

115



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

"ESTRUCTURA Y COMPOSICION FLORISTICA DE LAS SABANAS DE LA REGION DE NIZANDA Y CHIVELA, ISTMO DE TEHUANTEPEC (OAXACA), MEXICO"

298876

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G A

P R E S E N T A :

LILIANA ITZE LOPEZ OLMEDO



DIRECTOR DE TESIS: JORGE ARTURO MORAVE DEL CASTILLO





Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

M. EN C. ELENA DE OTEYZA DE OTEYZA
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

"Estructura y Composición Florística de las Sabanas de la Región
de Nizanda y Chivela, Istmo de Tehuantepec (Oaxaca), México"

realizado por Liliana Itzé López Olmedo

con número de cuenta 9229442-4 quién cubrió los créditos 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. Abisai Josué García Mendoza

Propietario Biól. Eduardo Alberto Pérez García *Eduardo A. Pérez G.*

Suplente M. en C. Nelly Diego Pérez *N. Diego*

Suplente Biól. Esteban Martínez Salas *Esteban*

FACULTAD DE CIENCIAS
U.N.A.M.
Consejo Departamental de Biología

[Signature]
Dra. Patricia Ramos Morales



DEPARTAMENTO
DE BIOLOGIA

*Con amor y profundo
agradecimiento a mis padres:*

CECILIA y JOSÉ LUIS

Con cariño a mis hermanos:

*CLAUDIA
FRANCISCO
ALMA
NANCY*

CÁA BIDÓO STÍI DÚU

*Ndáani cáa guíee nabáani tii bidóo stii dúu,
ndáani tii yáaga nabáani tii bidóo stii dúu,
xháa xciúu nabáani xpidóo dúu,
ndáani níisa dóo née níisa guúgu
nabáani cáa bidóo bizibáani láa dúu.
Níiza guíee xhúuba, béedxe, béene
náaca cáa xpidóo dúu, bixhóoze née bñichi cáa dúu.
Guidúubi guúdxí layúu ngáa jñáa dúu.*

*En cada piedra vive un dios nuestro,
en cada árbol mora un dios nuestro,
bajo las raíces vive nuestro dios,
entre las aguas del mar y del río,
moran los dioses que nos dieron vida.
La lluvia, el maíz, el tigre, el lagarto
son dioses, padres y hermanos.
La naturaleza toda es nuestra madre.*

Macario Matus

AGRADECIMIENTOS

El aprendizaje que he obtenido en este trabajo es invaluable. Gran parte se debe al Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo, por darme la oportunidad de realizar esta tesis bajo su dirección, compartir su vasto conocimiento y por las enseñanzas extra-académicas; y al Biól. Eduardo Alberto Pérez García (codirector), que además de ser sinodal, el apoyo y orientación que desde el principio ha ofrecido fueron elementales para la realización de este estudio.

Un agradecimiento especial a los sinodales que revisaron esta tesis: Dr. Abisaf Josué García Mendoza, M. en C. Nelly Diego Pérez, y Biól. Esteban Martínez Salas. Sus comentarios han sido un impulso más par seguir estudiando el fascinante mundo de las sabanas.

Al Biól. Edwin E. Lebrija Trejos, Pas. de Biól. Adriana Osnaya Palomares, Biól. Marco Antonio Romero Romero, M. en C. Patricia Guadarrama Chávez por la gran ayuda durante el trabajo de campo, soportando el sol y el viento. A la M. en C. Irene Sánchez Gallén por la orientación para resolver dudas sobre estadística.

A la Familia Reyes Manuel (Claudia, Dino, Liz, Paty, Avi y Gerardo, Don Malaquías y Doña Estefana) siempre tan cálidos al recibirnos, gracias por sus atenciones y cariño. A toda la gente de Nizanda. Al comisariado de Chivela, por permitirnos muestrear en las sabanas que corresponden a su poblado.

A todos los compañeros del Laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias, con quienes siempre se puede aprender algo diferente. A mis amigas de la carrera Miriam, Carla y Martha. A las amigas y amigos con los que compartí esta etapa de tesis, entre ellos: Adriana, Betty, Mary, Vicky, Carlitos y Armando. A Antonio, por que a tu regreso has sido un aliciente más para terminar esta tesis.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, a los que contribuyeron de alguna forma a esta tesis y a los que estuvieron al pendiente de que esto culminara.

RESUMEN

Las sabanas en México han sido relativamente poco estudiadas. En este estudio se caracterizó una comunidad de sabana del sur del país, en términos de estructura y composición florística, con el fin de contribuir al conocimiento de este tipo de vegetación en el país. El estudio se realizó alrededor de los poblados de Nizanda y Chivela (Municipio de Asunción Ixtaltepec), Istmo de Tehuantepec, Oaxaca. En 20 sitios de muestreo de 15 m² cada uno (300 m² en total), se encontraron 135 morfoespecies (80 nombradas a nivel específico), distribuidas en al menos 28 familias y 70 géneros. Las familias mejor representadas por riqueza de géneros y especies fueron Leguminosae, Poaceae, y Asteraceae. La cobertura vegetal fue de 200.7 m² (casi dos tercios del área muestreada), 69.5% de los cuales correspondió a las gramíneas y ciperáceas. Más de la mitad de 7,570 plantas tuvieron una cobertura ≤ 20 cm² y una altura ≤ 20 cm. *Trachypogon plumosus* tuvo el mayor valor de importancia relativa, debido a que tuvo la mayor cobertura relativa. A pesar de este predominio, el índice de diversidad de Shannon (\log_2) de 3.64 refleja la alta riqueza específica de la comunidad. El espectro biológico muestra una predominancia de camefitas, y en menor grado, de hemicriptofitas y geofitas, lo cual se sugiere que se trata de vegetación establecida en un ambiente muy limitante. Las distribuciones de tamaños y de coberturas muestran una estructura de la comunidad muy compleja a pesar del pequeño tamaño de la vegetación en general y las plantas individuales (desde una perspectiva humana). Aunque existen sistemas de vegetación secundaria e inducida aledaños a las sabanas estudiadas, en ellas no se encontró ninguna especie exótica como un componente estructural importante. De hecho, la mayor parte de la riqueza correspondió a especies que no se comparten con los otros tipos de vegetación de la región. La escasez de especies exóticas, la presencia de especies

endémicas (e.g. *Zornia megistocarpa* y *Zamia loddigesii* var. *spartea*), y la dominancia de *Trachypogon plumosus*, rasgo compartido con otras sabanas neotropicales, pueden interpretarse como evidencias de la naturalidad de las sabanas estudiadas. La adecuada conceptualización de las sabanas mexicanas requiere de más estudios florísticos, ecológicos y biogeográficos, así como de su uso, que permitan caracterizarlas apropiadamente como un tipo de vegetación natural.

ABSTRACT

Mexican savannas have been relatively poorly studied. In this study a savanna community of southern Mexico was structurally and floristically characterized, in order to contribute to the understanding of this vegetation type in the country. The study was carried out in the vicinity of Nizanda and Chivela towns (Asunción Ixtaltepec municipality), Tehuantepec Isthmus, Oaxaca. In 20 sampling sites of 15 m² each (300 m² in total), 135 morphospecies (80 determined to species level) were encountered, distributed in at least 28 families and 70 genera. The best represented families by generic and specific richness were Leguminosae, Poaceae, and Asteraceae. Vegetation cover was 200.7 m² (almost two thirds of the sampled area), 69.5% out of which corresponded to grasses and sedges. More than half of 7,570 plants had canopy covers ≤ 20 cm² and heights ≤ 20 cm. *Trachypogon plumosus* has the largest relative importance value, which was mainly given by its large relative cover. Despite this dominance, the log₂ Shannon diversity index of 3.64 calculated for this community reflects its large species richness. Chamephytes were predominant in the biological spectrum, followed by hemicriptophytes and geophytes, suggesting that this vegetation thrives in a very limiting environment. The size and cover distributions show a very complex community structure, in spite of the small overall vegetation

size and that of the individual plants (from a human perspective). Although there are systems of secondary or induced vegetation in the vicinity of the studied savannas, no exotic species was structurally important in them. In fact, most species are not shared with other vegetation types present in the region. The dearth of exotic species, the presence of regional endemisms (e.g. *Zornia megistocarpa* and *Zamia loddigesii* var. *sapartea*), and dominance of *Trachypogon plumosus*, this latter feature shared with many neotropical savannas, may be interpreted as evidences of the natural character of this savanna system. An adequate conceptualization of Mexican savannas requires conducting more floristic, ecological and biogeographical studies, as well an analysis of its human use, all of which will enable us to properly characterize them as a natural vegetation type.

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	v
------------------------------	---

RESUMEN	vi
----------------------	----

ABSTRACT	vii
-----------------------	-----

I INTRODUCCIÓN

1.1 Presentación.....	1
1.2 ¿Qué es una sabana?.....	2
1.3 Historia geológica de las sabanas.....	3
1.4 Caracterización ecológica de las sabanas.....	5
1.4.1 Estructura y fisonomía.....	5
1.4.2 Factores ambientales y fenología.....	7
1.4.3 Diversidad.....	12
1.5 Las sabanas en México.....	12
1.6 Objetivos.....	16

II ZONA DE ESTUDIO

2.1 Localización de la zona de estudio.....	17
2.2 Descripción de la zona de estudio.....	17
2.2.1 Clima.....	17
2.2.2 Geología y Edafología.....	20
2.2.3 Topografía e hidrología.....	20
2.2.4 Flora y Vegetación.....	21

III MÉTODOS

3.1 Selección del área y métodos de muestreo.....	23
3.2 Procesado del material colectado.....	27
3.3 Análisis de datos.....	27

IV RESULTADOS

4.1 Composición florística y espectro biológico.....	30
4.2 Riqueza y Diversidad.....	33
4.3 Cobertura de la vegetación.....	36
4.4 Altura de la vegetación.....	40
4.5 Valores de Importancia Relativa.....	43
4.6 Similitud y clasificación de los sitios.....	46

V DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

5.1 Riqueza florística y composición.....	51
5.2 Caracterización general de la fisonomía y estructura.....	53
5.3 Heterogeneidad espacial de las sabanas de estudio.....	54
5.4 Clasificación de las sabanas de Nizanda y Chivela, y su comparación con otras comunidades de sabana.....	56
5.5 Escalas especiales en el estudio de las sabanas.....	58
5.6 Las sabanas de Nizanda y Chivela: ¿primarias o secundarias?.....	58
5.7 Conclusiones.....	60

LITERATURA CITADA.....	61
-------------------------------	-----------

APÉNDICE 1.....	67
------------------------	-----------

APÉNDICE 2.....	71
------------------------	-----------

CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN

1.1 PRESENTACIÓN

El interés científico por las sabanas ha aumentado en los últimos años tanto por sus aspectos ecológicos básicos como por su uso para el pastoreo (Solbrig, 1998). No obstante, a pesar de todos los estudios realizados durante el siglo pasado, aún existe una gran dificultad para identificar las características que son representativas y únicas de dicho tipo de vegetación (Sarmiento, 1983). De las sabanas neotropicales se sigue discutiendo su origen, edad, naturaleza y dinámica. La interpretación ecológica de dichas sabanas ha sido muy divergente, quizá en parte por que la palabra "sabana" se aplica a ecosistemas totalmente diferentes.

Beard (1953) delimitó a las sabanas de América tropical como aquellas comunidades donde existe un estrato continuo dominado por hierbas más o menos xeromórficas (*Poaceae* y *Cyperaceae*, principalmente), con arbustos esparcidos, árboles o algunas veces palmas. Incluso con una definición tan específica como ésta, el término sabana engloba una amplia variedad de tipos fisiológicos y unidades florísticas que se desarrollan bajo diferentes condiciones climáticas, topográficas, edáficas y grados de interferencia humana (Sarmiento y Monasterio, 1975). Además, la dificultad para distinguir las sabanas primarias de las comunidades secundarias dominadas por pastos, así como para establecer límites precisos entre las sabanas y los bosques abiertos, hace más confusa su interpretación (Sarmiento y Monasterio, 1975).

A diferencia de las regiones del centro y sur de América, en México las sabanas han sido pobremente estudiadas. De hecho, aunque Rzedowski (1981) en su vasta obra "Vegetación de México" las reconoció como un tipo particular de pastizal, no han sido caracterizadas adecuadamente debido a los problemas arriba mencionados, y

por eso se les ha clasificado genéricamente como pastizales, pastizales de clima caliente o vegetación sabanoide. En particular, cabe resaltar la importancia del estudio de las sabanas que fueron denominadas como vegetación sabanoide por Rzedowski (1981) debido a sus características edáficas y topográficas, ya que precisamente estos atributos hacen de ellas sabanas típicas. Tal es el caso de las comunidades de sabanas que se encuentran en los alrededores de los poblados de Nizanda y Chivela, en la porción sur del Istmo de Tehuantepec, Oaxaca. Ante la necesidad de llevar a cabo estudios más detallados de estas comunidades, con la finalidad de resolver cuestiones básicas que aún persisten, este trabajo pretende contribuir al conocimiento de este tipo de vegetación. Para ello se realizó una caracterización de las sabanas de la región de Nizanda y Chivela en términos de su estructura y composición florística.

1.2 ¿QUÉ ES UNA SABANA?

La palabra sabana tiene un origen caribeño (Miranda, 1952). En épocas precolombinas el término se usaba en Haití y en Cuba para designar a las planicies desprovistas de árboles pero con una gran cobertura herbácea (Miranda, 1952; Lanjow, 1936 en Sarmiento, 1983), y para los nativos de Sudamérica dicho vocablo todavía sugiere la idea de un pastizal con o sin árboles esparcidos (Walter, 1973). Actualmente, el término sabana es usado de varias formas por los botánicos y los ecólogos en varios sentidos. Eiten (1986) reconoció dos usos principales: por un lado para referirse a una fisonomía o estructura en particular, y por el otro, para denominar a un tipo de vegetación. Además, Sarmiento (1983) sostiene que la palabra sabana no sólo describe una fisonomía, como las palabras pastizal y matorral, sino que también se incluye en ella aspectos funcionales.

Es importante resaltar que el calificativo tropical aplicado a estos ecosistemas implica la existencia un número de procesos y condiciones que sólo operan dentro de la zona tropical. En este sentido, las sabanas pueden diferir más de ecosistemas

fisonómicamente similares de la zona templada que de otros sistemas tropicales (Sarmiento, 1983).

En general, el término sabana se refiere a un tipo de vegetación tropical en donde el papel predominante corresponde a las gramíneas y ciperáceas, de manera que el estrato herbáceo es continuo, aunque éste puede ser interrumpido por elementos arbustivos, arbóreos y/o palmas arborescentes que nunca forman un dosel cerrado. Esta definición es la que se utilizará para fines de este estudio, ya que consensa en gran medida las definiciones propuestas por varios autores.

1.3 HISTORIA GEOLÓGICA DE LAS SABANAS

Los primeros registros de polen de pastos de los trópicos datan del Eoceno Medio (50-42 m.a.). No obstante, es probable que una vegetación abierta constituida por hierbas (no gramíneas) haya existido antes de esta época (van der Hammen, 1983). Dichas "sabanas herbáceas", o un tipo de vegetación parecido (sin pastos), pudieron haber sido un importante tipo de vegetación por su extensión en la gran masa continental Africana-Sudamericana en el Cretácico, antes de que los dos continentes se separaran por completo (van der Hammen, 1983). Más adelante, el registro de polen de pastos en el Mioceno y Plioceno se volvió tan abundante en Sudamérica que la vegetación abierta con un estrato dominado por pastos debió ser extensa en ese continente (van der Hammen, 1983). Los picos de abundancia de polen de pasto a menudo coinciden con los máximos de *Byrsonima* y posteriormente también con los máximos de *Curatella*, por lo que casi no cabe duda de que sabanas muy similares a las actuales hayan existido ya en el Mioceno y el Pleistoceno.

Las fluctuaciones climáticas del Cuaternario dieron lugar a una secuencia de periodos glaciares e interglaciares durante los cuales se produjeron grandes cambios en la vegetación (Simpson, 1971; Kershaw, 1978; Flenley, 1979; Meave *et al.*, 1991). En general, se coincide en que las sabanas se expandieron en los periodos más secos y probablemente más fríos (van der Hammen, 1983; Cox y Moore, 1993; Meave y Kellman, 1994; Hooghiemstra, 1997; Furley, 1999). Hace más o menos 30,000 años

fue el periodo de máxima extensión de los glaciares en el hemisferio norte, tiempo en el cual hubo una aridez tropical (Flenley, 1979; Cox y Moore, 1993; Hooghiemstra, 1997). Por otro lado, muchas de las selvas de la cuenca del río Zaire fueron probablemente reemplazadas por pastizal seco y sabana, y otros sitios donde aparentemente había selvas fueron reemplazados por sabanas arbóreas en ese entonces (Cox y Moore, 1993).

Estudios palinológicos realizados en la región de la Laguna de Agua Sucia, Colombia, ofrecen evidencias de cambios en la vegetación asociados al clima (Haffer, 1987). La capa fangosa, fechada en 4,000 - 3,800 años a.p. y formada durante un periodo de nivel bajo de la laguna, indicaría un clima seco. Posteriormente a esa época el clima se tornó más húmedo y el nivel de la laguna subió; fue entonces cuando *Byrsonima* y varios elementos de bosque invadieron la región. Hace 2,200 años los elementos herbáceos se incrementaron otra vez, cuando el nivel de la laguna bajó. Con base en un análisis con isótopo C¹⁴ de los sedimentos acumulados en un cuerpo de agua de la región de Mountain Pine Ridge (Belice), Kellman (1989) sugirió que las sabanas actuales de esa región son un remanente de una comunidad más extensa del último periodo glacial que ha resistido a la invasión de los bosques en el Holoceno. En los últimos 2,000 años, el marcado incremento en la extensión de las sabanas puede reflejar la influencia de las quemadas antropogénicas. De cualquier manera, es importante considerar que la respuesta de la vegetación a los cambios climáticos, principalmente a la reducción de la lluvia, parece no haber sido inmediata (Davis, 1986; Davis *et al.*, 1986; Webb III, 1986).

Los primeros registros de la existencia de sabanas en el mundo son muy anteriores a la aparición de los seres humanos (Flenley, 1979, van der Hammen, 1983). Esto proporciona (además de las evidencias florísticas), uno de los mejores argumentos para suponer que las sabanas conforman un tipo de vegetación básicamente natural y no de origen antropogénico, independientemente de que actualmente la extensión de las sabanas sea atribuible, en cierta medida, a las actividades humanas (van der Hammen, 1983).

Actualmente podemos considerar que algunas sabanas son naturales, las cuales también podrían ser llamadas primarias, mientras que otras son claramente de origen antrópico. Es adecuado denominar a éstas últimas sabanas secundarias (Richards, 1996; aunque también han sido llamadas pseudo-sabanas; Gómez-Pompa, 1965), las cuales representan una etapa seral, si bien en ocasiones detenida, en terrenos de uso agropecuario que fueron abandonados y que posteriormente sufrieron repetidos incendios (Sarukhán, 1968b; Richards, 1996). Un factor que complica su clasificación es que la fisonomía de las sabanas antropogénicas es frecuentemente similar a la de las naturales (Bourlière y Hadley, 1970).

1.4 CARACTERIZACIÓN ECOLÓGICA DE LAS SABANAS

1.4.1 Estructura y fisonomía

Las características de una comunidad vegetal están dadas por la altura de las plantas dominantes, por su expansión (cobertura) y por su fenología (Crawley, 1997). En general, el crecimiento y la reproducción de las plantas están limitados por la temperatura y la humedad de la atmósfera, la disponibilidad de luz y de nutrientes del suelo, la adaptación genética y la presencia de disturbios (Hanson y Churchill, 1961; Johannessen, 1963; Daubenmire, 1974; Grime, 1982; Crawford, 1989; Crawley, 1997; Barbour *et al.* 1999; entre otros).

Las sabanas, al igual que otros tipos de vegetación, son sistemas muy heterogéneos en todas las escalas de análisis, desde el nivel de pequeños manchones individuales hasta niveles regionales (Solbrig *et al.*, 1996). Las características que presentan las sabanas están determinadas principalmente por la disponibilidad de nutrientes (origen geológico y grado de lixiviación) y de agua debidas a las variaciones en el drenaje y la capacidad de retención de agua del suelo (Werner, 1991).

