

00361  
23



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
FACULTAD DE CIENCIAS

RELACION ENTRE LA HETEROGENEIDAD  
AMBIENTAL Y LA VARIABILIDAD ESTRUCTURAL  
DE LAS SELVAS TROPICALES SECAS DE LA COSTA  
DE OAXACA, MEXICO

**T E S I S**  
QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE  
**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
**(BIOLOGIA AMBIENTAL)**  
P R E S E N T A :  
**SILVIA HORTENSIA SALAS MORALES**

DIRECTOR DE TESIS: DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO



MEXICO, D.F.

JUNIO 2002

COORDINACIÓN

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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





POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
COORDINACIÓN

UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

Ing Leopoldo Silva Gutiérrez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 11 de febrero de 2002, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del alumno(a) Salas Morales Silvia Hortensia, con número de cuenta 99809951, y número de expediente 3991121, con la tesis titulada: "Relación entre la heterogeneidad ambiental y la variabilidad estructural de las selvas tropicales secas de la costa de Oaxaca, México.", bajo la dirección del Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo.

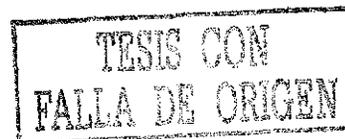
Presidente: Dr. Guillermo Ibarra Manriquez  
Vocal: Dr. Arturo Flores Martínez  
Secretario: Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo  
Suplente: Dr. Rodolfo Dirzo Minjarez  
Suplente: Dra. Rosa Irma Trejo Vázquez

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd Universitaria, D.F., a 21 de mayo de 2002

Dra. Tila María Pérez Ortiz  
Coordinadora del Programa

c.c.p. Expediente del interesado





## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue posible gracias a la confianza y apoyo de la organización para la cual laboro y en la que se realizó esta investigación: la Sociedad para el Estudio de los Recursos Bióticos de Oaxaca, Asociación Civil (SERBO, A.C.); deseo agradecer a todos mis compañeros y compañeras que colaboraron conmigo en todas las etapas de este trabajo. A los integrantes de mi Comité Tutoral, Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo, Dr. Arturo Flores Martínez y Dr. Rodolfo Dirzo Minjarez, les agradezco el haber encauzado esta investigación en todas sus etapas, desde la planeación hasta su término. Al Jurado de Examen, integrado por el Comité Tutoral y por la Dra. Rosa Irma Trejo Vázquez y el Dr. Guillermo Ibarra Manriquez, agradezco la crítica revisión al escrito y sus valiosas sugerencias. Un profundo agradecimiento a mi asesor, el Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo, por aceptar trabajar con una nadadora indecisa; Jorge, gracias por el tiempo que me dedicaste. Al Laboratorio de Edafología de la Facultad de Ciencias, en especial a la Dra. Norma García Calderón, por permitirme usar la infraestructura del laboratorio, y a mi compañera y amiga Elizabeth Fuentes Romero, quien me apoyó en la toma de muestras de suelo y en su posterior análisis de laboratorio: Liz te agradezco tu ayuda pero sobre todo tu compañía. Con Esteban Martínez Salas estoy en deuda por todo el apoyo que me brindó en la determinación del material colectado y en el trabajo de campo; Esteban, tus enseñanzas han sido invaluable para mí. A Sofía Morales y Nancy Salas, que me impulsaron con ahínco en esta etapa de mi vida; mamá y hermana en nuestro mundo de mujeres, les agradezco el espíritu de lucha que me comparten. A todos los compañeros de SERBO, Jaime Rivera, Alfredo Saynes, Misael Elorza, Juan Carlos Flores, Elizabeth Torres, José Luis



Márquez y Nancy Salas, que me ayudaron en este trabajo, estimados compañeros muchas gracias. Un agradecimiento muy especial va para Leo Schibli, quien además de ayudarme en los trabajos técnicos y de campo, sobrellevó los trabajos personales; Leo muchas gracias por tu apoyo y solidaridad. Deseo hacer un reconocimiento al Fondo Mundial para la Naturaleza (WWF), al Fondo Mexicano para la Conservación de la Naturaleza (FMCN) y a la Fundación MacArthur por el apoyo financiero otorgado a los distintos proyectos en los que se enmarcó la presente investigación.

Dedico esta tesis a mi familia

*Como griegos que son, no talarán la Grecia ni incendiarán sus casas, ni reconocerán en cada ciudad a todos como enemigos suyos, lo mismo hombres que mujeres y niños, sino por enemigos únicamente a los responsables de la desavenencia, que son siempre en pequeño número. Y por todo esto ni querrán asolar una tierra cuyos moradores son amigos en su mayoría, ni arrasar sus casas, sino que sólo llevarán la desavenencia hasta el punto de que los culpables sean obligados, por los inocentes que sufren, a pagar la pena.*

Platón  
La República

## RESUMEN

Las selvas tropicales secas del este de la costa de Oaxaca se caracterizan por presentar una gran variabilidad en su estructura, en particular en la altura del dosel. En esta investigación se explora cuáles factores ambientales influyen sobre esta característica estructural. La hipótesis de trabajo es que la precipitación y algunas características edáficas relacionadas con la disponibilidad de agua y de nutrientes son los factores ambientales que determinan la heterogeneidad en la altura y otros atributos estructurales de estas selvas.

A través de un muestreo de 0.1 ha en 15 sitios, se obtuvieron el área basal, la densidad y la altura de todos los individuos con diámetro a la altura del pecho (DAP)  $\geq 2.5$  cm. La altura total de cada individuo se midió con un estadal de 9.5 m.

Se registraron un total de 4,577 individuos, entre los que se reconocieron 274 morfoespecies, de las cuales se determinaron 239 a nivel de especie, género o familia. Las familias con mayor número de especies fueron Leguminosae, Euphorbiaceae, Boraginaceae, Burseraceae y Compositae. Los géneros con mayor número de especies fueron: *Bursera*, *Croton*, *Cordia*, *Caesalpinia*, *Capparis*, *Lonchocarpus*, *Randia* y *Senna*.

La altura promedio para todas las plantas registradas fue 5.53 m (intervalo 1.3 - 25 m). En los 15 sitios la mayoría de los individuos se concentró en las clases de altura de 4 a 8 m, especialmente en la clase de altura de 5 a 6 m. La regresión de los datos de altura sobre la longitud corroboró la existencia de un gradiente ascendente en la altura de las selvas orientado de este a oeste.

Se definieron tres conjuntos de datos de altura que mejor representaran la

altura del dosel: el formado por todos los árboles (denominado TOTAL), el conjunto integrado por el 10% de los árboles más altos de cada sitio (10%SUP) y el formado por los 10 árboles más altos de cada sitio (10SUP). Estos conjuntos presentaron correlaciones significativas entre sí, así como con los datos de DAP. A nivel de especies individuales, la altura de las seis especies más frecuentes estuvo directamente correlacionada con la altura promedio de los sitios, lo que implica que existe una respuesta similar al ambiente de varias especies que se ve reflejada a nivel de la comunidad.

Para determinar cuáles factores ambientales determinan la altura del dosel, que es la interrogante central de este trabajo, se realizó un análisis de regresión por pasos; éste sólo determinó un efecto significativo de la altitud sobre la altura de la vegetación. En contraste, las características edáficas examinadas no mostraron una relación significativa con la altura de la vegetación. A pesar de la insuficiencia de datos climáticos, otros indicadores indirectos del nivel de humedad como la densidad y riqueza de cactos y lianas apoyan en general la idea de que la altura de la vegetación está primordialmente condicionada por la humedad del sitio. Con base en los resultados obtenidos se propone formalmente el reconocimiento de la selva mediana caducifolia para el área de estudio.

## **ABSTRACT**

Tropical dry forests of the eastern portion of the Coast of Oaxaca State (México) are very variable in their structure, particularly in the height of their canopies. In this research those environmental factors influencing this structural feature were

explored. The working hypothesis was that precipitation and some edaphic attributes which are related to water availability are the environmental determinants of the height and other structural characteristics of these forests.

Through the sampling of 0.1 ha at 15 sites, basal area, density and height of all individuals with diameters at breast height (DBH)  $\geq 2.5$  cm were calculated. Individual heights were measured with a 9.5 m tall measuring device.

A total of 4,577 individual plants were recorded, among which 274 morphospecies were distinguished; among them, 239 could be determined either to species, genus or family level. Families with the largest numbers of species were Leguminosae, Euphorbiaceae, Boraginaceae, Burseraceae and Compositae; genera with the largest species richness were *Bursera*, *Croton*, *Cordia*, *Caesalpinia*, *Capparis*, *Lonchocarpus*, *Randia* and *Senna*.

Mean height for all recorded plants was 5.53 m (range 1.3 - 25 m). On the 15 sites most individuals were concentrated in those height classes ranging from 4 to 8 m, particularly in the 5 – 6 m height class. A regression analysis of height data on longitude showed the existence of an increasing east to west gradient in forest height.

Three plant height data sets were defined which were considered to best represent overall canopy height: one including by all trees (TOTAL), a set made up by the taller 10% trees at each site (10%SUP), and a third one formed by the 10 tallest trees at each site (10SUP). The three sets were significantly correlated between themselves, as well as with the DBH data. At the level of individual species, the heights of the six most frequent species were directly correlated with mean height by site, which implies the existence of a similar response to the environment between

several species which is reflected at the level of the entire community.

To determine which environmental factors determine the variation in canopy height, which was the main question of this investigation, a step-wise regression analysis was performed. Altitude was the single factor for which a significant effect on vegetation height was found. In contrast, the examined edaphic characteristics did not show any significant relationship with vegetation height. In spite of the insufficient climatic data, additional indirect humidity indicators such as cacti and liana density and richness generally supported the idea that vegetation height is primarily related to the particular humidity of the site. Based on the results of this study, the recognition of the deciduous medium forest as a different vegetation type is formally proposed for the study area.

**Palabras clave:** Altura de la vegetación, Bosque tropical caducifolio, Bosque tropical seco, Características edáficas, Costa de Oaxaca, Efecto de la altitud, México, Oaxaca, Relación estructura-diversidad, Relación vegetación-ambiente, Variación estructural.

## CONTENIDO

<b>AGRADECIMIENTOS</b> .....	v
<b>RESUMEN</b> .....	ix
<b>ABSTRACT</b> .....	x
<b>1.INTRODUCCIÓN</b> .....	1
1.1 Presentación.....	1
1.2 Las selvas tropicales secas .....	2
1.3 Efectos de los factores ambientales sobre la estructura y composición de las selvas tropicales secas.....	7
<b>2. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO</b> .....	12
2.1 Localización.....	12
2.2 Geología.....	12
2.3 Edafología.....	13
2.4 Hidrología.....	15
2.5 Clima .....	15
2.6 Vegetación y uso del suelo .....	16
<b>3. METODOS</b> .....	18
3.1 Ubicación de sitios de muestreo .....	18
3.2 Trabajo de campo .....	19
3.3 Análisis de datos .....	23
<b>4. RESULTADOS</b> .....	26
4.1 Caracterización ambiental.....	26
4.2 Florística y diversidad .....	33

4.3 Estructura general de la vegetación.....	41
4.4 Estructura vertical de la comunidad: altura de la vegetación.....	45
4.5 Relaciones entre variables de altura y otras variables estructurales.....	49
4.6 Relación entre la altura de la vegetación y el ambiente.....	63
<b>5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES.....</b>	<b>68</b>
<b>LITERATURA CITADA.....</b>	<b>85</b>
<b>ANEXO I.....</b>	<b>95</b>

# 1. INTRODUCCIÓN

## 1.1 Presentación

El estado de Oaxaca estuvo cubierto por extensas áreas de selvas tropicales secas, pero en la actualidad su superficie se ha reducido drásticamente (Flores y Gerez, 1994). Sin embargo, en la parte este de la región Costa, según la regionalización utilizada por el Gobierno del Estado de Oaxaca (INEGI-Gob. del Edo. de Oaxaca, 1991), aún se pueden observar carpetas continuas de este tipo de vegetación. En esta área existe una gran heterogeneidad en la estructura de las selvas tropicales secas, la cual parece expresarse como un gradiente en la altura de los árboles en forma paralela a la línea de costa: en el extremo más oriental las selvas alcanzan cuando mucho 10 a 12 m de altura, mientras que hacia el poniente estas comunidades sobrepasan con frecuencia los 20 m. Este patrón es muy interesante si se considera que éstas están formadas básicamente por las mismas especies (García *et al.*, 1992).

El objetivo central de esta investigación fue explorar cuáles factores ambientales pueden estar influyendo sobre esta variación estructural. La hipótesis de este trabajo es que la precipitación y algunos factores edáficos relacionados con la disponibilidad de agua y de nutrientes (pH, textura, profundidad del suelo, capacidad de intercambio catiónico, nitrógeno disponible, fósforo disponible y materia orgánica), son los factores ambientales que determinan esta heterogeneidad en la altura del dosel; todos ellos han sido señalados entre los factores más importantes en este tipo de vegetación (Oliveira-Filho *et al.*, 1998; Jha y Singh, 1990; Gentry, 1982). Es importante mencionar que características fundamentales como son las propiedades físicas del suelo y el

relieve donde se desarrollan las selvas tropicales secas están aún escasamente documentadas, a pesar de la gran importancia que tienen en estas comunidades (Forero y Gentry, 1988), ya que determinan la heterogeneidad espacial en la disponibilidad de agua (Mooney *et al.*, 1995).

## **1.2 Las selvas tropicales secas**

Cerca del 40% de la superficie tropical y subtropical de la tierra estuvo dominada por distintos tipos de bosques. De éstos, 42% correspondía a bosques secos, 33% a bosques húmedos y 25% a bosques lluviosos (Murphy y Lugo, 1986). El bosque seco, también conocido como tropical caducifolio (Rzedowski, 1978), cubría extensiones importantes de la India, Sudáfrica, Madagascar, Indonesia, Indochina, Australia, México, Bolivia, Brasil, Ecuador, Perú, Colombia, Costa Rica y Honduras (Gerhardt y Hytteborn, 1992; WWF, 1998). Indudablemente el área cubierta por este tipo de ecosistema era enorme, pero en realidad nunca se sabrá con exactitud su verdadera extensión original o potencial porque probablemente muchas sabanas y bosques arbustivos o espinosos son derivados del disturbio de bosques tropicales secos (Murphy y Lugo, 1986). Las estimaciones hechas para el caso particular de México sugieren que estas comunidades cubrían originalmente entre el 8 y el 14% de la superficie del país (Rzedowski, 1978; Trejo y Dirzo, 2000).

En México, la selva tropical seca ha sido designada por varios autores de diversas formas: selva baja decidua (Miranda, 1952), deciduous seasonal forest (Beard, 1955), selva baja caducifolia (Miranda y Hernández X., 1963; Flores *et al.*, 1971; Pennington y Sarukhán, 1998), bosque tropical caducifolio (Rzedowski, 1978), tropical

deciduous forest (Binford, 1989), drought deciduous lowland (and submontane) forest (Lorence y García, 1989) o bosque tropical bajo caducifolio (Puig, 1991).

CARACTERIZACIÓN EN MÉXICO. La selva tropical seca es un tipo de vegetación propia de climas cálidos, cuya principal característica es que la gran mayoría de las especies arbóreas y arbustivas pierden sus hojas en la época seca del año y la corta altura de sus componentes arbóreos (Rzedowski, 1978; Miranda y Hernández X., 1963; Pennington y Sarukhán, 1998). Este tipo de comunidad vegetal se desarrolla en México entre 0 y 1,900 metros de altitud; la temperatura media anual en las regiones donde se presenta varía de 20 a 29°C y la precipitación se restringe a una temporada cuya duración es de cuatro a siete meses; el tipo de clima más común en las regiones en las que se desarrolla es el Aw (según Koeppen), es decir, cálido subhúmedo (Rzedowski, 1978). La selva tropical seca está formada por árboles que tienen alturas que oscilan entre 5 y 15 m (Rzedowski, 1978), aunque en algunos sitios rebasan incluso los 20 m. El estrato arbustivo es muy variable y el herbáceo es muy reducido, apreciable después del inicio de la temporada lluviosa (Pennington y Sarukhán, 1998). Las trepadoras y las epífitas son escasas, aunque se les llega a encontrar en algunos sitios protegidos que conservan la humedad (Rzedowski, 1978).

En cuanto a su composición florística, sobresale la familia Leguminosae, tanto por la cantidad de especies presentes como por el número de individuos, así como la familia Burseraceae, debido a la gran diversidad de especies del género *Bursera*, como sucede en la Cuenca del Balsas, considerada el área de máxima concentración de especies de *Bursera* (Miranda, 1947; Rzedowski, 1978). En relación a la dominancia, lo común en

este tipo de vegetación es que esté compartida entre pocas especies de árboles (Durán *et al.*, en revisión; Rzedowski, 1978). En términos generales las selvas secas son más pequeñas en estatura y menos complejas florística y estructuralmente que las selvas tropicales húmedas (Murphy y Lugo, 1986).

DISTRIBUCIÓN EN MÉXICO. En el territorio mexicano las selvas tropicales secas tienen una amplia distribución. Se ha informado de su existencia en el sur de la península de Baja California (Arriaga y León, 1989), en Sonora desde la Sierra San Javier (Búrquez *et al.*, 1999) y en Chihuahua, Durango y Sinaloa, donde se distribuyen en las pendientes occidentales de la Sierra Madre Occidental; además, en Nayarit, Jalisco, Colima, pero sobre todo en la Cuenca del Balsas (Oaxaca, Guerrero y Michoacán) (Rzedowski, 1978). En Chiapas estas selvas se localizan en la Depresión Central, donde potencialmente ocuparon grandes extensiones (Reyes-García y Sousa, 1997) y en la Planicie Costera, donde han desaparecido casi por completo (Otero-Arnáiz *et al.*, 1999). Este tipo de vegetación se describe también para la Península de Yucatán, donde Miranda (1959) registró selva mediana decidua y selva baja decidua; otras regiones donde fueron reportadas estas selvas son la cuenca alta del Papaloapan en Oaxaca (Miranda, 1948) y en porciones variables de los estados de Veracruz, Hidalgo, Querétaro, Guanajuato, San Luis Potosí y Tamaulipas (Puig, 1991; Rzedowski, 1978).

LAS SELVAS TROPICALES SECAS EN OAXACA. Oaxaca ha sido reconocido como uno de los 11 estados que cuentan con una superficie considerable de selvas tropicales secas (5.84% de la superficie reportada con este tipo de vegetación para el país; Flores

y Gerez, 1994, con datos de SARH, 1992). Estimaciones recientes indican que estas selvas cubren aproximadamente el 20% de la superficie de esta entidad (L. Schibli, com. pers., datos tomados de imágenes de satélite landsat TM recientes), y que se distribuyen principalmente en las regiones del Istmo, la Costa, la Cañada y la Mixteca, además de algunos manchones aislados en las partes bajas en el sotavento de la Sierra Norte.

La mayoría de los estudios llevados a cabo en las selvas tropicales secas de Oaxaca ha tenido un fuerte sesgo hacia el análisis de la composición florística. Miranda (1948) describió varios tipos de bosques tropicales caducifolios, a los que dividió de acuerdo a la especie dominante, por ejemplo, los bosques bajos espinosos que alcanzan hasta 8 m de altura dominados por *Cercidium praecox*, o los quebrachales dominados por *Acacia unijuga* que llegan a medir hasta 15 m de alto. Miranda y Hernández X. (1963) reconocieron una selva baja caducifolia en algunas porciones de la planicie del Istmo, y de la cuenca alta del Papaloapan, con una altura menor de 15 m. Para las partes de baja altitud del Istmo de Tehuantepec, Rzedowski (1978) describió bosques de hasta 15 m de alto sobre las laderas de los cerros, constituidos por diversas especies. Más recientemente, Torres (1989) describió la selva baja caducifolia del Cerro Guiengola (Tehuantepec) con una altura que varía de 4 a 15 m, compuesta por *Acacia coulteri*, *Amphipterygium adstringens*, *Bucida macrostachya* y *Bursera excelsa*, entre otros elementos. Asimismo, Acosta (1992) describió un bosque tropical caducifolio en la cuenca alta del río Tehuantepec, distinguiendo tres asociaciones: *Bursera morelensis* - *Neobuxbaumia tetetzo*, *Bursera morelensis* - *Escontria chiotilla*, y *Bursera morelensis* - *B. schlechtendalii*, sin mencionar las alturas alcanzadas por cada una de ellas.

En fuerte contraste con los estudios florísticos, la investigación sobre la estructura de estas comunidades ha sido totalmente desatendida. Por ello, se tiene una mejor idea de la variabilidad florística de las selvas tropicales secas oaxaqueñas que de su estructura, y prácticamente no se sabe nada acerca de los factores ambientales que determinan su *variabilidad estructural*.

DETERIORO Y CONSERVACIÓN. Se considera que la selva tropical seca es uno de los ecosistemas en mayor peligro debido a que su distribución se ha reducido a una pequeña fracción de su área original (Janzen, 1986). Menos de 0.1% del bosque seco original está protegido por algún régimen de conservación en la costa pacífica de Mesoamérica (Maass, 1995). Murphy y Lugo (1995) reconocieron que en ese año sólo existían tres sitios que protegían la selva tropical seca de tierras bajas en Mesoamérica: el Parque Nacional Santa Rosa, el Refugio Nacional de Vida Silvestre Palo Verde, ambos en Costa Rica, y la Estación de Biología Chamela, en México. Casi al mismo tiempo, Flores y Gerez (1994) citaron que en México los bosques tropicales caducifolios estaban presentes en 23 áreas protegidas decretadas y en siete áreas propuestas para su protección; mientras que CONABIO (1998) encontró que sólo el 2.5% de la superficie protegida en el país corresponde a *bosque tropical caducifolio*.

Las selvas bajas de la vertiente del Pacífico cuentan con tan sólo tres áreas legalmente establecidas. La Estación de Biología Chamela, junto con la zona de Cuixmala, fue decretada recientemente como Reserva de la Biosfera, la cual comprende una superficie de 13,142 ha. A ésta debe agregarse la superficie del recién decretado Parque Nacional Huatulco, que cuenta con 6,529.3 ha de ecosistemas

terrestres en la costa de Oaxaca, además de las áreas que corresponden a este tipo de vegetación incluidas en la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán (Vázquez-G. *et al.*, 1995), que aunque pequeñas, son importantes. El resto de las selvas secas de esta región no están protegidas, por lo que han sido alteradas gravemente por la agricultura y la ganadería. En 1994 en la península de Baja California Sierra La Laguna fue decretada como Reserva de la Biosfera con una superficie de 112,437 ha, en donde la selva baja caducifolia es el tipo de vegetación mejor representado (INE-CONABIO, 1995).

Según Trejo y Dirzo (2000), a principios de la década de 1990 sólo 27% del área original cubierta por este tipo de vegetación en México se mantenía como selvas intactas. En Oaxaca estas selvas han desaparecido en grandes áreas. Según Flores y Gerez (1994), entre 1981 y 1992 se registró una reducción del 21% de su superficie. Las selvas tropicales secas de la costa pacífica oaxaqueña han sido profundamente perturbadas y eliminadas de vastas superficies, de modo que actualmente sólo quedan algunas áreas que no están conectadas entre sí, como son las porciones en las que se desarrolló esta investigación, conocidas como Zimatán y Chontal Baja, con poco más de 130,000 ha (García *et al.*, 1992; Salas *et al.*, 1996) y el área de La Tuza con 20,000 ha (García *et al.*, 1992).

### **1.3 Efectos de los factores ambientales sobre la estructura y composición de las selvas tropicales secas.**

La vegetación de la tierra es el resultado de un largo proceso de desarrollo bajo la influencia de factores ambientales que operaron en el pasado y continúan operando en el

presente (Walter, 1973). Los factores ambientales que influyen sobre la vegetación se pueden dividir en tres grupos principales: climáticos, edáficos y bióticos. Éstos nunca actúan independientemente, pero sí es común que actúen en distintos grados (Loveless, 1983).

La documentación de los efectos de los factores ambientales sobre la vegetación es muy amplia; sin embargo, en las regiones tropicales este enfoque ha estado fuertemente sesgado hacia las selvas tropicales lluviosas, especialmente hacia la determinación de los factores ambientales que afectan la presencia de ciertas especies, y en general la diversidad de las selvas tropicales (Gentry, 1982, 1988; Keith y Sanders, 1990; Martínez-Yrizar y Sarukhan, 1990; Wright, 1992; Mabberley, 1992; Clinebell *et al.*, 1995; Vázquez y Givnish, 1998; Sollins, 1998; Tobin *et al.*, 1999, entre muchos otros). En contraste, las selvas secas tropicales y subtropicales han sido muy poco estudiadas. Las investigaciones sobre la dinámica de poblaciones y ecosistemas, la composición taxonómica, la estructura, la biomasa, la productividad primaria y las tasas de intercambio de carbono rara vez se dirigen en estos ecosistemas, y lo mismo sucede con los esfuerzos de conservación (Mooney *et al.*, 1995; Gerhardt y Hytteborn, 1992; Murphy y Lugo, 1986).

