i>	100	31	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Amaranthus scariosus</i>	100	9	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Amphipterygium adstringens</i>	100	12	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Apoplanesia paniculata</i>	100	11	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Argemone mexicana</i>	100	8	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
Asclepiadaceae sp07	100	2	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Eclipta prostrata</i>	100	5	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
Asteraceae sp17	100	5	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
Asteraceae sp18	100	24	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
Asteraceae sp19	100	33	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Ayenia glabra</i>	100	5	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Bauhinia divaricata</i>	100	36	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Cydista potosina</i>	100	5	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Billbergia pallidiflora</i>	100	8	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
Boraginaceae sp04	100	4	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
Boraginaceae sp05	100	15	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Brosimum alicastrum</i>	100	36	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
Capparaceae sp09	100	16	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Cordia</i> sp01	100	44	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Croton lobatus</i>	100	6	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Chloroleucon manguense</i>	100	47	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Datura innoxia</i>	100	17	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
Desconocida 65	100	11	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
Desconocida 67	100	106	0.00	3.85	0.04	0.01	0.00	0.12	0.16
Desconocida 69	100	13	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
Desconocida 72	100	123	0.00	3.85	0.04	0.01	0.00	0.12	0.16
<i>Eragrostis cilianensis</i>	100	0.2	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Euphorbia heterophyla</i>	100	16	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
Euphorbiaceae sp05	100	4	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
Euphorbiaceae sp06	100	87	0.05	3.85	0.04	0.01	0.00	0.12	0.16