Cuando un ecosistema se concibe como un sistema complejo y dinámico, la presencia o ausencia de un considerable número de especies puede ser relativamente inconsecuente, en términos de la estructura en un momento determinado

(Daubenmire, 1968). Estas categorías en plantas se pueden reconocer como subordinadas y dominantes, respectivamente. Las plantas dominantes en las sabanas son típicamente las gramíneas y ciperáceas, y justamente son éstas las que caracterizan al ecosistema como tal. En general, el componente herbáceo se considera como el elemento fundamental en el control del sistema y como un *regulador de procesos ecológicos fundamentales tales como el balance hídrico, la productividad, los ciclos minerales, la ocurrencia de fuego y el flujo de energía hacia los consumidores primarios* (Solbrig *et al.*, 1996; Solbrig, 1998). En las sabanas arboladas los elementos herbáceos son más discontinuos, pero aun para esos casos, Sarmiento (1983) sostiene que el estrato herbáceo regula y condiciona los procesos ecológicos fundamentales.

El estrato herbáceo en las sabanas americanas tiene, dependiendo de la disponibilidad de agua, una altura que va de hasta 100 cm en su porción vegetativa. De hecho, dos terceras partes de la biomasa se encuentran dentro de los primeros 20 cm de altura, pero cuando las plantas desarrollan inflorescencias, pueden superar los 120 cm de altura (Sarmiento, 1983). El estrato arbóreo, si lo hay, puede ser más variable, y su grado de cobertura varía del 20 al 70% dependiendo de la comunidad, excepto en el "cerradão" (Brasil), donde se forma un dosel casi cerrado. En cuanto a la altura del componente arbóreo, las sabanas más norteñas de Sudamérica tienen árboles que oscilan entre 2 y 8 m, pero en las sabanas de pinos como las que se encuentran en Belice, los árboles llegan a medir 22 m (Kellman y Carty, 1986).

Entre los factores que determinan la cobertura en las sabanas, Johannessen (1963) identificó a los siguientes: fluctuaciones en los factores climáticos, competencia con especies introducidas, cambios en las condiciones del suelo, frecuencia e intensidad de fuegos, y cambios en la intensidad y estacionalidad del ataque de los herbívoros. Por ejemplo, a pesar de que en suelos profundos la cobertura de una sabana llega a 90-100% (Sarmiento, 1983), después de un fuego la cobertura puede ser menor del 20% de la superficie del suelo.

Considerando que las características del estrato herbáceo son aparentemente

homogéneas en las diferentes sabanas y basándose en las características de los elementos arbóreos, Sarmiento (1983) distinguió en las sabanas neotropicales cinco tipos fisonómicos en los cuales agrupa las distintas denominaciones equivalentes (Tabla 1.1).

1.4.2 Factores ambientales y fenología

Dos cuestiones fundamentales sobre la ecología de las sabanas son porqué éstas se presentan en ciertas regiones y en otras no, y porqué las formaciones arbóreas cerradas no avanzan sobre estas comunidades en los trópicos (Lüttge, 1997). No hay una hipótesis general aceptada para explicar estos hechos, pero sí varias posibilidades que podrían responder dichos cuestionamientos. Las explicaciones basadas en el clima han sido rechazadas por varias razones, sobre todo por la coincidencia de bosques con dosel cerrado y sabanas abiertas bajo las mismas condiciones climáticas. En cambio, el suelo, el fuego y las actividades humanas son los principales factores, desglosados a continuación, en los cuales se centran las hipótesis.

Una de las explicaciones más ampliamente aceptadas sobre la estabilidad de la sabanas en el trópico americano es que se encuentran en suelos extremadamente oligotróficos, por lo que no pueden sostener ninguna comunidad arbórea continua (Sarmiento, 1983; Kellman, 1989; Medina y Silva, 1991; Lüttge, 1997). Los suelos de las sabanas son muy variables en cuanto al tamaño de sus partículas, estructura, perfil y profundidad, lo cual es un reflejo de las complejas interacciones entre la geología, la geomorfología y el clima, el tipo de cobertura vegetal y la actividad animal (Montgomery y Askew, 1983 en Solbrig *et al.*, 1996). En general, los suelos de las sabanas pueden ser desde arcillosos a pedregosos, aunque el horizonte superior puede ser arenoso; además, suelen ser ácidos y tener bajos contenidos de materia orgánica (Rzedowski, 1981; Kellman, 1989; Rieley y Page, 1990).

Tabla 1.1 Síntesis de los tipos fisonómicos de las sabanas propuestas por Sarmiento (1983). Abreviaturas en la columna Denominaciones: (in)=inglés, (es)=español, (po)=portugués, (fr)=francés.

Tipo de sabana	Altura del estrato arbóreo (m)	Presencia del estrato arbóreo	Cobertura arbórea(%)	Denominaciones
Sin estrato arbóreo	0	nula	0	<i>Grassland</i> (in), Sabanas pastizal (es), <i>Campo limpo</i> (po), <i>Savane herbacée</i> (fr)
Con estrato arbóreo	<8	Árboles y/o arbustos aislados o en grupos	<2	<i>Tree and shrub savanna</i> (in), sabana abierta (es), <i>campo sujo</i> (po), <i>savane claire et très claire</i> (fr)
		Arbustos y/o árboles	2-15	<i>Savanna woodland</i> (in), <i>wooded grassland</i> (in), <i>bush savanna</i> (in), sabana cerrada (es), <i>campo cerrado</i> (po), <i>savane claire</i> (fr).
		Árboles	>15	<i>Woodland</i> (in), sabana boscosa (es), <i>cerrado</i> (po), <i>savane dense et très dense</i> (fr)
Con árboles altos	>8	Árboles aislados	<2	<i>Tall tree savanna</i> (in), sabana abierta alta (es)
		Árboles	2-15	<i>Tall savanna woodland</i> (in), sabana cerrada alta (es)
		Árboles	15-30	<i>Tall wooded grassland</i> (in), sabana boscosa alta (es)
		Árboles	>30	<i>Tall woodland</i> (in), bosque claro (es), <i>cerradao</i> (po), <i>foret claire</i> (fr), <i>savane boisée</i> (fr)
Con árboles altos en pequeños grupos				<i>Park savanna</i> (in), sabana parqueada (es)
Mosaico de unidades de sabana y de bosque				<i>Park</i> (in), parque (es)

La infertilidad de los suelos de las sabanas se acentúa en áreas con muy alta precipitación, ya que éstos se erosionan por el agua en la época de lluvias y por el viento en la época de secas; los efectos de la erosión se acentúan por la pérdida de materia orgánica por fuego (Solbrig, 1998). Este último factor contribuye al empobrecimiento de los suelos en las sabanas a través de la pérdida de elementos volátiles durante el fuego y por la eliminación de cenizas arrastradas por el viento y por el escurrimiento superficial del agua (Sarmiento, 1983).

Kellman (1984) propuso la hipótesis de que existen relaciones sinérgicas entre el fuego y la baja fertilidad del suelo en las sabanas neotropicales. Con base en sus estudios realizados en las sabanas de Belice, postuló que la vegetación en suelos infértiles es inherentemente más propensa al fuego que la de suelos más fértiles. Esto se debe en parte a que la concentración de ciertos minerales y de humedad en el estrato arbóreo, cuando éste existe, reduce la propagación del fuego y por lo tanto se desarrollan más elementos arbóreos que a su vez reducen la incidencia de fuegos; por el contrario, en zonas abiertas, los suelos son infértiles y existe un bajo contenido de nutrientes minerales en los tejidos vegetales, aumentando la aparición de los fuegos y por lo tanto retardando el establecimiento de elementos arbóreos, lo que a su vez aumenta la incidencia de fuegos. Para algunas especies arbóreas basta la ausencia prolongada del fuego para que sus plántulas comiencen a establecerse (Kellman y Miyanishi, 1982), fenómeno que se ve aun más favorecido en presencia de especies arbóreas de hojas anchas (Kellman, 1989).

La predominancia de árboles perennifolios característicos de las sabanas neotropicales está relacionada con su resistencia al fuego (Miranda, 1952). Los árboles deciduos cuyos ciclos fenológicos están asociados a la distribución anual de las lluvias parecen ser más sensibles al fuego y se excluyen del grupo de especies arbóreas que habitan regularmente en las sabanas que se incendian (Werner, 1991); esto también indica que la dinámica fuego-agua puede regular la densidad de árboles. De hecho, en las sabanas de Sudamérica se ha atribuido la baja diversidad del estrato arbóreo a los fuegos regulares (Medina y Silva, 1991).

Cuando una sabana no se ha quemado, la biomasa muerta en pie de las especies dominantes se descompone lentamente durante la estación de lluvias en un periodo prolongado que puede durar años (Solbrig *et al.*, 1996). La irregularidad de los fuegos en las sabanas puede resultar en un mosaico de composición asociado a pequeños cambios en la dominancia de especies (Werner, 1991; Meave *et al.*, 1991). De hecho, de los factores determinantes en las sabanas, el fuego es el que más varía en importancia relativa entre diferentes tipos de sabanas (Richards, 1996).

Los problemas de la economía del agua en las sabanas se deben a que durante la época de lluvias puede haber mucha agua disponible, pero la del suelo se puede perder rápidamente por infiltración a horizontes de 2 m o más de profundidad y por escurrimiento superficial (dependiendo de la topografía), de manera que para la época de secas las reservas de agua son escasas. Además, cuando la lluvia es considerablemente menor al promedio, como suele suceder en ciertos años, las reservas de agua se pueden acabar, ya que la sabana sigue evapotranspirando, quedando expuesta a los efectos de la sequía (Sarmiento, 1983), evento al cual las plantas de sabana se encuentran adaptadas.

Los cambios naturales y los inducidos antropogénicamente en factores como el clima, la disponibilidad de nutrientes, el régimen de fuego y la intensidad de la herbivoría pueden causar desplazamientos del borde de las áreas ocupadas por diferentes tipos de sabanas, al igual que lo que sucede con los bordes de otros tipos de vegetación (Solbrig *et al.*, 1996).

Tomando en cuenta los factores descritos hasta aquí, Sarmiento (1983) propuso la condición hídrica como criterio: Sabana semiestacional, sabana estacional, sabana hiperestacional y estero. De éstas, el tipo más común es la sabana estacional, en la que la época de lluvias y la de secas se distinguen perfectamente, además de que en la época de sequía los fuegos son regulares. Estas sabanas, que son las más extensas, se encuentran en la región del cerrado (Brasil), en la región de Los Llanos (Venezuela y Colombia), en el este y oeste de África, y en el norte de Australia (Tabla 1.2).

1.4.3 Diversidad

Las sabanas tienen una alta diversidad de especies, especialmente cuando se comparan con los pastizales templados (Solbrig *et al.*, 1996). De hecho, estas comunidades llegan a ser tan diversas como algunos bosques tropicales, como es el caso de las sabanas africanas que son casi tan ricas en especies como los bosques húmedos vecinos (Solbrig *et al.*, 1996). En las sabanas americanas un ejemplo de una alta riqueza es la región del cerrado brasileño, que representa a las sabanas más diversas del continente y también a las más húmedas del mundo, principalmente por que su diversidad beta (de diferenciación espacial) es muy alta aun dentro de las subformaciones. Algo parecido sucede con las sabanas de la estación biológica de Los Llanos, Venezuela, donde la diversidad gamma (global o regional) también está dada por una alta diversidad beta (Monasterio y Sarmiento, 1968 en Sarmiento, 1983).

A pesar de que las sabanas existen en todos los continentes con porción tropical, entre ellas se comparten muy pocas especies, especialmente arbóreas. Esto se debe a que las especies propias de las sabanas, principalmente los árboles, están generalmente más relacionadas con especies de otros tipos de vegetación local, que con las especies de sabana de otros continentes (Solbrig *et al.*, 1996). Por ello, las sabanas de cada continente tienen su propia flora, y si bien en algunas comunidades australianas y americanas se presentan pastos africanos, es indudable que éste es fenómeno reciente asociado a las actividades. A pesar de estas diferencias en la composición específica, la gran similitud fisonómica y los géneros que comparten sabanas tropicales de diferentes regiones del mundo hace pensar que estas comunidades evolucionaron de manera paralela bajo circunstancias más o menos similares a partir de un sistema ancestral común (Solbrig *et al.*, 1996).

1.5 LAS SABANAS EN MÉXICO

A pesar de ser un componente importante de la vegetación en diversas regiones del país, las sabanas mexicanas han sido muy pobremente estudiadas. Algunos autores sostienen que el origen de las sabanas es de carácter antropogénico

(Miranda, 1952; Sarukhán, 1968b; Puig, 1972; Reyes y Zamora, 1973; Gómez-Pompa, 1978; Leopold, 1990). En contraste, Miranda (1958) sugirió que en algunos casos tienen un origen primario, como algunas presentes en la península de Yucatán, donde los suelos que sustentan las sabanas son la etapa final de un proceso de emersión dinámica o eustática de terrenos pantanosos o lacustres que se fueron erosionando formando planicies con suelos deficientes en drenaje. Por otro lado, Sarukhán (1968b) discute los indicios de que algunas especies de encinos, en particular *Quercus oleoides*, se establecieron en las zonas tropicales en la última época glacial (Sarukhán, 1968a), ya que, al igual que las muchas otras plantas típicas de las sabanas, podrían haber resistido fuertes limitaciones climáticas y edáficas. Actualmente el mantenimiento y extensión de las sabanas se debe al efecto combinado del fuego con el suelo, aunque en algunos casos podría deberse exclusivamente al fuego (Miranda, 1952; Rzedowski, 1981).

En general, las especies que más frecuentemente conforman el componente arbóreo de las sabanas mexicanas son *Byrsonima crassifolia*, *Curatella americana*, *Crescentia alata* y *C. cujete* (Miranda, 1952, 1958; Miranda y Hernández-X., 1963; Gómez-Pompa, 1965; Sarukhán, 1968b; Rzedowski, 1981). También pueden ser abundantes especies de los géneros *Coccoloba*, *Acoelorrhaphe* y *Quercus*, así como especies de la familia Melastomataceae para el conjunto arbustivo (Miranda y Hernández-X., 1963; Gómez-Pompa, 1965; Rzedowski, 1981). Entre los géneros de gramíneas mejor representados están *Paspalum*, *Andropogon*, *Aristida*, *Imperata*, *Trichachne*, *Leptocoryphium*, *Axonopogus* y *Digitaria* (Miranda y Hernández-X., 1963; Puig, 1972; Rzedowski, 1981).

Las sabanas más extensas de México se encuentran en el sureste del país. Abarcan grandes extensiones en Tabasco, Chiapas y Veracruz, así como en la región de los Chenes en Campeche y Yucatán (Miranda y Hernández-X., 1963; Rzedowski, 1981; Flores y Carvajal, 1994). Se desarrollan en los mismos climas que ocupan las selvas alta perennifolia, alta subperennifolia, mediana subperennifolia y baja subperennifolia (Miranda, 1958; Miranda y Hernández-X., 1963; Sarukhán, 1968 b;

Rzedowski, 1981). Las condiciones en que se encuentran las sabanas en el sureste de México son muy semejantes a las descritas en Centroamérica, las Antillas y el norte de Sudamérica (Rzedowski, 1981).

En un estudio de los tipos de vegetación de la península de Yucatán, Flores y Carvajal (1994) mencionan la presencia de sabana inundable en los municipios de Calkiní, Palizada, Ciudad del Carmen y Escárcega (Campeche), al norte y al oriente de Yucatán, y en la región de El Jaguatal en Quintana Roo. Tales comunidades presentan en su estrato arbóreo, además de las especies típicas, a *Byrsonima bucidaefolia* y otros elementos no característicos como *Lysiloma latisiliquum* y *Haematoxylum campechianum*, así como elementos epífitos de la familia Orchidaceae (*Oncidium ascendens*, *Pleurothallis grobyi*) y Bromeliaceae (*Catopsis barteroniana*). En el estrato herbáceo son comunes *Paspalum notatum*, *Paspalum virgatum*, *Axonopus compressus*, *Cyperus rotundus*, *Eleocharis caribaea* y *Typha angustifolia*.

En un estudio desarrollado en las sabanas de Huimanguillo (Tabasco), Puig (1972) definió varios tipos fisonómicos: sabana herbácea, sabana arbustiva y arbórea, y tasistales. Tales formaciones tienen algunos de los elementos arbóreos y herbáceos típicos arriba mencionados para este tipo de vegetación. Aunque dichas sabanas entran en la definición de Beard (1953), el autor concluye que son de origen secundario, enlistando para ello una serie de razones, algunas de las cuales son: a) que los suelos ferralíticos de las sabanas en cuestión parecen haberse formado bajo selva; b) que en las islas de vegetación arbórea que fueron desmontadas y quemadas para fines pecuarios aparecen las especies de sabana; y c) que existe una secuencia gradual de vegetación desde la sabana hasta la selva.

León-Cázares y Gómez-Pompa (1970) describen dos sabanas en el extremo sureste de Veracruz: una cerca de la costa y otra cerca de la población de Las Choapas. La primera posee elementos florísticos de sabanas abiertas (*Ageratum*, *Andropogon*, *Bulbostylis*, *Crotalaria*, *Mimosa*, *Polygala*, *Rhynchospora* y *Russelia*); en la segunda, la especie dominante es *Paspalum pectinatum*, aunque destaca también la presencia de géneros típicos de sabanas como *Byrsonima*, *Curatella* y *Psidium*.

Sousa (1968 en Rzedowski, 1981) menciona la presencia en la región de Los Tuxtlas (Veracruz) de una sabana entre 0 y 150 m de altitud, con *Curatella*, *Byrsonima* y *Coccoloba barbadensis* como elementos arbóreos. En la Sierra de Santa Marta (Veracruz) se encuentran sabanas de jícaro y de encino negro (Ramírez, 1999)

Reyes y Zamora (1973) estudiaron las sabanas de la localidad "La Sabana" que se encuentra en las estribaciones orientales de la Sierra Madre del Sur en Oaxaca, en la cuenca del río Papaloapan. En la zona hay bosque de encino, sabana, selva alta perennifolia y bosque de pino. La sabana está dominada por *Paspalum pectinatum*, *Fimbristylis* sp., *Byrsonima crassifolia* y *Curatella americana*, también se presentan elementos de las comunidades aledañas. En dicho trabajo, los autores concluyen que dichas comunidades son el resultado de los desmontes y el pastoreo de los bosques de encino y pino, y en especial del uso repetido del fuego.

Asociadas con las sabanas abiertas, algunas veces mezclando sus componentes, se encuentran las sabanas con encinos, los cuales se extienden desde Chiapas y Tabasco por las planicies del oriente de México hasta Tamaulipas (Miranda y Hernández-X., 1963).

Otras regiones con importantes extensiones de sabanas se presentan en la franja costera del sur de Oaxaca y del sureste de Guerrero, en las que se encuentran *Byrsonima* y *Curatella*. A diferencia de las sabanas "típicas" que menciona Rzedowski (1981), éstas se desarrollan sobre laderas de cerros con pendientes a veces bastante pronunciadas y con suelos bien drenados, por lo que el mencionado autor las denomina "vegetación sabanoide". La mayoría de estas sabanas tienen como substrato geológico roca metamórfica. Otras comunidades análogas también se encuentran, de manera discontinua, en la región del Istmo de Tehuantepec. Tal es el caso de comunidades de sabana localizadas en los alrededores de Nizanda y Chivela (Oaxaca), para las que Pérez-García *et al.* (2001) reportan algunas especies que se presentan exclusivamente en este tipo de vegetación.

Actualmente numerosas sabanas de las regiones tropicales de México se usan para la ganadería. En estas circunstancias el fuego se utiliza a finales de la época de

secas para inducir el rebrote de los pastos (Miranda y Hernández X., 1963; Ramírez, 1999). También con fines pecuarios en algunas sabanas se han tratado de introducir elementos exóticos como el zacate pangola -*Digitaria decumbens*- (Miranda y Hernández X., 1963; Sarukhán, 1968b), aunque en algunas sabanas como las de la Sierra de Santa Marta (Veracruz) y la región de Nizanda y Chivela, el pastoreo se practica sobre pastos nativos (Ramírez, 1999; Pérez-García *et al.*, 2001).

1.6 OBJETIVOS

En México las sabanas son un tipo de vegetación pobremente representada en términos de área, a una escala de todo el territorio nacional; quizá por esta razón, los principales estudios de vegetación realizados en el país no han profundizado en ella. No obstante, es innegable que este tipo de vegetación es tan importante como cualquier otra. Tomando en cuenta que los estudios detallados de las sabanas en México han sido escasos, el presente trabajo pretende caracterizar las sabanas de la región de Nizanda y Chivela en términos florísticos y estructurales.

CAPÍTULO II. ZONA DE ESTUDIO

2.1 LOCALIZACIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO

Las comunidades de estudio están ubicadas en el Istmo de Tehuantepec, en los alrededores de los poblados de Mena y Santiago Chivela, mejor conocidos como Nizanda y Chivela, respectivamente. Aunque los dos poblados pertenecen al municipio de Asunción Ixtaltepec, una porción de la región de estudio pertenece al municipio de Ciudad Ixtepec; ambos municipios corresponden al Distrito de Juchitán, en el estado de Oaxaca. Esta región es parte de la vertiente pacífica del Istmo de Tehuantepec; se localiza donde inician los cerros del Istmo, mientras que al sur de la región de estudio se encuentra la Planicie Costera de Tehuantepec (Fig. 2.1).