A pesar de estas carencias, varias investigaciones han intentado determinar la influencia de los factores edáficos y de la humedad sobre algunos atributos de las selvas tropicales secas y las especies vegetales que las forman. A continuación se revisan algunos ejemplos.

Se ha señalado la importancia de la textura del suelo en la distribución de las selvas secas en el norte de la India, ya que se ha propuesto que las selvas secas

actuales son un mosaico de comunidades, conformadas a manera de parches no contiguos, originados principalmente por la heterogeneidad ambiental y el disturbio (Jha y Singh,1990). En una comparación entre caatingas amazónicas de dos diferentes estaturas y de dos diferentes localidades en Venezuela se encontró que la falta de nitrógeno parece determinar su densidad, área basal y formas de crecimiento, y que la profundidad de aereación determina su estatura (Coomes y Grubb, 1996). En la región de Transvaal en la República Sudafricana, se precisó que la variación topográfica y edáfica tienen un efecto directo en la estructura de la vegetación, ya que la textura del suelo, como el contenido de arcillas, y la roca madre influyen en la densidad del bosque (Witkowski y O'Connor,1996). En el centro de Brasil se encontró que la abundancia de especies leñosas está correlacionada con la apertura del dosel y con el gradiente suelo-topografía, los factores críticos más probables son la luz y el régimen de agua del suelo (Oliveira-Filho *et al.*, 1998), y en el norte de Kenia se encontró que la abundancia y distribución de las especies dominantes en un ecosistema seco tropical están relacionadas con factores ambientales que influyen sobre la disponibilidad de agua, como son la precipitación, la textura del suelo (porcentaje de arcillas) y el relieve (Patten y Ellis,1995).

Estudios muy importantes, aunque no limitados a las selvas secas, son el de Huston (1980), quien analizó 46 sitios de diversos tipos de vegetación en Costa Rica y encontró una correlación negativa entre la disponibilidad de nutrientes en el suelo y la riqueza de especies de árboles; el de Gentry (1982), quien determinó que la precipitación está fuertemente correlacionada con la diversidad y la organización de comunidades neotropicales de plantas; y el de Clinebell *et al.* (1995), en el que

analizaron la riqueza de especies en 69 muestras de bosques neotropicales y concluyeron que la diversidad está correlacionada fuerte y de manera positiva con la lluvia, fuerte y negativamente con la estacionalidad de las lluvias y negativamente con la fertilidad del suelo. En México se realizó recientemente un análisis de la distribución y de las condiciones físicas en las que se establecen las selvas bajas de manera general, así como de la variación de su estructura y diversidad florística (Trejo, 1998).

La propuesta para el desarrollo de esta investigación surge de observaciones llevadas a cabo durante algunos años de trabajo en el área de estudio, —que se trata de una de las últimas grandes áreas conservadas en la costa de Oaxaca—, y plantea específicamente las siguientes preguntas: ¿Existen diferencias en la altura de las selvas de distintas localidades en el este de la costa de Oaxaca? ¿La altura de la vegetación (de menor a mayor altura) difiere entre distintas localidades ubicadas a lo largo de un *gradiente de este-oeste*? ¿*Cuál o cuáles factores ambientales están condicionando su altura*? ¿Las selvas más altas cuentan con las especies con las mayores alturas?

Con el fin de intentar responder estas preguntas se planteó como objetivo general determinar las posibles relaciones que se establecen entre la variación de la altura de las selvas tropicales secas localizadas en la porción oriental de la costa de Oaxaca y los factores ambientales. Este objetivo general se desglosó en los siguientes objetivos particulares: (1) describir la estructura y la variabilidad estructural de las selvas tropicales secas localizadas en la porción este de la costa de Oaxaca, así como las características ambientales en las que se desarrollan; (2) definir el conjunto de datos de altura que representen de la altura del dosel de la selva; y (3) analizar las relaciones entre la altura de estas selvas con respecto a las características edáficas, de altitud,

exposición y pendiente de los sitios en los que se desarrollan. Los datos disponibles de precipitación y temperatura serán recabados en las fuentes correspondientes, y los edafológicos serán generados como parte del estudio.

## **2. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO**

### **2.1 Localización**

El estudio se llevó a cabo en la parte oriental de la porción del estado de Oaxaca conocida como la región Costa (INEGI-Gob. del Edo. de Oaxaca, 1991), aunque se incluyó una pequeña fracción costera de la región Istmo. El área analizada cuenta con una superficie aproximada de 150,000 ha, establecida en los municipios de San Pedro Huamelula, Santiago Astata, San Miguel del Puerto, Salina Cruz y Santo Domingo Tehuantepec (Lámina 1). Sus límites al oeste y al este son el río Cuajinicuil y el río Tenango, respectivamente. Las altitudes varían desde 0 hasta 1,050 metros sobre el nivel del mar.

### **2.2 Geología**

El área se ubica en la Provincia Morfotectónica de la Sierra Madre del Sur. Los terrenos de 0 a 200 m de elevación se asignan a la Subprovincia de la Planicie Costera del Pacífico, mientras que por arriba de la cota de 200 m corresponden a las Subprovincia de las Tierras Altas de Oaxaca y Puebla, específicamente a la zona de las Cuestas del Pacífico (Ferrusquía-Villafranca, 1998).

El sustrato del área presenta una gran variedad de rocas, tanto por su origen como por su edad. Entre ellas predominan las rocas metasedimentarias y un complejo metamórfico, ambas de edad paleozoica, en la porción este del área. Las rocas metasedimentarias constituyen una secuencia arcillo-areno-calcárea, afectada por metamorfismo de tipo regional de bajo grado. El complejo metamórfico es una unidad

# TESIS CON FALLA DE ORIGEN

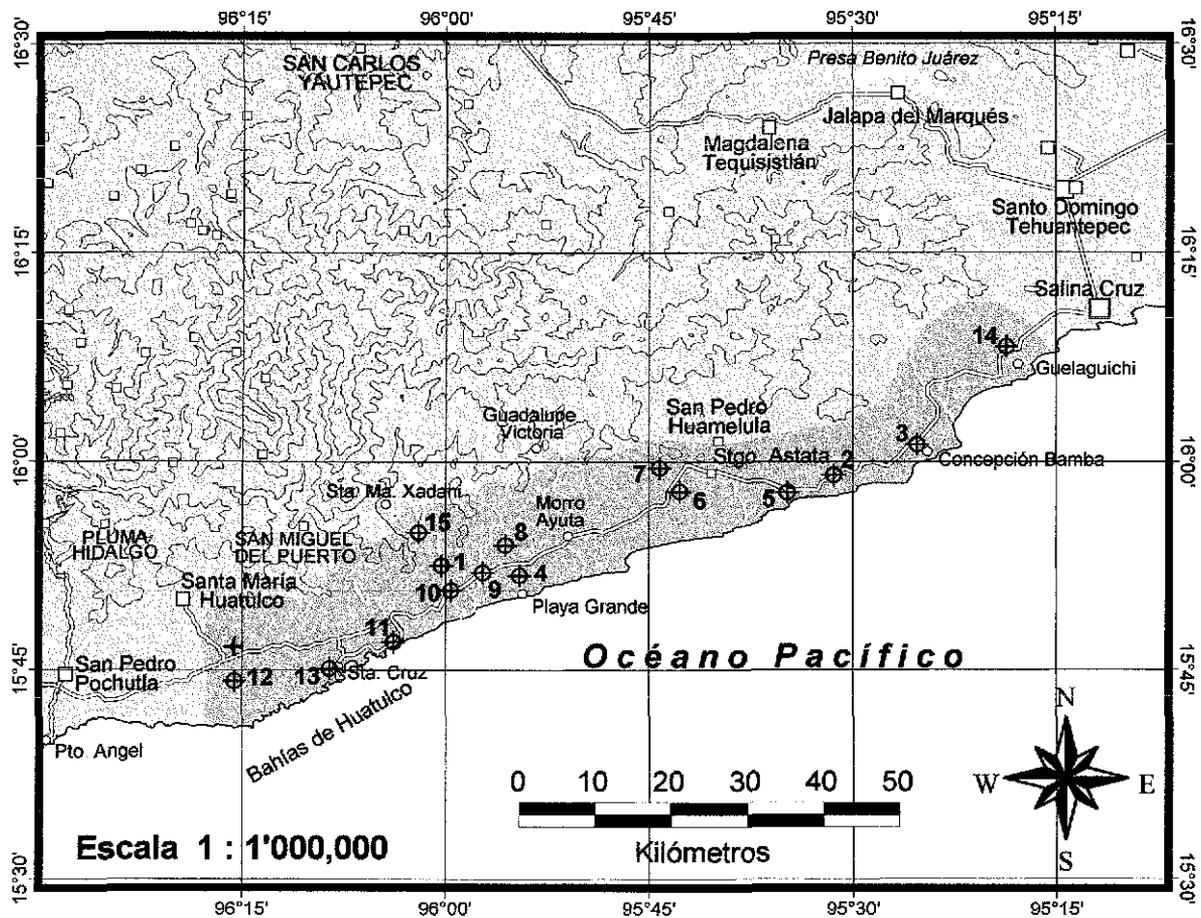
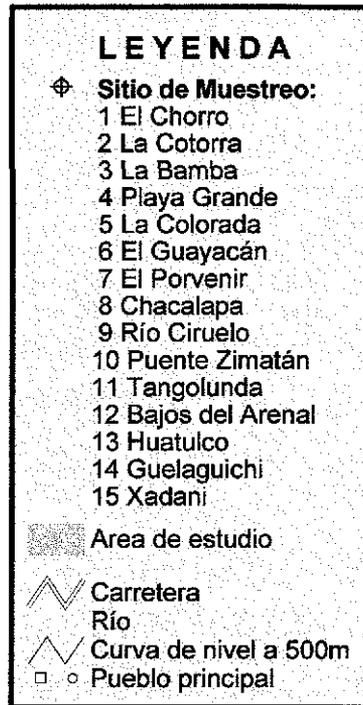
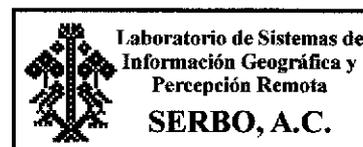


Lámina 1. Mapa de ubicación de los sitios de muestreo





litológica constituida por rocas metamórficas asociadas a intrusiones graníticas y pórfidos dioríticos alterados por hidrotermalismo. En las cercanías de Huamelula y Astatá hay una pequeña franja de calizas del Cretácico Inferior de origen marino, con facies de plataforma de aguas someras. En manchones dispersos se encuentran afloramientos de gneises del Precámbrico, los cuales presentan una textura granoblástica y gneílica, cuyo origen es probablemente una roca granítica. La región cuenta además con varios afloramientos de granito de edad cretácica, que es un tipo de roca ígnea intrusiva constituida por cuarzo, feldespato potásico, plagioclasas, biotita y óxidos de hierro. Hacia la porción occidental del área existen gneises de edad jurásica, los cuales están asociados a esquisto, granulita, granodiorita gneílica y metagranito, formando parte de la franja metamórfica del Complejo Xolapa. Finalmente, también en la parte occidental se encuentra una asociación no diferenciable de granito y granodioritas del Jurásico-Cretácico. En las orillas de los ríos y planicies se han depositado suelos residuales del Cuaternario y hacia la línea de costa, suelos de origen litoral (INEGI, 1984a, 1988a).

### **2.3 Edafología**

De manera general, los suelos predominantes son feozems háplicos hacia el este y cambisoles crómicos hacia las porciones media y oeste; estos dos tipos de suelo cubren la mayor parte del área de estudio. Además, esparcidos a lo largo de la zona se pueden encontrar regosoles eútricos (INEGI, 1988b, 1989).

Los feozems son suelos de colores oscuros con un horizonte A móllico (la Tabla 1 contiene descripciones de los horizontes mencionados en esta caracterización). El

**Tabla 1.** Características de los horizontes que se mencionan en la descripción de los suelos presentes en el área de estudio. Tomado de FAO-UNESCO (1989).

Horizonte	Características
A móllico	Es un horizonte que debido a la estructura del suelo, puede ser macizo y duro, o muy duro cuando seca. La pureza del color es por lo menos una unidad más oscura que la del horizonte C. El grado de saturación de bases es igual o superior al 50%. El contenido de carbono orgánico es mínimo (0.6%) en todo el espesor del suelo mezclado. Su espesor es generalmente de 10 cm.
A ócrico	Tiene un color demasiado claro, una intensidad de color muy alta y poco carbono orgánico
A úmbrico	Tiene un grado de saturación de bases < 50%; todas las demás propiedades son parecidas a las del A móllico.
B árgico	Es un horizonte subsuperficial que tiene un contenido en arcilla netamente mayor que el horizonte situado encima. Debe presentar textura-franco arenosa o más fina.
B cámbico	Es un horizonte de alteración, no presenta colores oscuros. Su textura debe ser franco-arenosa o más fina, contar con al menos 15 cm de espesor y su estructura debe ser moderadamente desarrollada

feozem háplico carece de un horizonte B árgico. Los cambisoles son suelos que tienen un horizonte B cámbico y ningún otro horizonte de diagnóstico más que un horizonte A ócrico o úmbrico, o un horizonte A móllico situado inmediatamente encima de un horizonte B cámbico. El cambisol crómico cuenta con un horizonte B cámbico de color pardo fuerte a rojo, sin propiedades ferrálicas. Los regosoles son suelos procedentes de materiales no consolidados, excepto aquéllos de textura gruesa o con propiedades flúvicas, que no tienen otros horizontes de diagnóstico más que un horizonte A ócrico o

úmbrico. El regosol eútrico tiene un grado de saturación de bases (por  $\text{NH}_4\text{OAc}$ ) del 50% o más, por lo menos entre 20 y 50 cm de profundidad a partir de la superficie (FAO-UNESCO, 1989).

## **2.4 Hidrología**

Son tres los ríos más importantes en la zona por llevar agua todo el año: Copalita, Zimatán y Ayuta. Tienen cierta importancia los ríos Chacalapa, Huamelula y Tenango, aun cuando son caracterizados por corrientes intermitentes. Todos estos ríos desembocan en el Pacífico. En época de lluvias se convierten en corrientes torrenciales, ya que captan escurrimientos provenientes de la Sierra Sur. El Copalita es el río que recorre mayor distancia; su cuenca ha sido profundamente alterada, lo cual es muy evidente durante la época de lluvias, cuando el agua que lleva es de color café intenso, característica que no se observa en el resto de los ríos de esta área.

Debido a que el área colinda con el mar, cuenta con lagunas costeras de agua salobre entre las que destacan Mazcalco, Garrapatero, El Rosario y La Colorada. En las tres últimas se extrae sal.

## **2.5 Clima**

De acuerdo a la cartografía disponible (INEGI, 1980; CETENAL-Inst. de Geog., 1970) en el área de estudio se presentan dos tipos climáticos, uno que domina las partes bajas, considerando la planicie costera y los lomeríos, y el otro que se presenta en las estribaciones de la Sierra Sur. El primer tipo climático es cálido subhúmedo, con lluvias en verano, el cual corresponde al más seco de los cálidos subhúmedos. La lluvia

invernal es < 5% de la precipitación anual; además, es isotermal (con una oscilación térmica < 5°C), y tiene una marcha de temperatura tipo Ganges, ya que el mes más caliente del año se presenta antes de junio. Su fórmula climática es  $Aw'_0(w)ig$  (según Köppen modificado por García). El clima hacia mayores altitudes es también de tipo cálido, intermedio en cuanto al grado de humedad, con lluvias en verano, lluvia invernal < 5% de la anual, isotermal y marcha de temperatura tipo Ganges; su fórmula climática es  $Aw_1(w)ig$ . En toda el área se presenta la canícula, es decir, una pequeña temporada menos lluviosa dentro de la estación de lluvias, llamada también sequía de medio verano.

## 2.6 Vegetación y uso del suelo

En el área predominan las selvas tropicales secas, (selva baja y mediana caducifolias), cuyas alturas varían de 8 a más de 20 m, compuestas por especies como *Albizia occidentalis*, *Amphipterygium adstringens*, *Bucida macrostachya*, *Bursera excelsa*, *B. graveolens*, *B. heterestes*, *B. simaruba*, *Cochlospermum vitifolium*, *Comocladia engleriana*, *Cordia elaeagnoides*, *Guaiacum coulteri*, *Jacaratia mexicana*, *Lonchocarpus constrictus*, *L. emarginatus*, *Morisonia americana*, *Tabebuia chrysantha* y *Pterocarpus acapulcensis*, entre otras. En las vegas de los ríos existen bosques tropicales subcaducifolios con *Andira inermis*, *Astianthus viminalis*, *Astronium graveolens*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Inga vera*, *I. paterno*, *Pithecellobium dulce*, *P. lanceolatum*, *Swietenia humilis*, *Thouinidium decandrum*, etc. Hacia la porción norte, en sitios cercanos a las serranías, se desarrollan selvas tropicales subperennifolias con *Brosimum alicastrum*, *Castilla elastica*, *Cupania dentata*, *Hura polyandra*, *Hymenaea*

*courbaril*, *Poulsenia armata*, etc.; en esas áreas el cultivo del café es una de las principales actividades para la economía regional (García *et al.*, 1992). Sobre la línea costera se presentan pequeñas áreas de manglar, principalmente en los alrededores de lagunas salobres, con *Rhizophora mangle*, *Avicennia germinans*, *Conocarpus erecta* y *Laguncularia racemosa*, así como vegetación de dunas costeras y selva espinosa. El principal uso que se le da a la selva es la ganadería extensiva, que consiste básicamente en dejar libre al ganado a pastar entre la selva, sin desmontar el área. Otra actividad importante que se desarrolla principalmente en las cercanías de poblados y orillas de caminos es la extracción de madera para construcción de casas y para leña.

Las áreas agrícolas se localizan principalmente en las vegas de los ríos y terrenos planos, donde se cultivan principalmente papaya, limón y plátano. La agricultura de temporal de maíz y frijol ha desplazado cientos de hectáreas de selvas en diversos lugares de la región. Este proceso se ha agudizado en los últimos años con los programas de incentivos para el desarrollo rural.

Desde 1997, la Sociedad para el Estudio de los Recursos Bióticos de Oaxaca, Asociación Civil (SERBO, A.C.) ha explorado intensamente esta región, que es una de las zonas de selva tropical secas mejor conservadas en la costa de Oaxaca. A la fecha, se han recolectado más de 15,000 números, entre los cuales 24 especies son nuevas para la ciencia, colocando al área entre las mejor colectadas de la costa del Pacífico (M. Sousa, com. pers.). Fue a través de este trabajo de exploración botánica que se hicieron las observaciones sobre la gran variación en la altura de las selvas, las cuales condujeron al planteamiento de la pregunta de cuál puede ser la causa de esta variación, y si ésta puede ser resultado de la heterogeneidad ambiental de la región.

### 3. MÉTODOS

#### 3.1 Ubicación de los sitios de muestreo

Con el fin de delimitar unidades que permitieran establecer los sitios de muestreo de manera tal que se incluyeran las máximas diferencias ambientales existentes, se analizó la información cartográfica disponible tanto edafológica, como topográfica, de uso de suelo y vegetación, climática y geológica. La información edafológica resultó ser poco útil para este fin, ya que ésta es muy detallada en las cercanías de pueblos y orillas de caminos, pero mucho más imprecisa hacia puntos lejanos. La información geológica fue mucho más consistente, por lo que se decidió trabajar con la cartografía geológica, además con la de uso de suelo y vegetación, la de efectos climáticos regionales y la topográfica, todas a escala 1:250,000. Con base en esta cartografía y mediante sobreposición, se definieron cinco unidades homogéneas que representan las diferentes combinaciones entre la vegetación y la geología. Esta definición se apoyó en fotografías aéreas para la ubicación de las áreas con cobertura de vegetación, y en recorridos de campo.

Tomando como referencia estas unidades, se ubicaron 15 sitios de muestreo (tres sitios por cada unidad homogénea, manteniendo una distancia entre sitios de por lo menos 3 km para minimizar la autocorrelación espacial). La selección consideró también los caminos existentes, ya que el acceso a las distintas áreas depende de ellos. Entre los dos sitios extremos, es decir, el que se localizó en el extremo este y el que se ubicó en el extremo oeste, hay una distancia de 110 km en línea recta. El sitio más cercano al mar (Tangolunda) se encuentra a menos de 1 km en línea recta de la línea de costa,

mientras que el más lejano (Xadani) se localiza a 12 km del mar (ver Lámina 1). Las altitudes de los 15 sitios variaron entre 10 y 200 m s.n.m (Tabla 2).

Los sitios quedaron ubicados principalmente sobre lomeríos de pendiente moderada, aunque en La Colorada (sitio 5) y Puente Zimatán (10) la pendiente fue de 30°. La exposición se intentó mantener lo más fija posible, pero esto no fue posible debido a que los sitios eran laderas muy irregulares.

### **3.2 Trabajo de campo**

**REGISTRO DE VARIABLES AMBIENTALES.** Para cada sitio se registró la altitud con un altímetro Thommen (intervalo 0 - 6000 m) graduado cada 10 m. La pendiente se midió en grados con clisímetro y la exposición se tomó con brújula. Además, la ubicación precisa se determinó con ayuda de un receptor del sistema global de posicionamiento geográfico (GPS) marca Garmin modelo 12 CX (Tabla 2).

**OBTENCIÓN DE DATOS DE VEGETACIÓN.** La toma de datos de vegetación se hizo utilizando el método de muestreo propuesto por Gentry (1982), que consiste en cubrir un área de 0.1 ha (1000 m<sup>2</sup>) dividida en 10 líneas de 50 x 2 m. Éstas fueron colocadas con una dirección paralela a la pendiente, es decir, de la parte alta de la ladera hacia abajo o viceversa. Entre las líneas de cada sitio se mantuvo una distancia variable de 18 a 25 m, la cual se determinó al azar por medio de una tabla de números aleatorios. De esta manera se introdujo un factor de aleatoriedad al muestreo. Para ubicar la primer línea se hacía un recorrido a través de toda el área seleccionada, considerando la extensión, la pendiente, los caminos cuando los había, los arroyos y terrenos vecinos

**Tabla 2.** Características ambientales de los 15 sitios de muestreo de la selva seca estacional de la Costa de Oaxaca.

En negritas se indican los valores más altos. Datos tomados en campo y de información cartográfica. Gn = gneis; Mt = metasedimentaria; Gr = granito; Cm = complejo metamórfico; GrGd = granito - granodiorita.

SITIO	NOMBRE	UBICACIÓN		ALTITUD (m snm)	EXPOSICIÓN (°)	PENDIENTE (°)	TIPO DE ROCA	PROFUNDIDAD DEL SUELO (cm)
		Latitud	Longitud					
1	El Chorro	15° 52' 31"	96° 00' 17"	140	45 (SW)	21	Gn	<b>85</b>
2	La Cotorra	15° 59' 03"	95° 31' 25"	90	112 (NW)	13	Mt	51
3	La Bamba	16° 01' 16"	95° 25' 14"	140	150 (NW)	20	Gr	49
4	Playa Grande	15° 51' 49"	95° 54' 31"	150	70 (SW)	10	Cm	<b>96</b>
5	La Colorada	15° 57' 48"	95° 34' 49"	20	305 (SE)	<b>30</b>	Mt	47
6	El Guayacán	15° 57' 53"	95° 42' 44"	110	40 (SW)	24	Mt	30
7	El Porvenir	15° 59' 34"	95° 44' 12"	<b>200</b>	160 (NW)	16	Gn	52
8	Chacalapa	15° 54' 00"	95° 55' 33"	190	275 (E)	20	Cm	42
9	Río Ciruelo	15° 52' 01"	95° 57' 14"	70	95 (W)	18	Cm	61
10	Puente Zimatán	15° 50' 44"	95° 59' 34"	90	120 (NW)	<b>30</b>	Gn	45
11	Tangolunda	15° 47' 01"	96° 03' 48"	30	60 (SW)	24	GrGd	79
12	Bajos del Arenal	15° 44' 12"	96° 15' 31"	50	250 (NE)	22	GrGd	43
13	Huatulco	15° 45' 06"	96° 08' 30"	10	190 (N)	24	GrGd	49
14	Guelaguichi	16° 08' 17"	95° 18' 38"	50	250 (NE)	20	Gr	31
15	Xadani	15° 54' 54"	96° 01' 58"	<b>200</b>	350 (S)	20	Gr	35

perturbados, y se decidía dónde se ubicaría esta primera línea. En los sitios de muestreo se incluyeron todos los árboles, arbustos y lianas enraizados dentro de los transectos con diámetro a la altura del pecho (DAP)  $\geq 2.5$  cm. Cuando el individuo a medir se encontraba sobre la línea, se incluía siempre y cuando el centro de la base de su tronco quedara dentro del área. Cuando una liana entraba más de una vez en una línea, se medía una sola vez. Para todos los individuos se obtuvieron los siguientes datos: (1) Altura de la primera rama principal: Se midió la distancia vertical entre la base del tronco y la primera rama importante. Cuando el árbol o arbusto presentaba múltiples tallos desde la base, se tomaba la distancia como cero y se contaba el número de tallos. (2) Diámetro a la altura del pecho (DAP): Se midió con una cinta diamétrica graduada en centímetros de diámetro, para los árboles y arbustos a 1.3 m desde la base del tronco, y para las lianas en la parte más gruesa. En caso de que el árbol o arbusto se ramificara por debajo de 1.3 m, se midieron todas los ejes con DAP  $\geq 2.5$  cm. En el caso de las lianas, cuando éstas se ramificaban desde la base, se medían todas sus ramas con DAP  $\geq 2.5$  cm. (3) Altura total: Se midió la altura total de los árboles y arbustos (tronco más copa) con un estadal telescópico de 9.5 m. Para el caso de los árboles mayores que esta altura, se hizo una estimación visual colocando el estadal en la base del árbol para tomarlo como referencia. (4) Altura real: En caso de que el árbol estuviera inclinado, se medía la distancia vertical entre el suelo y la punta de la copa. (5) Identidad taxonómica: durante el censo cada especie fue asignada a una morfoespecie, de la que se hizo una colecta botánica de respaldo.