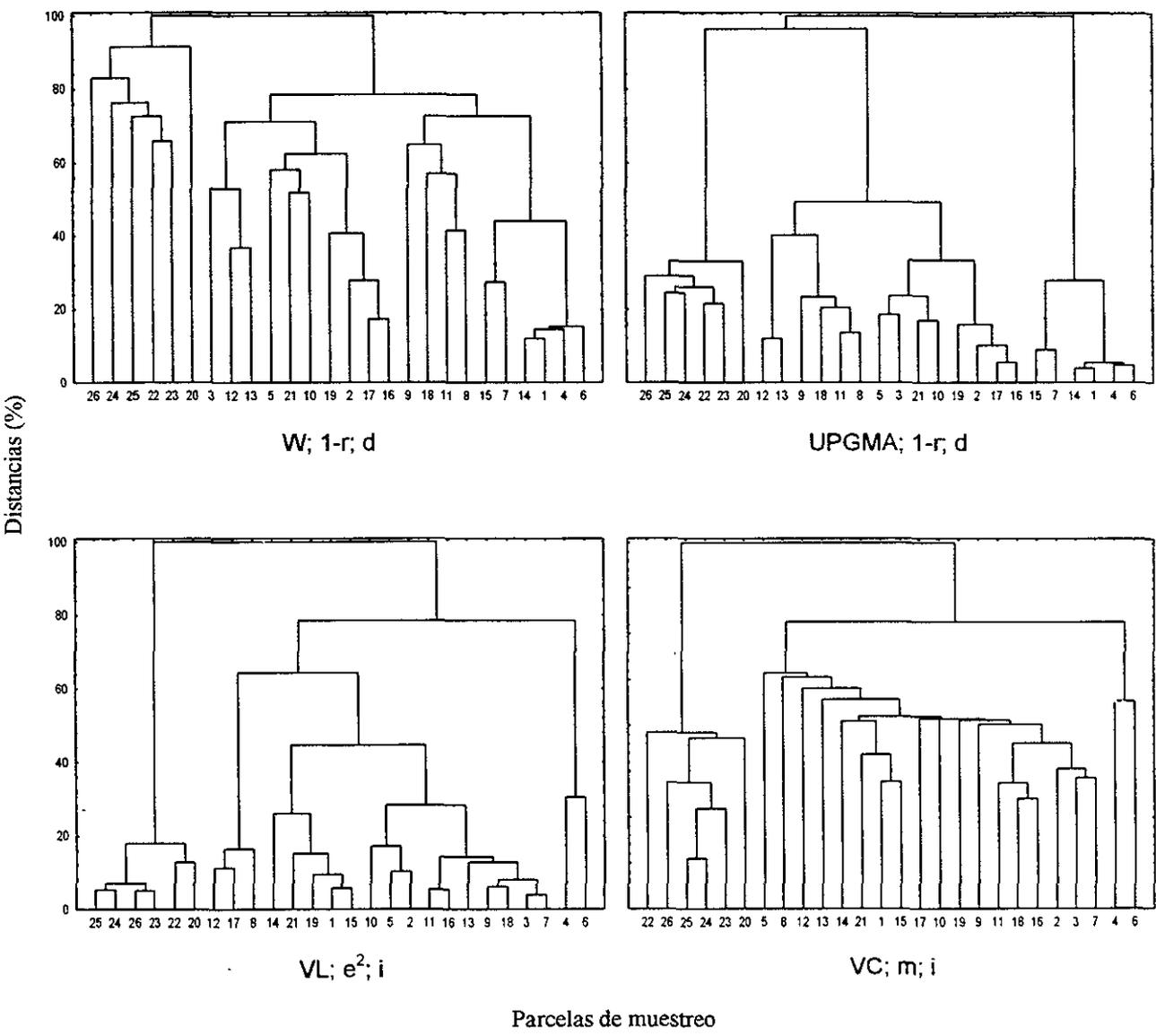
Especie	D	C	AB	F	D R	C R	AB R	F R	VIR
	(Ind ha ⁻¹)	(m ² ha ⁻¹)	(m ² ha ⁻¹)	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)
<i>Euphorbiaceae</i> sp07	100	7	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Flacourtiaceae</i> sp03	100	5	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Havardia compylacantha</i>	100	91	0.00	3.85	0.04	0.01	0.00	0.12	0.16
<i>Ibervillea millspanghii</i>	100	1	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Ipomoea</i> sp03	100	0	0.12	3.85	0.04	0.00	0.01	0.12	0.16
<i>Jacaratia mexicana</i>	100	30	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Jatropha alamanii</i>	100	14	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Justicia caudata</i>	100	10	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Leguminosae</i> sp05	100	5	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Leptochloa mucronata</i>	100	4	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Augusta rivalis</i>	100	72	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Lonchocarpus</i> sp02	100	45	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Diospyros digyna</i>	100	12	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Malpighia emarginata</i>	100	40	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Malvaceae</i> sp04	100	10	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Malvaceae</i> sp12	100	21	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Mangifera indica</i>	100	24	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Mascagnia dipholiphylla</i>	100	26	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Parthenium hysterophorus</i>	100	34	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Phyllanthus urinaria</i>	100	4	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Phytolacaceae</i> sp02	100	21	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Porophyllum punctatum</i>	100	18	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Pouzolzia nivea</i>	100	22	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Rhamnaceae</i> sp02	100	15	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Rivina</i> sp01	100	4	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Rubiaceae</i> sp10	100	4	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Ruellia inundata</i>	100	5	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Sapotaceae</i> sp01	100	8	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Solanum glaucescens</i>	100	71	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Spilanthes</i> sp01	100	2	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Tabebuia impetiginosa</i>	100	35	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Thouinia villosa</i>	100	113	0.02	3.85	0.04	0.01	0.00	0.12	0.16
<i>Turnera ulmifolia</i>	100	3	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Vitaceae</i> sp03	100	24	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16
<i>Wedelia acapulcensis</i>	100	6	0.00	3.85	0.04	0.00	0.00	0.12	0.16

APÉNDICE 3

Dendrogramas de clasificación de las 26 parcelas de muestreo. Debajo de cada diagrama se especifica el método de unión: vecino más cercano (VC), vecino más lejano (VL), promedio ponderado de grupos pares (WPGMA), promedio no ponderado de grupos pares (UPGMA) y método de Ward (W); la medida de disimilitud: distancia euclidiana al cuadrado (e^2), distancia Manhattan (m) y distancia 1- coeficiente de correlación de Pearson ($1-r$); y el tipo de datos empleados: presencia-ausencia (p-a), cobertura (c), área basal (ab), densidad (d) e índice de importancia (i).