2.2 DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO

2.2.1 Clima

Dentro del área de estudio la única estación meteorológica es la de Chivela. Tomando en cuenta información de otras tres estaciones meteorológicas cercanas (García, 1981), se obtiene un conjunto de datos que permiten estimar las variables climáticas para Nizanda (Pérez-García *et al.*, 2001). Éstos se muestran en la Tabla 2.1.

En la vertiente pacífica del Istmo existe una estacionalidad muy marcada en relación con la precipitación pluvial, ya que hay una acentuada época de sequía que abarca de noviembre a abril, y una lluviosa de mayo a octubre. En la carta de efectos climáticos correspondiente a la estación de lluvias (SPP-INEGI, 1985), Nizanda se ubica cerca de la isoyeta de 900 mm de precipitación, dentro del área donde existirían de 30 a 59 días de lluvia. Chivela se encuentra cerca de la isoyeta de 1,000

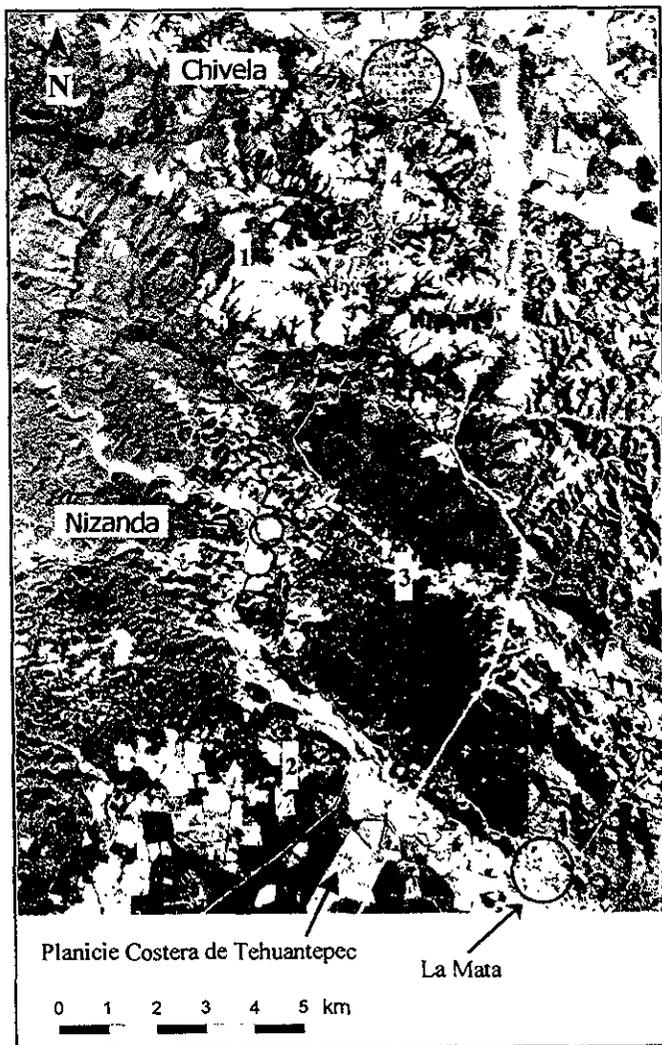
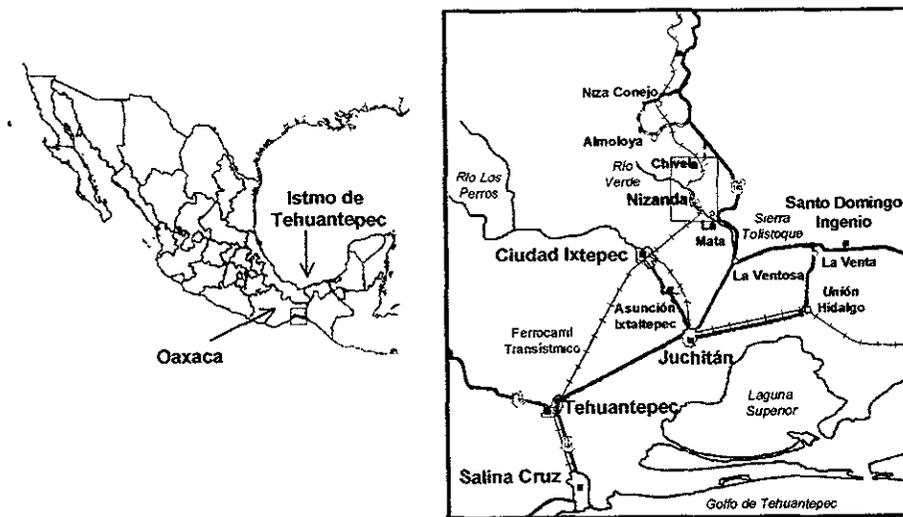


Figura 2.1 Zona de Estudio. Las sabanas se distinguen como los manchones más claros, las comunidades de sabana muestreadas fueron: las cercanas a las faldas del cerro Naranja (1), las cercanas a las vías del ferrocarril (2), las pequeñas frente al cerro verde (3) y las cercanas al poblado de Chivela (4).

mm, dentro del área donde existirían de 60 a 89 días de lluvia. El área de estudio se ubica entre las isoyetas de 800 y de 1,200 mm. En la época de secas, de acuerdo con la carta de efectos climáticos que corresponde a la época de secas (SPP-INEGI, 1985) el área de estudio se ubica entre las isoyetas de 50 a 150 mm de precipitación; Nizanda prácticamente está sobre la isoyeta de 75 mm, dentro del área que recibe entre 0 y 29 días de lluvia; mientras que Chivela se encuentra cerca de la isoyeta de los 125 mm, también con 0 a 29 días de lluvia.

Además de la estacionalidad tan pronunciada, existen fuertes vientos que inciden en la zona. Éstos se originan por el efecto de embudo debido al hecho de que la Sierra Norte de Oaxaca y la Sierra Madre de Chiapas se comportan como barreras que conducen y aceleran los vientos alisios provenientes del Golfo de México a su paso por el Istmo de Tehuantepec. Los ciclones y tormentas tropicales que se originan en el sur generan alta precipitación durante breves periodos de tiempo, provocando así un gran escorrenría superficial, que junto con ráfagas de viento y la lixiviación tienen importantes repercusiones en el establecimiento y crecimiento de las plantas (Pérez-García *et al.*, 2001). Los fuertes vientos son particularmente notorios en las sabanas por estar ubicadas en las crestas de los lomeríos.

Tabla 2.1 Datos meteorológicos y de altitud de Nizanda y localidades aledañas. Fuente: Pérez-García *et al.* (2001).

Localidad	Altitud (m snm)	Coordenadas geográficas	Precipitación anual (mm)	Temperatura media anual (°C)	Tipo de clima
Juchitán	46	N 16°26' O 95°02'	928.7	27.3	Aw ₀ (w)igw''
Cd. Ixtepec	100	N 16°34' O 95°06'	880.5	27.5	Aw ₀ (w)igw''
Nizanda	90-100	N 16°37' O 95°00'	1,000.0	25.0	Aw ₀ (w)igw''
Chivela	180	N 16°43' O 95°00'	1,194.0	24.8	Aw ₁ (w)(i')g
Matías Romero	201	N 16°53' O 95°03'	1,432.6	24.7	Aw ₂ (w)igw''

2.2.2 Geología y Edafología

En el área de estudio predominan las rocas del Mesozoico, particularmente esquistos y rocas calizas (SPP, 1981); en cuanto a los suelos, se pueden encontrar Litosoles, Feozems háplicos y Regosoles eútricos, éstos dos últimos de textura media (SPP, 1981). Los lomeríos de esquistos alcanzan altitudes alrededor de 250 m s.n.m. y son característicos de la zona de estudio junto con una serie de afloramientos de roca caliza (Pérez-García *et al.*, 2001). Las sabanas se encuentran en las partes altas de estos lomeríos, donde el tipo de suelo más común es el Regosol. En general, dichos lomeríos presentan laderas medianamente pronunciadas que pueden ir desde los 0° hasta los 40° de inclinación, pero existen laderas que tienen pendientes más fuertes.

2.2.3 Topografía e hidrología

La región de Nizanda y Chivela se encuentra bordeada al oeste y suroeste por la Sierra Madre del Sur (Sierra de Miahuatlán), al noroeste por la Sierra Norte de Oaxaca (Sierra Mixe), al este por la Sierra Tolistoque, y al sur por la Planicie Costera del Golfo de Tehuantepec. El cerro Naranja (700 m s.n.m.) se encuentra al norte de Nizanda y al suroeste de Chivela. En las faldas de este cerro se encuentran gran parte del sistema de sabanas de más amplia extensión. Otras sabanas de menor extensión se encuentran a manera de manchones discontinuos en las partes más altas de los lomeríos al sur de Nizanda.

Las áreas de sabana en la región no están atravesadas por ningún sistema hidrológico de dimensiones considerables. Sin embargo, durante la época de lluvias se forman riachuelos que corren por las cañadas de los lomeríos. Estas pequeñas pero numerosas corrientes nutren al arroyo Chilona, el cual vierte sus aguas en el Río Verde, que a su vez constituye el drenaje más importante de la zona de estudio. Por otra parte, es notable que en algunas porciones de terreno con poca inclinación se acumula el agua en la época lluviosa, produciendo encharcamientos que pueden permanecer durante un tiempo largo después de que las lluvias han concluido.

2.2.4 Flora y vegetación

Para las partes bajas de la vertiente del Océano Pacífico en la región del Istmo de Tehuantepec se han reportado los siguientes tipos de vegetación: sabanas, matorrales, bosques de pino y encino, y manglares con vegetación acuática en sus lagunas costeras (García-Mendoza y Torres, 1999). El trabajo de Torres *et al.* (1997), en el cual se registraron 1,720 especies distribuidas en 776 géneros y 154 familias en el Distrito de Tehuantepec (Oaxaca), constituye un buen ejemplo de la gran diversidad florística de esta región geográfica.

Específicamente para la región de Nizanda, Pérez-García *et al.* (2001) describieron los siguientes tipos de vegetación: bosque de galería, matorral espinoso, matorral xerófilo, sabana, selva baja caducifolia, selva mediana subcaducifolia y subperennifolia, vegetación acuática y subacuática, además de vegetación secundaria y agrosistemas. Dichos autores mencionan que además de la selva baja caducifolia (que es la vegetación predominante), solamente la sabana forma grandes manchones, y que las transiciones entre los manchones de sabana y su vegetación circundante, en particular con la selva baja caducifolia, son generalmente abruptas

La vegetación de sabana ha sido mencionada para la zona por algunos autores (Williams, 1939; García-Mendoza y Torres-Colín, 1999; Pérez-García *et al.*, 2001). Fotografías aéreas (INEGI, 1961, 1991) de la región muestran que los límites de las sabanas no han cambiado en un periodo de 30 años. Observaciones de campo (Pérez-García *et al.*, 2001) corroboran que los bordes, particularmente de las sabanas del norte, tienen la misma ubicación que en 1961. Estas evidencias, junto con las claras limitantes edáficas y la presencia de especies exclusivas de este tipo de vegetación, además de la información proporcionada por los pobladores, sugieren que esta vegetación no es antropogénica (Pérez-García *et al.*, 2001). Sin embargo, actualmente estos terrenos tienen uso para actividades ganaderas.

De acuerdo al recuento florístico preparado por Pérez-García *et al.* (2001), en estas comunidades dominan las familias Poaceae (26 especies), Cyperaceae (11 especies) Asteraceae (15 especies) y Fabaceae (25 especies), y destacan como

especies exclusivas de ellas las siguientes: *Alophia drummondii* (Iridaceae), *Bletia purpurea* y *B. coccinea* (Orchidaceae), *Byrsonima crassifolia* (Malpighiaceae), *Calea urticifolia* (Asteraceae), *Calliandra juzepczukii* (Leguminosae), *Chamaecrista diphylla*, *C. flexuosa*, *C. serpens* (Caesalpiniaceae), *Curculigo scorzonerifolia* (Hypoxidaceae), *Eriosema crinitum* (Leguminosae), *Krameria revoluta* (Krameriaceae), *Manfreda pubescens* (Agavaceae), *Melocactus ruestii* (Cactaceae), *Pectis saturejoides* (Asteraceae), *Tephrosia nitens*, *Zornia megistocarpa* y *Z. reticulata* (Leguminosae), y *Psidium hypoglucum* (Myrtaceae). Además, todas las especies de la familia Polygalaceae registradas en la región parecen estar restringidas a las sabanas.

CAPÍTULO III. MÉTODOS

3.1 SELECCIÓN DEL ÁREA Y MÉTODOS DE MUESTREO

En la región de estudio existen manchones de sabanas de diversos tamaños y formas. Estos se pueden delimitar, de manera arbitraria, en grupos de áreas de sabana de acuerdo a su distribución y cercanía entre sí. Meave y Pérez-García (2000) distinguen básicamente tres localidades de sabanas: 1) las que están en las faldas del cerro Naranjo, 2) las que se encuentran cerca de la vía del ferrocarril transístmico, y 3) las sabanas pequeñas rodeadas por matorral espinoso. En este estudio se reconoció un grupo adicional de sabanas, que son las ubicadas en los terrenos de Chivela.

Con base en los tamaños relativos de las localidades, se decidió tomar dos muestras en las sabanas rodeadas por matorral espinoso, dos más en las sabanas cercanas a las vías del tren, tres en las de Chivela y el resto repartidas en las cercanas al cerro Naranjo, para dar un total de 20 unidades de muestreo.

Las muestras de vegetación se obtuvieron considerando los tamaños y formas recomendados para este tipo de comunidades, de acuerdo a los tamaños de las plantas que allí viven (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974). Una unidad de muestra quedó definida como un área de 15 m² repartida en 15 parcelas de 1 m² cada una, las cuales se distribuyeron a intervalos de 5 m a lo largo de tres líneas paralelas separadas a su vez por una distancia de 5 m (Figura 3.1). Debido a estas dimensiones, cada unidad de muestra requería para su colocación en el campo un área de 25 x 13 m.

En cada parcela de 1 m² se midieron todas las plantas enraizadas en su interior, excluyendo aquéllas cuyas dimensiones eran menores a 0.5 cm de altura y 0.5 cm de diámetro de copa. Cuando el follaje de las plantas salía del cuadro,

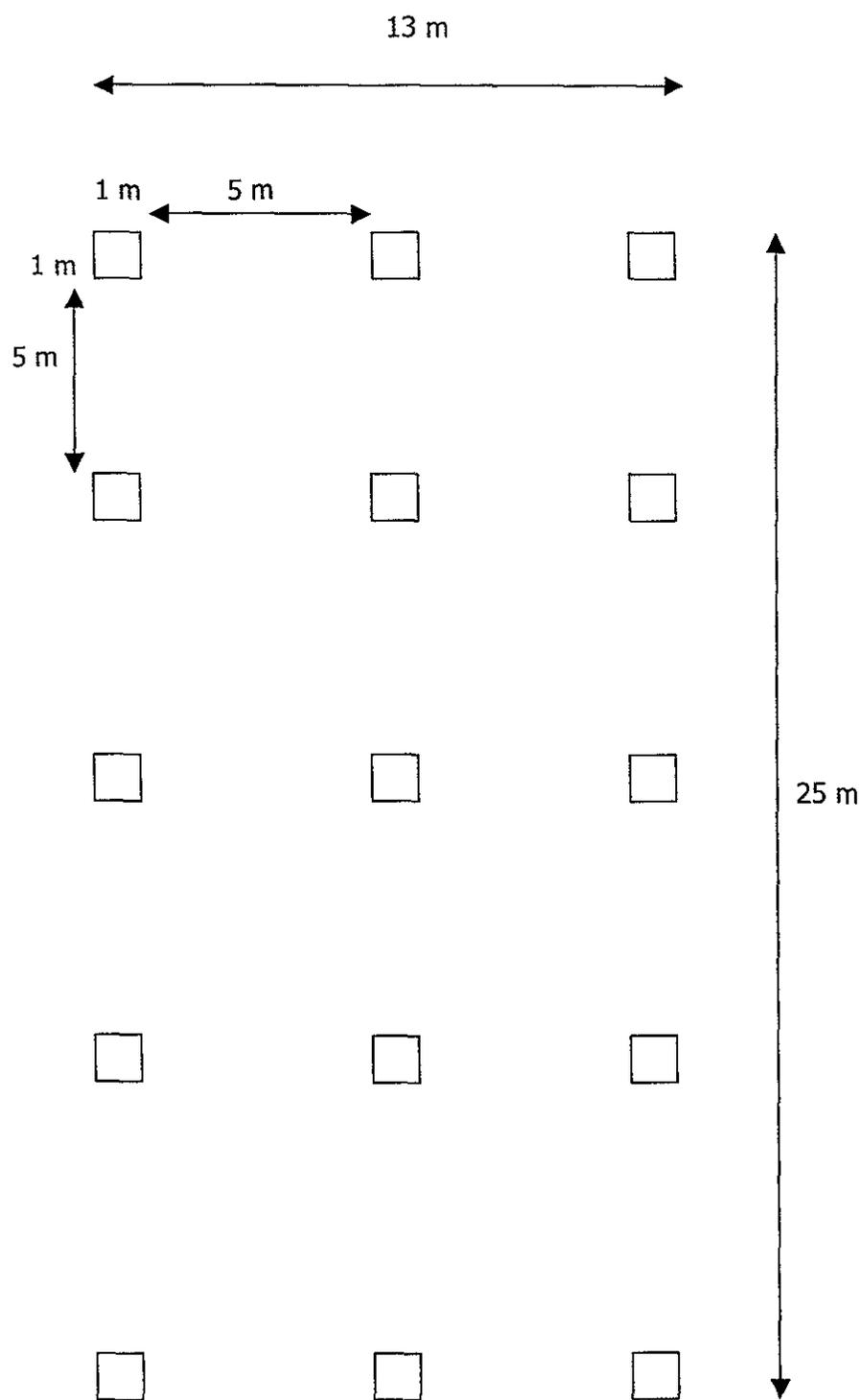


Figura 3.1 Conformación de una unidad de muestreo

éste se medía como parte de la cobertura de la parcela, pues este exceso quedaba compensado por el hecho de que no se medían las copas de plantas enraizadas fuera que entraban parcialmente al cuadro; la cobertura se estimó por medio de la medición de dos diámetros de la copa de cada planta. La cobertura de hierbas gramínoideas (Poaceae y Cyperaceae) fue evaluada con procedimiento diferente: para estas plantas se estimó visualmente el porcentaje de cobertura en cada parcela de 1 m², tomando como referencia un área de 10 x 10 cm, equivalente a 1% de la parcela. Tanto para las plantas individuales como para las colonias de las clonales se registraron además las alturas.

Para cada planta se anotó su identidad cuando ésta era conocida. En caso contrario, se le asignaba número y una pequeña muestra de ella se incorporaba a un herbario de campo que se iba construyendo conforme avanzaba el muestreo. Esta guía portátil de campo permitió homogeneizar desde el principio la discriminación de morfoespecies entre los diferentes sitios, proceso que continuó en el laboratorio como se indica más adelante. Además, se recolectaron las especies conocidas y las designadas como morfoespecies, la primera vez que aparecieron o cuando había dudas sobre su identidad. Solamente no se recolectaron muestras de *Melocactus ruestii*, cactácea escasa y de distribución restringida, cuya determinación es fácil y confiable.

Las unidades de muestreo fueron colocadas de tal manera que se intentó abarcar diferentes orientaciones y pendientes en un intervalo de 0 a 38° (Tabla 3.1). En cada sitio se tomaron las coordenadas y se midió la altitud con un altímetro y la orientación con una brújula, en dirección descendiente de la pendiente. Además, se registraron evidencias de fuego y de pastoreo, tales como cenizas en el suelo, partes carbonizadas de plantas, la presencia de ganado vacuno u ovino, o su excremento (Tabla 3.1).

Los muestreos se llevaron a cabo en época de lluvias (septiembre y noviembre de 1999) y sólo una unidad de muestreo se obtuvo en la época de secas (mayo del

Tabla 3.1. Coordenadas geográficas y datos ambientales de los sitios de muestreo. En las columnas de Fuego y Pastoreo, la letra P indica la presencia de evidencias.