Considerando que con este tipo de muestreo no es posible representar la flora del lugar, se colectaron plantas fuera de los transectos, en tres visitas a los sitios posteriores

al muestreo, con el fin de completar su caracterización florística. Las muestras botánicas fueron herborizadas y determinadas con apoyo de especialistas. El primer juego de especímenes está depositado en el Herbario Nacional (MEXU) y duplicados de la mayoría de los números de colecta se depositaron en los herbarios OAX y ENCB.

**OBTENCIÓN DE DATOS DE SUELOS.** Se hizo la descripción de 15 perfiles de suelo, uno para cada sitio de muestreo, ubicados de manera aproximada en el centro de cada sitio, entre la quinta y la sexta línea. De cada horizonte reconocido en el campo se colectaron muestras de aproximadamente 1 kg de suelo. En el laboratorio se hicieron los siguientes análisis: el pH se midió con potenciómetro de vidrio en agua destilada y en cloruro de potasio; la textura se obtuvo mediante el método de Bouyoucos; la densidad aparente se determinó a través de la relación peso del suelo/volumen; la capacidad de intercambio catiónico se obtuvo mediante el método del versenato EDTA; el contenido de materia orgánica se determinó a través del método de Walkley y Black; y las concentraciones de calcio y de magnesio intercambiables se obtuvieron por el método del versenato EDTA; el sodio y el potasio intercambiables se determinaron por flamometría; el fósforo se determinó por el método de Bray I y el nitrógeno total se obtuvo por el método de Kjeldahl (Page *et al.*, 1982; Klute, 1986).

**OBTENCIÓN DE DATOS CLIMÁTICOS.** Se recabó en la Comisión Nacional del Agua (CNA) y en el Servicio Meteorológico Nacional la información climática de las cinco estaciones meteorológicas ubicadas en el área de estudio.

### 3.3 Análisis de datos

Los datos fueron capturados en una base digital utilizando Corel Paradox para Windows, V. 8.0 (Corel Corporation, 1997) y organizados en matrices de número de individuos por especie, datos binarios de presencia-ausencia, formas de crecimiento, altura, DAP y área basal por cada muestra de 1000 m<sup>2</sup>. La misma base de datos se utilizó para analizar la información florística y estructural. Para determinar las agrupaciones entre sitios se llevaron a cabo análisis de clasificación aglomerativa jerárquica, utilizando el método UPGMA (Unweighted Pair-Group Average). Como medida de disimilitud entre pares de muestras se empleó la distancia euclidiana con los datos de densidad y el inverso del índice de Jaccard con los datos de presencia-ausencia (Matteucci y Colma, 1982). Este análisis se llevó a cabo con la finalidad de determinar si los grupos resultantes se formaban con sitios de similares alturas, es decir, si los sitios con los doseles más altos se integraban en un grupo y los sitios de menor estatura formaban otras agrupaciones.

Debido a que la pregunta central de este estudio está relacionada con la altura de la vegetación, y dado que no existe una manera única para medir o representar la altura de una comunidad vegetal formada por una multitud de plantas de diferentes tamaños, se decidió diferenciar tres conjuntos de plantas para el cálculo de variables de altura del dosel en las selvas estudiadas. Éstos fueron: (1) el comprendido por el total de individuos (denominado TOTAL de aquí en adelante) que aparecieron en el muestreo de cada sitio; (2) el conjunto formado por un número equivalente al 10% de los árboles más altos en cada sitio (de aquí en adelante, 10%SUP); y (3) un conjunto más integrado por los 10 árboles más altos de cada sitio (de aquí en adelante, 10SUP). Para cada uno de

estos conjuntos se determinó: (1) la altura máxima; (2) la altura promedio, y (3) la altura mediana. Obviamente, la altura máxima en un cierto sitio es igual para los tres conjuntos mencionados, y por ello en el análisis se maneja solamente como una variable de altura para el conjunto TOTAL.

Se hicieron análisis paramétricos de correlación (Zar, 1999) para evaluar las relaciones entre las variables de altura de los diferentes conjuntos de plantas, así como entre estas variables y otras de tipo estructural, de formas de crecimiento y de diversidad. Se obtuvieron los índices de diversidad de Shannon-Wiener  $\log_2$ , de Simpson y de Berger-Parker, para tratar de determinar si los sitios más altos son también los sitios más diversos y viceversa

Las formas de crecimiento utilizadas en los análisis de correlación fueron los cactos y lianas, empleadas en este caso como indicadores indirectos de la humedad presente en los sitios de muestreo, suponiendo que el incremento en el número de cactos es una indicación de una reducción de humedad y la presencia de un mayor número de lianas puede evidenciar un incremento de humedad (Trejo, 1998a; Medina, 1995). Los análisis de correlación se hicieron tanto a nivel de la comunidad completa como para grupos de formas de crecimiento y a nivel de especies individuales; para esto último se seleccionaron las 10 especies más abundantes en todo el muestreo. En algunos casos se buscaron relaciones entre las variables de altura y otro tipo de variables estructurales (DAP y densidad), para lo cual se realizaron análisis de correlación (Zar, 1999). Para determinar la relación entre la altura de las selvas y la longitud geográfica se llevaron a cabo análisis de regresión lineal simple, para los cuales se utilizaron los conjuntos 10%SUP y TOTAL. De los datos climáticos recabados se

analizaron y graficaron los correspondientes a la precipitación y la temperatura de cada estación meteorológica.

Finalmente, para examinar la relación entre la altura y los factores ambientales, se llevó a cabo un análisis de regresión por pasos por eliminación de variables (backward stepwise; Zar, 1999). Al intentar utilizar en este análisis todas las variables ambientales registradas, la matriz de datos resultó estar condicionada por el número limitado de grados de libertad. Por ello fue necesario reducir el número de variables (27), ya que éste era superior al número de sitios de muestreo (15). Esta reducción se logró por medio de la aplicación de un análisis de componentes principales que se llevó a cabo con las variables edáficas, ya que se contaba en total con 24 variables que correspondían a los dos primeros horizontes de cada perfil. Previamente al análisis de componentes principales, se determinó el grado de redundancia en el conjunto de datos edáficos, a través de un análisis de correlación con las 24 variables edáficas. Las variables que no resultaron estar significativamente relacionadas entre ellas fueron utilizadas en el análisis de componentes principales. Las variables edáficas resultantes en este último análisis, junto con la altitud y la profundidad total del suelo, fueron empleadas en el análisis de regresión por pasos.

Se utilizó el programa de computación STATISTICA for Windows, V. 5.1 (StatSoft, Inc., 1997) en todos estos análisis.

## **4. RESULTADOS**

En este capítulo se presenta primeramente una descripción de las variables edáficas y climáticas que definen la región de estudio. En segundo término, se describen las características florísticas y de diversidad de las comunidades estudiadas. A continuación se aborda la caracterización estructural de las mismas comunidades, presentando de manera específica los resultados obtenidos para la densidad, el área basal y el análisis de la clasificación de los 15 sitios. En la siguiente sección se describe la estructura vertical de la vegetación, con los resultados de las diferentes variables de altura para los 15 sitios. Posteriormente se presenta el análisis de la relación entre la altura y el resto de las variables estructurales y de diversidad, para finalizar con los resultados relativos al planteamiento central de este trabajo, es decir, el examen de la relación entre la altura de la vegetación y las variables ambientales.

### **4.1 Caracterización ambiental de los sitios de muestreo**

CARACTERIZACIÓN EDÁFICA. La Tabla 3 muestra los resultados de los análisis físico-químicos de laboratorio de los suelos recolectados en los perfiles ubicados en los sitios de estudio. Los suelos de la mayoría de los sitios de estudio fueron someros, excepto en El Chorro (Sitio 1), Playa Grande (S4) y Tangolunda (S11), donde fueron más profundos, aunque aun allí no rebasaron una profundidad de 1 m. En general sólo fue posible diferenciar dos horizontes, excepto en El Chorro (S1), donde se identificaron cuatro horizontes, y en Tangolunda (S11), donde se

**Tabla 3.** Características edáficas determinadas en el laboratorio para los dos primeros horizontes (marcados con las letras a y b) de los perfiles del suelo de los 15 sitios de muestreo de la selva seca estacional de la Costa de Oaxaca. Prof.= Profundidad; Dens. Apar.= Densidad Aparente; M.O.= Materia Orgánica; CICT= Capacidad total de intercambio catiónico.

Sitio	Perfil	Prof. (cm)	Dens. Apar. (mg m <sup>-3</sup> )	M.O. (%)	N (%)	C (%)	P (ppm)	pH	Arcillas (%)	Ca <sup>2+</sup> (cmol l <sup>-1</sup> )	Mg <sup>2+</sup> (cmol l <sup>-1</sup> )	Na <sup>+</sup> (cmol l <sup>-1</sup> )	K <sup>+</sup> (cmol l <sup>-1</sup> )	CICT (cmol kg <sup>-1</sup> )
1 El Chorro**	P01a	10	1.17	2.82	0.147	1.636	29.41	6.7	8.4	6.8	2.3	0.13	1.65	13.2
	P01b	24	1.34	0.99	0.042	0.573	5.12	6.6	12.4	1.3	3.7	0.15	0.63	5.4
2 La Cotorra	P02a	4	0.99	5.35	0.217	3.106	29.52	6.3	16.4	18.1	0.7	0.20	1.65	44.3
	P02b	20	1.08	1.97	0.076	1.145	22.95	6.6	16.4	15.1	3.1	0.20	0.72	19.5
3 La Bamba	P03a	9	1.15	4.09	0.147	2.371	21.39	6.6	2.4	17.3	0.8	0.28	0.30	12.8
	P03b	31	1.25	0.85	0.049	0.491	21.39	6.7	6.0	11.8	3.0	0.17	1.22	11.1
4 Playa Grande	P04a	15	1.40	1.34	0.091	0.777	27.63	7.2	2.0	6.7	0.2	0.15	0.52	10.9
	P04b	38	1.51	0.54	0.063	0.315	8.36	7.2	6.0	6.6	3.0	0.13	0.91	4.8
5 La Colorada	P05a	5	1.11	5.39	0.287	3.125	14.82	6.2	7.6	7.3	2.6	0.17	0.72	13.6
	P05b	47	1.35	1.07	0.063	0.621	3.56	5.8	5.6	3.1	4.9	0.15	0.68	7.3
6 El Guayacán	P06a	10	1.20	4.39	0.189	2.548	146.83	7.3	2.0	2.8	1.3	0.15	0.77	20.8
	P06b	30	1.35	2.33	0.147	1.351	199.85	7.2	6.0	1.6	7.1	0.24	0.50	16.9
7 El Porvenir	P07a	30	1.32	1.93	0.133	1.121	5.57	6.8	11.6	4.4	4.8	0.35	0.38	10.6
	P07b	52	1.27	0.14	0.021	0.083	2.12	6.4	14.0	3.5	5.3	0.24	0.18	7.7
8 Chacalapa	P08a	20	1.23	2.97	0.133	1.721	40.55	6.6	7.6	4.4	1.8	0.09	0.72	16.0
	P08b	42	1.32	0.60	0.063	0.350	13.15	6.8	11.6	12.6	1.9	0.15	1.37	11.8
9 Río Ciruelo	P09a	6	1.32	4.19	0.133	2.433	41.22	7.0	4.0	14.3	10.2	0.35	1.42	12.8
	P09b	43	1.47	0.61	0.035	0.352	32.86	6.9	6.0	10.9	13.2	0.50	0.46	5.3
10 Puente Zimatán	P10a	20	1.34	1.07	0.091	0.621	11.15	6.2	10.0	5.0	4.2	0.15	0.38	16.5
	P10b	45	1.39	0.47	0.035	0.275	13.53	6.3	8.0	2.4	3.1	0.15	0.38	6.8
11 Tangelunda*	P11a	21	1.42	3.53	0.090	2.049	30.57	6.7	0.0	6.6	2.5	0.15	0.59	33.1
	P11b	50	1.49	0.47	0.049	0.275	11.46	6.8	4.0	3.5	2.3	0.15	0.38	27.4
12 Bajos del Arenal	P12a	6	1.22	3.75	0.119	2.173	95.37	6.6	3.6	10.9	5.4	0.15	0.83	9.7
	P12b	28	1.34	0.80	0.049	0.466	125.30	6.5	7.2	8.2	1.1	0.13	0.30	6.3

Tabla 3. Continúa

Sitio	Perfil	Prof (cm)	Dens. Apar. (mg m <sup>-3</sup> )	M.O. (%)	N (%)	C (%)	P (ppm)	pH	Arcillas (%)	Ca <sup>2+</sup> (cmol l <sup>-1</sup> )	Mg <sup>2+</sup> (cmol l <sup>-1</sup> )	Na <sup>+</sup> (cmol l <sup>-1</sup> )	K <sup>+</sup> (cmol l <sup>-1</sup> )	CICT (cmol kg <sup>-1</sup> )
13 Huatulco	P13a	27	1.22	2.10	0.105	1.218	18.79	6.5	11.6	6.4	1	0.15	0.83	14.2
	P13b	49	1.23	0.61	0.091	0.353	22.29	6.4	15.6	13.3	6.7	0.15	1.11	14.4
14 Guelaguichi	P14a	10	1.01	1.20	0.07	0.698	19.90	5.9	9.2	9.2	5	0.13	1.59	11.1
	P14b	31	1.35	0.74	0.21	0.429	5.25	5.9	9.2	5.3	0.7	0.09	0.63	6.2
15 Xadani	P15a	10	1.23	4.13	0.021	2.395	125.78	6.8	3.2	8.2	3	0.09	0.83	13.9
	P15b	35	1.35	1.47	0.070	0.852	108.74	6.7	3.2	7.0	1.1	0.13	0.72	9.9

\* En este sitio se distinguieron tres horizontes

\*\* En este sitio se distinguieron cuatro horizontes

distinguieron tres. Estos resultados indican en general que se trata de suelos jóvenes, poco desarrollados. La textura varió de arenosa a migajón-arcillo-arenosa, predominando en todos las arenas, por lo que estos suelos tienen un rápido drenaje y una baja retención de humedad, además de que tienden a erosionarse con facilidad cuando están desprovistos de vegetación. La materia orgánica varió desde niveles muy bajos (< 1%) hasta moderadamente ricos (a veces > 5%), sobre todo en el horizonte A, en La Cotorra (S2), El Guayacán (S6) y Tangolunda (S11). El pH varió de ligeramente ácido a neutro, y no se presentaron valores extremos. El fósforo asimilable fue muy alto en El Guayacán (S6), Bajos del Arenal (S12) y Xadani (S15), y muy bajo en El Porvenir (S7). El contenido de nitrógeno fue < 1% en todos los sitios, y la capacidad de intercambio catiónico fluctuó entre 4.8 y 44.3 cmol kg<sup>-1</sup>, valores que pueden estar influidos por el contenido de materia orgánica. Los suelos localizados sobre granito contaron con una gran abundancia de rocas aflorando, que en algunos sitios cubrían más del 50% de su superficie. En algunos perfiles se encontró una delgada capa de cenizas, evidencia de incendios pasados.

CARACTERIZACIÓN GEOLÓGICA. Los 15 sitios fueron ubicados de acuerdo a cinco sustratos geológicos según la cartografía de INEGI (1984a, 1988a), tres sitios por cada sustrato (Tabla 4).

**Tabla 4.** Ubicación de los sitios de muestreo de acuerdo al tipo de roca.

<b>Tipo de roca</b>	<b>Sitios</b>
Gneis	El Chorro (S1), El Porvenir (S7) y Puente Zimatán (S10)
Metasedimentaria	La Cotorra (S2), La Colorada (S5) y El Guayacán (S6)
Granito	La Bamba (S3), Guelaguichi (S14) y Xadani (S15)
Complejo metamórfico	Playa Grande (S4), Chacalapa (S8) y Río Ciruelo (S9)
Granito-Granodiorita	Tangolunda (S11), Bajos del Arenal (S12) y Huatulco (S13)

CARACTERIZACIÓN CLIMÁTICA. Como ya se había mencionado, los datos climáticos provienen de cinco estaciones meteorológicas. De tres de ellas se cuenta con datos de sólo 10 años (Astata, Ayuta y Huamelula, todas ellas ubicadas dentro del área de estudio). Para las otras dos estaciones los datos corresponden a periodos de más de 30 años; sin embargo, ambas estaciones, la de Puerto Ángel y la de Salina Cruz, se localizan fuera del área de estudio.

Los datos generados en las estaciones dentro del área, por los periodos tan cortos durante los cuales fueron recabados, no son confiables, ya que se requieren datos de al menos 30 años para poder determinar el clima de un lugar (M. E. Hernández, com. pers.). Por ello, la descripción climática tuvo que usar como referencia solamente los datos obtenidos en las estaciones Salina Cruz y Puerto Ángel. Esta situación impuso severas limitaciones al análisis climático, ya que las distancias que separan a estas dos estaciones con los sitios de muestreo, así como la complejidad topográfica del área, conllevan a que la extrapolación del clima de estas dos estaciones a los sitios de muestreo sea poco confiable. De cualquier forma, con el fin de tener una primera aproximación a la heterogeneidad climática de

la región, a continuación se presentan los datos de las estaciones Salina Cruz y Puerto Ángel y una breve descripción de las estaciones Ayuta, Astata y Huamelula, con el fin de hacer una comparación de los datos de las cinco estaciones.

La estación Salina Cruz (Fig. 1a) se localiza a unos 20 km al este del límite oriental del área de estudio. La precipitación anual registrada allí es de 961 mm; el periodo lluvioso se extiende de mayo a octubre, siendo junio y agosto los meses más lluviosos, con una sequía interestival en julio. La lluvia llega a ser inapreciable de noviembre a abril. Los meses en los que se registran las temperaturas más altas son abril y mayo, con un promedio de 29.4°C; los meses con menor temperatura son enero y febrero (ambos con 26.7 °C). En general, las temperaturas medias son poco variables, ya que la diferencia entre el mes más frío y el más caliente es apenas de 3.4°C. El clima determinado para esta estación es  $Aw_0(w)igw''$ , que corresponde a un clima caliente subhúmedo, el menos húmedo de los subhúmedos, con lluvias en verano, isotermal, con marcha de la temperatura tipo Ganges y con dos máximos de lluvia separados por dos estaciones secas (García, 1978).

La estación Puerto Ángel (Fig. 1b), ubicada unos 50 km al oeste del extremo occidental del área de estudio, corresponde al mismo clima que la estación anterior, es decir  $Aw_0(w)igw''$ , aunque a ella corresponde una menor precipitación anual (812 mm) y una temperatura media anual (25°C). El periodo lluvioso en esta estación también se presenta entre mayo y octubre, siendo los meses más lluviosos junio y septiembre, con una sequía interestival en julio. En noviembre y diciembre puede haber ligeras precipitaciones, pero de enero a abril la lluvia es inapreciable. Las temperaturas máximas se presentan de forma casi constante entre abril y

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

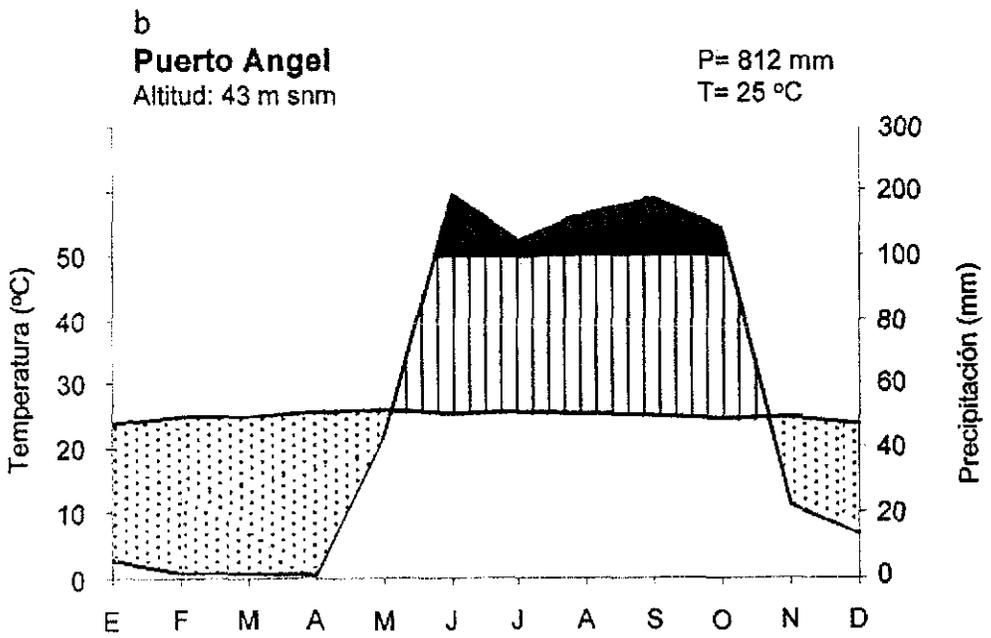
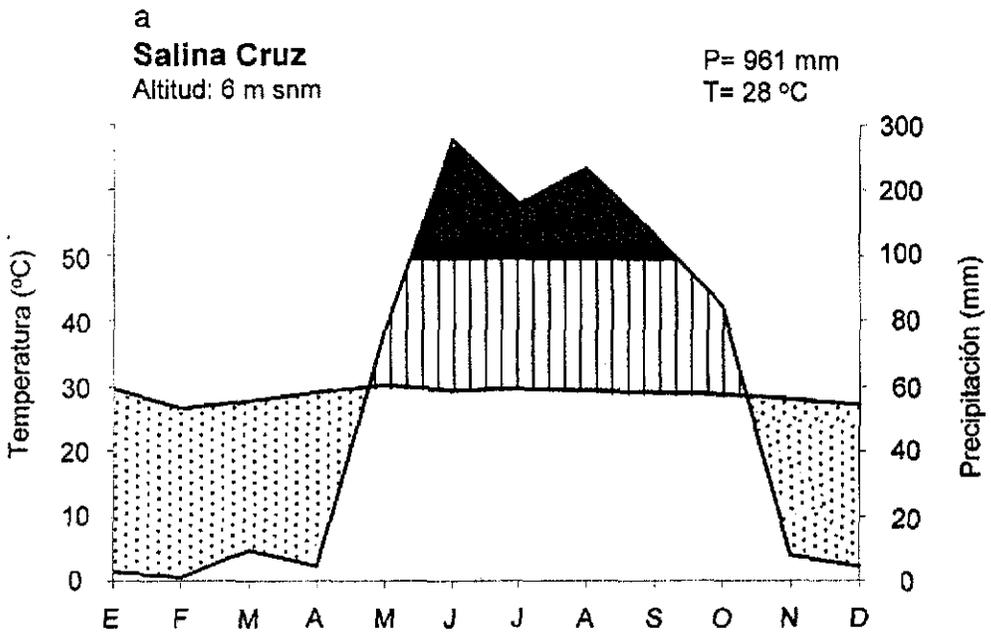


Figura 1. Diagramas ombrotérmicos de las estaciones Salina Cruz (a) y Puerto Angel (b), costa de Oaxaca.

septiembre, con un promedio de 25.6°C; el mes con menor temperatura es enero (23.7°C). Las temperaturas registradas en esta estación son todavía menos variables, ya que la diferencia entre el mes más caliente y el más frío es de tan solo 2.2°C.

La estación Ayuta, localizada en el centro del área de estudio en una altitud de 38 m snm, registró una precipitación anual de 691.3 mm y una temperatura media anual de 27.8°C; mientras que en la estación Astata, ubicada en la comunidad de Santiago Astata en una altitud de 80 m snm, se reportó una precipitación anual de 809.8 mm y una temperatura media anual de 28.0°C. La estación Huamelula, ubicada al norte de Santa María Huamelula en una altitud de 85 m snm, registra una precipitación anual de 361.3 mm y una temperatura media anual de 28.5 °C, esta estación es la que registra la menor precipitación anual de las cinco estaciones, lo cual es resultado de su ubicación, ya que se localiza a sotavento de una serranía que la resguarda de los vientos húmedos provenientes del mar. En las otras dos estaciones las precipitaciones son menores a las reportadas en Puerto Ángel y Salinas Cruz, pero con similar distribución a lo largo del año. Las temperaturas en todas las estaciones son más similares que la precipitación, siendo la de Puerto Ángel la más baja.