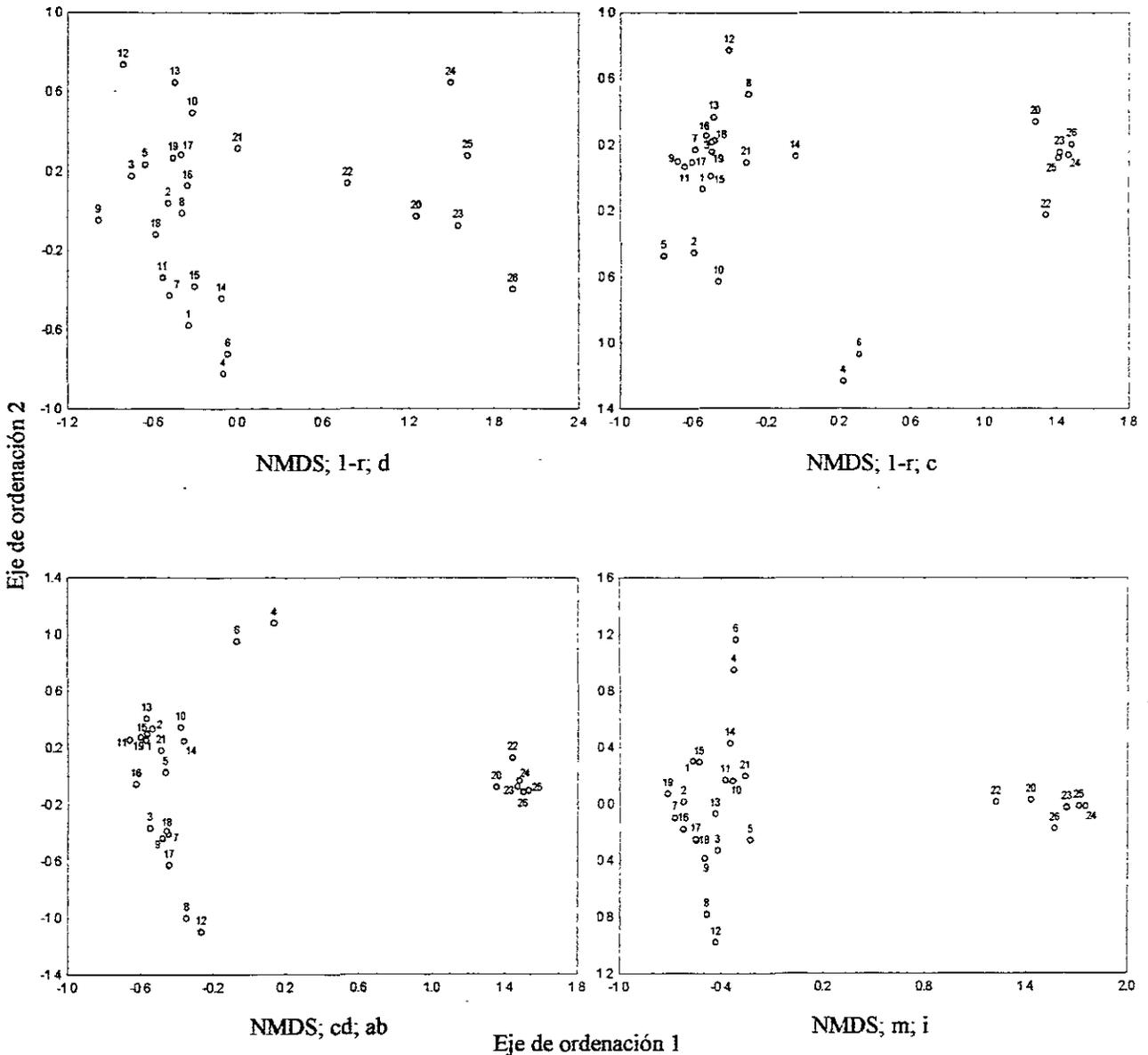


Apéndice 3. Continúa



APÉNDICE 4

Diagramas de ordenación de las 26 parcelas de muestreo. Debajo de cada uno se especifica el método empleado: escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) y análisis de componentes principales (PCA); el coeficiente de comunidad: índice de Jaccard (J), distancia de cuerda (cd), distancia Manhattan (m) y distancia 1-coeficiente de correlación de Pearson (1-r); y el tipo de datos empleados: presencia-ausencia (p-a), cobertura (c), área basal (ab), densidad (d) e índice de importancia (i). Los valores de estrés y enajenación fluctúan entre 0.084 y 0.89, y 0.09 y 0.11, respectivamente. Para el análisis de PCA los valores propios son 0.69 y 0.33 para el primer y segundo eje; entre ambos explican el 40% de la varianza.



Apéndice 4. Continúa