Sitio	Latitud N	Longitud O	Altitud (m s.n.m.)	Orientación (°)	Pendiente (°)	Pastoreo	Fuego
B1	16°39'08.0"	95°00'13.0"	150	350	35	P	P
CH2	16°41'51.5"	94°59'18.0"	280	350	10-35	P	-
G3	16°41'12.5"	95°00'45.4"	450	45	22	P	-
G4	16°41'01.4"	95°00'27.3"	350	188	25	-	-
V5	16°38'12.2"	95°00'36.5"	280	336	10	-	-
V6	16°38'07.3"	95°00'44.5"	250	340	17	P	-
G7	16°41'09.6"	95°00'33.2"	360	160	20	-	P
B8	16°39'06.4"	95°00'03.9"	240	50	11	P	-
R9	16°40'42.4"	95°01'08.3"	310	310	20	-	-
CH10	16°42'26.2"	95°00'16.8"	370	43	13	-	-
CH11	16°42'18.6"	95°00'17.5"	470	256	11-38	-	P
G12	16°41'15.6"	95°00'45.7"	310	68	27	-	-
G13	16°41'11.5"	95°00'45.1"	360	90	0	P	P
G14	16°41'12.8"	95°00'48.4"	390	200	30	P	P
A15	16°41'07.1"	95°00'08.8"	230	270	25	-	-
A16	16°42'02.0"	95°01'04.0"	260	300	10	-	P
G17	16°41'06.4"	95°00'43.0"	300	150	25	P	P
G18	16°41'04.5"	95°00'46.6"	340	130	0	P	P
A19	16°41'15.2"	95°01'07.3"	290	18	10	-	-
A20	16°41'13.5"	95°01'09.5"	280	36	12	-	-

mismo año); aunque se consideró la posibilidad de excluir a esta muestra del análisis, se decidió mantenerla debido a que el análisis no arrojó ningún indicio de que fuera muy diferente de las demás.

3.2 PROCESADO DEL MATERIAL COLECTADO.

El material de colecta (en un principio gran parte desconocido) fue llevado con especialistas para su determinación. los especímenes fértiles que ya fueron determinados se depositaron en el Herbario Nacional de la Universidad Nacional Autónoma de México (MEXU). Por otro lado, el material del herbario de campo fue determinado comparándolo con la ayuda del microscopio estereoscópico, con la colección de referencia de Nizanda resguardada en el Laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias, UNAM. A pesar de este procedimiento, parte del material no pudo ser determinado debido a que la muestra se encontraba en condición estéril. Estas morfoespecies, contadas como desconocidas, fueron revisadas minuciosamente para evitar en lo posible que hubiera especies representadas más de una vez en el conjunto.

Con el fin de obtener un espectro biológico de las sabanas de la región de Nizanda y Chivela, a cada especie se le asignó una forma de vida de acuerdo con la clasificación de Raunkiaer (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974), para lo cual se utilizaron observaciones de campo y datos incluidos en descripciones botánicas.

3.3 ANÁLISIS DE DATOS

Para estimar la cobertura (A) a partir de los diámetros (d_1 y d_2) registrados de cada planta se aplicó la fórmula del área de una elipse:

$$A: \pi ((d_1+d_2)/4)^2.$$

Una vez obtenida la cobertura de cada planta, se calculó la cobertura de cada especie por sitio, la cobertura total de cada sitio, la cobertura de cada especie en todos los sitios, y la cobertura total de las 20 unidades de muestreo. Con los datos de

altura y de cobertura de las plantas individuales se graficaron las distribuciones de frecuencias de estas dos variables.

Se calcularon valores de importancia para todas las especies o morfoespecies en cada sitio, mediante las sumatorias de las frecuencias relativas y de las coberturas relativas, utilizando la siguiente fórmula:

$$VIR = Fr + Cr$$

donde Fr = frecuencia relativa y Cr = cobertura relativa de la especie

La frecuencia relativa y la cobertura relativa se calcularon como:

$$Fr = fsp/ft$$

$$Cr = csp/ct$$

donde fsp = frecuencia de la especie, ft = máxima frecuencia de una especie, csp = cobertura relativa de la especie, y ct = cobertura total de las especies

Para el cálculo del valor de importancia no se tomó en cuenta la densidad relativa, ya que en las sabanas la mayoría de las plantas son de crecimiento clonal y no se pueden diferenciar los individuos. Por la misma razón, para obtener los índices de diversidad de Simpson y Shannon, y de dominancia de Berger-Parker, se utilizaron los valores de cobertura total de las especies en las unidades de muestreo. Se usaron las siguientes fórmulas:

$$\text{Índice de Simpson: } \Sigma((vi)(vi-1))/(C)(C-1))$$

$$\text{Índice de Shannon: } \Sigma (vi/C) \log_2(vi/C)$$

$$\text{Índice de Berger-Parker: } vi_{\max}/C$$

donde vi = cobertura de una especie, C = cobertura total de todas las especies, y vi_{\max} = cobertura de la especie con el máximo valor para esta variable.

Los sitios de muestreo se compararon entre sí por medio de los índices de similitud de Sørensen (IS_S) y de Jaccard (IS_J), con base en las siguientes fórmulas:

$$IS_S: 2c/(2c+a+b) \times 100$$

$$IS_J: c/(a+b+c) \times 100$$

donde c = número de especies compartidas, a y b = número de especies únicas en cada sitio.

Los sitios se sometieron a un proceso de clasificación mediante el método de Ward, usando el inverso del índice de similitud de Sørensen como medida de distancia entre muestras. Con el mismo método y medida de distancia se hizo otro análisis para clasificar a los sitios con base en la cobertura de las especies. Posteriormente, de acuerdo a los dendrogramas obtenidos en estas clasificaciones se compararon los valores ambientales, registrados en cada sitio, entre los diferentes grupos formados. La significancia de las diferencias se evaluó con la prueba no paramétrica de Mann-Whitney (Zar, 1999).

CAPÍTULO IV. RESULTADOS

4.1 COMPOSICIÓN FLORÍSTICA Y ESPECTRO BIOLÓGICO

En los 20 sitios de muestreo, que en total abarcan 300 m², se encontraron 135 morfoespecies. De éstas, 80 (59.3%) fueron determinadas hasta el nivel de especie, 13 más (9.6%) fueron determinadas hasta género y otras 26 (19.3%) hasta el nivel de familia. En total, las determinaciones incluyen 80 especies, 70 géneros y 28 familias. Sólo 16 morfoespecies (11.8%) no fueron determinadas a ningún nivel taxonómico y por lo tanto quedaron clasificadas como especies desconocidas (Apéndice 1). La curva de acumulación de especies como función del aumento del área muestreada en incrementos de 15 m² (Fig. 4.1), muestra que a partir de los 165 m² (área a la que corresponden 128 especies), la pendiente tiende a estabilizarse, ya que se reduce a un valor mínimo de 0.05 especies m⁻².

Las familias mejor representadas, tanto por su número de géneros como por el de especies, fueron Leguminosae (16 géneros y 32 especies), Poaceae (13 y 19), y Asteraceae (10 y 10). En cuanto a la riqueza de especies por género, solamente sobresalieron *Polygala*, el género típico de las Polygalaceae, por contener cinco especies, y *Bulbostylis* (Cyperaceae), que tiene cuatro especies. En contraste, 15 familias, que constituyen casi la mitad de las registradas en el muestreo, estuvieron representadas por una sola especie (Figura 4.2).

Del total de especies encontradas, sólo a 110 (81.5%) se les pudo asignar una forma de vida (Apéndice 1, Fig. 4.2). La forma camefita fue la predominante (56 especies); le siguieron hemicriptofita (24), fanerofita (17), terofita (9) y finalmente geofita (4). Las hemicriptofitas estuvieron representadas principalmente por gramíneas, mientras que entre las fanerofitas destacaron las pocas especies arbóreas y arbustivas. Las geofitas incluyeron especies pertenecientes a las familias

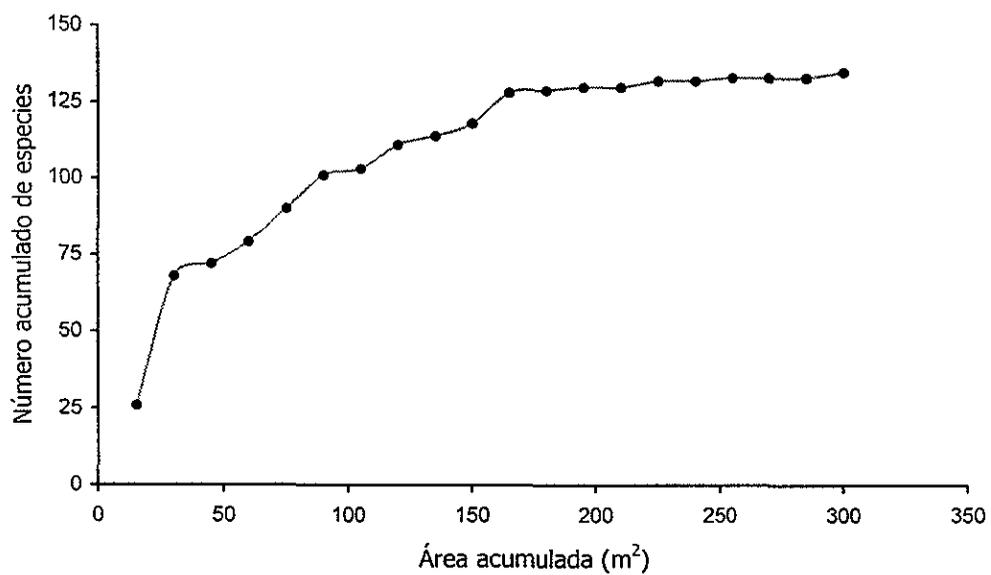


Figura 4.1. Acumulación del número de especies por área de muestreo. El orden de los sitios corresponde a la secuencia cronológica en que fueron muestreados.

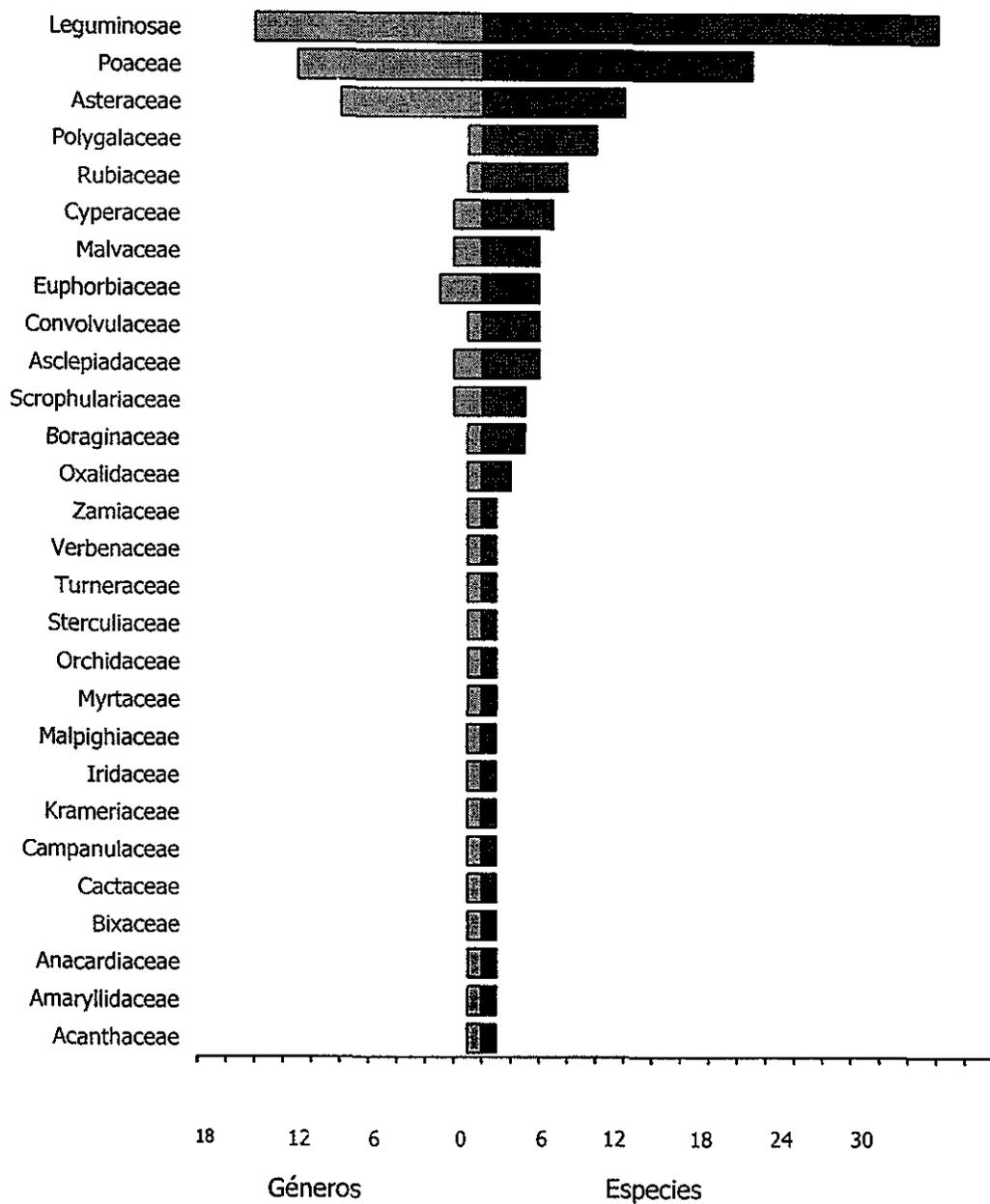


Figura 4.2 Número de géneros y especies por familia en los 20 sitios muestreados en la región de Nizanda y Chivela. No se incluyen las especies que no pudieron ser asignadas a alguna familia.

Amaryllidaceae, Liliaceae, Asclepiadaceae y Orchidaceae, y entre las terofitas se concentraron hierbas pequeñas de los géneros *Polygala* y *Schizachyrium* (Apéndice 1). Tomando en cuenta una clasificación más desglosada para la forma de vida camefita, se encontraron cuatro subtipos. Al de las herbáceas cespitosas correspondió el mayor número de especies (27), seguido por el subtipo sufrutice cespitosa (16), el subtipo herbácea reptante (7) y el subtipo suculenta (con tallo suculento), éste último con un único representante (*Melocactus ruestii*). Sólo cinco especies camefitas no pudieron ser asignadas a ningún subtipo (Fig. 4.3).

4.2 RIQUEZA Y DIVERSIDAD

La desviación estándar del número de especies por parcela de 1 m² no sobrepasó en ningún caso el promedio, aunque es claro que en algunos sitios el recambio local de especies fue más alto que en otros (Tabla 4.1). Por ejemplo, el sitio G12 tuvo 33 especies en total y 11.3 en promedio por parcela de 1 m², mientras que en el sitio V6 aparecieron 43 especies en total, pero por parcela sólo hubo 9.6 especies en promedio (Tabla 4.1). En particular, los sitios R9, A15, B1 y A19, los cuales tuvieron promedios bajos de especies por parcela de 1 m², mostraron una variación considerable. En contraste, los sitios G14, CH2, G7, G17 y G4 presentaron un variación mucho menor.

De acuerdo con el índice de Shannon (\log_2), la diversidad de toda la comunidad de sabana muestreada tuvo un valor general de 3.64 (Tabla 4.1). No obstante, analizando los sitios por separado, los valores que toma el índice varían considerablemente. El sitio CH2 fue el más rico, con 54 especies, cifra que representa más que el doble de la riqueza del sitio más pobre (R9 con 21 especies) y equivale al 40% de todas las especies que aparecieron en el muestro. Además, su valor del índice de Shannon (3.86) hace de éste el sitio más diverso, pues de hecho este valor superó incluso al obtenido para toda la comunidad. En el otro extremo, la menor riqueza del sitio R9 no coincidió con la menor diversidad, ya que para este sitio se

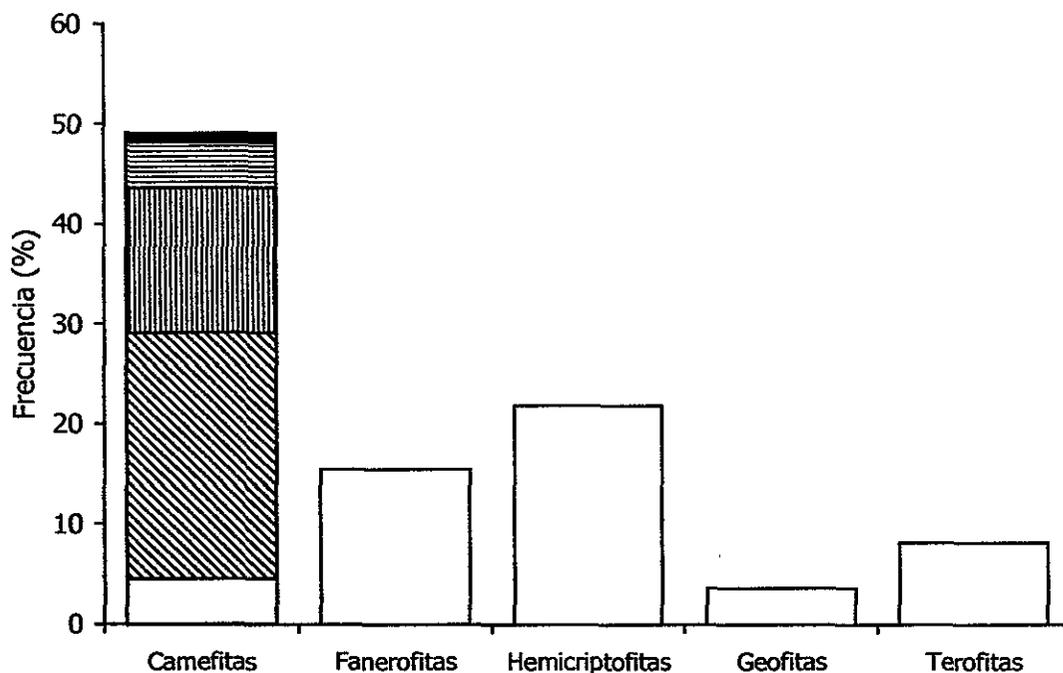


Figura 4.3. Espectro de formas de vida obtenido del conjunto de 110 especies de los 20 sitios. La columna de caeefitas está subdividida en los siguientes subtipos: herbáceas cespitosas (líneas inclinadas); sufrutice cespitosa (verticales); herbácea reptante (horizontales); y suculenta (negro). El segmento blanco de esta columna corresponde a las especies caeefitas que no pudieron ser asignadas a ningún subtipo.

Tabla 4.1. Número de especies (S) e índices de diversidad y dominancia por sitio. Para el renglón correspondiente al total, en la columna de número de especies, se muestra el número promedio por sitio ± 1 D.E.

Sitio	S	Número promedio de especies por m ² ± 1 D.E.	Índice de Shannon	Índice de Simpson	Índice de Berger-Parker
B1	26	8.73 \pm 2.28	2.59	0.23	0.34
CH2	54	15.07 \pm 2.57	3.86	0.13	0.30
G3	31	13.27 \pm 2.56	3.09	0.18	0.37
G4	35	14.26 \pm 2.73	2.26	0.40	0.62
V5	43	10.93 \pm 2.34	2.78	0.31	0.53
V6	43	9.60 \pm 2.84	3.27	0.17	0.32
G7	35	15.20 \pm 1.89	2.79	0.26	0.48
B8	45	13.00 \pm 2.26	2.39	0.39	0.61
R9	21	5.53 \pm 2.09	2.03	0.42	0.63
CH10	39	10.40 \pm 2.77	2.28	0.40	0.62
CH11	43	9.73 \pm 2.31	1.80	0.52	0.71
G12	33	11.33 \pm 1.48	2.58	0.34	0.57
G13	36	11.07 \pm 2.68	2.83	0.28	0.50
G14	29	13.27 \pm 1.27	2.20	0.43	0.65
A15	30	8.00 \pm 3.22	1.34	0.68	0.82
A16	33	10.40 \pm 2.02	1.78	0.49	0.67
G17	28	12.07 \pm 1.75	2.34	0.39	0.52
G18	26	12.27 \pm 2.01	1.97	0.46	0.67
A19	26	8.40 \pm 2.06	1.66	0.54	0.73
A20	37	10.47 \pm 2.87	1.97	0.50	0.70
Total	34.75 \pm 8.04	11.15 \pm 3.34	3.64	0.26	0.48

calculó un valor de diversidad de 2.03, el cual fue más alto que el obtenido para el sitio A15 (1.34), en el cual aparecieron 30 especies. Los valores más alto y más bajo de riqueza por parcela de 1 m² también correspondieron a los sitios CH2 y R9, respectivamente. Los valores del índice de Simpson no sobrepasaron 0.68, cifra que corresponde al sitio menos diverso; sin embargo, en la mitad de los sitios los valores fueron mayores a 0.4. En el caso del índice de Berger-Parker, el valor más alto fue de 0.82, el cual indica un fuerte dominio (82% de la cobertura del sitio) por parte de la especie *Trachypogon plumosus*; además, este índice muestra que en 15 sitios la dominancia de la especie con mayor cobertura fue igual o mayor a 50%, y solamente los sitios B1, CH2, V6 y G3 presentaron valores < 0.40 para este índice (Tabla 4.1).