#### **4.2 Florística y diversidad**

**FLORÍSTICA.** En los 15 sitios de muestreo (superficie total = 1.5 ha) se encontraron 274 especies con DAP  $\geq$  2.5 cm (Anexo I). De éstas, 142 (51.8%) fueron determinadas hasta nivel de especie, 36 (13.1%) hasta género y 61 (22.3%) a

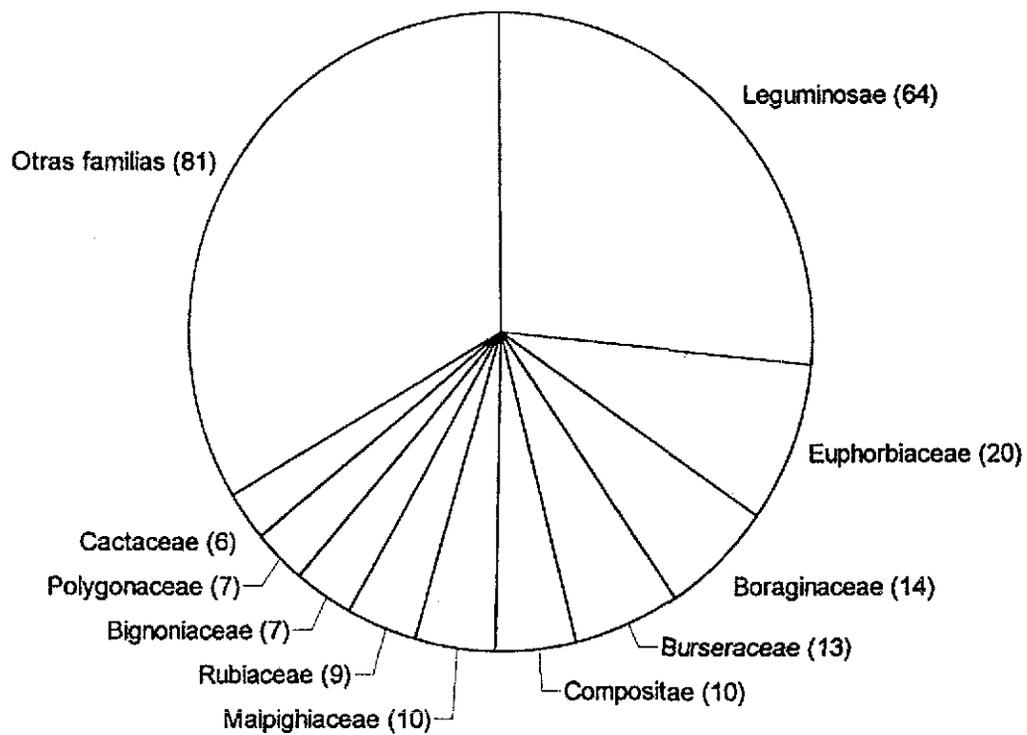
familia, y las 35 restantes (12.8%) no fueron determinadas a ningún nivel, quedando como morfoespecies.

El número promedio de especies por sitio fue 63, con un intervalo desde un mínimo de 38 en Puente Zimatán (S10) y Guelaguichi (S14) hasta el máximo de 82 especies en Huatulco (S13; Tabla 5). El número promedio de familias por sitio fue 26, con una variación de casi el doble entre la cifra menor y la mayor, ya que el intervalo va de un mínimo de 18 en Guelaguichi (S14) hasta un máximo de 34 en Xadani (S15). Las familias con el mayor número de especies fueron: Leguminosae (64), Euphorbiaceae (20), Boraginaceae (14), Burseraceae (13), y Compositae y Malpighiaceae (10 cada una) (Fig. 2); 10 familias concentran el 66.4% de las especies y 19 familias contaron con sólo una especie. Los géneros con el mayor número de especies fueron: *Bursera* (13), *Croton* (8), *Cordia* (7), *Caesalpinia*, *Capparis*, *Lonchocarpus*, *Randia* y *Senna* (4 cada uno).

En la Tabla 5 se muestran también datos de riqueza para las diferentes formas de crecimiento. Es evidente la riqueza específica del estrato arbóreo, que es casi cuatro veces mayor que el estrato arbustivo, segundo en cuanto a riqueza de especies. El número de especies arbóreas entre los diferentes sitios fue variable, pero menor que en las otras formas de crecimiento, ya que en Guelaguichi (S14) se determinaron 30 especies y en Tangolunda (S11) se encontraron 62. Para los arbustos la variación fue un poco mayor que para los árboles, el sitio con el menor número de especies fue Playa Grande (S4) con 6 especies y con el mayor número fue Xadani (S15) con 18 especies. El número de especies de lianas por sitio tuvo una gran variación, ya que mientras en El Porvenir (S7) y en Guelaguichi (S14) sólo se

**Tabla 5.** Riqueza florística en los 15 sitios de muestreo de la selva tropical seca de la costa de Oaxaca. En negritas se indican los valores extremos de cada columna.

Sitio	No. de Familias	No. de Géneros	No. de Especies	No. de especies de árboles	No. de especies de arbustos	No. de especies de lianas	No. de especies de cactus
1 El Chorro	29	52	69	59	12	5	2
2 La Cotorra	29	52	65	48	16	6	3
3 La Bamba	27	45	61	43	13	6	1
4 Playa Grande	28	53	71	56	6	6	4
5 La Colorada	31	44	54	44	7	5	3
6 El Guayacán	23	42	53	38	14	6	1
7 El Porvenir	20	37	47	39	14	2	2
8 Chalcalapa	29	53	71	51	16	10	2
9 Río Ciruelo	25	46	64	47	9	9	3
10 Puente Zimatán	20	30	38	31	10	3	2
11 Tangolunda	27	56	80	62	13	10	3
12 Bajos del Arenal	27	51	71	58	17	5	1
13 Huatulco	30	58	82	58	14	13	3
14 Guelaguichi	18	29	38	30	12	2	2
15 Xadani	34	59	80	48	18	27	0
Promedio	26.46	47.13	63	47.46	12.73	7.73	2.13
D.E.	4.48	9.39	14.31	10.07	3.51	5.22	1.06
C.V. (%)	16.93	19.92	22.71	21.23	27.60	67.52	49.76



**Figura 2.** Las 10 familias con el mayor número de especies en los 15 sitios de muestreo de las selvas tropicales secas de la costa de Oaxaca. Las cifras entre paréntesis indican el número de especies por familia.

encontraron dos especies, en Xadani (S15) se determinaron 27. Para las especies de cactus (conjunto que abarca especies de la familia Cactaceae con formas de crecimiento columnares, candelabroiformes y trepadoras), se observó menor variación que para las lianas, ya que aunque en Xadani (S15) no se encontró una sola especie, en Playa Grande (S4) sólo aparecieron cuatro.

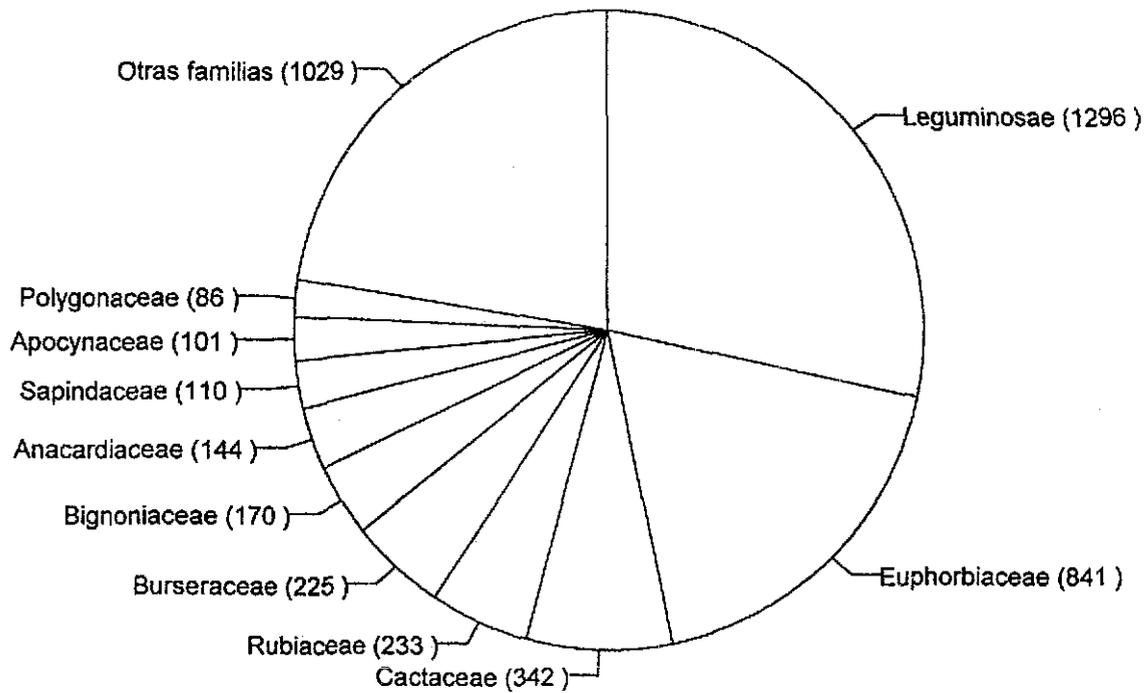
En la Tabla 6 se muestran las 10 familias más importantes por sitio, de acuerdo a la abundancia del número de individuos registrados. Cinco familias se presentaron en todos los sitios de muestreo: Apocynaceae, Boraginaceae, Burseraceae, Leguminosae y Rubiaceae. En once sitios la familia más importante fue Leguminosae; en los restantes cuatro sitios, fue Euphorbiaceae. Algunas familias que tuvieron una baja frecuencia de aparición en todo el muestreo fueron abundantes localmente, como Combretaceae, Rhamnaceae y Tiliaceae. Por formas de crecimiento Leguminosae fue la familia más importante tanto para los árboles como para los arbustos y las lianas. Para los arbustos la segunda familia más importante fue Rubiaceae y para las lianas fue Sapindaceae.

Las familias Leguminosae, Euphorbiaceae y Cactaceae concentraron más del 50% de todos los individuos registrados; añadiendo las familias Rubiaceae y Burseraceae se rebasa el 60% de todos los individuos encontrados en el muestreo (Fig. 3).

ÍNDICES DE DIVERSIDAD. Para determinar la diversidad de especies por sitio se utilizaron varios índices (Tabla 7). En los 15 sitios de muestreo el índice de diversidad de Shannon-Wiener ( $\log_2$ ) varió de 1.39 a 2.22, la equidad de 0.68 a 0.91,

**Tabla 6.** Número de individuos de las familias más importantes en los 15 sitios de muestreo, ordenadas por su frecuencia (Frec.). En negritas se marcan las 10 familias más importantes por el número de individuos medidos en cada sitio y se subraya la más abundante.

Familia	Sitio															Frec.
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
Apocynaceae	9	3	3	11	11	2	4	10	13	8	6	2	10	2	7	1.00
Boraginaceae	1	2	1	5	3	12	6	7	5	3	6	2	3	1	4	1.00
Burseraceae	7	10	16	18	16	17	28	8	22	9	11	13	20	15	15	1.00
Leguminosae	41	111	100	74	105	48	127	113	61	40	91	77	64	197	47	1.00
Rubiaceae	9	16	11	1	33	18	41	1	6	8	12	15	9	43	10	1.00
Anacardiaceae	9	22	1	15	2	8	-	5	9	9	4	19	20	13	8	0.93
Cactaceae	2	18	11	102	80	1	7	4	10	13	65	2	24	3	-	0.93
Euphorbiaceae	158	13	23	141	1	15	3	9	209	23	65	15	153	13	-	0.93
Polygonaceae	6	4	4	1	2	9	36	4	5	-	3	4	3	1	4	0.93
Sapindaceae	1	30	3	1	-	7	1	22	2	1	5	9	3	1	24	0.93
Bignoniaceae	12	-	-	6	2	1	7	10	6	25	24	24	9	14	13	0.87
Theophrastaceae	5	4	2	1	2	15	6	-	3	1	4	2	-	2	5	0.87
Hernandiaceae	4	1	2	11	1	-	-	2	4	5	6	5	3	-	1	0.80
Nyctaginaceae	2	1	5	3	1	-	-	2	3	-	1	4	4	2	6	0.80
Capparidaceae	3	3	5	-	4	2	-	3	1	4	7	-	11	-	6	0.73
Cucurbitaceae	-	5	2	9	8	6	1	4	11	-	1	-	1	-	1	0.73
Annonaceae	9	-	1	5	3	-	-	2	2	-	6	5	8	-	1	0.67
Malpighiaceae	5	5	5	-	2	-	5	8	-	2	5	2	-	-	3	0.67
Moraceae	2	1	3	1	-	1	7	1	-	-	2	1	-	-	2	0.67
Compositae	1	1	-	2	-	-	-	1	-	-	8	4	3	-	3	0.53
Ebenaceae	2	1	4	-	17	-	-	-	-	1	-	4	1	1	-	0.53
Vitaceae	-	15	-	1	1	-	-	1	4	1	1	-	-	-	2	0.53
Caricaceae	-	-	-	-	-	1	-	3	1	2	1	6	-	-	2	0.47
Erythroxylaceae	5	2	-	-	11	1	6	2	-	-	-	-	-	-	7	0.47
Convolvulaceae	4	-	-	11	-	-	-	-	-	-	1	4	5	-	2	0.40
Opiliaceae	-	-	-	1	3	9	1	-	2	-	-	-	-	8	-	0.40
Sapotaceae	-	-	-	-	3	-	-	2	1	-	-	3	2	4	-	0.40
Sterculiaceae	-	1	-	-	9	-	-	-	-	-	-	2	1	2	1	0.40
Tiliaceae	-	-	1	16	-	-	-	1	-	-	-	1	2	-	13	0.40
Rhamnaceae	2	2	-	9	10	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	0.33
Combretaceae	18	17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	3	0.27
Meliaceae	-	-	-	2	3	-	-	-	-	5	-	-	-	-	2	0.27



**Figura 3.** Las 10 familias más abundantes en los 15 sitios de muestreo de la selva tropical seca de la costa de Oaxaca. Las cifras entre paréntesis indican el número de individuos por familia.

**Tabla 7.** Datos de riqueza específica, índices de diversidad y equidad en los 15 sitios de muestreo de la selva tropical seca de la costa de Oaxaca.

H'=Índice de diversidad de Shannon-Wiener ( $\log_2$ ). Se marcan en negritas los valores máximos y mínimos por columna. D.E.= Desviación Estándar.

Sitio	Riqueza específica	H'	H' máx.	Equidad	Índice inverso de Simpson	Índice de Berger-Parker
1 El Chorro	69	1.69	2.36	0.71	0.83	38.9
2 La Cotorra	66	1.99	2.33	0.85	0.95	8.77
3 La Bamba	61	1.97	2.29	0.85	0.93	20.55
4 Playa Grande	71	1.80	2.37	0.75	0.91	19.74
5 La Colorada	54	1.64	2.22	0.74	0.89	22.19
6 El Guayacán	53	1.81	2.21	0.82	0.92	21.37
7 El Porvenir	47	1.73	2.14	0.80	0.92	15.94
8 Chacalapa	71	2.05	2.37	0.86	0.95	14.80
9 Río Ciruelo	64	1.62	2.32	0.70	0.84	36.90
10 Puente Zimatán	<b>38</b>	1.73	<b>2.03</b>	0.85	0.93	15.24
11 Tangolunda	80	1.99	2.44	0.81	0.94	16.48
12 Bajos del Arenal	71	2.17	2.37	<b>0.91</b>	<b>0.97</b>	<b>8.11</b>
13 Huatulco	<b>82</b>	1.95	<b>2.45</b>	0.79	0.92	20.37
14 Guelaguichi	<b>38</b>	<b>1.39</b>	<b>2.03</b>	<b>0.68</b>	<b>0.80</b>	<b>41.18</b>
15 Xadani	80	<b>2.22</b>	2.44	<b>0.91</b>	<b>0.97</b>	8.89
Promedio	63.00	1.85	2.29	0.80	0.91	20.62
D.E.	14.31	0.22	0.13	0.07	0.05	10.56

el inverso de Simpson de 0.80 a 0.97, y el de Berger-Parker de 8.11 a 41.18. Guelaguichi (S14), ubicado en el extremo este del área, fue donde se obtuvieron los valores más bajos de estos primeros tres índices, y de manera congruente, el más alto de Berger-Parker. En el extremo opuesto de diversidad, los valores más altos se encontraron siempre en Bajos del Arenal (S12) y Xadani (15), con excepción del valor más alto de diversidad máxima, el cual correspondió a Huatulco (S13).

#### **4.3 Estructura general de la vegetación**

DENSIDAD. En los 15 sitios se registraron en total 4577 individuos, los cuales en conjunto tuvieron 6345 tallos con un DAP  $\geq 2.5$  cm. El número promedio de individuos por sitio fue de 305.1 (Tabla 8). En Puente Zimatán (S10) se registró la menor densidad (164 individuos), mientras que en Playa Grande (S4) se registró la mayor (456). De los 4577 individuos, 3105 (67.8%) fueron árboles, 552 (12.1%) arbustos, 578 (12.6%) lianas y 342 (7.5%) cactus. El número de lianas por sitio presentó una gran variación, ya que mientras en Puente Zimatán (S10) sólo se registraron tres individuos con esta forma de crecimiento, en Guelaguichi (S14) se encontraron 134. Para los cactus (columnares, candelabrifformes y trepadores) también se obtuvo una gran variación, ya que en Xadani (S15) no apareció un solo individuo de esta categoría en el muestreo, mientras que en La Colorada (S5) casi el 60% de los individuos registrados pertenecieron a este grupo de plantas.

DAP Y ÁREA BASAL. El DAP promedio fue de 6.58 cm para el conjunto TOTAL. El menor valor de los DAP máximos por sitio fue de 31 cm, registrado en El Porvenir

**Tabla 8.** Síntesis de variables estructurales evaluadas en los 15 sitios de muestreo de la selva tropical seca de la costa de Oaxaca. DAP= Diámetro a la altura del pecho. A.B.= Área basal. En negritas se muestran los valores máximos y mínimos de cada variable.

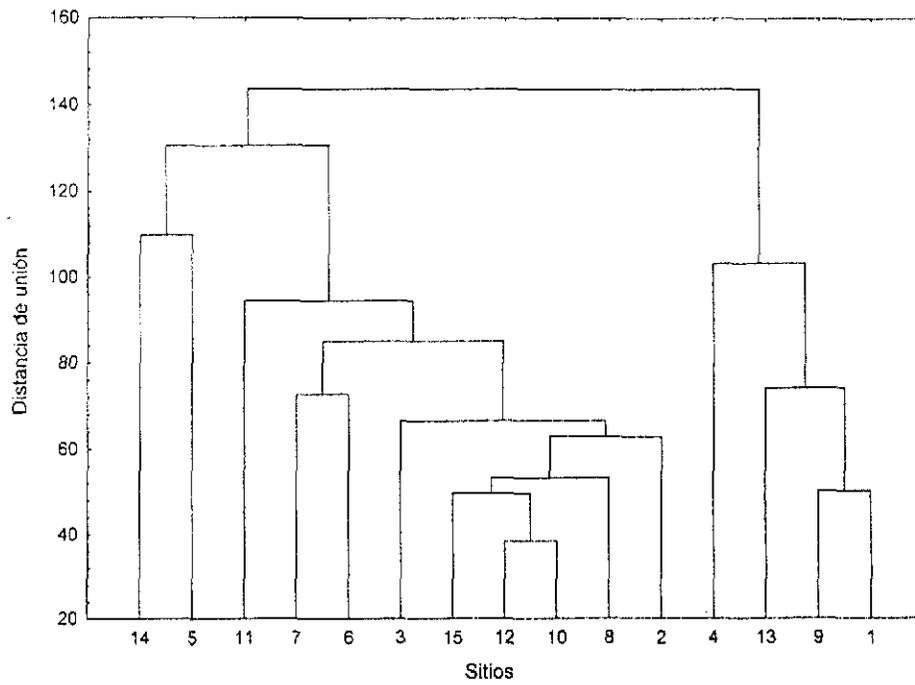
Sitio	No. Indiv. 0.1 ha	No. Tallos 0.1 ha	DAP máx. (cm)	DAP prom. (cm)	A.B. Total (m <sup>2</sup> )	No. árboles	No. arbutos	No. lianas	No. cactos	No. de Indiv. con múltiples tallos
1 El Chorro	324	389	36.5	6.38	2.02	293	19	14	2	28
2 La Cotorra	308	398	40.5	6.99	2.50	208	54	31	20	41
3 La Bamba	219	384	47.0	7.52	3.00	115	33	73	12	47
4 Playa Grande	<b>456</b>	<b>581</b>	45.3	6.11	2.69	313	<b>10</b>	35	142	<b>85</b>
5 La Colorada	347	544	54.6	5.88	2.28	165	16	93	<b>206</b>	40
6 El Guayacán	248	488	35.0	5.77	2.01	132	90	33	1	54
7 El Porvenir	345	493	<b>31.0</b>	5.94	2.04	241	<b>94</b>	5	8	48
8 Chacalapa	250	307	51.2	<b>8.13</b>	<b>3.02</b>	194	26	28	5	31
9 Río Ciruelo	393	472	41.0	6.19	2.45	<b>335</b>	20	31	22	30
10 Puente Zimatán	<b>164</b>	<b>252</b>	37.4	8.55	2.48	127	21	<b>3</b>	23	29
11 Tangolunda	358	455	42.5	6.77	2.63	241	23	30	97	33
12 Bajos del Arenal	234	336	<b>56.4</b>	6.75	2.25	174	42	16	3	42
13 Huatulco	383	513	38.0	5.49	1.94	294	33	36	40	56
14 Guelaguichi	323	406	33.6	<b>5.40</b>	<b>1.41</b>	159	27	<b>134</b>	3	32
15 Xadani	225	327	49.6	6.94	2.35	<b>114</b>	44	67	<b>0</b>	38
Promedio	305.13	423	42.64	6.58	2.34	207	36.80	41.93	38.93	42.26
D.E.	79.5	93.85	7.79	0.92	4.22	75.29	25.22	35.6	61.26	14.83
C.V. (%)	26.05	22.19	18.27	13.98	1.80	36.37	68.54	84.90	157.36	35.09

(S7), mientras que el mayor de ellos, y de hecho de todo el muestreo, fue de 56.4 cm, medido en Bajos del Arenal (S12). Los DAP máximos de todo el muestreo fueron medidos a los árboles con troncos que tienen la capacidad de almacenar agua, como *Jacaratia mexicana*, *Cochlospermum vitifolium*, *Bursera* spp. y la cactácea *Pachycereus pecten-aborigenum*. El área basal total promedio en 0.1 ha fue de 2.34 m<sup>2</sup>, cifra que corresponde a 23.4 m<sup>2</sup> por hectárea. El área basal mínima fue de 1.41 m<sup>2</sup> obtenida en Guelaguichi (S14), y la máxima de 3.02 m<sup>2</sup>, registrada en Chacalapa (S8), las cuales corresponden a 14.1 y 30.2 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>, respectivamente. En todos los sitios se midieron individuos con múltiples tallos, variando desde 28 individuos con esta característica en El Chorro (S1), hasta 85 en Playa Grande (S4), con un promedio de 42.3 individuos con múltiples tallos por sitio.

CLASIFICACIÓN DE LOS SITIOS. Considerando el dendrograma obtenido con los datos de densidad, a una distancia de unión de 120 (Fig. 4a) se reconoció la formación de tres grupos: el primero sólo estuvo formado por dos sitios, La Colorada (S5) y Guelaguichi (S14), ambos ubicados al este del área estudiada; el siguiente grupo lo forman los sitios Tangolunda (S11), El Porvenir (S7), El Guayacán (S6), La Bamba (S3), Xadani (S15), Bajos del Arenal (S12), Puente Zimatán (S10), Chacalapa (S8) y la Cotorra (S2), que se encuentran ampliamente distribuidos en toda el área; y el tercer grupo lo forman Playa Grande (S4), Huatulco (S13), Río Ciruelo (S9) y El Chorro (S1), localizados hacia la parte media del área. Este último grupo fue el más claramente diferenciado de los tres.

El dendrograma que resultó del uso de los datos de presencia-ausencia fue

a)



b)

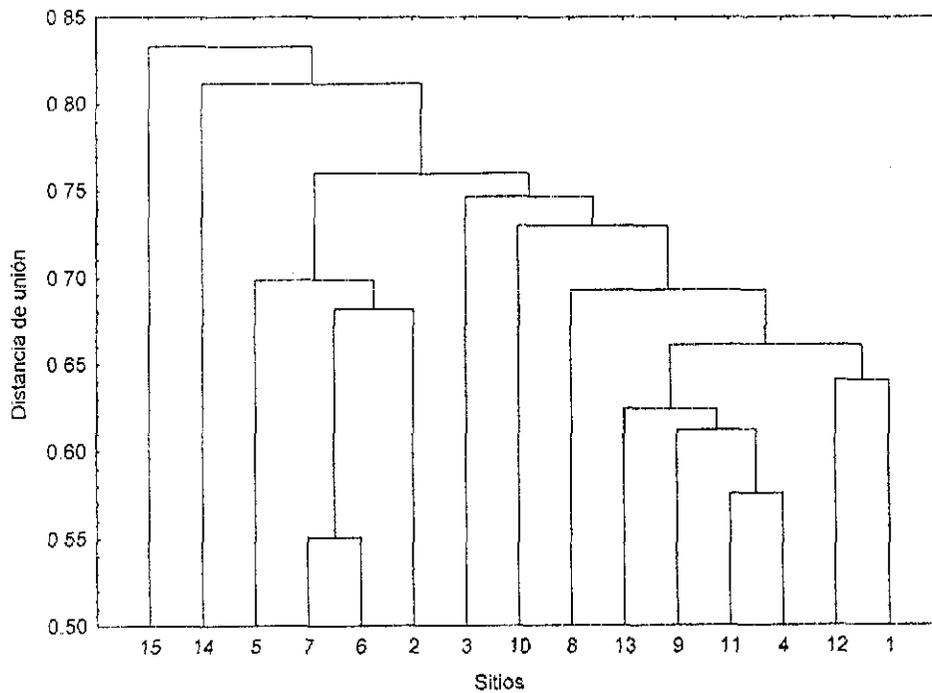


Figura 4. Dendrogramas de los 15 sitios de muestreo de la selva tropical seca de la costa de Oaxaca, obtenido con el método de promedio de pares no ponderados (UPGMA). a) Dendrograma obtenido con datos de densidad y distancia euclidiana; b) Dendrograma obtenido con datos binarios de presencia-ausencia y el complemento del índice de Jaccard.

muy diferente del obtenido con los datos de densidad (Fig. 4b). A una distancia de unión de 0.75 se forman dos grupos. El primero está formado por cuatro sitios: La Colorada (S5), El Porvenir (S7), El Guayacán (S6), La Cotorra (S2), los cuales se encuentran relativamente cercanos entre sí; el otro grupo se integró por nueve sitios: La Bamba (S3), Puente Zimatán (S10), Chacalapa (S8), Huatulco (S13), Río Ciruelo (S9), Tangolunda (S11), Playa Grande (S4), Bajos del Arenal (S12) y El Chorro (S1). Es importante notar que Guelaguichi (S14) y Xadani (S15) no se incorporaron a ningún grupo, sino que se mantuvieron independientes a una distancia de unión muy alta; el primero de ellos se localiza en el extremo este del área estudiada, mientras que Xadani (S15) es uno de los sitios con las mayores altitudes y más alejado del mar (ver Tabla 1).

Para los tres grupos formados con el primer dendrograma, la altura promedio de todos los individuos en uno de ellos es la mínima obtenida, mientras que en los otros dos hay una mezcla de alturas, sin mostrar alguna tendencia; este último resultado fue similar al obtenido para los dos grupos del segundo dendrograma.

#### **4.4 Estructura vertical de la comunidad: altura de la vegetación**

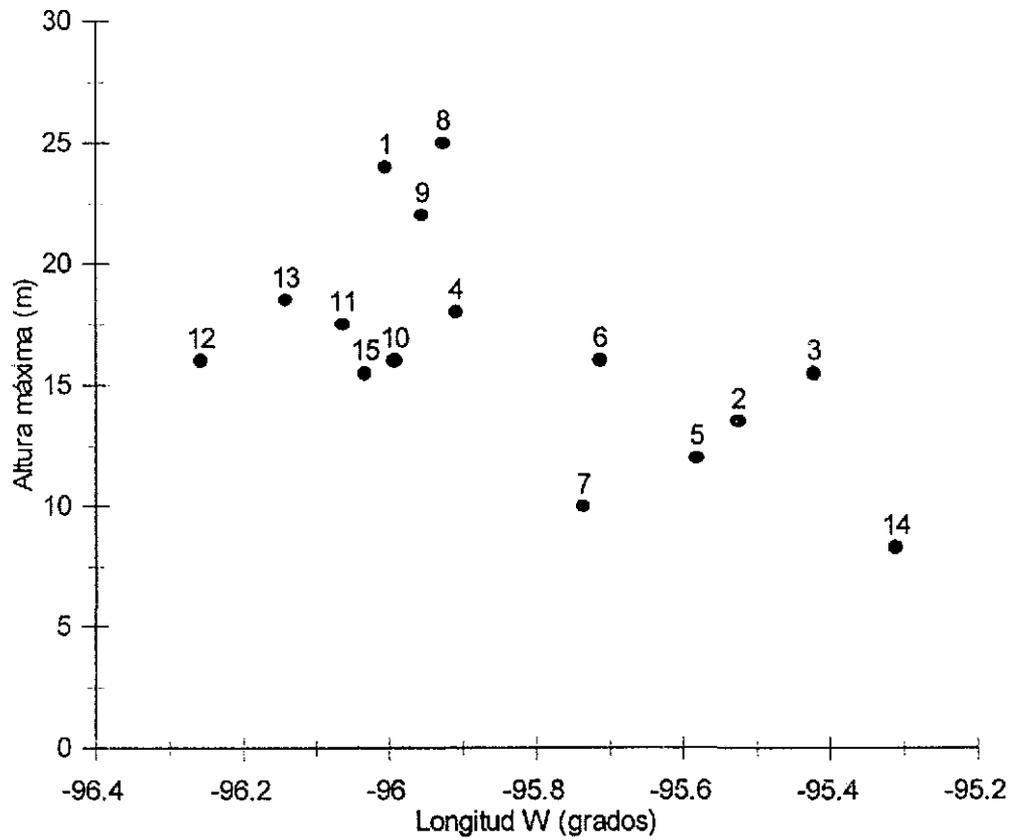
En la Tabla 9 se presentan las variables de altura estimadas para los 15 sitios de muestreo. La altura promedio de todos los individuos presentes en los 15 sitios fue 5.53 m. La altura mínima fue 1.3 m y la máxima 25 m. El promedio de altura máxima de todos los sitios fue 16.52 m. En dos sitios, El Porvenir (S7) y Guelaguichi (S14), no apareció ningún árbol que rebasara una altura de 10 m, mientras que en El Chorro (S1), Chacalapa (S8) y Xadani (S15), los porcentajes de los árboles > 10 m

**Tabla 9.** Variables de altura estimadas en los 15 sitios de muestreo de la selva tropical seca de la costa de Oaxaca. Se marcan con negritas los valores máximos y mínimos en cada variable. En negritas se marcan los valores máximo y mínimo de cada variable. Todos los datos en metros.

Sitio	Altura		Altura promedio	Altura mediana	Alt. promedio		Alt. mediana		Alt. promedio de 10 árboles más altos	Alt. mediana de 10 árboles más altos
	mínima	máxima			10% de árboles más altos	10% de árboles más altos				
1 El Chorro	<b>2.30</b>	24.0	6.55	5.80	14.2	14.0	18.0	17.0		
2 La Cotorra	1.60	13.5	5.80	5.30	9.9	9.5	11.0	10.6		
3 La Bamba	<b>1.30</b>	15.5	5.80	5.50	10.8	10.2	12.5	11.0		
4 Playa Grande	1.35	18.0	5.17	4.85	10.0	9.2	13.7	13.0		
5 La Colorada	1.35	12.0	<b>3.66</b>	<b>3.35</b>	7.6	7.4	8.9	8.7		
6 El Guayacán	1.90	16.0	5.27	4.75	10.0	9.4	11.4	10.5		
7 El Porvenir	1.35	10.0	4.89	4.60	8.3	8.1	9.3	9.3		
8 Chalalapa	1.70	<b>25.0</b>	<b>7.63</b>	<b>6.40</b>	<b>18.1</b>	<b>16.5</b>	<b>21.7</b>	<b>22.5</b>		
9 Río Ciruelo	1.70	22.0	6.05	5.40	11.5	11.0	18.8	18.5		
10 Puente Zimatán	1.50	16.0	6.10	5.40	11.5	11.0	12.5	11.5		
11 Tangolunda	1.35	17.5	5.20	4.25	11.7	11.0	14.4	14.3		
12 Bajos del Arenal	1.75	16.0	5.57	4.77	11.5	11.5	13.1	12.8		
13 Huatulco	1.35	18.5	4.90	4.40	10.8	10.0	14.5	13.0		
14 Guelaguichi	1.35	<b>8.3</b>	3.79	3.50	<b>6.5</b>	<b>6.3</b>	<b>6.9</b>	<b>6.8</b>		
15 Xadani	1.75	15.5	6.62	6.07	13.0	13.3	13.8	13.5		
Promedio	1.57	16.52	5.53	4.96	11.03	10.56	13.37	12.87		
D. E.	0.28	4.69	1.04	0.87	2.78	2.61	3.90	4.03		
C. V. (%)	17.89	28.37	18.72	17.53	25.22	24.67	29.14	31.30		

de altura fueron 9.2, 18.8 y 12.7%, respectivamente. De hecho, El Chorro (S1) y Chacalapa (S8) son los dos sitios donde se registraron las alturas máximas mayores en el área de estudio. Cincuenta y cinco individuos (1.2%) tuvieron una altura > 15 m; éstos estuvieron localizados principalmente en El Chorro (S1), Chacalapa (S8) y Río Ciruelo (S9). Considerando el 10% de los árboles del conjunto TOTAL (364) su altura varía de 8.75 m a 25 m.

En relación al gradiente longitudinal de altura de las selvas que parecía existir de este a oeste, en la Figura 5 se muestra que las selvas estudiadas efectivamente tienen esta tendencia, con una variación de menor a mayor tamaño en esa dirección. Los análisis de regresión entre los diferentes conjuntos de altura y la longitud geográfica resultaron significativos para el conjunto 10%SUP ( $p = 0.031$ ), aunque de pequeño poder predictivo ( $r^2 = 0.30$ ), mientras que para el conjunto TOTAL el análisis de regresión no resultó significativo; sin embargo, el análisis se repitió con las alturas máximas del conjunto TOTAL y resultó significativo ( $p = 0.021$ ), pero también de poco poder predictivo ( $r^2 = 0.34$ ). Se encontraron grandes diferencias entre las alturas del dosel de los 15 sitios. En la Tabla 9 se observa que la altura máxima presentó una fuerte variación, con un coeficiente de variación alto, mientras que la altura promedio fue más constante. Es notable que la altura máxima de 8.3 m registrada en Guelaguichi (S14) corresponde a la tercera parte de la altura máxima registrada en Chacalapa (S8), que fue de 25 m. En la misma tabla se presentan datos para los conjuntos 10%SUP y 10SUP en cada sitio, en donde se observan altos coeficientes de variación que ponen en evidencia las grandes diferencias en las alturas del dosel entre los sitios. La altura promedio del conjunto 10%SUP en un sitio rebasó los 15 m,



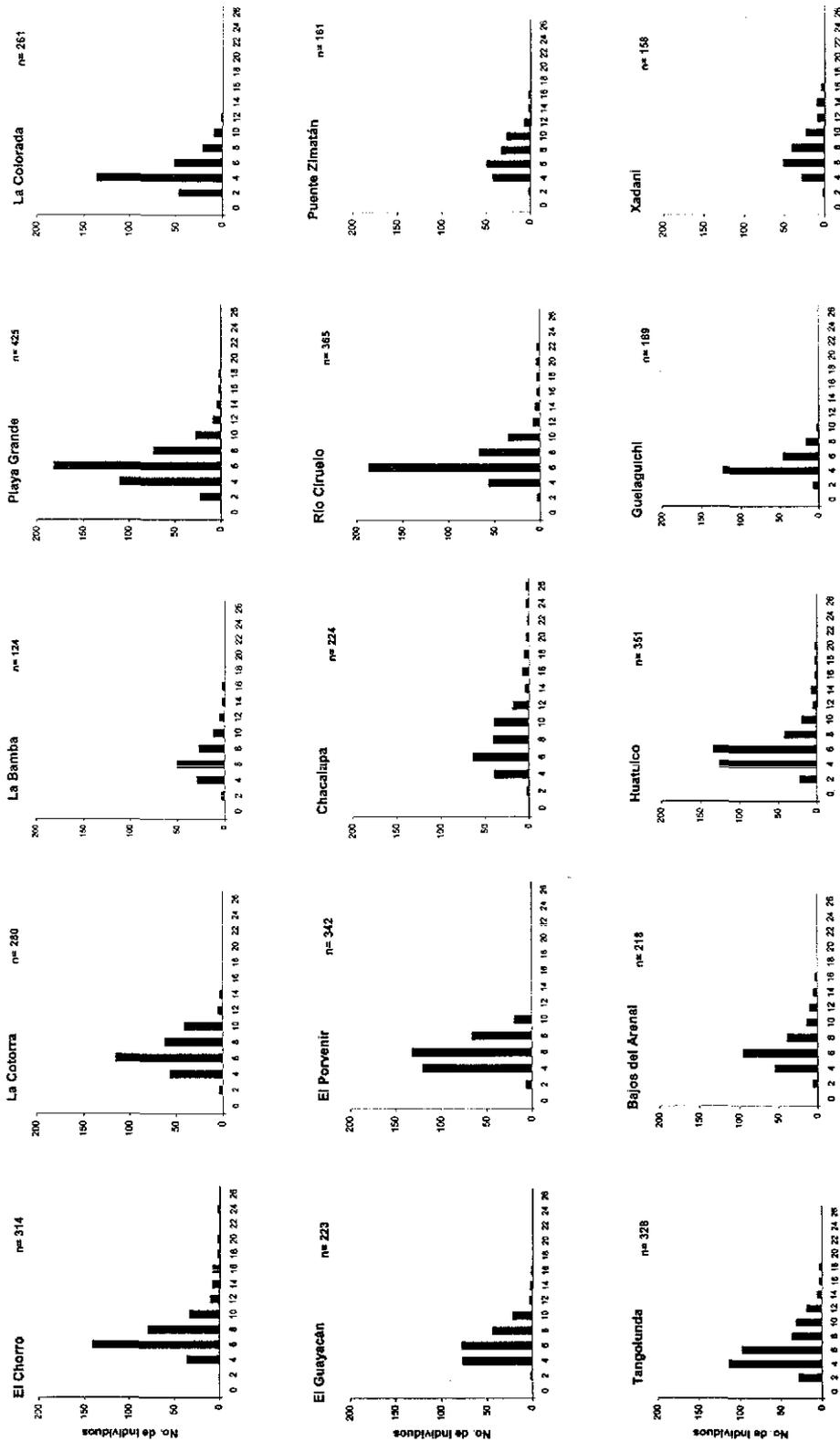
**Figura 5.** Ubicación geográfica de los 15 sitios de muestreo en el eje este-oeste, en relación con la altura máxima de la vegetación medida en cada uno de ellos. Se considera a la longitud como una variable continua, se presenta con signo negativo por encontrarse al oeste del meridiano de Greenwich. Cada punto representa un sitio.

y sólo en cuatro sitios fue  $< 10$  m. Respecto a la altura promedio del conjunto 10SUP, tres sitios tuvieron valores  $> 15$  m y sólo tres mostraron alturas  $< 10$  m. Las variables de altura correspondientes a la mediana de los conjuntos mencionados mostraron también una variación considerable, con coeficientes de variación que van de 17.53% en la altura mediana de todos los árboles, hasta 31.3% en la altura mediana del conjunto 10SUP. Cabe notar que entre menor es el número de individuos involucrados en el cálculo, más alto es el coeficiente de variación; sin embargo, la altura máxima, basada en un sólo individuo, constituye una excepción a esta afirmación, porque el valor más alto de coeficiente de variación no corresponde a esta variable.

Las gráficas de distribución de frecuencias de clases de altura para todos los sitios (Fig. 6) muestran un patrón general consistente en que la mayoría de los individuos se agrupan en las clases de altura de 4 a 8 m. En el caso de algunos sitios estos individuos forman parte del dosel, mientras que en otros conforman un estrato arbóreo bajo. De hecho, la clase de altura de 5 a 6 m concentra a la mayoría de individuos en casi todos los sitios, mientras las clases de altura mayores cuentan con pocos individuos.

#### **4.5 Relaciones entre variables de altura y otras variables estructurales**

ANÁLISIS PARA EL NIVEL DE LA COMUNIDAD. El análisis de correlación entre las diferentes variables de altura mostró que en general existen correlaciones altas entre todas las variables (Tabla 10). Sin embargo, la altura promedio del conjunto 10%SUP fue la que mejor se correlacionó con el resto de las variables.



Clases de altura (m, límite superior)

**Figura 6.** Distribución de frecuencias de altura de los 15 sitios de muestreo de la selva tropical seca de la costa de Oaxaca. Las clases de altura se presentan en intervalos de 2 m de ancho y se muestran los límites superiores de cada clase.



**Tabla 10.** Correlación de las variables de altura de los 15 sitios de muestreo de la selva tropical seca de la costa de Oaxaca ( $p < 0.05$  para todas las variables).

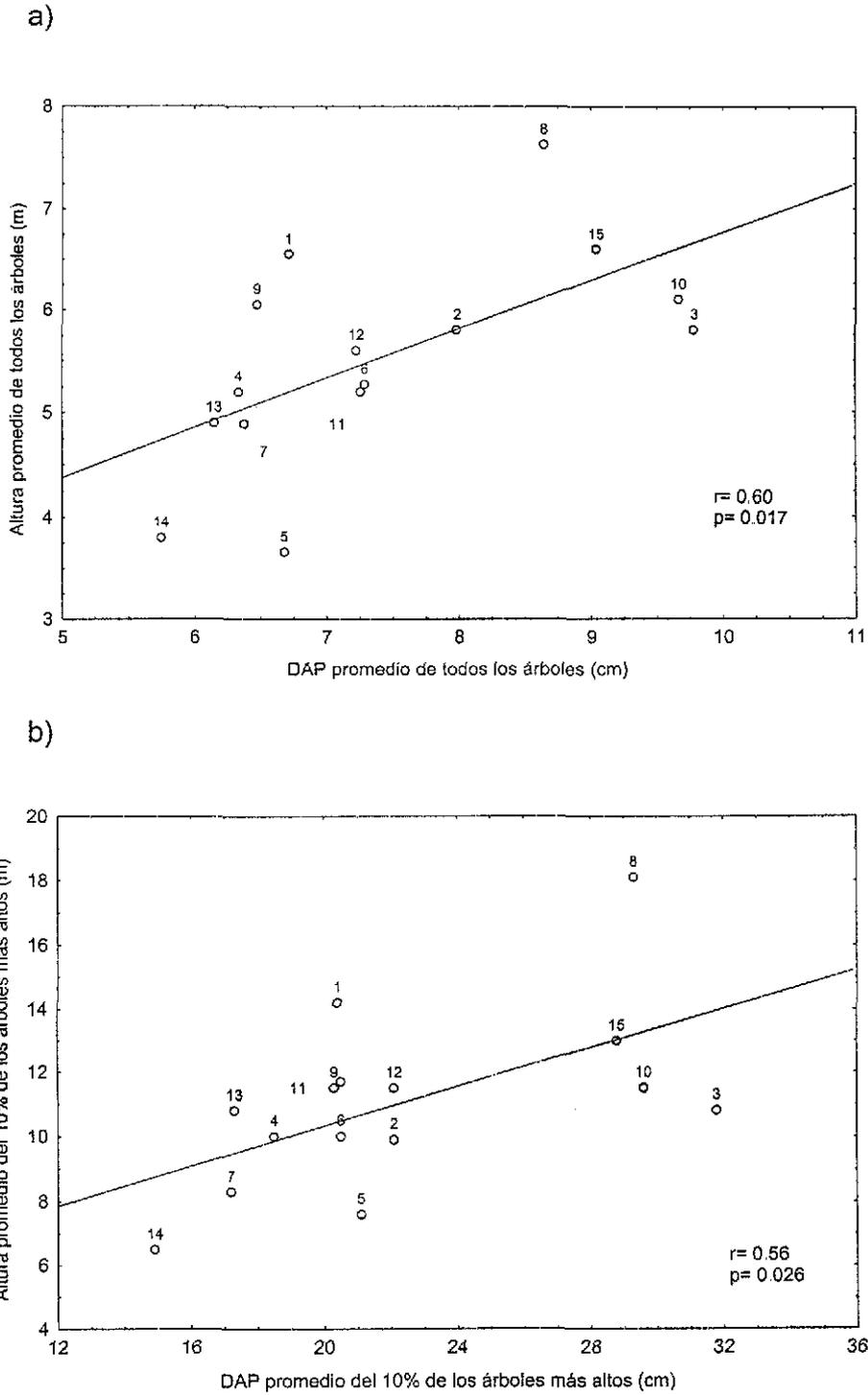
1 altura promedio del 10% de los árboles más altos; 2 altura mediana del 10% de los árboles más altos; 3 altura promedio de los 10 árboles más altos; 4 altura mediana de los 10 árboles más altos; 5 altura promedio de todos los individuos; 6 altura mediana de todos los individuos; 7 altura máxima de todos los individuos.

Variables de altura	1	2	3	4	5	6	7
1		0.989	0.905	0.907	0.918	0.826	0.861
2	0.989		0.876	0.878	0.926	0.844	0.830
3	0.905	0.876		0.989	0.810	0.721	0.970
4	0.907	0.878	0.989		0.803	0.701	0.936
5	0.918	0.926	0.810	0.803		0.973	0.748
6	0.826	0.844	0.721	0.701	0.973		0.661
7	0.861	0.830	0.970	0.936	0.748	0.661	
0	0.901	0.891	0.879	0.869	0.863	0.788	0.834

Todas las correlaciones entre las variables de altura y los promedios de DAP por conjunto fueron significativas. La altura promedio del grupo TOTAL se correlacionó de forma positiva, aunque no muy fuertemente, con el DAP promedio del mismo conjunto ( $r = 0.60$ ,  $p = 0.017$ ; Fig. 7a); de igual manera la altura promedio del conjunto 10%SUP se correlacionó significativamente con su DAP promedio ( $r = 0.56$ ,  $p = 0.026$ ; Fig. 7b), mientras que la altura promedio del grupo 10SUP mostró también una correlación positiva con el DAP promedio correspondiente ( $r = 0.57$ ,  $p = 0.024$ ). En contraste, no se encontró ninguna correlación significativa entre las variables de altura y la densidad.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



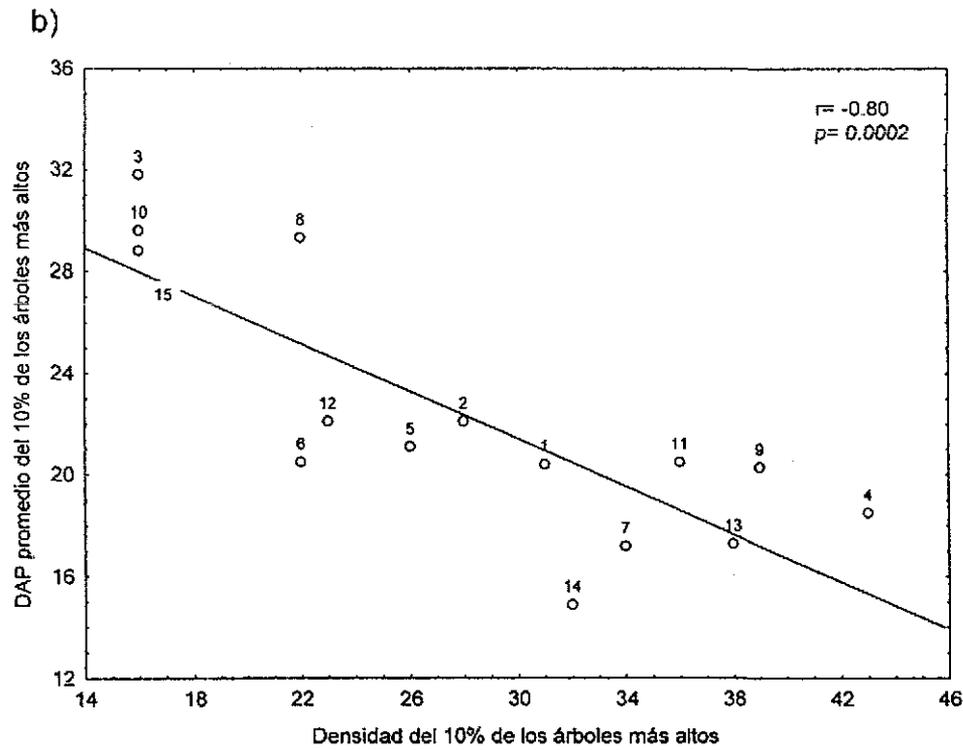
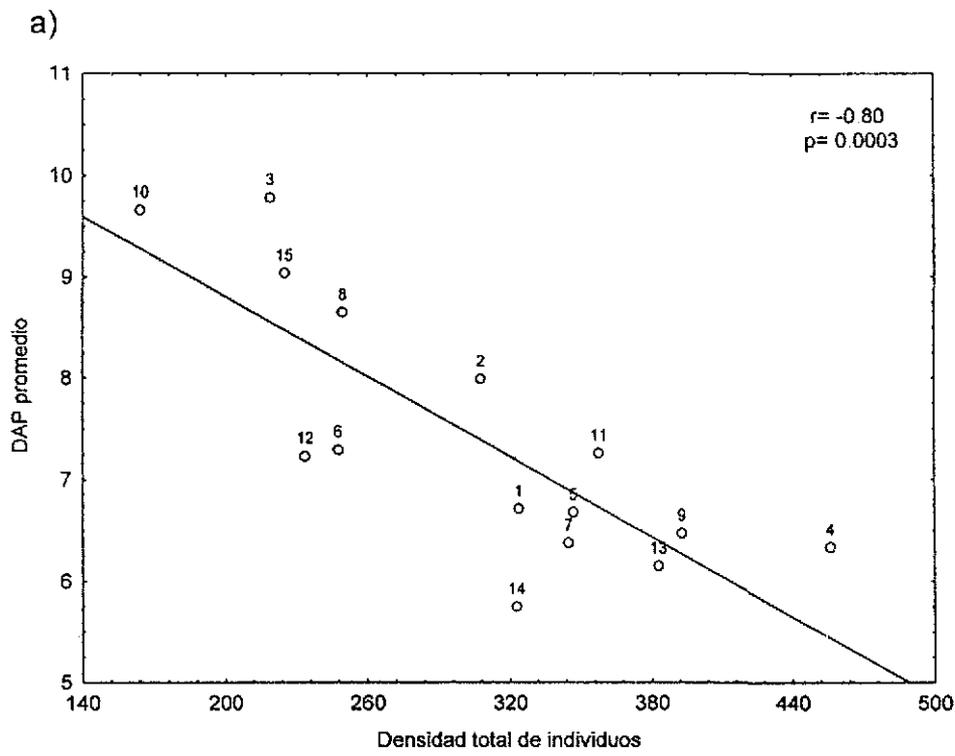
**Figura 7.** Correlaciones entre altura y DAP en los 15 sitios de muestreo de la selva tropical seca de la costa de Oaxaca. a) DAP promedio vs Altura promedio. b) DAP promedio del 10% vs Altura promedio 10%. Los números indican los sitios, como aparecen en la tabla 2.