La Figura 4.4 muestra las relaciones entre los tres índices utilizados. En todos los casos se obtuvieron correlaciones significativas y muy altas, pero las correlaciones entre el índice de Shannon y los otros dos son negativas, mientras que la correlación entre los dos índices de dominancia fue positiva.

4.3 COBERTURA DE LA VEGETACIÓN

En los 300 m² muestreados, se registraron 200.7 m² de cobertura vegetal, lo que equivale a casi dos tercios de la superficie muestreada. Sin tomar en cuenta el solapamiento de la cobertura, estas cifras indican que la superficie de suelo desnudo en las sabanas estudiadas corresponde al menos a un 30% de toda el área.

Entre los 20 sitios de muestreo la cobertura máxima fue de 17.2 m² y la mínima fue de 6.37 m², es decir, el porcentaje de cobertura vegetal por sitios varió entre 114.8% y 42.5%. En general, dentro de cada unidad de muestreo no hubo mucha variación en la cobertura entre las parcelas de 1 m², lo cual se ve reflejado en los valores bajos de desviación estándar en todos los sitios (Tabla 4.2).

Un porcentaje alto (69.5%) de la cobertura vegetal total correspondió a las gramíneas y ciperáceas, grupo denominado en conjunto como hierbas gramíneas. No obstante, la cobertura de dicho grupo no tuvo la misma contribución relativa para la cobertura total de cada sitio (Fig. 4.5). Por ejemplo, en el sitio A15 la cobertura

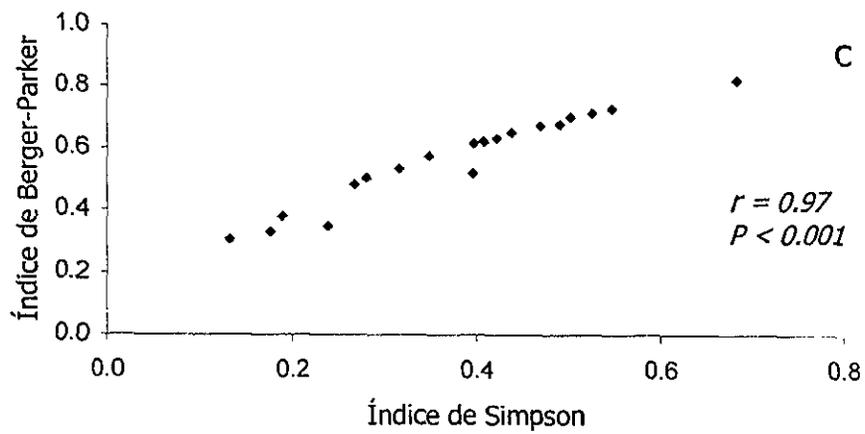
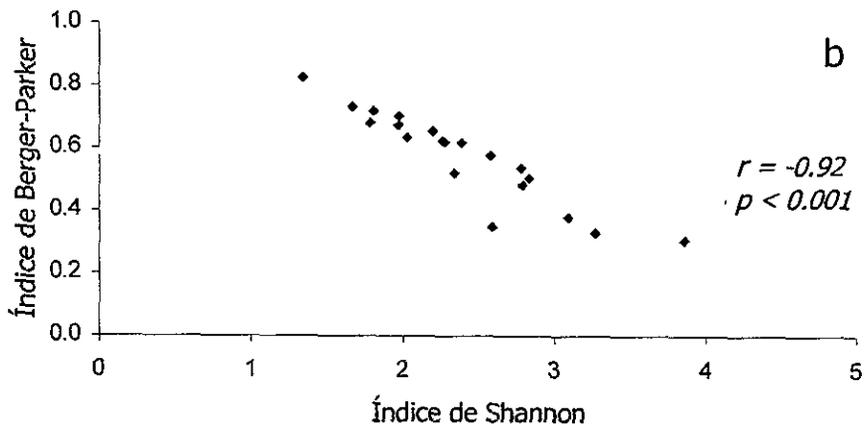
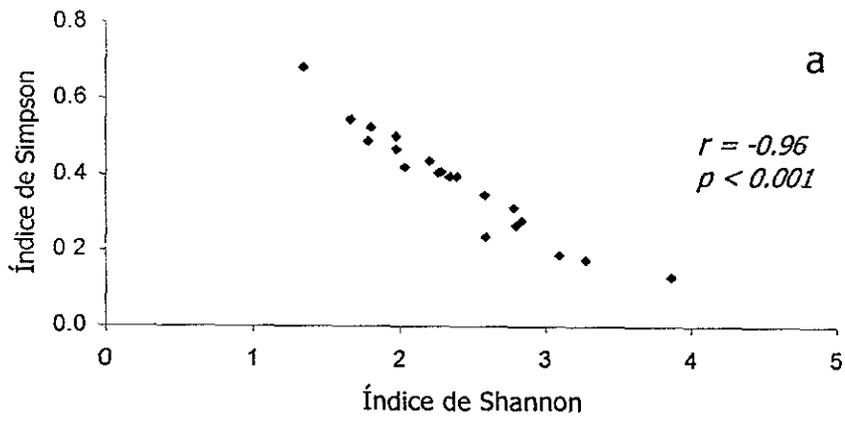


Figura 4.4 Correlaciones entre los índices de Shannon y Simpson (a), Shannon y Berger- Parker (b), y entre Simpson y Berger-Parker (c).

Tabla 4.2. Valores de cobertura vegetal total, por parcela de 1 m², y de las hierbas gramíneas por sitio.

Sitio	Cobertura total (m ²)	Cobertura por parcela de 1 m ² ± 1 D.E.	Cobertura de las hierbas gramíneas (m ²)	Cobertura relativa de las hierbas gramíneas (%)
B1	10.50	0.67 ± 0.080	6.83	65.08
CH2	12.23	0.82 ± 0.078	7.70	62.96
G3	10.00	0.67 ± 0.065	7.28	72.85
G4	7.40	0.49 ± 0.055	5.69	76.90
V5	17.22	1.15 ± 0.137	10.06	58.41
V6	12.45	0.83 ± 0.098	7.34	58.96
G7	7.05	0.47 ± 0.045	4.86	68.92
B8	11.03	0.74 ± 0.072	6.87	62.32
R9	13.65	0.91 ± 0.222	8.67	63.48
CH10	9.02	0.60 ± 0.091	7.46	82.69
CH11	15.58	1.04 ± 0.201	11.57	74.26
G12	11.39	0.76 ± 0.102	8.13	71.35
G13	9.93	0.66 ± 0.089	6.06	61.02
G14	6.37	0.42 ± 0.055	4.86	76.30
A15	8.73	0.58 ± 0.138	7.47	85.58
A16	6.69	0.45 ± 0.060	4.96	74.15
G17	6.15	0.41 ± 0.044	4.99	81.03
G18	7.44	0.50 ± 0.062	5.91	79.50
A19	8.87	0.59 ± 0.121	6.34	71.50
A20	8.92	0.59 ± 0.103	6.41	71.84
Total	10.03 ± 3.050	0.66 ± 0.204	6.97	69.52

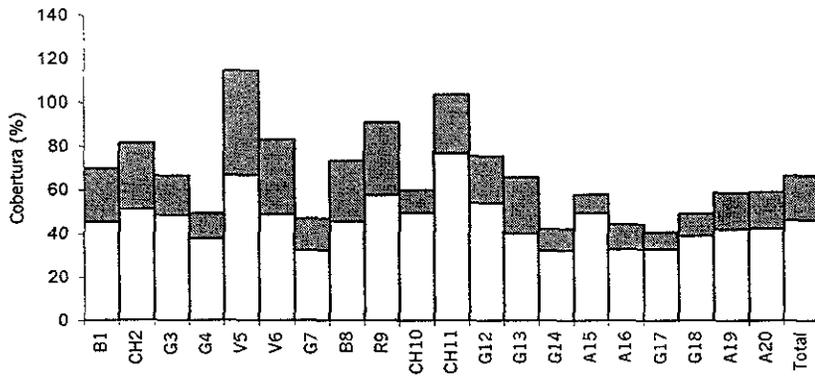


Figura 4.5 Variación de la cobertura porcentual por sitio y proporción relativa de la cobertura de las hierbas gramíneas (definidas en el texto). La parte blanca de las barras corresponde a las hierbas gramíneas y la oscura al resto de las especies.

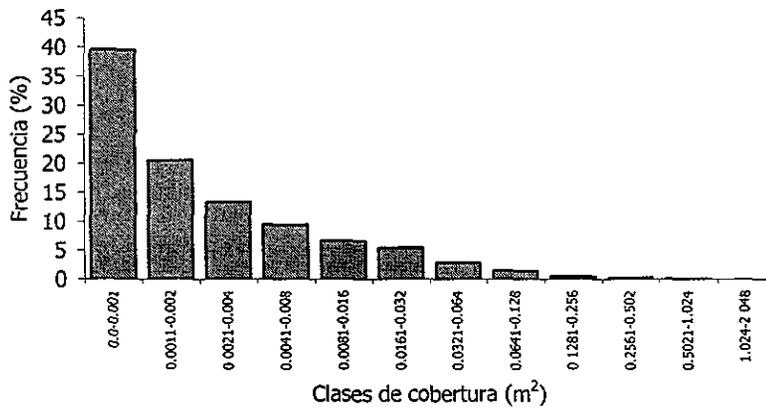


Figura 4.6 Distribución de frecuencias de cobertura de las 7,570 plantas no clonales de los 20 sitios.

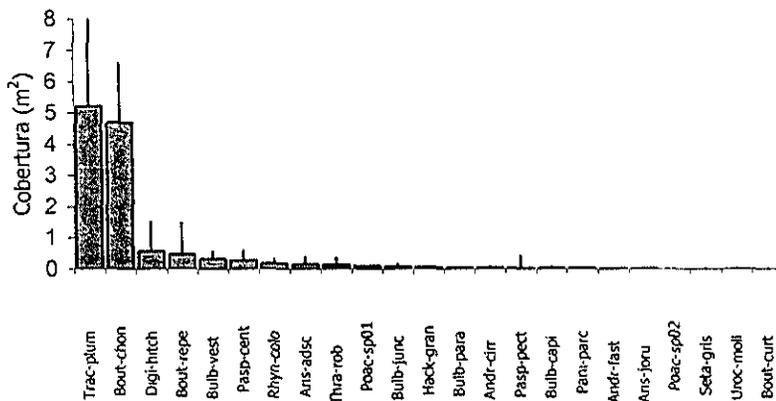


Figura 4.7 Cobertura promedio (+ 1 D.E.) de las hierbas gramíneas por sitio. Las especies que no tienen desviación estándar sólo aparecieron en un sitio. La equivalencia de las abreviaturas se muestran en el Apéndice 1.

porcentual de hierbas gramíneas fue 85.6%, mientras que en el sitio V5, que tuvo una cobertura total mayor a la del sitio A15, fue 58.4%.

La cobertura de la planta más grande fue 1.08 m² (correspondiente a la Desconocida sp08). Sin embargo, la distribución de frecuencias de clases de cobertura de las plantas no gramíneas (en total 7,570 plantas) mostró que menos del 10% de los individuos sobrepasaron el valor de cobertura de 0.016 m², y que 59.9% de ellas presentaron una cobertura ≤ 0.002 m², es decir, 20 cm² (Fig. 4.6).

Para las hierbas gramíneas, se evaluó la cobertura promedio por parcela de 1 m² por cada especie en todos los sitios. Los valores más altos de cobertura correspondieron a *Trachypogon plumosus* y *Bouteloua chondrosioides*, ambos con promedios cercanos a 5 m² (Fig. 4.7). La cobertura promedio del resto de las especies fue menor a 1 m²; entre éstas, las especies que tuvieron una variación mayor fueron *Digitaria hitchcocki*, *Bouteloua repens* y *Paspalum pectinatum*, para las que la D.E. fue mayor a su promedio.

La Figura 4.8 muestra las relaciones entre la cobertura total y las hierbas gramíneas, y entre éstas y la riqueza por sitio. Ambos valores de cobertura estuvieron correlacionados positiva y significativamente, pero la riqueza por sitio no se correlacionó con éstas.

4.4 ALTURA DE LA VEGETACIÓN

La altura general de la vegetación fue de 35 cm, que es el valor de altura de la especie con mayor cobertura (*Trachypogon plumosus*). No obstante, de nuevo la distribución de frecuencias de clases de altura (Fig. 4.9) muestra que más de la mitad de los individuos (51.8%) miden entre 2.1 y 8.0 cm de altura; de acuerdo con esta distribución, menos del 16% de los individuos midieron > 16.1 cm, y sólo un individuo (de la morfoespecie Leguminosae sp02) alcanzó la altura máxima de 117 cm. Se obtuvieron promedios de altura por parcela de 1 m² para cada una de las especies de gramíneas y ciperáceas en todos los sitios. Las dos especies con los

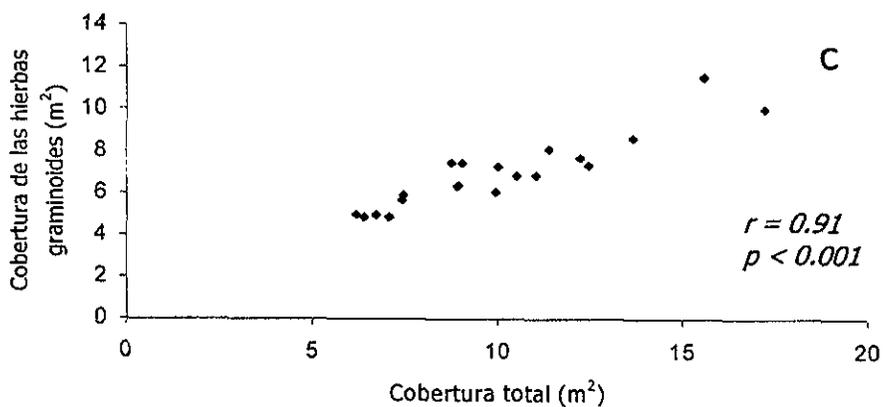
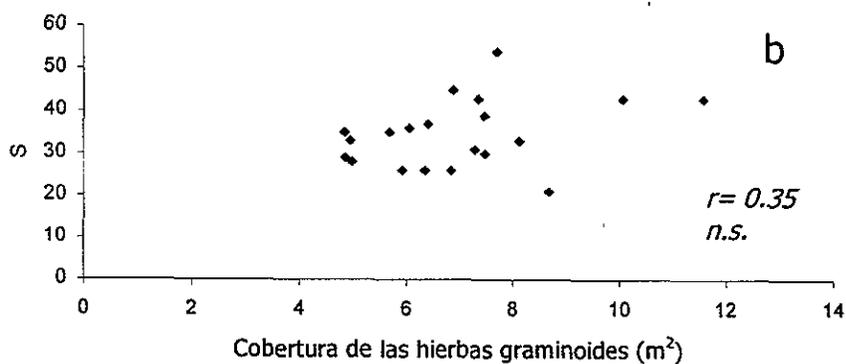
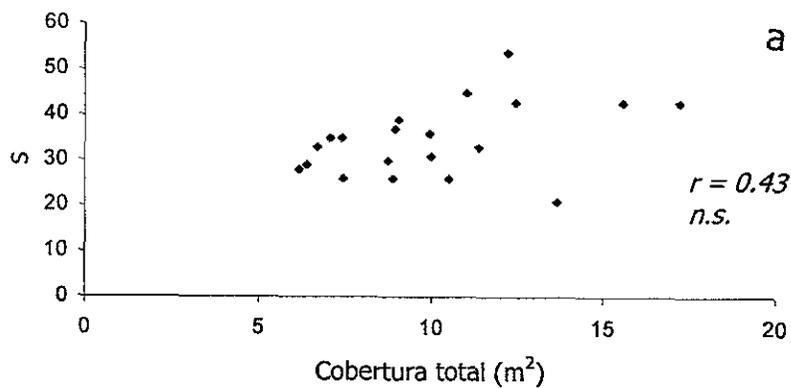


Figura 4.8 Correlaciones entre la cobertura total y la riqueza (a), la cobertura de las hierbas gramíneas y la riqueza (b), y la cobertura total y de las hierbas gramíneas por sitio.

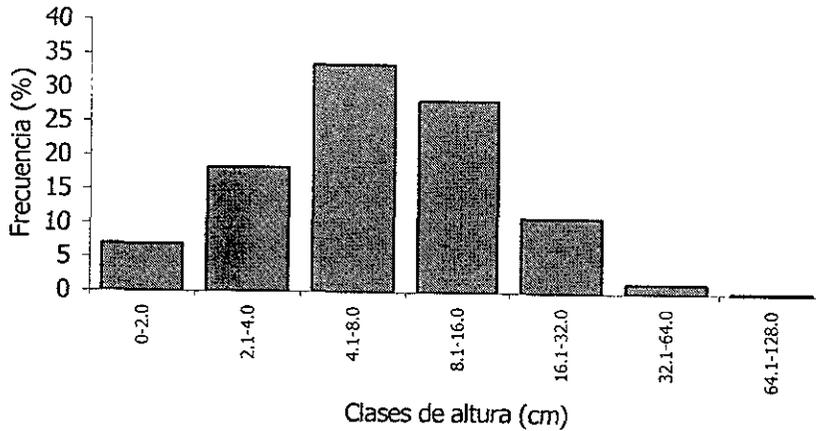


Figura 4.9 Distribución de frecuencias de clases de altura de los 7,570 individuos de los 20 sitios.

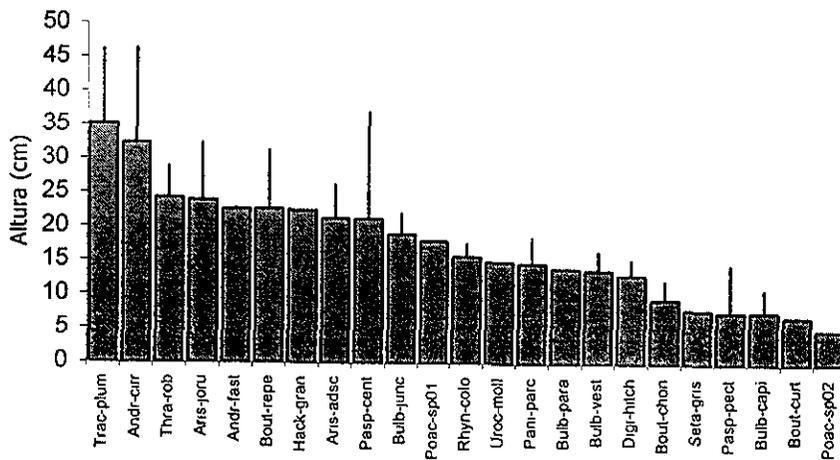


Figura 4.10 Altura promedio (+ 1 D.E.) de las hierbas graminodes en los 20 sitios. Las especies que no tienen desviación estándar sólo se presentaron en un sitio. La equivalencia de las abreviaturas esta en el Apéndice 1.

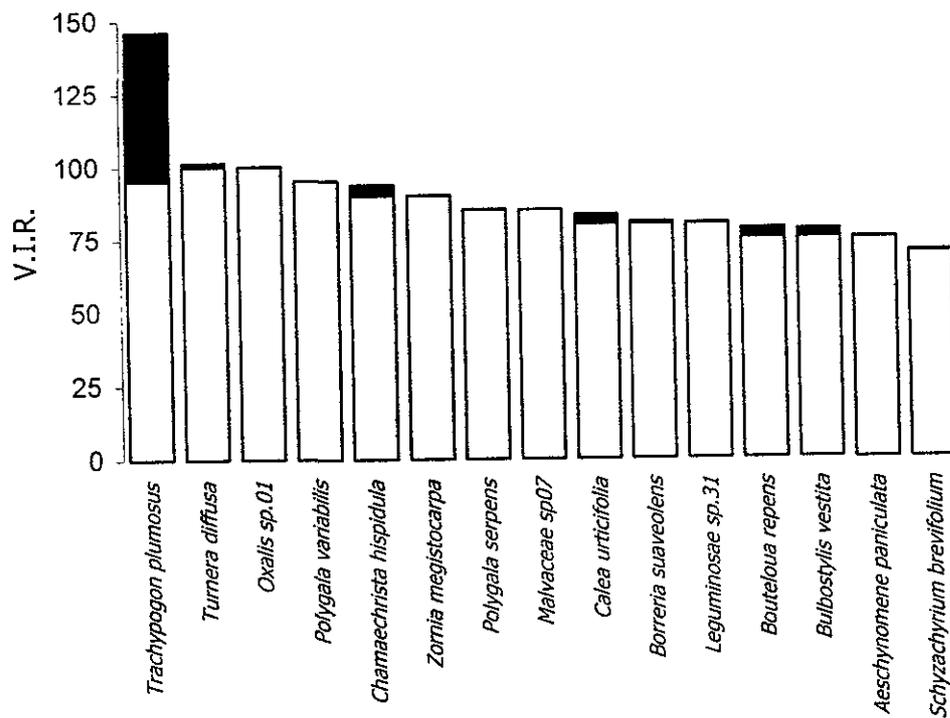


Figura 4.11 Valores de importancia relativa (V.I.R.) de las especies con los 15 valores más altos de todos los sitios. En blanco se indica la proporción que corresponde a la frecuencia relativa y en negro a la cobertura relativa.

Tabla 4.3 Valores de importancia relativa para las cinco especies más importantes de cada sitio. N representa el número de veces en las que aparece la especie dentro de los primeros cinco valores de importancia relativa. El número entre paréntesis indica el lugar de importancia.

N	Especie	Sitio										Sitio									
		B1	CH2	G3	G4	V5	V6	G7	B8	R9	CH10	CH11	G12	G13	G14	A15	A16	G17	G18	A19	A20
18	Trac-plum	45.35 (1)	-	45.34 (1)	69.18 (1)	62.71 (1)	30.66 (2)	54.79 (1)	-	81.62 (1)	71.54 (1)	81.91 (1)	63.23 (1)	59.23(1)	72.64 (1)	94.92 (1)	77.56 (1)	59.71 (1)	75.43 (1)	82.62 (1)	79.75 (1)
11	Cham-hisp	-	-	13.69 (3)	14.85 (3)	-	-	14.05 (4)	-	-	-	-	-	14.07 (3)	11.94 (3)	9.77 (2)	25.80 (2)	12.52 (3)	17.68 (2)	22.05 (2)	14.46 (2)
9	Bulb-vest	-	-	-	15.85 (2)	-	-	17.91(2)	-	-	-	-	11.98 (4)	9.54 (5)	14.35 (2)	-	13.35 (3)	10.84 (5)	9.32 (4)	14.78 (3)	-
6	Turn-diff	22.20 (3)	8.35 (4)	-	-	10.06 (3)	-	-	-	-	8.23 (5)	-	-	-	-	-	8.44 (5)	-	-	-	9.21 (5)
6	Cale-urti	-	-	12.46 (5)	-	-	-	15.48 (3)	-	22.01 (2)	-	-	13.64 (2)	19.63 (2)	-	-	-	11.99 (4)	-	-	-
4	Pasp-pect	-	-	13.66 (4)	-	-	-	-	-	-	16.78(2)	-	-	-	-	-	-	21.60 (2)	9.87 (3)	-	-
4	Borr-suav	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12.05(3)	10.39 (4)	-	-	-	-	-	-	8.70 (5)	10.05 (4)	-
3	Bout-chon	36.28 (2)	-	-	-	-	39.24 (1)	-	68.60 (1)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3	Rhyn-colo	-	-	-	8.92 (4)	-	-	10.79 (5)	-	-	8.61 (4)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3	Styl-humi	-	-	-	-	-	13.38 (4)	-	-	-	-	-	-	10.58 (4)	7.31 (5)	-	-	-	-	-	-
3	Poly-vari	-	-	-	-	-	-	8.51 (5)	10.50 (3)	-	-	-	-	8.06 (5)	-	-	-	-	-	-	-
2	Pseu-mult	14.69 (4)	-	-	-	-	-	12.07 (2)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2	Bout-repe	-	35.10 (1)	17.51 (2)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2	Rubi-sp02	-	-	-	8.80 (5)	-	10.69 (5)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2	Call-juze	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10.96 (3)	12.39 (3)	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2	Rubi-sp04	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8.96 (4)	-	-	9.18 (5)	-	-
1	Zeph-nels	11.77 (5)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1	Digi-hitc	-	16.74 (2)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1	Ager-sp01	-	10.66 (3)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1	Thra-robu	-	8.27 (5)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1	Cham-serp	-	-	-	-	23.01 (2)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1	Cham-flex	-	-	-	-	6.84 (4)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1	Mimo-gold	-	-	-	-	6.60 (5)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1	Kram-rev	-	-	-	-	-	15.17 (3)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1	Walt-indi	-	-	-	-	-	-	11.59 (3)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1	Cham-sp02	-	-	-	-	-	-	9.20 (4)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1	Legu-sp01	-	-	-	-	-	-	-	9.87 (4)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1	Teph-nica	-	-	-	-	-	-	-	9.84 (5)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1	Legu-sp04	-	-	-	-	-	-	-	-	-	15.51 (2)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1	Poly-serp	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8.20 (5)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1	Psid-sp01	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9.07 (5)	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1	Teph-nite	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10.18 (4)	-	-	-	-	-	-	-	-
1	Camp-sp01	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8.09 (3)	-	-	-	-	-	-
1	Oxal-sp01	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7.60 (4)	-	-	-	-	-	-
1	Macr-grac	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12.67 (3)
1	Faba-sp01	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9.79 (4)

*Ver las equivalencias de las abreviaturas en el Apéndice 1.

4.6 SIMILITUD Y CLASIFICACIÓN DE LOS SITIOS

Los índices de similitud de Jaccard y de Sørensen se conjuntaron en una tabla donde se parearon todos los sitios entre sí (Tabla 4.4). Para ambos índices los resultados fueron muy parecidos. Las parejas de sitios más similares fueron G18-G17, A15-A16, G13-G14 y A16-A20; todas estas parejas están conformadas por sitios que se encuentran más cercanos geográficamente. Sin embargo, hay sitios cercanos como el B1 y el B8 que conforman un grupo de sabanas y entre los cuales los índices fueron relativamente bajos; de hecho, el sitio B1 es al que correspondieron los valores más bajos para ambos índices de similitud.

En el dendrograma basado en los datos de presencia-ausencia de las especies se forman dos grandes grupos una distancia de disimilitud de 1.0 (Figura 4.12). El primero se encuentra conformado por los sitios B1, V5, V6 y B8, todos ellos localizados en la parte sur de Nizanda. El sitio B1 es el más distante de todos dentro del dendrograma. El segundo grupo contiene al resto de los sitios, los cuales pertenecen a la localidad de las sabanas más extensas cercanas al cerro Naranjo (todos los sitios con letra G), incluyendo a los manchones aislados (sitios con letra A) y a las sabanas de la localidad de Chivela (sitios con letras CH), todos al norte de Nizanda. En este conjunto se pueden distinguir, a un nivel de disimilitud de 0.6, tres grupos menores de sabanas. Uno de estos grupos se encuentra conformado por las sabanas que están en manchones aislados (A19, A20, A15 y A16), otro por las sabanas cercanas al cerro Naranjo junto con dos de Chivela (G18, G17, G12, CH10, G7, G4, G14, G1, G3 y Ch2), y otro formado por una de Chivela (CH11) y la del sitio R9.

En el dendrograma obtenido con base en los datos de cobertura (Fig. 4.13) se distinguen dos conjuntos a un nivel de distancia de disimilitud de 0.62, parecidos a los formados en el primer dendrograma. En el primero se incluyen los sitios CH2, B8, V6, V5 y B1. En el segundo, a 0.37 de disimilitud, se distinguen a su vez dos grupos, uno formado por las sabanas aisladas y parte de las cercanas al cerro Naranjo, incluyendo el sitio R9, y otro integrado por tres de las sabanas cercanas al cerro

Tabla 4.4 Índices de similitud de Jaccard (triángulo inferior derecho) y de Sørensen (triángulo superior izquierdo) entre los 20 sitios muestreados. Los valores de similitud más altos (> 0.75 en el índice de Sørensen) están sombreados.

Sitio	Sitio																			
	B1	CH2	G3	G4	V5	V6	G7	B8	R9	CH10	CH11	G12	G13	G14	A15	A16	G17	G18	A19	A20
B1		0.30	0.25	0.23	0.26	0.20	0.23	0.29	0.17	0.18	0.18	0.17	0.20	0.25	0.18	0.17	0.19	0.19	0.19	0.16
CH2	0.18		0.64	0.58	0.50	0.45	0.54	0.39	0.37	0.58	0.46	0.50	0.56	0.53	0.43	0.51	0.51	0.50	0.50	0.46
G3	0.14	0.47		0.64	0.47	0.43	0.70	0.37	0.38	0.66	0.47	0.65	0.67	0.70	0.52	0.59	0.64	0.63	0.56	0.56
G4	0.13	0.41	0.47		0.52	0.51	0.74	0.48	0.46	0.62	0.42	0.61	0.66	0.72	0.58	0.65	0.60	0.56	0.52	0.58
V5	0.15	0.33	0.30	0.35		0.59	0.52	0.47	0.35	0.42	0.43	0.42	0.49	0.48	0.44	0.45	0.40	0.38	0.41	0.43
V6	0.11	0.29	0.28	0.34	0.42		0.54	0.57	0.28	0.44	0.38	0.42	0.44	0.39	0.49	0.39	0.37	0.35	0.35	0.45
G7	0.13	0.37	0.53	0.59	0.35	0.37		0.51	0.39	0.70	0.42	0.64	0.66	0.69	0.55	0.65	0.63	0.59	0.59	0.64
B8	0.17	0.24	0.23	0.32	0.30	0.40	0.34		0.25	0.41	0.37	0.33	0.41	0.38	0.35	0.26	0.33	0.34	0.26	0.35
R9	0.09	0.23	0.24	0.30	0.21	0.16	0.24	0.14		0.50	0.44	0.47	0.50	0.52	0.55	0.56	0.53	0.60	0.47	0.48
CH10	0.10	0.41	0.49	0.45	0.27	0.28	0.54	0.26	0.33		0.52	0.74	0.68	0.62	0.58	0.64	0.69	0.68	0.58	0.66
CH11	0.10	0.30	0.30	0.26	0.27	0.23	0.26	0.23	0.29	0.35		0.53	0.52	0.54	0.50	0.51	0.51	0.59	0.47	0.43
G12	0.09	0.33	0.48	0.44	0.27	0.26	0.47	0.20	0.31	0.59	0.36		0.70	0.70	0.59	0.66	0.68	0.67	0.67	0.62
G13	0.11	0.39	0.50	0.49	0.33	0.28	0.49	0.25	0.33	0.51	0.35	0.53		0.75	0.65	0.68	0.63	0.66	0.62	0.69
G14	0.15	0.36	0.54	0.56	0.31	0.24	0.52	0.24	0.35	0.45	0.37	0.54	0.60		0.64	0.71	0.67	0.73	0.73	0.70
A15	0.10	0.27	0.36	0.41	0.29	0.33	0.38	0.21	0.38	0.41	0.33	0.42	0.48	0.48		0.79	0.66	0.64	0.64	0.75
A16	0.09	0.34	0.42	0.48	0.29	0.25	0.48	0.15	0.38	0.47	0.34	0.49	0.51	0.55	0.66		0.72	0.68	0.75	0.77
G17	0.10	0.34	0.48	0.43	0.25	0.22	0.47	0.20	0.36	0.52	0.35	0.51	0.47	0.50	0.49	0.56		0.84	0.63	0.62
G18	0.11	0.33	0.46	0.39	0.24	0.21	0.42	0.21	0.42	0.51	0.42	0.50	0.49	0.57	0.47	0.51	0.69		0.65	0.63
A19	0.11	0.33	0.39	0.36	0.26	0.21	0.42	0.15	0.31	0.41	0.31	0.50	0.45	0.57	0.47	0.59	0.46	0.49		0.67
A20	0.09	0.30	0.39	0.41	0.27	0.29	0.47	0.21	0.32	0.49	0.27	0.45	0.53	0.53	0.60	0.63	0.44	0.47	0.50	

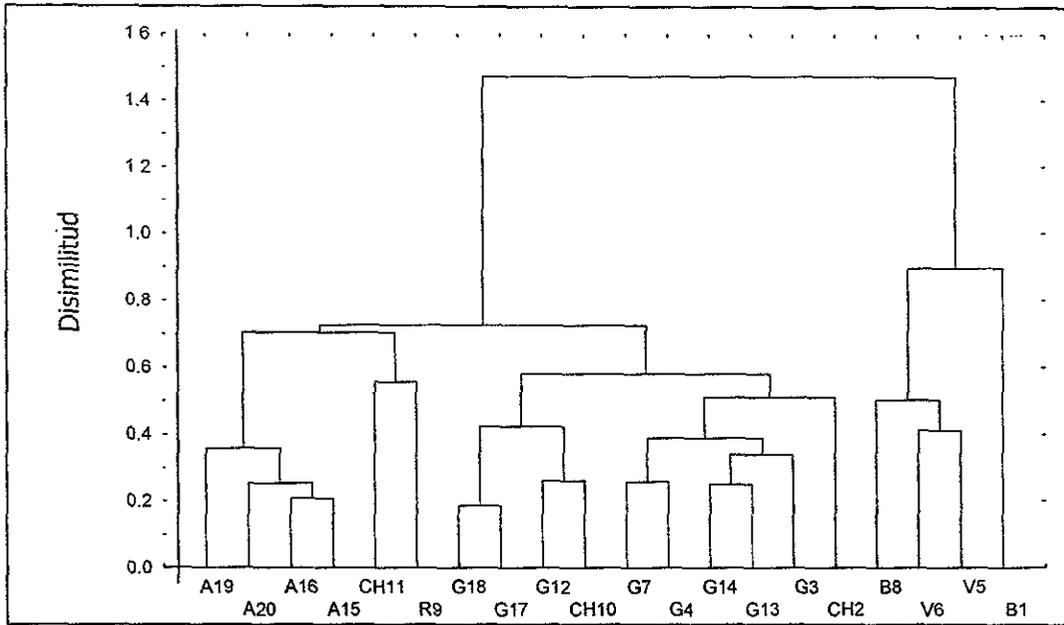


Figura 4.12 Clasificación de los 20 sitios con base en los datos de presencia y ausencia de especies, obtenida con el método de Ward.

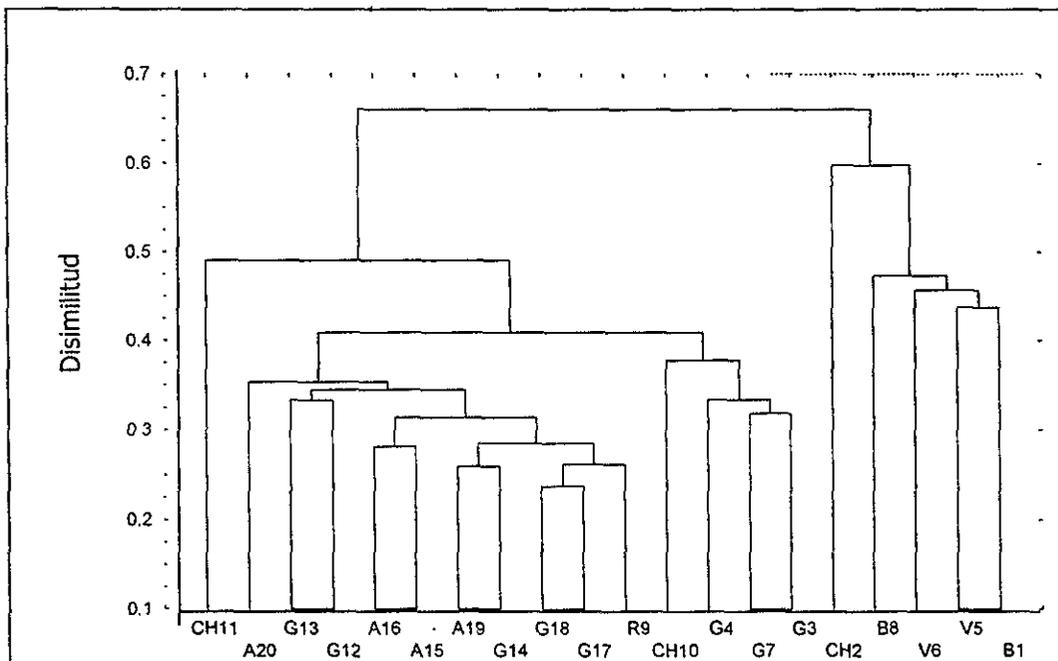


Figura 4.13 Clasificación de los sitios con base en la cobertura de las especies, obtenido con el método de Ward.

Naranja y una de Chivela. El sitio CH11 quedó separado a ese umbral de corte.

Con base en ambos dendrogramas se aplicaron pruebas estadísticas de Mann-Whitney para comparar las variables ambientales obtenidos en el campo (Tabla 4.5). Se analizaron tanto las variables correspondientes a los grupos formados por la primer dicotomía, como a las de los subgrupos del grupo grande formados en la siguiente dicotomía. Para el análisis basado en datos de presencia-ausencia, sólo la altitud difirió significativamente entre los dos grupos. Para la siguiente dicotomía ninguna variable difirió significativamente ente los subgrupos. Para el dendrograma basado en las coberturas, en la primer dicotomía son dos variables las que son diferentes en los dos grupos, la orientación y la altitud, mientras que para la segunda dicotomía sólo la altitud fue significativamente diferente (Tabla 4.5).

CAPÍTULO V. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

5.1 RIQUEZA Y COMPOSICIÓN FLORÍSTICA

Al igual que muchas sabanas en el mundo, las de Nizanda y Chivela albergan una flora que, sin ser extremadamente rica, llama la atención por su elevado número de especies. El lista florística obtenida con base en las plantas registradas en las unidades de muestra incluye 135 taxa de nivel específico. Sin embargo, la comparación de esta cifra con las 180 especies que han sido recolectadas hasta ahora en estas sabanas de manera independiente de este muestreo (López-Olmedo *et al.*, 2001), indica que a lo más, en las muestras apareció alrededor de un 75% de todas las especies existentes en las sabanas estudiadas.

En contraste, la curva acumulativa de especies-área (ver Fig. 4.1), la cual a partir de un área de 165 m² se convierte en una recta de pendiente muy suave, parecería indicar que la riqueza registrada en el muestreo es cercana a la total, y que en todo caso sólo restarían por coleccionar algunas especies muy raras. No obstante, son alrededor de 45 especies las faltantes de acuerdo a las cifras mencionadas en el párrafo anterior, y de mantenerse la forma de la curva con la acumulación de muestras subsecuentes, se tendría que añadir un área adicional de 380 m² para alcanzar las 180 especies. Estos resultados parecen estar en contradicción, ya que por un lado la curva sugiere que el área muestreada es suficiente, y por el otro, hay indicios de que en el listado del Apéndice I falta al menos un 25% de la flora total de las sabanas.

Una posible explicación a esta paradoja es que en esta flora existen muchas especies propias de ambientes muy específicos, y que éstas se encuentran distribuidas en parches ambientales de muy poca extensión, por lo que tienen una baja probabilidad de quedar incluidas en un muestreo. Por ejemplo, entre otros

lugares, estos parches podrían estar ubicados cerca de los bordes de la sabana con otros tipos de vegetación. En otras palabras, en las sabanas de estudio parece existir una gran heterogeneidad ambiental que se ve reflejada en los resultados florísticos y, como se discute más adelante, en la estructura de la vegetación, y que esta heterogeneidad incluye parches comunes y otros raros, ya sea por su pequeña extensión o por su ubicación muy particular.

Algunas especies presentaron una distribución muy amplia en todo el sistema de sabanas. Tal es el caso de *Turnera diffusa* (Turneraceae), *Aristida adscencionis* (Poaceae) y *Zornia megistocarpa* (Fabaceae), entre otras. Sin embargo, otras especies son raras, a pesar de estar totalmente restringidas a las sabanas; *Habenaria trifida* (Orchidaceae), *Melocactus ruestii* (Cactaceae) y *Zamia loddigesii* var. *spartea* (Zamiaceae) constituyen quizá los mejores ejemplos de esto. Una situación diferente corresponde a algunas especies también raras en las sabanas, pero que son abundantes en comunidades aledañas más mésicas, como es el caso de *Cochlospermum vitifolium* (Bixaceae). Con todo lo anterior, se puede decir que la composición florística de la región de Nizanda y Chivela está conformada por un mosaico de especies con diferente amplitud de distribución, aunque en su gran mayoría son propias de las sabanas.

Otro indicativo de la gran heterogeneidad espacial en la composición florística de estas sabanas es el comportamiento variable de la riqueza entre sitios. Por ejemplo, en las sabanas de Chivela (las ubicadas más al norte) se encontró la mayor riqueza y diversidad. Esto probablemente tiene relación con que dichas sabanas son las más húmedas de la zona, de acuerdo con los mapas de efectos climáticos (INEGI, 1985). Por otro lado, algunos de los sitios más pobres correspondieron a sabanas aisladas, como es el caso de R9. Sin embargo, llama la atención que éstos sitios de baja riqueza no son necesariamente los que tienen los índices de diversidad más bajos, y viceversa. De todas formas, un patrón claro observado fue la fuerte correlación negativa entre los valores de los índices de dominancia y los de diversidad (ver Fig. 4.4).