Para las variables de DAP promedio y densidad se obtuvieron correlaciones significativas aunque negativas, principalmente entre el DAP promedio del conjunto TOTAL y su densidad ( $r = -0.80$ ,  $p = 0.0003$ ; Fig. 8a); y el DAP promedio del grupo 10%SUP y su densidad ( $r = -0.80$ ,  $p = 0.0002$ ; Fig. 8b). Esto es, conforme se incrementaba el número de individuos tendieron a disminuir los diámetros de sus troncos.

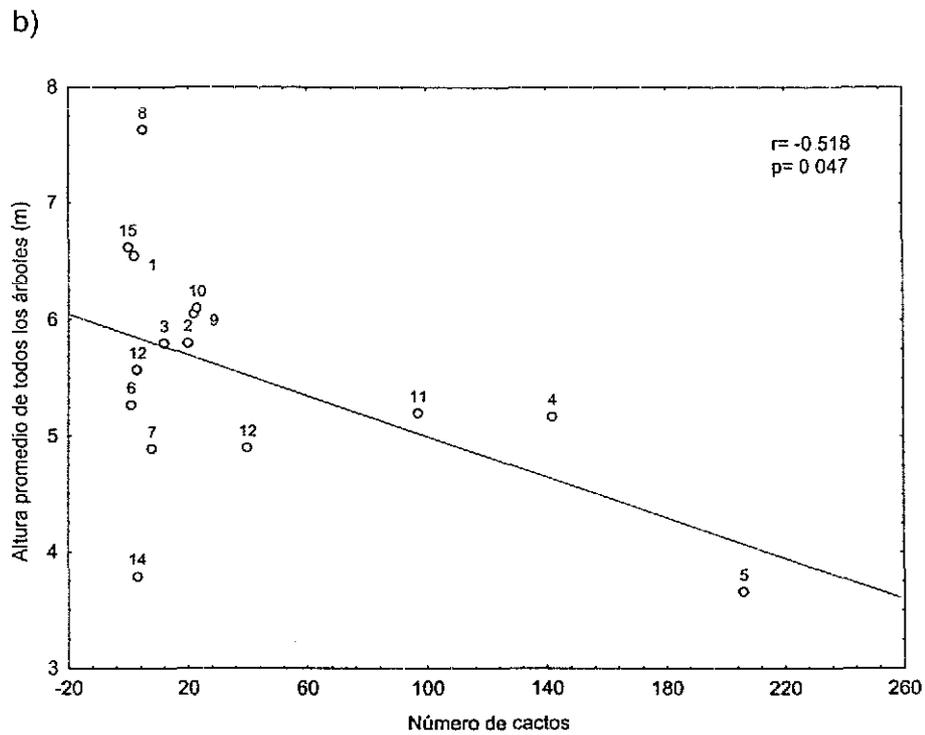
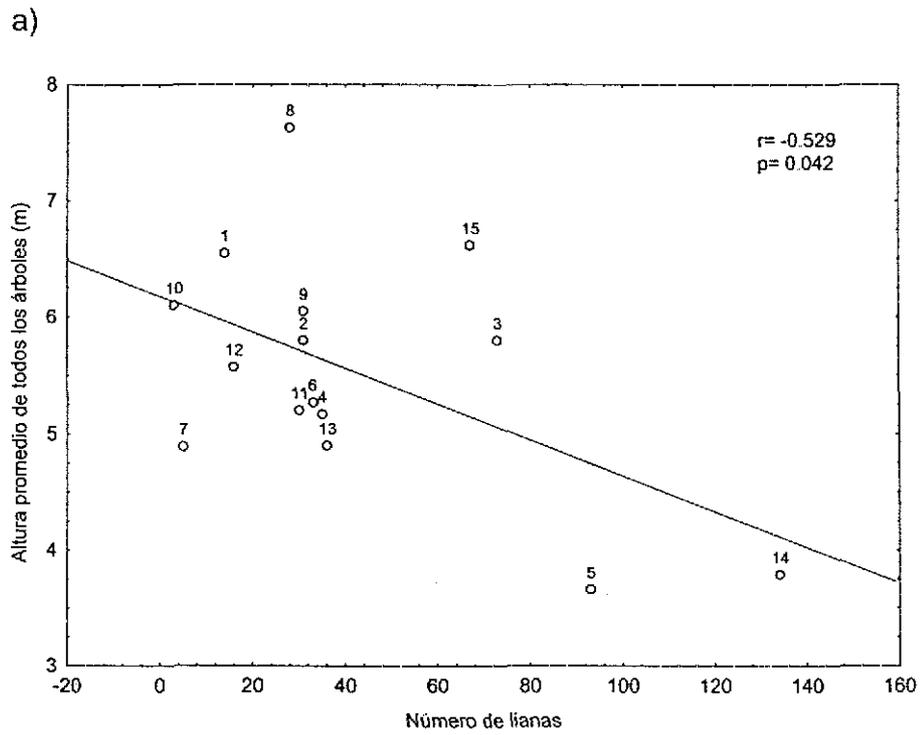
A nivel de las distintas formas de crecimiento, se determinaron correlaciones significativas y negativas entre el número de lianas y de cactos con la altura promedio del conjunto TOTAL (lianas:  $r = -0.529$ ,  $p = 0.042$ ; cactos:  $r = -0.518$ ,  $p = 0.047$ ) (Fig. 9a y b). Para la altura promedio del conjunto 10%SUP las correlaciones no fueron significativas (lianas:  $p = 0.077$ ; cactos:  $p = 0.226$ ), aunque en el caso de las lianas se observó una clara tendencia decreciente (Fig. 9c y d).

En cuanto a la relación entre la altura de estas selvas y su diversidad específica, se encontraron correlaciones significativas y positivas entre el índice de diversidad de Shannon-Wiener y la altura promedio del conjunto TOTAL ( $r = 0.534$ ,  $p < 0.05$ ), y la altura promedio del conjunto 10%SUP ( $r = 0.539$ ,  $p < 0.05$ ). Para los índices de Simpson y de Berger-Parker no se obtuvieron correlaciones significativas con estas variables de altura (altura promedio de TOTAL: Simpson,  $p = 0.188$ ; Berger-Parker,  $p = 0.362$ ; altura promedio de 10%SUP: Simpson,  $p = 0.232$ ; Berger-Parker,  $p = 0.476$ ).

ANÁLISIS PARA ESPECIES INDIVIDUALES. Veinticinco especies, pertenecientes a 11 familias, tuvieron alturas por encima de los 15 m (Tabla 11).



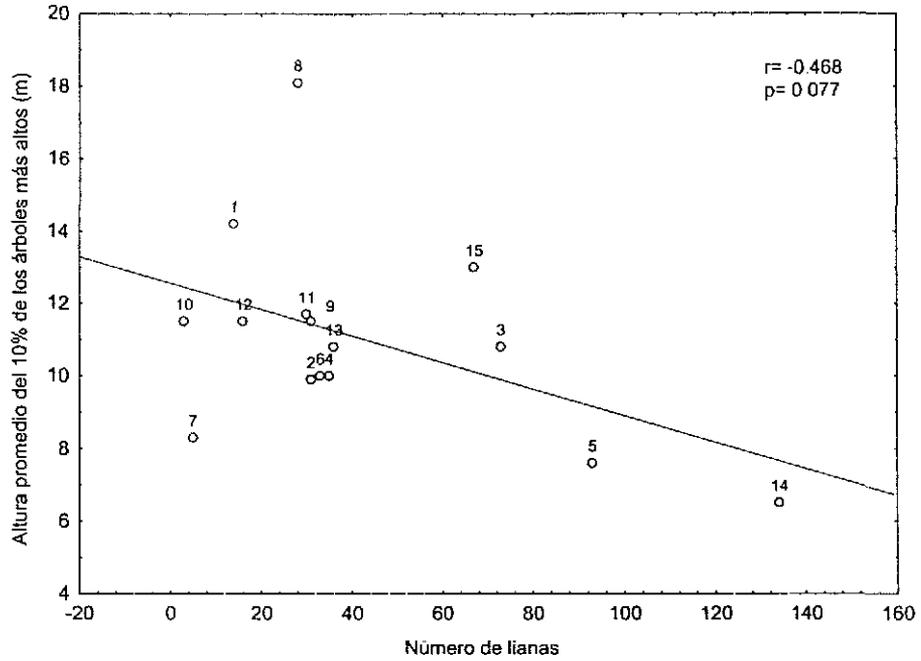
**Figura 8.** Correlaciones entre el DAP promedio y la densidad en los 15 sitios de muestreo de la selva tropical seca de la costa de Oaxaca. a) Densidad de todos los individuos vs DAP promedio de todos los individuos. b) Densidad del 10% de los árboles más altos vs DAP promedio del 10% de los árboles más altos.



TESIS CON  
 FALLA DE ORIGEN

**Figura 9.** Correlación del número de lianas (a) y de cactus (b) por sitio con la altura promedio de todos los árboles.

c)



d)

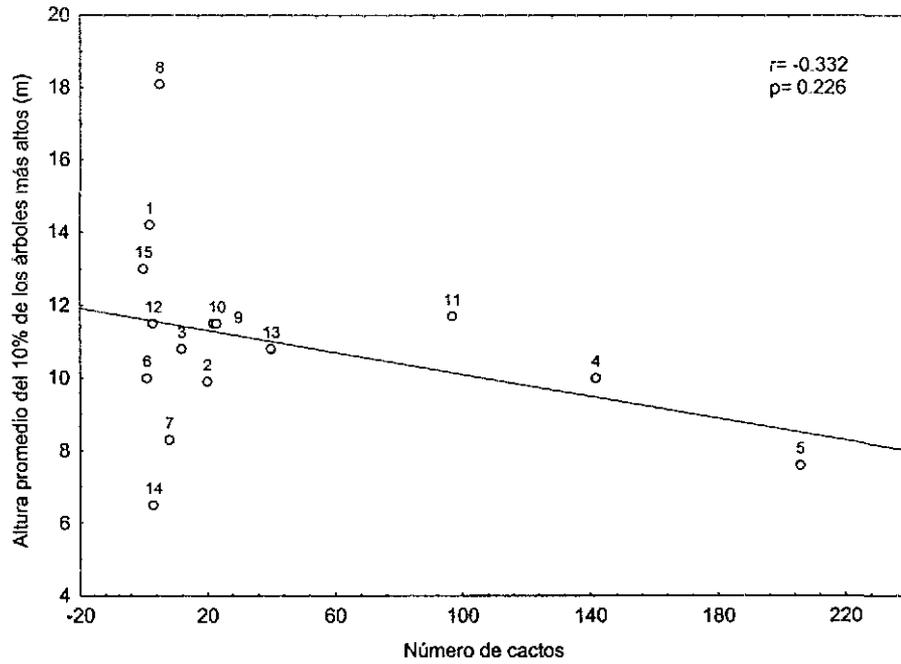


Figura 9 (Cont.). Correlación del número de lianas (c) y de cactus (d) por sitio con la altura promedio del 10% de los árboles más altos.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

**Tabla 11.** Especies con alturas  $\geq 15$  m en los 15 sitios de muestreo de la selva seca estacional de la Costa de Oaxaca, y abundancia de individuos de éstas que rebasan dicha cota de altura. Las especies están arregladas de acuerdo a su altura en orden descendente. Nótese que en algunos sitios no aparecieron individuos que alcancen esta estatura. 1 El Chorro, 3 La Bamba, 4 Playa Grande, 6 El Guayacán, 8 Chacalapa, 9 Río Ciruelo, 10 Puente Zimatán, 11 Tangolunda, 12 Bajos del Arenal, 13 Huatulco, 15 Xadani.

Especie	Altura máx. alcanzada (m)	Sitios											
		1	3	4	6	8	9	10	11	12	13	15	
Leguminosae sp. 15	25	1				2	1					1	
<i>Pterocarpus rohrii</i>	25					1							
Leguminosae sp. 2	24					5	1			1			1
<i>Lonchocarpus aff. magallanesii</i>	24	1					2						
<i>Cordia tinifolia</i>	23					1							
<i>Agonandra obtusifolia</i>	20			1			1						
<i>Amphipterygium adstringens</i>	20			1		1	3	1	1				
<i>Lysiloma microphyllum</i>	20	1											
<i>Caesalpinia eriostachys</i>	19.5					1							
<i>Tabebuia impetiginosa</i>	19.5						1						
<i>Bursera aff. cinerea</i>	18.5		1							1	3		
<i>Bucida macrostachya</i>	18	3											
<i>Jacaratia mexicana</i>	17.5					2							
<i>Apoplanesia paniculata</i>	16.5					1							
<i>Caesalpinia platyloba</i>	16.5	1							1				
Indeterminada 28	16.5	1				1							
<i>Bursera aff. simarouba</i>	16							1					
<i>Cordia eleagnoides</i>	16				1	1							
<i>Cnidoscolus</i> sp.	16	1											
Leguminosae sp. 21	16	1											
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	15.5		1										
<i>Cordia</i> sp. 1	15.5								1				
<i>Sapium macrocarpum</i>	15.5			1									
<i>Bursera excelsa</i>	15												1
<i>Bursera heteresthes</i>	15					1							
Total de individuos $\geq 15$ m	55	10	2	3	1	17	9	2	3	2	4	2	

*Pterocarpus rohrii* y Leguminosae sp. 15 fueron las especies para las que se registró la mayor altura en todo el muestreo (25 m). A nivel de familia, Leguminosae fue la que contó con el mayor número de especies con alturas > 15 m. En las localidades de La Cotorra (S2), La Colorada (S5), El Porvenir (S7) y Guelaguichi (S14) no se encontró ningún individuo > 15 m, mientras que en El Chorro (S1), Chacalapa (S8) y Río Ciruelo (S9) se encontró el mayor número de individuos y de especies que rebasaron este tamaño.

Solamente seis especies del total registrados en los muestreos fueron identificadas como las más frecuentes, esto es, que hayan aparecido por lo menos en 10 sitios de muestreo y que hayan tenido una abundancia de por lo menos tres individuos. De éstas, tres son árboles que alcanzan el dosel (*Leguminosa* sp. 21, *Leguminosa* sp. 02 y *Tabebuia impetiginosa*) y se encuentran entre las especies más altas. Con respecto a las otras tres especies más frecuentes, una alcanza el dosel, llegando a tener hasta 16.5 m, pero suele tener múltiples tallos (*Apoplanesia paniculata*), otra pertenece al estrato arbóreo bajo (*Cnidoscolus tubulosus*), aunque en un sitio alcanzó 16 m de altura, y la última es un arbusto del estrato bajo de la selva (*Randia nelsonii*), cuya altura varió entre 1.9 y 6.1 m.

En cuanto a las diez especies más abundantes, siete son árboles, dos son arbustos y una es un cacto (Tabla 12). Sus abundancias variaron entre 81 y 455 individuos. Los árboles se encuentran entre los más altos registrados, con excepción de *Croton septemnerivius*; mientras que los arbustos y el cacto columnar no rebasaron los 7 m de altura.

**Tabla 12.** Las 10 especies más abundantes en los 15 sitios de muestreo de la selva tropical seca de la costa de Oaxaca. Con asterisco se marcan las especies que además pertenecen al grupo de las más frecuentes.

<b>Especie</b>	<b>Abundancia</b> (No de Ind. en 1.5 ha)	<b>Intervalo de Altura</b> (m)	<b>Forma de crecimiento</b>
<i>Croton septemnerivus</i>	455	1.5 - 8.7	Árbol
<i>Pilosocereus aff. collinsii</i>	248	1.35 - 6.60	Cactácea columnar
<i>Cnidocolus tubulosus</i> *	215	1.50 - 16.0	Árbol
<i>Randia nelsonii</i> *	135	1.90 - 6.10	Arbusto
Leguminosa sp. 21*	131	2.1 - 16.0	Árbol
Leguminosa sp. 02*	128	2.3 - 24.0	Árbol
<i>Caesalpinia eriostachys</i>	118	3.1 - 19.5	Árbol
<i>Tabebuia impetiginosa</i> *	116	2.7 - 19.5	Árbol
Indeterminada 29	107	2.3 - 6.9	Arbusto
<i>Amphipterygium adstringens</i>	81	2.5 - 20.0	Árbol

De acuerdo al análisis de correlación entre los datos de DAP y de altura por individuo para las 10 especies más abundantes en los 15 sitios, la altura de las especies arbóreas está fuertemente correlacionada con el DAP, mientras que para las especies arbustivas y del cacto esta correlación no fue significativa. En el caso de *Croton septemnerivus*, esta especie se desarrolla como un árbol del estrato bajo, alcanzando alturas de entre 2 y 8 m; la relación de esta especie con su DAP no es tan clara como en el caso del resto de las especies arbóreas analizadas (Tablas 13 y 14). En la Figura 10 se muestran las gráficas de regresión entre el DAP y la altura de las cuatro especies más abundantes, para las que se obtuvieron valores de  $r^2 > 0.6$ .

Con el fin de determinar si existe una relación entre la altura de la comunidad

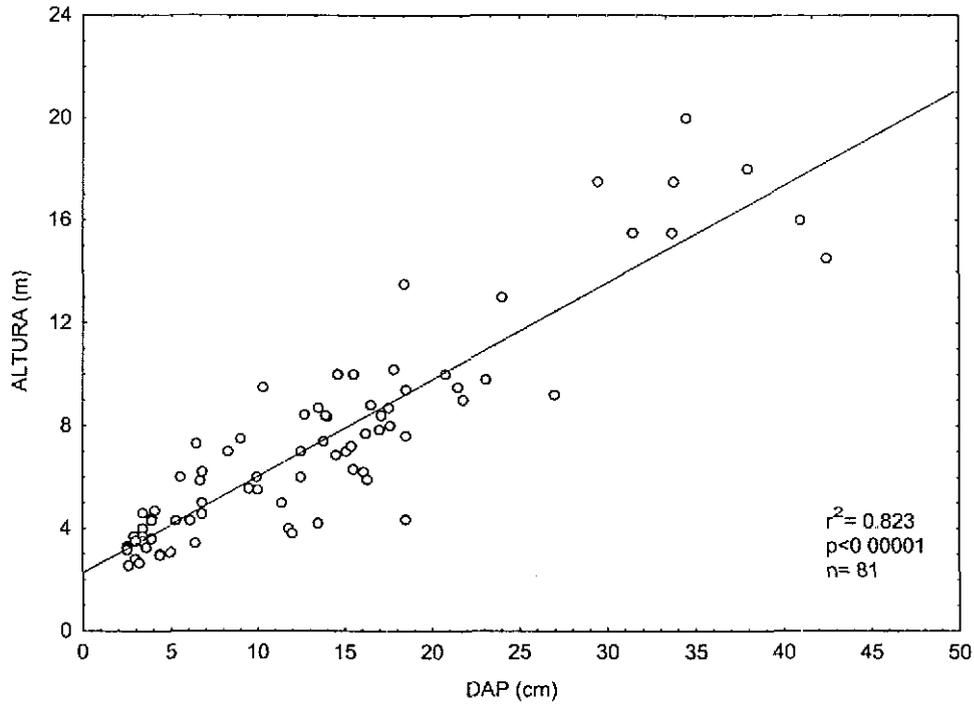
**Tabla 13.** Las 10 especies más abundantes de los 15 sitios de muestreo de la selva tropical seca de la costa, Oaxaca, con sus formas de crecimiento y sus coeficientes de correlación entre la altura total y el DAP de sus individuos (r).

Espece	Forma de crecimiento	r	p
<i>Amphipterygium adstringens</i>	Árbol	0.907	<0.05
<i>Cnidocolus tubulosus</i>	Árbol	0.875	<0.05
<i>Tabebuia impetiginosa</i>	Árbol	0.805	<0.05
Leguminosa sp. 02	Árbol	0.793	<0.05
Leguminosa sp. 21	Árbol	0.743	<0.05
<i>Caesalpinia eriostachys</i>	Árbol	0.700	<0.05
Indeterminada 29	Arbusto	0.693	<0.05
<i>Croton septemnerius</i>	Árbol	0.506	<0.05
<i>Pilosocereus aff. collinsii</i>	Cactácea columnar	0.448	<0.05
<i>Randia nelsonii</i>	Arbusto	0.416	<0.05

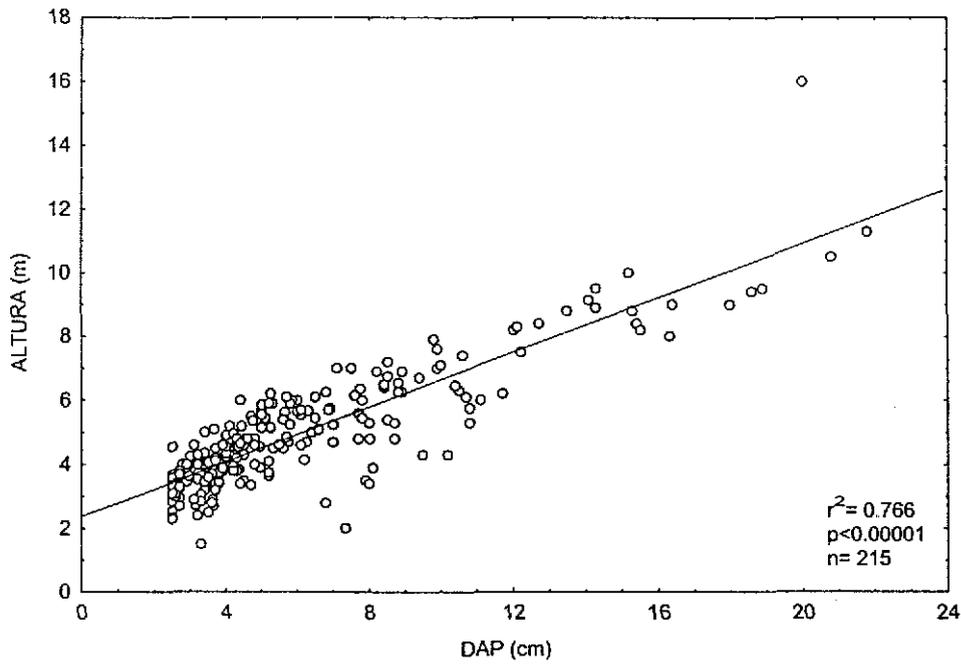
**Tabla 14.** Modelos de regresión para la determinación de la altura a través de datos de DAP para las 10 especies más abundantes. H = altura.