5.2 CARACTERIZACIÓN GENERAL DE LA FISONOMÍA Y LA ESTRUCTURA

El espectro de formas de vida obtenido para las sabanas de Nizanda y Chivela muestra que entre las especies vegetales presentes predominan las camefitas, pero también que el conjunto de hemicriptofitas, geofitas y terofitas incluye muchas especies, de manera que las fanerofitas son el componente más escaso. Esto implica que la mayoría de las especies sobreviven y llegan a su edad de reproducción con su follaje y estructuras reproductoras cerca del suelo. Las hemicriptofitas en su mayoría están representadas por gramíneas y las geofitas por hierbas pequeñas de diversas familias; estas especies son las que mejor resisten la herbivoría, y principalmente el fuego (Richards, 1996). A pesar de que la forma de vida de las terofitas se encontró ampliamente distribuida, en realidad son pocas las especies que la presentan, implicando que la mayoría de las plantas de estas comunidades viven por periodos de más de un año. En general, el espectro biológico indica que se trata de una vegetación establecida en un ambiente con restricciones importantes, posiblemente de modo particular las de tipo hídrico, ya que la gran proporción de camefitas, junto con las geofitas y las hemicriptofitas, sugiere que muchas plantas protegen sus yemas de perennación de la desecación debajo de la cobertura de las hierbas gramínoideas.

El análisis estructural mostró que los valores de importancia en estas sabanas está dado principalmente por la cobertura y, en segundo término, por la frecuencia. Aunque la densidad podría ser otro elemento útil para determinar la importancia de algunas especies con respecto a otras, la gran abundancia de plantas clonales limita la realización de un análisis de densidad y por lo tanto el uso de esta variable. Una proporción alta (27.4%) de todas las especies ocupa un lugar entre los cinco más importantes en al menos un sitio (ver Tabla 4.3), pero que, por otro lado, más de la mitad de las especies son más bien raras. A pesar de no contar con los datos de densidad, se encontró que 49 de las 135 especies sólo estuvieron representadas en el muestreo por un solo individuo, lo que sugiere que las densidades de muchas especies deben de ser muy bajas.

De acuerdo a los valores de importancia, *Trachypogon plumosus* es el componente predominante de las sabanas estudiadas debido principalmente a su cobertura. Por ello, ésta sería precisamente la especie que conforma mayoritariamente la cubierta vegetal protectora —y seguramente en algunos casos, supresora— de las plantas pequeñas. Por otro lado, fuera del grupo de las hierbas gramínoideas, existen especies como *Turnera diffusa* y *Oxalis* sp., las que a pesar de su pequeño tamaño, se presentan con una frecuencia muy alta en los sitios, haciendo de ellas un componente constante en la composición del estrato bajo.

A pesar del predominio de la citada especie de pasto, la variedad de alturas y coberturas encontradas indican que las sabanas estudiadas constituyen una vegetación muy compleja, a pesar de que la mayoría de las plantas tienen tamaños muy reducidos en comparación con la escala humana. Esta "condición miniatura" de la vegetación puede estar relacionada con la capacidad de las plantas para llegar a la madurez a pesar de la escasez de nutrientes y de agua en el suelo, que son los dos factores principales en la determinación de las características de las plantas de las sabanas (Mistry, 2000).

5.3 HETEROGENEIDAD ESPACIAL DE LAS SABANAS DE ESTUDIO

Un elemento importante asociado a la heterogeneidad espacial de las sabanas estudiadas es el relativo a los mosaicos observados en la estructura. En cuanto a elementos emergentes del estrato herbáceo, se encontró que los árboles no se presentan en todos los sitios, y que de hecho tienden a ser muy raros. Por ejemplo, *Pseudosmodium multifolium* sólo apareció en las sabanas del sur de Nizanda, mientras que *Byrsonima crassifolia* resultó ser menos abundante en las sabanas del norte que en las del sur de la zona de estudio. Las sabanas del norte son más abiertas, y allí se presentan sólo arbustos pequeños como *Tephrosia nitens* y *Calliandra juzepczuckii*.

Para el componente herbáceo, *Trachypogon plumosus* establece el tope máximo fisonómicamente hablando, ya que ésta es la especie con mayor cobertura y

que visualmente determina la altura de la vegetación. Este resultado coincide con el patrón citado por Sarmiento (1983) para algunas sabanas de Venezuela. No obstante, el elemento más fuerte de heterogeneidad se encuentra debajo del estrato de las hierbas graminoides. Como se observa claramente en los resultados, la mayoría de los 7,570 individuos tuvieron coberturas menores a los 20 cm² y además no sobrepasaron los 20 cm de altura. Estas plantas constituyen un verdadero estrato bajo, equivalente al sotobosque de una comunidad arbórea, el cual está completamente subordinado al dosel de hierbas graminoides. Este estrato es el más heterogéneo florísticamente, ya que en él existe una gran cantidad de especies muy raras, muchas de las cuales aparecieron como un solo individuo en el muestreo. Walter (1973) propuso que en las sabanas tropicales, la ausencia o escasa frecuencia de árboles hace posible la existencia de muchas hierbas, ya que no hay grandes raíces que las desplacen, y es posible que esta explicación sea válida, el menos en parte, también para la gran riqueza de hierbas pequeñas de Nizanda y Chivela.

La gran heterogeneidad y complejidad de las comunidades estudiadas parece tener un orden, ya que la clasificación de los sitios sugiere que hay grupos naturales de sabanas. Los dendrogramas basados en la cobertura y en los datos binarios de presencia-ausencia de especies son muy parecidos, lo que indica que probablemente hay una cierta homogeneidad ambiental dentro de cada grupo de sabanas; de hecho, los valores de altitud difieren de manera significativa entre los dos grandes grupos formados en ambos dendrogramas.

El grupo pequeño se forma con las sabanas que están al sur de Nizanda y el grupo grande se compone, por un lado, de las sabanas aisladas y, por el otro, de las sabanas continuas ubicadas en la porción norte. Las sabanas aisladas, aunque se encuentran muy cercanas a las zonas de sabana continua (cercanas al cerro Naranjo), tienen características que las hacen agruparse entre sí. Por ello, es probable que el tamaño del área ocupada por las sabanas determina algunas de sus características. Por ejemplo, parece que algunas de las sabanas aisladas han estado protegidas de la herbivoría por ganado, como sucede en la del sitio R9, en donde no

se encontró indicios de este elemento de disturbio. Ciertamente éste es un punto que merece estudiarse con más detalle en el futuro.

5.4 CLASIFICACIÓN DE LAS SABANAS DE NIZANDA Y CHIVELA, Y SU COMPARACIÓN CON OTRAS COMUNIDADES DE SABANA

Los datos estructurales obtenidos en este estudio permiten clasificar a las sabanas de la región como sabanas abiertas, de acuerdo a la clasificación propuesta por Sarmiento (1983) para las sabanas neotropicales, debido principalmente a la casi total ausencia de cobertura del estrato arbóreo. En términos comparativos, la riqueza de especies discutida atrás es semejante a las de otras sabanas abiertas, pero indudablemente menor que la de las sabanas arbóreas descritas en la literatura (Tabla 5.1)

Las sabanas neotropicales pueden compartir entre sí ciertas especies, pero cada región tiene una flora peculiar, algunas veces compuesta con especies pertenecientes a vegetaciones aledañas (Beard, 1953). Las familias importantes en cuanto a número de especies fueron Leguminosae y Poaceae, las que en general se reportan como las más características en sabanas neotropicales (Rzedowski, 1978; Sarmiento, 1983; Mostacedo y Killen, 1997; Furley, 1999). Por otro lado, Rzedowski (1978), Sarmiento (1983) y Richards (1996) reconocen a las Poaceae como la familia más importante en este tipo de comunidades, y como familias de importancia subsecuente a aquéllas que tienen representantes arbóreos típicos como las Malpighiaceae (representada principalmente por *Byrsonima crassifolia*) y Dilleniaceae (cuyo representante más común en *Curatella americana*). Beard (1953) agrega como familias típicas a Compositae, Convolvulaceae, Malvaceae, Polygalaceae y Melastomataceae. Todas estas familias están bien representadas en las sabanas aquí estudiadas, con la notable excepción de Melastomataceae, cuya ausencia probablemente se deba a que sus especies son propias de ambientes más húmedos o de mayor altitud (Gentry, 1982). La tercera familia importante es Asteraceae, que en

limitar grandemente el establecimiento de especies con un comportamiento ruderal. La escasez de especies exóticas en las áreas de sabana, aunado a la presencia de taxa endémicos (*Zornia megistocarpa*, *Zamia loddigesii*), constituye un fuerte indicador de la naturalidad de las sabanas de estudio. En algunas sabanas cubanas, la presencia de especies endémicas de palmas también ha sido interpretada como un indicio de su carácter natural (Huber, 1987). Por otro lado, a pesar de existir un cierto régimen de fuego (que por cierto, nadie ha documentado en detalle), el número tan bajo de terofitas hace pensar que las sabanas de estudio no son de reciente establecimiento, ni que están sometidas a disturbios muy frecuentes e intensos. Otro indicio que apunta hacia el origen natural de las sabanas de Nizanda y Chivela es el hecho de que su gran semejanza, al menos estructuralmente, a otras sabanas neotropicales naturales donde *Trachypogon plumosus* también es importante o dominante.

Con estos elementos podemos concluir que las sabanas de estudio son naturales, aunque es indudable que tienen un cierto grado de perturbación humana. Esta afirmación no coincide con las propuestas de algunos autores para las sabanas en México (Sarukhán, 1968; Puig, 1972; Reyes y Zamora, 1973; Gómez-Pompa, 1978; Leopold, 1990), en el sentido de que la mayoría de las sabanas que hay en nuestro país son el resultado de actividades humanas. De hecho, según Rzedowski (1981), las sabanas típicas son las inundables y con cierta topografía. Sin embargo, como ya se discutió en el capítulo de Introducción, la topografía no define los tipos de sabanas, aunque sí puede ser un indicador de sus características. Con el fin de facilitar el estudio de este tipo de vegetación, tal vez habría que considerar a las características de la vegetación pero reconociendo una jerarquía de escalas, que es lo que se persigue con su clasificación.

De ninguna manera queda descartado que en el país existan algunas sabanas secundarias, pero hace falta una revisión más cuidadosa sobre esta cuestión. En todo caso, uno podría preguntarse si existe en México vegetación que sea completamente prístina. Quizá una alternativa para esclarecer el origen de las sabanas mexicanas es

la utilización de la clasificación de los tipos de sabana hecha para Los Llanos, Venezuela, la cual distingue sabanas naturales (equivalentes a primarias), antiguamente perturbadas, perturbadas y restauradas (Lovera y Cuenca, 1996). De todos modos, para llegar a una adecuada definición y caracterización de las sabanas mexicanas, se necesita de más estudios florísticos, ecológicos y biogeográficos, así como de su uso, que permitan conocerlas apropiadamente como un tipo de vegetación natural.

5.7 CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos en este estudio permiten concluir que las sabanas de la región de Nizanda y Chivela están básicamente conformadas por la especie *Trachypogon plumosus*, que son sabanas abiertas, con muy pocos elementos arbóreos y escasos arbustos pequeños; que a pesar del tamaño tan reducido de la vegetación en comparación con la escala humana, su estructura vertical es compleja, existiendo un verdadero estrato bajo conformado por un gran número de especies de plantas miniatura, muchas de ellas muy raras.

Estas sabanas tienen, a pesar del fuerte predominio de *Trachypogon plumosus*, una diversidad importante que se ve reflejada en la riqueza específica relativamente alta. Más importante aún, la mayor parte de esta riqueza está dada por especies que no se comparten con los otros tipos de vegetación presentes en la región, ni siquiera con los sistemas secundarios como los potreros.

Las características florísticas y estructurales de las sabanas de esta región llevan a concluir que son comunidades de origen natural, a pesar de tener cierto grado de perturbación humana. Estas sabanas, sin duda típicas del neotrópico, constituyen un escenario ideal para investigar las complejas relaciones entre las plantas y un medio físico tan restrictivo, y por lo tanto tan selectivo, como éste.

TERATURA CITADA

- ónimo. 1985. Juchitán E15-10 D15-1. Carta de Efectos Climáticos Regionales Mayo-Octubre 1:250,000. SPP-INEGI. Aguascalientes.
- ónimo. 1985. Juchitán E15-10 D15-1. Carta de Efectos climáticos Regionales Noviembre-Abril 1:250,000. SPP-INEGI. Aguascalientes.
- ónimo. 1981. Atlas Nacional del Medio Físico. SPP. México, Distrito Federal.
- rbour, M.G., J.H. Burk, W.D. Pitts, F.S. Gilliam y M.W. Schwartz. 1999. *Terrestrial Plant Ecology*. Benjamin Cummings, Menlo Park.
- ard, J.S. 1953. The savanna vegetation of northern tropical America. *Ecological Monographs*, 23:150-215.
- urlière, F. y M. Hadley. 1970. The ecology of tropical savannas. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1: 125-152.
- ewel, A.F. 1973. Floristic composition of a stand of *Pinus oocarpa* in Honduras. *Biotropica*, 5: 175-182.
- x, B.C. y P.D. Moore. 1993. *Biogeography: an Ecological and Evolutionary Approach*. 5ª ed. Blackwell Science, Oxford.
- awford, R.M. 1989. *Studies in Plant Survival*. Blackwell Scientific Publications, Oxford
- awley, M. 1997 (2a ed.). The structure of plant communities. En: Crawley, M. (ed.). *Plant Ecology*. pp. 73-131. Blackwell Science, Oxford.
- ubenmire, R. 1968. *Plant Communities: a Textbook of Plant Synecology*. Harper & Row, Nueva York.
- ubenmire, R. 1974. *Plants and Environment*. John Wiley and Sons, Nueva York.
- vis, M.B. 1986. Climatic instability, time lags, and community disequilibrium. En: Diamond, J. y T.J. Case (eds.). *Community ecology*. pp. 227-239. Harper and Row, Nueva York.

- is, M.B., K.D. Woods, S.L. Webb y R.P. Futuyma. 1986. Dispersal versus climate: expansion of *Fagus* and *Tsuga* into the Upper Great Lakes region. *Vegetatio*, 67: 93-103.
- n, G. 1986. Use of the term "savanna". *Tropical Ecology*, 27: 11-22.
- ley, J. 1979. *The Equatorial Rain Forest: a Geological History*. Butterworths, Londres.
- es, J. e I. Carvajal. 1994. Tipos de vegetación de la península de Yucatán. *Etnoflora yucatanense*. Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida.
- ey, P.A. 1999. The nature and diversity of neotropical savanna vegetation, with particular reference to the Brazilian cerrados. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 8: 223-241.
- cia, E. 1981. *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen, para Adaptarlo a las Condiciones de la República Mexicana*. Editado por la autora, México, D.F.
- cia-Mendoza, A. y R. Torres-Colín. 1999. Estado actual del conocimiento sobre la flor de Oaxaca, México. En: Vázquez Dávila, M.A. (ed). *Sociedad y Naturaleza en Oaxaca 3. Instituto Tecnológico Agropecuario de Oaxaca*. Oaxaca, pp 50-86
- ntry, A.H. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. En: Hetch, M.K., B. Wallace y G.T. Prance (eds.). *Evolutionary Biology*. pp. 1-84. Plenum Press, Nueva York.
- mez-Pompa, A. 1965. La vegetación de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 29: 76-120.
- mez-Pompa, A. 1978. *Ecología de la Vegetación del Estado de Veracruz*. Instituto de Investigaciones sobre Recursos Bióticos A. C., Xalapa.
- me, P. 1982. *Estrategias de Adaptación de las Plantas*. Limusa, México, D.F.
- ffer, J. 1987. Quaternary History of Tropical America. En: Whitmore, T.C. y G.T. Prance (eds.). *Biogeography an Quaternary History in Tropical America*. pp. 1-16. Clarendon Press, Oxford.
- nson, H.C. y E.D. Churchill. 1961. *The Plant Community*. Reinhold Publishing Corporation, Nueva York.

- ghiemstra, H. 1997. Tropical Rain Forest versus Savanna: Two Sides of a Precious Medal. A Comment. *NOW/Huygenslezingen*, Amsterdam.
- er, O. 1987. Neotropical savannas: their flora and vegetation. *Trends in Ecology and Evolution*, 2: 67-71.
- annessen, C. J. 1963. *Savannas of Interior Honduras*. University of California Press, Los Angeles.
- man, M. 1984. Synergistic relationships between fire and low soil fertility in neotropical savannas: a hypothesis. *Biotropica*, 16: 158-160
- man, M. 1989. Mineral nutrient dynamics during savanna-forest transformation in Central America. En: Proctor, J. (ed.) *Mineral nutrients in tropical forest and savanna ecosystems*. pp. 137-151. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- man, M. y A. Carty. 1986. Magnitude of nutrients influxes from atmospheric sources to a central american *Pinus caribaea* woodland. *Journal of Applied Ecology*, 23: 211-226.
- man, M. y K. Miyanishi. 1982. Forest seedling establishment in Neotropical savannas: observations and experiments in the Mountain Pine Ridge savanna, Belize. *Journal of Biogeography*, 4: 193-206.
- shaw, A.P. 1978. Record of last interglacial-glacial cycle from northeastern Queensland. *Nature*, 272: 159-171.
- on-Cazares, J.M. y Gómez-Pompa, A. 1970. La vegetación del sureste del Veracruz. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, México, D. F.
- ppold, A. 1990. *Fauna Silvestre de México: Aves y Mamíferos de caza*. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, México, D.F.
- pez-Olmedo, L., A. Osnaya, J. Meave y E.A. Pérez-García. 2001. Estudio florístico, estructural y fitogeográfico de las sabanas de la región de Nizanda-Chivela, Istmo de Tehuantepec (Oaxaca), México. XV Congreso Mexicano de Botánica, Querétaro.
- vera, M. y G. Cuenca. 1998. Arbuscular mycorrhizal infection in Cyperaceae and Gramineae from natural, disturbed and restored savannas in La Gran Sabana, Venezuela. *Mycorrhiza*, 6: 111-116.

- ttge, U. 1997. *Physiological Ecology of Tropical Plants*. Springer Verlag, Berlín.
- ave, J. y M., Kellman. 1994. Maintenance of rain forest diversity in riparian forest of tropical savannas: implications for species conservation during Pleistocene drought. *Journal of Biogeography*, 21: 121-135.
- ave, J., M. Kellman, A. MacDougall y J. Rosales. 1991. Riparian habitats as tropical forest refugia. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 1: 69-76
- ave, J. y E. A. Pérez-García. 2000. *Estudio de la Diversidad Florística de la Región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca* (Proyecto FB528/L085/97). Informe final presentado a la Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad, México, D.F.
- edina E. y J. F. Silva. 1991. Savannas of northern South America: a steady state regulated by water-fire interactions on a background of a low nutrient availability. En: Werner, A. (ed.). *Savanna Ecology and Management: Australian Perspectives and Intercontinental Comparisons*. pp. 59-69. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- randa, F. 1952. *La vegetación de Chiapas*. Ediciones del Gobierno del Estado, Tuxtla Gutiérrez.
- randa, F. 1958. Estudios acerca de la vegetación. En: Beltrán, E. (ed.). *Los Recursos Naturales del Sureste y su Aprovechamiento*. pp. 215-271. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, México, D.F.
- randa, F. y E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 28: 1-179.
- stry, J. 2000. *World Savannas. Ecology and Human Use*. Prentice Hall, Londres.
- offett, M. 2000. What's "up"? a critical look at the basic terms of canopy biology. *Biotropica*, 32: 569-596.
- ostacedo, B. y T. Killeen. 1997. Estructura y composición florística del cerrado en el Parque Nacional Noel Kempff Mercado, Santa Cruz, Bolivia. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 60: 25-43.
- ueller-Dombois, D. y H. Ellenberg. 1974. *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. John Wiley and Sons, Nueva York.

- rez-García, E., J. Meave y C. Gallardo. En prensa. La flora y vegetación de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca. *Acta Botanica Mexicana*.
- g, H. 1972. *La sabana de Huimanguillo, Tabasco, México*. Memorias de Symposia del I Congreso Latinoamericano y V Mexicano de Botánica. Sociedad Botánica de México, México, D.F.
- mírez, F. 1999. *Flora y vegetación de la Sierra de Santa Marta, Veracruz*. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- yes, R. y C. Zamora. 1973. Estudio de una sabana de montaña localizada en las estribaciones de la Sierra Madre del Sur. *Ciencia Forestal*, 70: 36-64.
- hards, P.W. 1996. *The Tropical Rain Forest*. 2ª ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- ley J. y S. Page. 1990. *Ecology of Plant Communities*. Longman, Londres
- edowski, J. 1981. *Vegetación de México*. Limusa, México. D.F.
- rmiento, G. 1983. *The Ecology of Neotropical Savannas*. Harvard University Press, Cambridge.
- rmiento, G. y M. Monasterio. 1975. A critical consideration of the environmental conditions associated with the occurrence of savanna ecosystems in Tropical America. En: Golley, F.B. y E. Medina (eds.). *Tropical Ecological Systems. Trends in Terrestrial and Aquatic Research*. pp. 223-250. Springer-Verlag, Nueva York.
- rmiento, G. 1996. Biodiversity and water relations in tropical savannas. En: Solbrig, O.T., E. Medina y J.F. Silva. *Biodiversity and Savanna Ecosystem Process. A Global Perspective*. pp. 61-71. Springer-Verlag, Berlín.
- rukhan, J. 1968 (a). *Análisis sinecológico de las selvas de Terminalia amazonia en la planicie costera del Golfo de México*. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados, Escuela Nacional de Agricultores, Chapingo.
- rukhan, J. 1968 (b). Los tipos de vegetación arbórea en la zona calido-húmeda de México. En: Pennington T.D. y J. Sarukhan (eds.). *Árboles Tropicales de México*.

- Manual para la Identificación de Campo de los Principales.* pp. 3-46. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y FAO, Roma.
- Ripley, B. 1971. Changes in the fauna and flora of South America. *Science*, 173: 771-780
- Sobrig, O.T. 1998. Ecological constraints in savannas. En: Sobrig, O.T. (ed.). *The World's Savannas.* UNESCO, París.
- Sobrig, O.T., Medina, E. y J. Silva. 1996. Biodiversity and tropical savanna properties: a global view. En: Mooney, H.A., J. Cushman, E. Medina, O. Sala y E. Schulze (eds). *Functional Roles of Biodiversity: A Global Perspective.* pp. 185-211. John Wiley and Sons. Nueva York.
- Torres, R., L. Torres, P. Dávila y J. L. Villaseñor. 1997. *Listados Florísticos de México, XV. Flora del Distrito de Tehuantepec, Oaxaca.* Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Van der Hammen, T. 1983. The Paleocology and Palaeogeography of Savannas. En: Bourlière, F. (ed.). *Tropical Savannas.* pp. 19-35. Elsevier, Amsterdam.
- Vázquez, A., R. Cuevas, T. Cochrane, H. Iitis, F. Santana y L. Guzmán. 1995. *Flora de Manantlán.* Universidad de Guadalajara-IMECIBIO / University of Wisconsin-Madison, Guadalajara.
- Walter, H. 1973. *Vegetation of the Earth, In Relation to Climate and the Eco-Physiological Conditions.* Heidelberg Science Library, Heidelberg.
- Webb III, T. 1986. Is vegetation in equilibrium with climate? How to interpret late-Quaternary pollen data. *Vegetatio*, 67: 75-91.
- Werner, P.A. 1991. *Savanna, Ecology and Management: Australian Perspectives and Intercontinental Comparisons.* Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Williams, L. 1939. Árboles y arbustos del Istmo de Tehuantepec, México. *Lilloa*, 4: 137-171.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis* 4ª ed., Prentice Hall, Upper Saddle River.

APÉNDICE 1

Listado de especies (con su abreviatura) que aparecieron en los 20 sitios de muestreo. Formas de vida asignadas: C=camefita (CHC=camefita herbácea cespitosa; CHR=camefita herbácea reptante; CSC=camefita sufrútice cespitosa; CS=camefita suculenta); H=hemicriptofita; F=fanerofita; G=geofita; T=terofita; ND=No determinada.

FAMILIA	ESPECIE	FORMA DE VIDA	ABREVIATURA
Acanthaceae	Acanthaceae sp. 01	CSC	Acan-sp01
Amaryllidaceae	<i>Zephyranthes nelsonii</i> Greenm.	G	Zeph-nels
Anacardiaceae	<i>Pseudosmodingium multifolium</i> Rose	F	Pseu-mult
Asclepiadaceae	<i>Metastelma lanceolatum</i> Schltr.	ND	Meta-lanc
	<i>Metastelma multiflorum</i> S. Watson	ND	Meta-mult
	Asclepiadaceae sp. 06	CHC	Ascl-sp06
	Asclepiadaceae sp. 07	G	Ascl-sp07
Asteraceae	<i>Ageratum</i> sp. 01	F	Ager-sp01
	<i>Calea urticifolia</i> (Mill.) DC.	F	Cale-urti
	<i>Espejoa mexicana</i> DC.	CHR	Espe-mexi
	<i>Melampodium sericeum</i> Lag.	CHC	Mela-seri
	<i>Pectis saturejoides</i> (Mill.) Sch. Bip.	CHC	Pect-satu
	<i>Porophyllum punctatum</i> (Mill.) S.F. Blake	CHC	Poro-punc
	<i>Senecio</i> sp. 01	ND	Sene-sp01
	<i>Wedelia acapulcencis</i> Kunth var. <i>tehuantepecana</i> (B. L. Turner) Strother	CHC	Wede-acap
	<i>Zinnia</i> sp. 01	CHC	Zinn-sp01
	Asteraceae sp. 15	ND	Aste-sp15
Bixaceae	<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng.	F	Coch-viti
Boraginaceae	<i>Heliotropium angiospermum</i> Murray	T	Heli-angi
	<i>Heliotropium falax</i> I.M.Johnst.	T	Heli-fala
	Boraginaceae sp. 04	ND	Bora-sp04
Cactaceae	<i>Melocactus ruestii</i> K.Schum.	CS	Melo-rues
Campanulaceae	Campanulaceae sp. 01	CHC	Camp-sp01
Convolvulaceae	<i>Evolvulus alsinoides</i> (L.) L.	T	Evol-alsi
	<i>Ipomoea capillaceae</i> (Kunth) G. Don	H	Ipom-capi
	Convolvulaceae sp. 04	CHC	Conv-ap04

FAMILIA	ESPECIE	FORMA DE	
		VIDA	ABREVIATURA
Cyperaceae			
	<i>Bulbostylis capillaris</i> (L.) C.B.Clarke	H	Bulb-capi
	<i>Bulbostylis juncooides</i> (Vahl) Kük. ex Osten	H	Bulb-junc
	<i>Bulbostylis paradoxa</i> (Spreng.) Lindm.	CHC	Bulb-para
	<i>Bulbostylis vestita</i> (Kunth) C.B.Clarke	H	Bulb-vest
	<i>Rhynchospora colorata</i> (L.) H.Pfeiffer	H	Rhyn-colo
Euphorbiaceae			
	<i>Croton francoanus</i> Müll. Arg.	CHC	Crot-fran
	<i>Chamaescyse</i> sp. 01	CHR	Cham-sp01
	<i>Chamaescyse</i> sp. 02	CHR	Cham-sp02
	<i>Euphorbia blodgettii</i> Engelm. ex Hitchc.	CHC	Euph-blod
Iridaceae			
	<i>Alophia drummondii</i> (Graham) R.C.Foster	G	Alop-drum
Krameriaceae			
	<i>Krameria revoluta</i> O. Berg	CHC	Kram-revo
Leguminosae			
	<i>Aeschynomene paniculata</i> Willd. ex Vogel	CSC	Aesc-pani
	<i>Calliandra juzepczukii</i> Standl.	F	Call-juze
	<i>Chamaechrista flexuosa</i> (L.) Greene	CHC	Cham-flex
	<i>Chamaechrista hispida</i> (Vahl) H.S. Irwin et Barneby	CSC	Cham-hisp
	<i>Chamaechrista nictitans</i> (L.) Moench	ND	Cham-nict
	<i>Chamaechrista serpens</i> (L.) Greene	CHC	Cham-serp
	<i>Crotalaria pumila</i> Ortega	CHC	Crot-plum
	<i>Crotalaria sagitalis</i> L.	CHC	Crot-sagi
	<i>Dalea zimapanica</i> S. Schauer	CHC	Dale-zima
	<i>Desmodium barbatum</i> (L.) Benth.	CHC	Desm-barb
	<i>Diphysa</i> sp. 01	ND	Diph-sp01
	<i>Eriosema crinitum</i> (Kunth) G. Don	CHR	Erio-crin
	Fabaceae sp. 01	ND	Faba-sp01
	<i>Galactia argentea</i> Brandegee	CHR	Gala-arg
	<i>Indigofera lezpedezioides</i> Kunth	F	Indi-lezp
	<i>Macroptilium gracile</i> (Poepp. ex Benth.) Urb.	C	Macr-grac
	<i>Mimosa albida</i> Humb. et Bonpl. ex Willd.	F	Mimo-albi
	<i>Mimosa goldmanii</i> B.L. Rob.	F	Mimo-gold
	<i>Mimosa skinneri</i> Benth.	F	Mimo-skin
	<i>Rhynchosia minima</i> (L.) DC.	CHR	Rhyn-mini
	<i>Stylosanthes humilis</i> Kunth	CHC	Stylo-humi
	<i>Tephrosia nicaraguensis</i> Oerst.	CSC	Teph-nica
	<i>Tephrosia nitens</i> Benth.	CSC	Teph-nite
	<i>Zornia megistocarpa</i> Mohlenbr.	CSC	Zorn-megi
	<i>Zornia reticulata</i> Sm.	CSC	Zorn-reti
	Leguminosae sp. 32	ND	legu-sp32
	Leguminosae sp. 33	ND	legu-sp33
	Leguminosae sp. 34	ND	legu-sp34
	Leguminosae sp. 35	ND	legu-sp35
	Leguminosae sp. 36	ND	legu-sp36

FAMILIA	ESPECIE	FORMA DE	
		VIDA	ABREVIATURA
	Leguminosae sp. 37	ND	legu-sp37
Malpighiaceae			
	<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth	F	Byrs-crass
Malvaceae			
	<i>Hibiscus</i> sp. 01	CHC	Hibi-sp01
	<i>Sida</i> sp. 01	CHR	Sida-sp01
	Malvaceae sp. 07	CHC	Malv-sp07
	Malvaceae sp. 10	CHC	Malv-sp10
Myrtaceae			
	<i>Psidium</i> sp. 01	F	Psid-sp01
Orchidaceae			
	<i>Habenaria trifida</i> Kunth	G	Habe-trif
Oxalidaceae			
	<i>Oxalis</i> sp. 01	CSC	Oxal-sp01
	<i>Oxalis</i> sp. 02	CSC	Oxal-sp01
Polygalaceae			
	<i>Polygala leptocaulis</i> Torr. et Gray	T	Poly-lept
	<i>Polygala longicaulis</i> Kunth	T	Poly-long
	<i>Polygala paniculata</i> L.	T	Poly-pani
	<i>Polygala serpens</i> S.F. Blake	CSC	Poly-serp
	<i>Polygala variabilis</i> Kunth	T	Poly-vari
	Polygalaceae sp. 02	CSC	Poly-sp02
	Polygalaceae sp. 04	T	Poly-sp04
	Polygalaceae sp. 05	ND	Poly-sp05
Poaceae			
	<i>Andropogon cirratus</i> Hack.	H	Andr-cirr
	<i>Andropogon fastigiatus</i> Sw.	H	Andr-fast
	<i>Aristida adscensionis</i> L.	H	Aris-adsc
	<i>Aristida jorullensis</i> Kunth	H	Aris-joru
	<i>Bouteloua curtipendula</i> (Michx.) Torr.	H	Bout-curt
	<i>Bouteloua chondrosioides</i> (Kunth) Benth. ex S.Watson	H	Bout-chon
	<i>Bouteloua repens</i> (Kunth) Scribner et Merr.	H	Bout-repe
	<i>Digitaria hitchcockii</i> (Chase) Stuck.	H	Digi-hitc
	<i>Hackelochloa granularis</i> (L.) Kuntze	H	Hack-gran
	<i>Panicum parcum</i> Hitchc. et Chase	H	Pani-parc
	<i>Paspalum centrale</i> Chase	H	Pasp-cent
	<i>Paspalum pectinatum</i> Nees	H	Pasp-pect
	<i>Schizachyrium brevifolium</i> (Sw.) Nees ex Buse	T	Schi-brev
	<i>Setaria grisebachii</i> E.Fourn.	H	Seta-gris
	<i>Thrasya robusta</i> Hitch. et Chase	H	Thra-robu
	<i>Trachypogon plumosus</i> (Hum. et Bonpl ex Willd.) Nees	H	Trac-plum
	<i>Urochloa mollis</i> (Sw.) Morrone et Zuloaga	H	Uroc-moll
	Poaceae sp. 01	H	Poac-sp01
	Poaceae sp. 02	H	Poac-sp02

FAMILIA	ESPECIE	FORMA DE VIDA	ABREVIATURA
Rubiaceae			
	<i>Borreria suaveolens</i> G. Mey.	CSC	Borr-suav
	<i>Borreria verticilata</i> (L.) G. Mey.	CSC	Borr-vert
	Rubiaceae sp. 01	CSC	Rubi-sp01
	Rubiaceae sp. 02	CHC	Rubi-sp02
	Rubiaceae sp. 03	CHC	Rubi-sp03
	Rubiaceae sp. 04	CHC	Rubi-sp04
Scrophulariaceae			
	<i>Buchnera pusilla</i> Kunth	ND	Buch-pusi
	<i>Russelia</i> sp. 01	ND	Russ-sp01
	<i>Schistophragma pusilla</i> Benth	CHC	Schi-pusi
Sterculiaceae			
	<i>Waltheria conzatii</i> Standl.	F	Walt-conz
	<i>Waltheria indica</i> L.	CSC	Wait-indi
Turneraceae			
	<i>Turnera diffusa</i> Willd. ex Schult.	CSC	Turn-diff
Verbenaceae			
	Verbenaceae sp. 01	CHC	Verb-sp01
Zamiaceae			
	<i>Zamia loddigesii</i> Miq. var. <i>spartea</i> (A.DC.) Schuster	H	Zami-lodd
Desconocida			
	Desconocida sp. 65	ND	Desc-sp65
	Desconocida sp. 66	C	Desc-sp66
	Desconocida sp. 67	ND	Desc-sp67
	Desconocida sp. 68	ND	Desc-sp68
	Desconocida sp. 69	ND	Desc-sp69
	Desconocida sp. 70	ND	Desc-sp70
	Desconocida sp. 71	C	Desc-sp71
	Desconocida sp. 72	C	Desc-sp72
	Desconocida sp. 73	ND	Desc-sp73
	Desconocida sp. 74	ND	Desc-sp74
	Desconocida sp. 75	ND	Desc-sp75
	Desconocida sp. 76	ND	Desc-sp76
	Desconocida sp. 77	ND	Desc-sp77
	Desconocida sp. 78	ND	Desc-sp78
	Desconocida sp. 79	C	Desc-sp79
	Desconocida sp. 80	ND	Desc-sp80

Apéndice 2

Valores de Importancia Relativa (VIR) de las 135 especies encontradas en los 20 sitios de muestreo de la región de Nizanda y Chivela.

Especie (Abreviatura)	Frecuencia	Frecuencia relativa	Cobertura (cm ²)	Cobertura relativa	V.I.R.
Trac-plum	95	2.766	1011389.27	50.503	53.269
Cham-hisp	90	2.620	68525.99	3.422	6.042
Bout-chon	15	0.437	109000.00	5.443	5.880
Cale-urti	80	2.329	66965.21	3.344	5.673
Bout-repe	75	2.183	65582.20	3.275	5.458
Bulb-vest	75	2.183	51100.00	2.552	4.735
Turn-diff	100	2.911	29360.15	1.466	4.377
Oxal-sp01	100	2.911	4027.72	0.201	3.112
Rhyn-colo	65	1.892	23200.00	1.158	3.051
Poly-vari	95	2.766	5549.47	0.277	3.043
Borr-suav	80	2.329	13799.05	0.689	3.018
Teph-nite	65	1.892	22492.23	1.123	3.015
Call-juze	40	1.164	36635.14	1.829	2.994
Pasp-pect	25	0.728	44455.79	2.220	2.948
Styl-humi	60	1.747	21147.04	1.056	2.803
Zorn-megi	90	2.620	2745.56	0.137	2.757
Faba-sp01	80	2.329	7457.36	0.372	2.701
Poly-serp	85	2.475	3260.82	0.163	2.637
Malv-sp07	85	2.475	758.22	0.038	2.512
Schi-brev	70	2.038	8003.32	0.400	2.437
Meta-mult	65	1.892	10109.71	0.505	2.397
Thra-robu	55	1.601	15500.00	0.774	2.375
Aesc-pani	75	2.183	3734.18	0.186	2.370
Byrs-crass	40	1.164	19416.18	0.970	2.134
Camp-sp01	65	1.892	3823.91	0.191	2.083
Ascl-sp07	15	0.437	32085.88	1.602	2.039
Conv-sp04	65	1.892	2036.54	0.102	1.994
Erio-crin	50	1.456	10528.07	0.526	1.981
Rubi-sp04	60	1.747	4650.55	0.232	1.979
Cham-serp	15	0.437	28325.19	1.414	1.851
Oxal-sp02	60	1.747	1640.78	0.082	1.829
Kram-rev	25	0.728	19477.09	0.973	1.700
Cham-sp02	35	1.019	11508.24	0.575	1.594
Bora-sp04	45	1.310	5405.11	0.270	1.580
Ager-sp01	35	1.019	11101.21	0.554	1.573
Pseu-mult	10	0.291	24975.66	1.247	1.538
Macr-grac	35	1.019	10148.72	0.507	1.526
Rubi-sp02	40	1.164	6163.02	0.308	1.472

Especie (Abreviatura)	Frecuencia	Frecuencia relativa	Cobertura (cm ²)	Cobertura relativa	V.I.R.
Poly-long	45	1.310	889.27	0.044	1.354
Cham-flex	30	0.873	9003.61	0.450	1.323
Bulb-capi	40	1.164	2560.21	0.128	1.292
Digit-hitc	15	0.437	17050.00	0.851	1.288
Gala-arage	25	0.728	10413.20	0.520	1.248
Bulb-junc	35	1.019	4500.00	0.225	1.244
Walt-indi	25	0.728	9943.06	0.497	1.224
Poly-sp02	40	1.164	483.81	0.024	1.189
Pect-satu	30	0.873	6028.13	0.301	1.174
Psid-sp01	30	0.873	4919.73	0.246	1.119
Borr-vert	35	1.019	1760.67	0.088	1.107
Alph-drum	35	1.019	266.84	0.013	1.032
Crot-pumi	30	0.873	2603.59	0.130	1.003
Teph-nica	20	0.582	7343.08	0.367	0.949
Mimo-gold	20	0.582	7030.49	0.351	0.933
Legu-sp32	10	0.291	12186.24	0.609	0.900
Aris-adcs	20	0.582	6104.71	0.305	0.887
Wede-acap	20	0.582	5445.56	0.272	0.854
Poru-punc	25	0.728	1813.48	0.091	0.818
Andr-cirr	25	0.728	1700.00	0.085	0.813
Legu-sp35	5	0.146	12346.07	0.616	0.762
Desc-sp66	25	0.728	129.98	0.006	0.734
Crot-sagi	20	0.582	2928.36	0.146	0.728
Zorn-reti	20	0.582	898.10	0.045	0.627
Evol-alsi	20	0.582	464.17	0.023	0.605
Acan-sp01	10	0.291	6180.30	0.309	0.600
Desc-sp70	20	0.582	184.76	0.009	0.591
Poly-lept	20	0.582	74.61	0.004	0.586
Pasp-cent	10	0.291	5500.00	0.275	0.566
Mimo-pudi	10	0.291	4596.94	0.230	0.521
Aste-sp15	10	0.291	4235.62	0.212	0.503
Heli-angi	15	0.437	1157.28	0.058	0.494
Walt-conz	15	0.437	937.77	0.047	0.484
Buch-pusi	15	0.437	689.78	0.034	0.471
Desc-sp75	15	0.437	650.90	0.033	0.469
Ascl-sp06	15	0.437	336.15	0.017	0.453
Desc-sp78	5	0.146	5026.55	0.251	0.397
Cham-sp01	10	0.291	1485.97	0.074	0.365
Zeph-nels	5	0.146	3681.95	0.184	0.329
Russ-sp01	10	0.291	518.36	0.026	0.317
Indi-lezp	10	0.291	469.28	0.023	0.315
Pani-parc	10	0.291	450.00	0.022	0.314
Legu-sp38	10	0.291	418.62	0.021	0.312
Andr-fast	10	0.291	400.00	0.020	0.311
Desc-sp73	5	0.146	3153.37	0.157	0.303
Aris-joru	10	0.291	156.00	0.008	0.299

Especie (Abreviatura)	Frecuencia	Frecuencia relativa	Cobertura (cm ²)	Cobertura relativa	V.I.R.
Desc-sp77	5	0.146	8.25	0.000	0.146
Schi-pusi	5	0.146	7.07	0.000	0.146
Desc-sp65	5	0.146	3.14	0.000	0.146
Habe-trif	5	0.146	3.14	0.000	0.146
Desc-sp76	5	0.146	1.77	0.000	0.146