Espece	Modelo	r <sup>2</sup>	p
<i>Amphipterygium adstringens</i>	H= 2.2484 + 0.3770 * DAP	0.823	< 0.0001
<i>Cnidocolus tubulosus</i>	H= 2.3732 + 0.4273 * DAP	0.766	< 0.0001
<i>Tabebuia impetiginosa</i>	H= 2.8629 + 0.4956 * DAP	0.648	< 0.0001
Leguminosae sp. 02	H= 4.3819 + 0.2896 * DAP	0.629	< 0.0001
Leguminosae sp. 21	H= 2.6096 + 0.5635 * DAP	0.553	< 0.0001
<i>Caesalpinia eriostachys</i>	H= 3.9700 + 0.3114 * DAP	0.491	< 0.0001
Indeterminada 29	H= 2.9107 + 0.2141 * DAP	0.480	< 0.0001
<i>Croton septemnerius</i>	H= 3.1126 + 0.4449 * DAP	0.256	< 0.0001
<i>Pilosocereus aff. collinsii</i>	H= 0.4115 + 0.3570 * DAP	0.201	< 0.0001
<i>Randia nelsonii</i>	H= 2.7373 + 0.3013 * DAP	0.173	< 0.0001

a)



b)

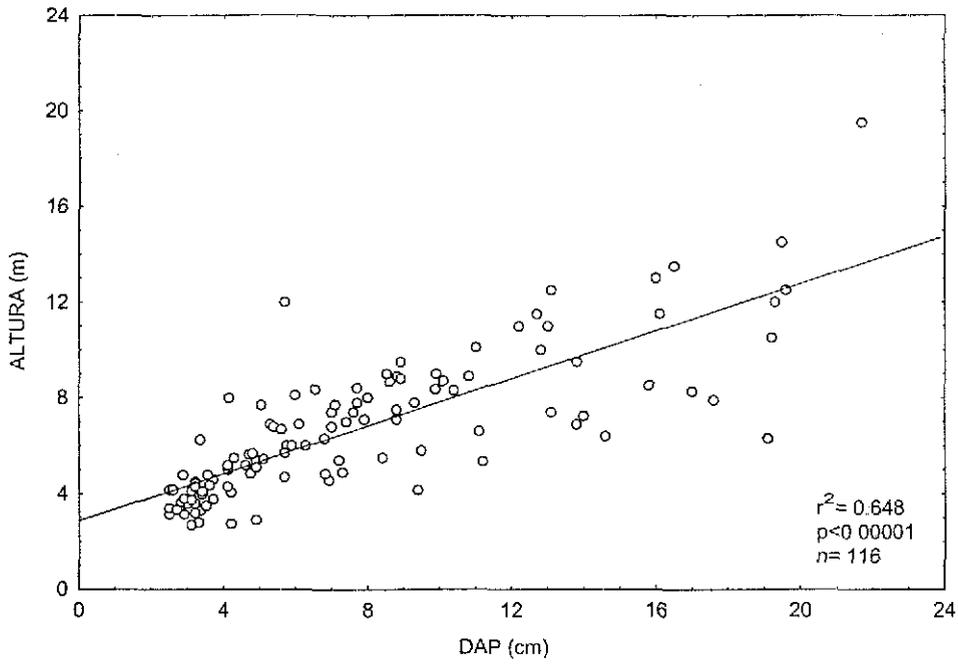


TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

**Figura 10.** Regresión del DAP con la altura. a) *Amphipterygium adstringens*,  $n = 81$ ,  $r^2 = 0.823$ ,  $p < 0.00001$ ; b) *Cnidoscylus tubulosus*,  $n = 215$ ,  $r^2 = 0.766$ ,  $p < 0.00001$ .

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

c)



d)

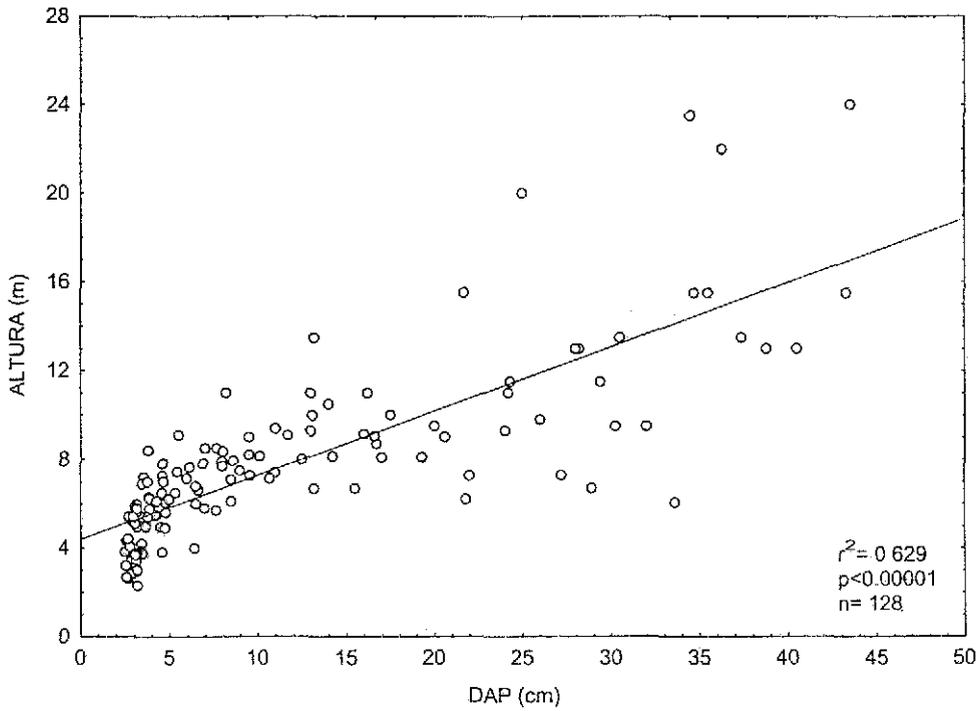


Figura 10 (Cont.). Regresión del DAP con la altura. c) *Tabebuia impetiginosa*.  $n = 116$ ,  $r^2 = 0.648$ ,  $p < 0.00001$ . d) *Leguminosae sp. 02*.  $n = 128$ ,  $r^2 = 0.629$ ,  $p < 0.00001$

y las alturas de las especies que la componen, esto es, si en los sitios con la mayor altura las especies presentes en esos sitios también presentan sus mayores alturas, se llevó a cabo un análisis de regresión lineal simple de las alturas de las seis especies más frecuentes (aquellas que aparecieron en más de 10 sitios con una abundancia de al menos tres individuos), con la altura promedio de todos los individuos por sitio y con la altura promedio del 10% de los árboles más altos por sitio (Tabla 15). Con excepción de los casos de *Tabebuia impetiginosa* con las alturas de los dos conjuntos, y de la Leguminosae sp.2 con el conjunto 10%SUP, todas las regresiones fueron altamente significativas, aunque curiosamente los bajos valores de  $r^2$  indicaron el pequeño poder predictivo de estas regresiones.

#### **4.6 Relación entre la altura de la vegetación y el ambiente**

Para determinar las posibles relaciones entre los factores ambientales analizados y la variación en la altura de la vegetación se hizo un análisis de regresión múltiple por pasos.

La búsqueda que se hizo sobre la información climática del área permitió determinar que las únicas estaciones meteorológicas con más de 10 años de información, y por lo tanto con mayor confiabilidad, eran la estación Salina Cruz, al este del área y la estación Puerto Ángel, al oeste. Entre ambas existe muy poca diferencia tanto en la precipitación total anual como en su distribución en el año. Las otras estaciones en el área contaban con 10 años o menos de información. La complejidad fisiográfica de la zona y la carencia de datos climáticos impidieron extrapolar los climas inferidos en esas estaciones a los sitios de muestreo, por lo que

**Tabla 15.** Resultados del análisis de regresión entre la altura de las seis especies más frecuentes con la altura promedio total por sitio (1) y la altura promedio del 10% de los árboles más altos por sitio (2).

<b>Especie</b>	<b>r<sup>2</sup></b>	<b>p</b>
<i>Randia nelsonii</i>		
1	0.144	6 x 10 <sup>-6</sup>
2	0.136	1 x 10 <sup>-5</sup>
<i>Cnidocolus tubulosus</i>		
1	0.066	13 x 10 <sup>-5</sup>
2	0.035	5 x 10 <sup>-3</sup>
Leguminosae sp. 21		
1	0.208	< 0.00001
2	0.206	< 0.00001
Leguminosae sp. 2		
1	0.037	0.028
2	0.014	0.181
<i>Tabebuia impetiginosa</i>		
1	0.007	0.361
2	0.022	0.107
<i>Apoplansia paniculata</i>		
1	0.236	15 x 10 <sup>-6</sup>
2	0.260	5 x 10 <sup>-6</sup>

se tuvieron que descartar los datos de precipitación del análisis de regresión.

Como se mostró en la sección 4.1, para las variables edáficas no se tuvo la misma dificultad que para las climáticas. Debido a que en todos los sitios se diferenciaron al menos dos horizontes en el perfil del suelo, se consideraron para el análisis estos dos horizontes. Con el fin de simplificar el modelo y tener los suficientes grados de libertad, se hicieron análisis de correlación entre los valores de las 12 variables obtenidas para ambos horizontes. Las variables que no resultaron correlacionadas con ninguna otra fueron nitrógeno, magnesio y potasio del horizonte B. Por lo tanto, en el análisis de componentes principales (ACP) se utilizaron las variables no correlacionadas del horizonte B, más todas las variables del horizonte A.

En el ACP, se seleccionaron cinco variables con los primeros tres componentes, que en conjunto explican el 58% de la variación de los datos: el Componente Principal (CP) 1 se correlacionó significativamente con la densidad aparente del horizonte a; el CP 2 se correlacionó con el contenido de sodio del horizonte a y con el contenido de magnesio del horizonte b; mientras que el CP 3 se correlacionó con el contenido de materia orgánica y el fósforo, ambos del horizonte a (Tabla 16).

Para el análisis de regresión múltiple por pasos se utilizaron las variables seleccionadas en el análisis de componentes principales, más la profundidad total del suelo, la pendiente, la exposición y la altitud. Esta última variable fue incluida en este análisis debido a que se consideró que es un buen indicador indirecto de la humedad presente, ante la carencia de datos climáticos en el área. De las variables de altura se seleccionaron la altura promedio de todos los árboles y la altura promedio del

**Tabla 16.** Resultado del Análisis de Componentes Principales para los primeros tres componentes, tomando como variables las características del suelo para los dos primeros horizontes (marcados con las letras a y b) de los 15 sitios de muestreo. En negritas se muestran las variables correlacionadas significativamente con los valores de los componentes principales.

<b>Variable</b>	<b>CP 1</b>	<b>CP 2</b>	<b>CP 3</b>
Densidad aparente a	<b>0.910</b>	0.057	0.081
Materia orgánica a	-0.373	0.464	<b>-0.720</b>
Nitrógeno a	-0.479	0.446	-0.264
Fósforo a	0.214	-0.140	<b>-0.770</b>
pH a	0.662	0.206	-0.547
Contenido de arcillas a	-0.638	0.078	0.519
Calcio a	-0.508	0.471	-0.087
Magnesio a	0.243	0.578	0.357
Sodio a	0.140	<b>0.847</b>	0.245
Potasio a	-0.611	0.186	0.015
Capacidad de Intercambio Catiónico a	-0.488	0.114	-0.328
Nitrógeno b	-0.395	-0.441	-0.105
Magnesio b	0.205	<b>0.763</b>	-0.042
Potasio b	-0.257	-0.383	-0.154
Variación explicada	0.236	0.195	0.150
Variación explicada acumulada	0.236	0.431	0.581

conjunto 10%SUP, con fines de comparación. Para la altura promedio de todos los árboles resultó significativa únicamente la altitud, pero aun para este factor la varianza total explicada por el modelo de regresión fue muy baja, tan sólo 35% (Tabla 17).

**Tabla 17.** Resultado del análisis de regresión lineal múltiple por pasos por eliminación de variables, utilizando como variable dependiente la altura promedio de todos los árboles de los 15 sitios de muestreo. N= 15, R= 0.588, R<sup>2</sup> = 0.346, F<sub>(1,13)</sub>= 6.885, Error estándar estimado= 0.869.

Variable	$\beta$	Error estándar de $\beta$	t (12)	p
Ordenada al origen	4.571	0.429	10.64	< 0.001
Altitud	0.009	0.003	2.623	0.021

La ecuación que predice la altura promedio a partir de la altura del dosel es la siguiente:

$$\text{Altura promedio total} = 4.571 + 0.009 (\text{altitud})$$

El análisis de regresión se repitió para la altura promedio del conjunto 10%SUP, utilizando también el procedimiento de eliminación de variables. Sin embargo, este análisis no determinó alguna variable relacionada significativamente, sino que terminó por eliminar a todas las variables predictoras. Por lo tanto, aunque en diversos análisis anteriores se obtuvieron resultados similares para las alturas promedio de los conjuntos TOTAL y 10%SUP, en este caso no fue así.

## 5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Los trabajos de prospección florística desarrollados durante aproximadamente 10 años en la región costera de Oaxaca habían permitido observar ampliamente la variación de las alturas de las selvas tropicales secas de esta zona. Por ello, en este estudio se planteó buscar una posible relación entre las condiciones físicas en las que se establecen y la altura de su dosel, y se hipotetizó que la precipitación, algunos factores edáficos relacionados con la disponibilidad de agua y de nutrientes y características físicas de los sitios en los que se desarrollan serían los principales responsables de la heterogeneidad estructural de estas selvas.

Las comunidades estudiadas se distribuyen prácticamente desde el nivel del mar hasta altitudes que varían entre 200 y 500 m snm en distintas porciones de la región. Sin embargo, las dificultades de acceso a los sitios más altos, donde no hay ningún tipo de infraestructura carretera ni veredas establecidas, hicieron que todos los sitios de muestreo hayan quedado ubicados en el intervalo de 10 a 200 m snm. Esto significa que el muestreo dejó sin cubrir una fracción altitudinal grande, lo cual impone ciertas restricciones al análisis en términos de la evaluación del efecto de este factor ambiental.

Al margen de esta limitante, fue posible determinar que es en la porción ubicada entre Huatulco y el río Ayuta, en general referida como el área de Zimatán, donde las selvas secas alcanzan las máximas altitudes, y es muy probable que allí existan niveles de heterogeneidad en la estructura de la vegetación mayores a los detectados en este trabajo. De hecho, en la parte más occidental de la región de

estudio, es decir, la más cercana a Puerto Angel, a partir de los 200 m snm ya no hay selva tropical seca, sino la vegetación adquiere un carácter mucho más húmedo, pudiéndose clasificar como selva mediana subcaducifolia y subperennifolia en el sistema de Miranda y Hernández-X. (1963) o como bosque tropical subcaducifolio en el de Rzedowski (1978).

El principal problema al que se enfrentó esta investigación fue la inexistencia de información climática detallada para las diferentes porciones del área de estudio, lo cual imposibilitó incluir en el análisis datos locales de precipitación y temperatura. Esta carencia de datos climáticos no es específica de la costa de Oaxaca, sino que por el contrario, es uno de los problemas recurrentes a los que se enfrentan los estudios de vegetación en gran parte del territorio oaxaqueño, y seguramente en muchas regiones del país. Si bien la tarea de resolver esta falta de información rebasa por mucho las metas de estudios como el presente, es evidente que se trata de una necesidad urgente en el país, no sólo en el contexto de los estudios de vegetación, sino para el desarrollo de muchas disciplinas, algunas tan importantes como la planeación rural y la evaluación de riesgos, entre otras.

Por otra parte, en una región de alta heterogeneidad ambiental como ésta, no es suficiente considerar sólo los efectos climáticos a nivel regional, sino que se deben tomar en cuenta las características microclimáticas. Por ejemplo, las neblinas que se presentan durante la época seca del año, justo antes de la salida del sol, observadas en algunas zonas del área estudiada, podrían representar aportes importantes de humedad adicional a la vegetación, y con esto, permitir el desarrollo de árboles más altos en ciertos sitios. A pesar de que se desconocen los

mecanismos de formación de neblina matutina en esta región, las observaciones de campo sugieren fuertemente que éstas tienen una distribución espacial desigual, de modo que en algunas áreas este fenómeno no se presenta. Con los datos climáticos disponibles en la actualidad, es imposible intentar hacer un análisis formal de este factor.

Otro componente importante de heterogeneidad climática local en la región de estudio es el viento. Tampoco existe información detallada para este factor, con excepción de las rosas de vientos reportadas en las cartas de efectos climáticos regionales 1:250,000 de INEGI (1984a,b). El área se ubica cerca del Istmo de Tehuantepec, donde hay una marcada influencia de los vientos conocidos como "nortes" (García, 1978). Éstos son vientos provenientes del norte del continente que afectan la mayor parte del país en los meses invernales, generando lluvias en esta época en algunos lugares y produciendo descensos de temperatura en otros. Al atravesar el Istmo de Tehuantepec, los nortes descargan su humedad en la vertiente de Golfo de México, de modo que tienen un efecto desecante al llegar a la Planicie Costera del Pacífico. Además, su paso forzado entre las serranías que circundan las partes bajas del Istmo les confiere una gran velocidad (Chelton *et al.* sin fecha). Aparentemente estos vientos afectan la altura de la vegetación en la parte oriental de la zona de estudio, ya sea reduciendo la disponibilidad de agua o por medio de la acción mecánica sobre los árboles (King, 1990; Jones, 1983).

En contraste, la porción occidental, localizada más lejos del Istmo de Tehuantepec, está poco influenciada por los "nortes". En esta parte los vientos dominantes provienen del mar y por ello son más húmedos que los prevaletentes en

el este. Esta situación coincide con la presencia cercana de la Sierra Sur, justo al norte de esta porción; además, es precisamente en esta parte de la sierra donde se alcanzan altitudes hasta de 3750 m snm, que corresponde a la cima más alta de Oaxaca. La combinación del impacto de vientos marinos y este gran gradiente altitudinal pueden determinar que existan condiciones ambientales más adecuadas para el desarrollo de la vegetación, lo cual se manifiesta en las mayores alturas que alcanzan las selvas de esta parte del área. En síntesis, los gradientes de humedad asociados a los gradientes altitudinales parecen ser más fuertes en la parte occidental de la región de estudio; si bien en esta porción también hay selvas de baja estatura, éstas están restringidas a los sitios de menor altitud y cercanos al mar, mientras que en la parte oriental el aumento de la altura de los árboles asociado a los incrementos de altitud son más modestos.

Ante la imposibilidad de incluir en los análisis estadísticos información local de temperatura y de precipitación para evaluar la influencia de estos factores sobre la altura de la vegetación, se consideró como un buen indicador indirecto a la altitud. De acuerdo al análisis de regresión múltiple por pasos, esta variable fue la única que explicó significativamente una fracción, aunque pequeña (tan sólo 35%), de la varianza total en los datos de altura de la vegetación. La altitud puede ejercer una influencia grande sobre la vegetación a través de cambios altitudinales en la humedad, ya que en los sitios más altos desciende la temperatura de manera importante, reduciendo la evaporación (Whittaker, 1975; Ricklefs, 1979; Jones, 1983; Begon *et al.*, 1986; Margaleff, 1991; Holdridge, 1996). El contacto de las selvas tropicales secas con selvas subcaducifolias y subperennifolias en la porción oeste del

área antes mencionado pone en evidencia esta relación entre la altitud y la disponibilidad de agua.

Para suplir al menos parcialmente la escasez de datos climáticos, algunos grupos de plantas fueron utilizados como indicadores indirectos del grado de humedad en los sitios de muestreo. Estos grupos fueron las lianas y los cactus, ya que el primero es indicador de mayor humedad y el segundo de condiciones más secas (Trejo, 1998, Clinebell *et al.*, 1995, Medina, 1995). Se esperaba que en sitios más húmedos habría un mayor número de lianas y que la vegetación tendría mayor altura, mientras que en sitios con menor humedad habría más cactus y la vegetación tendría una altura menor. En el caso de los cactus la relación observada coincidió con esta expectativa: conforme aumentó su abundancia, la altura de la vegetación fue menor. En contraste, en el caso de la densidad de lianas el resultado no fue el esperado, ya que los sitios con mayor densidad no solamente no fueron los más altos, sino que de hecho fueron de baja estatura. Este resultado parece deberse a que en algunas localidades fue muy abundante *Piptadenia flava*, arbusto escandente de la familia Leguminosae, que representó densidades tan altas como casi la mitad de los individuos medidos en Guelaguichi (14), el sitio de menor altura. La presencia de esta especie no sólo no depende de condiciones de alta humedad, sino que inclusive parece ser favorecida por el disturbio. Una visión distinta, sin embargo, se obtiene al considerar la riqueza de especies en lugar de la densidad de lianas, pues para esta variable, los sitios con vegetación más alta, supuestamente los más húmedos, presentaron los mayores valores (ver Tabla 5).

En el presente estudio, la información edafológica publicada en la cartografía

de INEGI (1988b, 1989), escala 1:250,000, fue usada únicamente para describir en términos generales los tipos de suelos presentes, pero no sirvió para delimitar unidades homogéneas para orientar el muestreo que tomaran en cuenta las diferencias en el suelo. Sin embargo, a diferencia de la información climática, en este estudio se generó información edafológica de primera mano muy precisa para cada sitio, y esto permitió llevar a cabo un análisis más complejo de la variación de la estructura de la vegetación con este factor.

Los suelos de los sitios de muestreo tienen en general altos contenidos de arena y en su clasificación textural dos de ellos fueron clasificados como arenas. Esta textura implica una rápida percolación y por lo tanto una baja capacidad de retención de agua y, potencialmente, una alta lixiviación de nutrientes. Otra característica que llamó la atención fue la poca profundidad que tuvieron los suelos en general, ya que la profundidad promedio para todos los sitios fue de 59 cm, mientras que la mayor profundidad apenas rebasó 1 m. El contenido de nutrientes también fue muy variable, pero en general bajo. La diferenciación de los horizontes del suelo, basada en cambios de estructura y agregación en los perfiles, no fue muy clara, ya que otros atributos observados en campo como el color y la textura prácticamente no variaban a lo largo de los mismos. Los análisis químicos y físicos realizados en laboratorio fueron congruentes con esta falta de diferenciación a lo largo de los perfiles de suelo, y por ello las correlaciones entre las determinaciones de prácticamente todas las variables edáficas analizadas para los dos horizontes resultaron ser muy altas. Todo esto sugiere que las selvas estudiadas se desarrollan sobre suelos poco desarrollados, probablemente muy jóvenes.

El conjunto de estos resultados sugiere que no existen relaciones muy evidentes entre las diferentes características edáficas y la altura de la vegetación. Por ejemplo, aunque se esperaba que la profundidad del suelo estuviera positivamente relacionada con la altura de la vegetación, estas dos variables no estuvieron correlacionadas. Lo mismo sucedió con la textura y el contenido de nutrientes. Estos resultados difieren de los hallazgos de otros estudios en regiones ambientalmente similares: la textura del suelo ha sido claramente relacionada con la distribución de las selvas secas de la India (Jha y Sing, 1990), con la abundancia y distribución de algunas especies en Kenya (Patten y Ellis, 1995), y con la densidad del bosque en la República Sudafricana (Witkowski y O'Connor, 1996); además, se ha encontrado que el sodio, el calcio, la salinidad y el carbonato de calcio juegan un papel importante en la distribución de especies de plantas de desierto (Abbas *et al.*, 1991). Por otra parte, se ha señalado que deficiencias de nitrógeno en el suelo parecen determinar las características estructurales y fisiológicas de las caatingas amazónicas y que la profundidad de aireación determina su estatura (Coomes y Grubb, 1996); en el área de estudio el contenido de nitrógeno, aunque bajo (< 1%), no parece determinar la altura de la vegetación y la aireación tampoco parece ser un factor determinante, ya que son suelos de textura arenosa y por lo tanto de rápida percolación, que en época de lluvia no suelen inundarse. Por lo tanto, las variables edáficas determinadas para los suelos del área no proporcionan una explicación de la heterogeneidad en la altura de las selvas.

El análisis de clasificación de los sitios no mostró evidencias de que el material parental tuviera alguna influencia sobre las alturas de las selvas estudiadas; éstas no

muestran correspondencia con los tipos de rocas, ya que sobre un mismo sustrato geológico se desarrollan tanto selvas de mayor altura como otras más bajas.

Es muy importante tomar en cuenta que los factores ambientales nunca actúan solos (Loveless, 1983), y que en el caso de este estudio, es posible que el efecto de las variables ambientales que fueron analizadas dependan de la acción de otros factores no considerados. En particular, la influencia humana debe ser tomada en cuenta, ya que es posible que el uso que se ha dado a estas selvas tenga algún impacto sobre su estructura, composición y aun en su permanencia. De considerable importancia parece ser la extracción de leña, la cual es selectiva hacia ciertas especies, como *Cordia eleagnoides*, que en varios sitios de muestreo aparecía con nuevos brotes y clara evidencia de que había sido cortada. Sería muy conveniente que futuros estudios cuantifiquen este factor con mucho detalle.

En cuanto a su composición florística, las cinco familias con el mayor número de especies fueron: Leguminosae, Euphorbiaceae, Boraginaceae, Burseraceae y Compositae, las cuales abarcan aproximadamente el 40% de las especies determinadas en los 15 sitios. Estas cinco familias coinciden en parte con las señaladas por Trejo (1998) y Lott *et al.* (1987). Boraginaceae, Burseraceae y Compositae no aparecen entre las 10 familias más importantes reportadas por Gentry (1995) para los bosques secos neotropicales, mientras que Leguminosae tuvo el mayor número de especies, confirmando que ésta es la familia más diversa en los bosques secos de la porción este de la costa de Oaxaca, situación que también ha sido encontrada en otras selvas semejantes (Lott, 1985; Gentry, 1995; Reyes-García y Sousa, 1997; Trejo, 1998; entre otros). Las cuatro familias con el mayor número de

especies (Leguminosae, Euphorbiaceae, Boraginaceae y Burseraceae) corresponden a su vez a las más importantes para el estrato arbóreo de estas selvas, ya que para los arbustos y bejucos son otras las que destacan por su riqueza. Para los arbustos, además de Leguminosae, las familias más importantes fueron Rubiaceae y Sapindaceae, y para las lianas fueron Leguminosae, Sapindaceae y Cucurbitaceae. Este último resultado también difiere del señalamiento que hizo Gentry (1995) de la familia Bignoniaceae como la más importante para las lianas.

Comparando la composición de familias entre sitios se observó una gran variabilidad. Algunas familias fueron encontradas sólo en ciertos lugares, donde incluso fueron muy abundantes, pero estaban completamente ausentes de otros. Es notable que Leguminosae y Euphorbiaceae no sólo resultaron ser las familias más diversas, sino que también tuvieron las mayores densidades, mientras que a la familia Boraginaceae, una de las más diversas, correspondieron en general densidades bajas. En contraste, Cactaceae, con sólo seis especies, destacó como una de las familias con mayores abundancias de individuos.

A nivel genérico, *Bursera* fue el taxón con más especies (13). En el muestreo aparecieron todas las especies actualmente incluidas en el listado florístico que se está preparando para el área. Este resultado es interesante, ya que *Lonchocarpus* (Leguminosae), género que cuenta con un mayor número de especies en el área (14), sólo estuvo representado por cuatro de ellas en los muestreos. Si bien es difícil explicar esta diferencia, dos posibles explicaciones son una distribución más amplia del género *Bursera*, o densidades mucho más bajas de las especies de *Lonchocarpus*.

Los números de especies registrados por sitio (38 a 82, promedio 63) coinciden con los datos reportados por Gentry (1982) para Centro y Sudamérica (53 a 69, promedio 63) y Trejo (1998) para México (22 a 97, promedio 58). Sin embargo, comparando con lo encontrado por Lott *et al.* (1987) para Chamela (83 y 92 especies en los lomeríos y 105 en arroyos), el dato de mayor riqueza obtenido en el área de estudio es ligeramente menor que el número más bajo reportado por ellos; esto reafirma la afirmación de Gentry (1995) en el sentido de que Chamela es el sitio más diverso de las selvas tropicales secas de la Región Neotropical. De todas maneras, en siete de los 15 sitios de la costa de Oaxaca se encontraron valores de riqueza por encima de las 67 especies que, según Gentry (1995), existen en el sitio neotropical más ecuatorial de selvas tropicales secas, poniendo de manifiesto la alta diversidad de las selvas secas de la costa oaxaqueña.

En un estudio de la variación geográfica de las selvas secas de México, Trejo (1998) incluyó un sitio de muestreo (Sitio 6, Copalita) que está próximo a los sitios Huatulco (S13) y Xadani (S15) del presente estudio, donde dicha autora encontró 86 especies. El hecho de que esta cifra sea muy similar a los números de especies registrados en los dos sitios cercanos (80 y 82 especies), no sólo muestra la consistencia de los resultados producidos por este método de muestreo, también utilizado por Trejo, sino que además señala de manera contundente que ésta es una zona de muy alta diversidad vegetal.

Los siete sitios de mayor riqueza florística se localizan en la porción oeste del área, pero sobre diferentes sustratos geológicos. No se aprecia una correspondencia entre la riqueza y las variables edáficas, conclusión que también se sostiene en los

resultados de los sitios más pobres en especies. Por ejemplo, los dos sitios con menor riqueza de especies (38 en ambos casos), Puente Zimatán (S10) y Guelaguichi (S14), se localizan uno en la parte central, sobre gneises, y el otro en el extremo este del área, sobre granito. En Guelaguichi se obtuvieron, además, las menores altura máximas y las alturas promedio más bajas para los diferentes conjuntos. La fuerte correspondencia entre baja diversidad y baja altura del dosel observada en este sitio tuvo su contraparte en las localidades donde la selva alcanza las mayores alturas y los mayores valores de riqueza: Huatulco (S13), Tangolunda (S11) y Xadani S15). Como ya se discutió anteriormente, la ubicación de Guelaguichi tan cercana a la región del Istmo parece tener una fuerte influencia sobre su diversidad y estructura, aunque es interesante que en sitios localizados un poco más al oeste, como La Bamba (S3), esta influencia es mucho menos evidente.

Los grupos de sitios que se formaron en el análisis de clasificación estuvieron relativamente mejor definidos con el uso de datos de abundancia de especies que con los de presencia-ausencia, lo que indica que las diferencias más importantes entre sitios se dan a nivel de las abundancia de las especies y no de la composición de los sitios. En la clasificación cuantitativa, el grupo formado por los sitios La Colorada (S5) y Guelaguichi (S14) está caracterizado por la menor altura promedio de los tres grupos resultantes, mientras que los otros dos contienen sitios cuyas alturas promedio son muy heterogéneas, es decir, sin alguna tendencia. Esto sugiere que la formación de los grupos tiene que ver más con la composición florística y la densidad de cada especie, que con la altura de la vegetación de los diferentes sitios.

Con relación a la densidad en los 15 sitios de muestreo, el número de

individuos registrados varió de 164 a 456. Estas cifras coinciden con las estimadas en otras selvas tropicales secas (Trejo, 1998; Lott *et al.*, 1987; Gentry, 1982). Los resultados de este estudio no muestran un patrón claro en la variación de la densidad entre los diferentes sitios relacionado con la variación edáfica, pero sí hay indicios del efecto de otras características del ambiente. Por ejemplo, en el sitio con menor número de individuos (Puente Zimatán, S10), que es además el sitio con la menor riqueza específica, se registró una de las mayores pendientes, lo que sugiere que existen dificultades para el establecimiento de las plantas, situación que se complica por su exposición directa al mar, ya que el rocío salino afecta el crecimiento de las plántulas (Daubenmire, 1982). El sitio Playa Grande (S4), donde se encontró la mayor densidad de individuos (más del doble que la menor densidad registrada en todo el estudio), contrasta fuertemente con el anterior, porque se ubicó sobre una pendiente mínima y poco expuesta a la influencia de vientos. Sin embargo, llama la atención que con excepción de la profundidad, sus características edáficas no muestran grandes diferencias con las de Puente Zimatán.

El objetivo de esta investigación con respecto al análisis de la variación de la altura de la vegetación y sus causas requería definir de qué manera se podría representar la altura de la vegetación (variable a nivel de la comunidad) a partir de datos de altura de los árboles (variable a nivel individual). De hecho, las descripciones de la vegetación que incluyen datos de altura del dosel suelen ser poco precisas sobre la manera en que ésta fue medida. Al considerar todos los datos y obtener el promedio de la altura, se corría el riesgo de obtener una cifra sintética para la comunidad sesgada hacia las alturas de la mayoría de los árboles, las cuales

fluctúan entre 4 y 8 m. Por esta razón se decidió utilizar diferentes variables de altura para conjuntos de plantas distintos. Las alturas promedio del conjunto 10%SUP, es decir, del 10% de los árboles más altos de cada sitio, estuvieron fuertemente correlacionadas con las alturas promedio de los otros conjuntos (TOTAL y 10SUP), y por ello se puede sugerir que el conjunto 10%SUP es una buena referencia para definir la altura del dosel. Si fuera posible tomar datos únicamente del conjunto 10%SUP en el campo, se podría abatir enormemente el tiempo de trabajo; sin embargo, en la práctica esto no es factible, porque sin la información de todas las plantas no se puede definir el 10% de las plantas más grandes.

Esta investigación partió de la base de que existía un gradiente ascendente en la altura de las selvas, orientado de este a oeste y paralelo a la costa. Los diferentes conjuntos de datos de altura, principalmente el de alturas máximas, permitieron confirmar su existencia de manera general, a excepción de los datos del conjunto TOTAL, donde el sesgo debido a la dominancia de árboles de 5 a 6 m de altura es muy fuerte. Usando las alturas máximas como indicadores de la altura general del dosel en cada sitio, se encontró una variación entre 8 y 25 m; es decir, las selvas de mayor estatura son prácticamente tres veces más altas que las selvas con doseles más bajos. La menor altura máxima se registró en la zona este, cercana a Salina Cruz, y la mayor altura máxima se encontró hacia la porción media del área, donde inclusive se obtuvieron todas las mayores alturas máximas. Se distingue en el conjunto de datos dos grupos de comunidades separadas geográficamente, uno cuyas alturas máximas varían de 8 a 16 m, y otro en el que varían de 15.5 a 25 m. En la transición entre estos dos grupos hay algunos sitios con alturas intermedias.

Xadani (S15), ubicado junto con los sitios con selva más alta y más diversa, sólo alcanza los 15.5 m; igualmente, el sitio 6 (Copalita) en el estudio de Trejo (1998) contiene árboles con estaturas de hasta 14 m.

La mayoría de los individuos en todos los sitios se concentran abajo de la altura de los 10 m, principalmente en la clase de altura de 5 a 6 m. Es interesante que en algunos sitios esta clase corresponde prácticamente al dosel superior, mientras que en otros es un estrato bajo que tiene mucho follaje de los árboles más altos por encima de él. Entonces, al parecer la densidad de los estratos bajos no depende del estrato arbóreo alto, ya que independientemente de la altura de éste, la concentración de individuos de menor estatura se mantiene entre 5 y 6 m. En total, las especies que alcanzaron alturas > 15 m constituyen un poco más del 8% del total de especies determinadas, lo que indica que la diversidad del dosel de estas selvas es relativamente baja, coincidiendo con lo que menciona Rzedowski (1978) al respecto, a diferencia de la riqueza específica de los otros estratos, considerando el área relativamente reducida muestreada en cada sitio.

En general, las variables con las que se describió la altura de estas selvas y las otras variables estructurales y de diversidad estuvieron correlacionadas. Ejemplo de ello son las correlaciones significativas y positivas entre las alturas de los diferentes conjuntos y los correspondientes valores promedio de DAP. Una excepción importante fueron los análisis de correlación entre las alturas de los diferentes conjuntos y sus densidades, los cuales no resultaron significativos; este resultado es interesante, ya que se esperaba que entre más altos fueran los árboles, y por lo tanto más grandes, habría menos individuos en la muestra vegetal de

un sitio. De hecho, las correlaciones entre DAP promedio y densidad sí resultaron significativas y negativas, lo cual es un resultado lógico del argumento planteado antes.

La relación encontrada entre el índice de diversidad de Shannon-Wiener y los conjuntos TOTAL y 10%SUP, aunque débil, indica que en los sitios más altos la diversidad es mayor. El hecho de que los sitios más altos y más diversos sean también los más húmedos parece ser un reflejo regional de los hallazgos de Gentry (1982,1988) y Clinebell *et al.* (1995), en el sentido de que la diversidad de especies aumenta con la humedad de un sitio.

La fuerte correlación entre la altura y el DAP de las especies arbóreas más abundantes sugiere que es posible predecir con confianza la primera de estas variables a partir de la segunda, lo cual permitiría simplificar la toma de datos en campo. Sin embargo, esta relación no se mantuvo para algunos grupos específicos de plantas; en particular, no fue significativa para los arbustos y los cactos columnares. En el caso de los arbustos, esto puede deberse a la presencia de tallos múltiples, los cuales se reparten el peso del follaje de la planta, mientras que en el caso de los cactos, la morfología de sus grandes tallos suculentos, esenciales para el almacenamiento de agua en ambientes secos, hace que los diámetros no muestren la correspondencia esperada con las alturas.

Un resultado particularmente interesante de este estudio es la relación encontrada entre las alturas de las especies más frecuentes y el promedio de todas las alturas por sitio, ya que las especies ampliamente distribuidas en la región tuvieron individuos más altos en las selvas de mayor altura. Esto implica que la

variación estructural de las comunidades tiene una correspondencia con la variación a nivel poblacional, a pesar de que la altura de los árboles es dependiente de su identidad específica y de estar limitada por el mantenimiento de la respiración y el potencial de agua en las hojas (Friend, 1993). Por supuesto, debe considerarse que este resultado está basado en un análisis limitado a seis especies, ya que sólo para ellas se contaba con suficiente información para justificar un análisis estadístico formal.

Las selvas de la porción oeste del área de estudio tienen alturas que varían de 15.5 a 25 m. De acuerdo con estos datos, en realidad estas comunidades no corresponden con la descripción de altura que hacen Miranda y Hernández-X. (1963) para las selvas bajas caducifolias del país, ya que estos autores acotan la definición de manera tal que sólo quedan incluidas las comunidades con alturas menores de 15 m. Con base en los resultados de este estudio, aquí se propone formalmente el reconocimiento de la selva mediana caducifolia como un tipo de vegetación adicional, presente al menos en el área de estudio y por lo tanto en el estado de Oaxaca.

Cabe reconocer que el INEGI (1985), en su cartografía de uso de suelo y vegetación, ya había reportado la existencia de una selva mediana caducifolia en la misma región donde se desarrolló este trabajo, y además que en un estudio de ordenamiento ecológico del área de las Bahías de Huatulco realizado por el Instituto de Ecología, A.C. (1994) en el extremo oeste de la misma área, se registró que estas selvas tropicales secas eran distintas en altura que las del resto del país, pues llegaban a alcanzar hasta 25 m, a pesar de que sus elementos florísticos dominantes eran los mismos que en las selvas bajas de otras regiones. Asimismo, Miranda

(1959) reportó que el norte de Campeche y casi todo el estado de Yucatán estuvieron cubiertos por selva mediana decidua con una altura de 15 a 20 m, que en ese tiempo ya sólo estaba confinada a algunos manchones, cuyos árboles dominantes eran *Lysiloma bahamense* y *Piscidia piscipula*, en ocasiones con abundante *Cedrela mexicana*. Si bien no parece haber muchas regiones con selvas caducifolias con alturas mayores a 20 m en México, comunidades con estas características son comunes en otros países tropicales de América, como en el noroeste de Costa Rica (Trejo, 1998) y en el norte del estado de Goiás, en el centro de Brasil (J. Meave, com. pers.).

Este estudio logró caracterizar exitosamente la gran variación estructural de las selvas tropicales secas de la costa de Oaxaca, en particular en términos de su altura. Sin embargo, fue mucho más difícil encontrar las causas de esta variación. Los resultados solamente identificaron a la altitud como un factor ambiental que influye, aunque de manera limitada, sobre la altura de estas selvas. Todavía existen lagunas en nuestro entendimiento de la variación estructural de estas selvas, lo cual restringe la posibilidad de comprender su funcionamiento y de planear su manejo. De todas maneras, se sabe que la altitud es un indicador indirecto de la humedad, factor reconocido como uno de los más críticos para el desarrollo de las plantas (Friend, 1993), y por ello parece razonable continuar investigaciones sobre esta línea.

## LITERATURA CITADA

- Abbas, J.A., S.A. Mohammed y M.A. Saleh. 1991. Edaphic factors and plant species distribution in a protected area in the desert of Bahrain Island. *Vegetatio* 95: 87-93.
- Acosta, S. 1992. La parte alta de la cuenca del río Tehuantepec, Oaxaca: flora, comunidades y relaciones fitogeográficas. Tesis de Maestría. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional. México, D.F.
- Arriaga, L. y J.L. León. 1989. The Mexican tropical deciduous forest of Baja California Sur: a floristic and structural approach. *Vegetatio* 84: 45-52.
- Beard, J. S. 1955. Tropical American vegetation-types. *Ecology* 36: 89-100.
- Begon, M., J. L. Harper y C. R. Townsend. 1996. *Ecology. Individuals, populations and communities*. 3a ed. Blackwell Science, Oxford.
- Binford, L. 1989. A distributional survey of the birds of the Mexican state of Oaxaca. *Ornithological Monographs* no. 43. The American Ornithologists' Union. Washington, D.C.
- Búrquez, A., A. Martínez-Yrizar, R. S. Felger y D. Yetman. 1999. Vegetation and habitat diversity at the southern edge of the Sonoran Desert. En: *Ecology of Sonora Desert plants and plant communities*. Robichaux, R. H. (ed.). Pp. 36-67. University of Arizona Press. Tucson, Az.
- Chelton, D.B., M. H. Freilich y S. K. Esbensen. Sin fecha. Satellite observations of the wind jets off Central America. Oregon State University.  
([www.oce.orst.edu/po/research/windjets/index.html](http://www.oce.orst.edu/po/research/windjets/index.html)).

- Clinebell, R., O. Phillips, A. Gentry, N. Starks y H. Zuuring. 1995. Prediction of Neotropical tree and liana species richness from soil and climatic data. *Biodiversity and Conservation* 4: 56-90.
- CONABIO. 1998. La diversidad biológica de México: estudio de país. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F.
- Coomes, D. y P. Grubb. 1996. Amazonian caatinga and related communities at La Esmeralda, Venezuela: forest structure, physiognomy and floristics, and control by soil factors. *Vegetatio* 122: 167-191.
- Corel Corporation. 1997. Corel Paradox for Windows. Ottawa, Canada.
- Daubenmire, R.F. 1982. Ecología vegetal. Tratado de autoecología de plantas. 3ª ed. Editorial Limusa. México, D.F.
- Durán, E., J. Meave, E. J. Lott y G. Segura. En revisión. Structure and tree diversity in a tropical deciduous forest landscape at Chamela, Mexico.
- FAO-UNESCO. 1989. Mapa Mundial de Suelos. Informe sobre Recursos Mundiales de Suelos No. 60. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura. Roma.
- Ferrusquía-Villafranca, I. 1998. Geología de México: una sinopsis. En: *Diversidad Biológica de México: Orígenes y Distribución*. Ramamoorthy, T., R. Bye, A. Lot y J. Fa (Comps.). Pp. 3-108. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Flores, M. G., J. Jiménez, X. Madrigal, F. Moncayo y F. Takaki. 1971. Memoria del mapa de tipos de vegetación de la República Mexicana. Secretaría de

- Recursos Hidráulicos. México, D.F.
- Flores, O. y P. Gerez. 1994. Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso del suelo. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Forero, E. y A. H. Gentry. 1988. Neotropical plant distribution patterns with emphasis on northwestern South America: a preliminary overview. En: Proceedings of a workshop in Neotropical distribution patterns. Heyer, W. R. y P. E. Vanzolini (Eds.). Pp. 21-37. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.
- Friend, A. D. 1993. The prediction and physiological significance of tree height. En: Vegetation dynamics and global change. Salomon, A. M. y H. H. Shugart (Eds.). Chapman and Hall. Nueva York.
- García, E. 1978. Apuntes de climatología. 2ª ed. Editado por la autora. México, D.F.
- García, G., S. Salas, L. Schibli, R. Aguilar, S. Acosta y A. Salazar. 1992. Análisis de la vegetación y uso actual del suelo en el estado de Oaxaca, Fase I (Costa y Sierra Sur). Informe Técnico. SERBO, A.C. Oaxaca.
- Gentry, A. H. 1982. Patterns of Neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology* 15: 1-84.
- Gentry, A. H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75: 1-34.
- Gentry, A. H. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. En: *Seasonally dry tropical forests*. Bullock, S. H., H. A. Mooney y E. Medina (eds.). Pp. 146-194. Cambridge University Press. Cambridge.

- Gerhardt, K. y H. Hakan. 1992. Natural dynamics and regeneration methods in tropical dry forests - an introduction. *Journal of Vegetation Science* 3: 361-364.
- Guerrero Nuño, J.J. y G.A. López Coronado. 1997. La vegetación y la flora de la Sierra de Quila. Universidad de Guadalajara. Guadalajara.
- Holdridge, L.R. 1996. Ecología basada en zonas de vida. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura. San José.
- Huston, M. 1980. Soil nutrients and tree species richness in Costa Rican forests. *Journal of Biogeography* 7: 147-157.
- INE-CONABIO. 1995. Reservas de la biosfera y otras áreas naturales protegidas de México. Instituto Nacional de Ecología - Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F.
- INEGI. 1980. Carta de Climas Villahermosa. Escala 1: 1'000,000. México, D.F.
- INEGI. 1984a. Carta Geológica E15-10 D15-1 JUCHITÁN. Escala 1:250,000. México, D.F.
- INEGI. 1984b. Carta de efectos climáticos regionales noviembre-abril y mayo-octubre E15-10 D15-1 JUCHITÁN. Escala 1:250,000. México, D.F.
- INEGI. 1984c. Carta de efectos climáticos regionales noviembre-abril y mayo-octubre D14-3 PUERTO ESCONDIDO. Escala 1:250,000. México, D.F.
- INEGI. 1985. Carta uso de suelo y vegetación D14-3 PUERTO ESCONDIDO. Escala 1:250,000. México, D.F.
- INEGI. 1988a. Carta Geológica D14-3 PUERTO ESCONDIDO. Escala 1:250,000. México, D.F.
- INEGI. 1988b. Carta Edafológica E15-10 D15-1 JUCHITÁN, provisional. Escala

- 1:250,000. México, D.F.
- INEGI. 1989. Carta Edafológica D14-3 PUERTO ESCONDIDO. Escala 1:250,000. México, D.F.
- INEGI-Gobierno del Estado de Oaxaca. 1991. Anuario Estadístico del Estado de Oaxaca. Edición 1990. Gobierno del Estado de Oaxaca. Aguascalientes, Aguascalientes.
- Instituto de Ecología, A.C. 1994. Estudio de Ordenamiento Ecológico de Bahías de Huatulco, Oaxaca. Informe Final. FONATUR. Xalapa, Veracruz.
- Instituto de Geografía. 1970. Carta de Climas San Pedro Pochutla 14P-(II) Oaxaca 14Q-VIII. Escala 1:500,000. Universidad Nacional Autónoma de México, Secretaría de la Presidencia, Comisión de Estudios del Territorio Nacional y Planeación. México, D.F.
- Janzen, D.H. 1986. Tropical dry forests: the most endangered major tropical ecosystem. En: Biodiversity, Wilson, E. O. (ed.). Pp. 130-137. National Academy Press, Washington, D.C.
- Jha, C.S. y J.S. Singh. 1990. Composition and dynamics of dry tropical forest in relation to soil texture. *Journal of Vegetation Science* 1: 609-614.
- Jones, H. G. 1983. Plants and microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology. Cambridge University Press. Cambridge.
- Keith, D.A. y J.M. Sanders. 1990. Vegetation of the Eden region, south-eastern Australia: species composition, diversity and structure. *Journal of Vegetation Science* 1: 203-232.
- King, D.A. 1990. The adaptative significance of tree heigh. *The American Naturalist*

135: 809-828.

Klute, A. (Ed.) 1986. Methods of soil analysis. Parte I. Physical and mineralogical methods. 2a ed. Agronomy Series 9. ASA, Madison, Wis.

Lorence, D. H. y A. García-Mendoza. 1989. Oaxaca, Mexico. En: Floristic inventory of tropical countries: the status of plant systematics, collections, and vegetation, plus recommendations for the future. Campbell, D. G. y H. D. Hammond (eds.). Pp. 253-269. New York Botanical Garden. Nueva York.

Lott, E.J. 1985. Listados florísticos de México. III. La Estación de Biología Chamela, Jalisco. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.

Lott, E., S. Bullock y A. Solis-Magallanes. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests of coastal Jalisco. *Biotropica* 19: 228-235.

Loveless, A.R. 1983. Principles of plant biology for the tropics. Longman, Nueva York.

Maass, J.M. 1995. Conversion of tropical dry forest to pasture and agriculture. En: Seasonally dry tropical forests. Bullock, S. H., H. A. Mooney y E. Medina (eds.). Pp 399-422. Cambridge University Press. Cambridge.

Mabberley, D.J. 1992. Tropical rain forests ecology. 2ª ed. Blackie and Son. Londres.

Martínez-Yrizar, A. y J. Sarukhán. 1990. Litterfall patterns in a tropical deciduous forest in Mexico over a five-year period. *Journal of Tropical Ecology* 6: 433 - 444.

Matteucci, S. y A. Colma. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Washington, D.C.

- Margalef, R. 1991. *Ecología*. Ediciones Omega. Barcelona.
- Medina, E. 1995. Diversity of life forms of higher plants in Neotropical dry forests. En: *Seasonally dry tropical forests*. Bullock, S. H., H. A. Mooney y E. Medina (eds.). Pp 221-242. Cambridge University Press. Cambridge.
- Miranda, F. 1947. Estudios sobre la vegetación de México - V. Rasgos de la vegetación en la cuenca del río de las Balsas. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*. Tomo VIII. Nos. 1-4. Pp. 95-114.
- Miranda, F. 1948. Datos sobre la vegetación de la Cuenca Alta del Papaloapan. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México* 19: 333-364.
- Miranda, F. 1952. *La vegetación de Chiapas*. Ediciones del Gobierno del Estado. Tuxtla Gutiérrez.
- Miranda, F. 1959. Estudios acerca de la vegetación. En: *Los recursos naturales del sureste y su aprovechamiento. II Parte, Estudios particulares, Tomo 2o*. Beltrán, E. (Ed.). Pp. 215-271. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables. México, D.F.
- Miranda, F. y E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28: 29-179.
- Mooney, H.A., S.H. Bullock y E. Medina. 1995. Introduction. En: *Seasonally dry tropical forests*. Bullock, S.H., H. A. Mooney y E. Medina (eds.). Pp. 1-8. Cambridge University Press. Cambridge.
- Murphy, P. y A. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 67-88.

- Murphy, P. y A. Lugo. 1995. Dry forests of Central America and the Caribbean. En: Seasonally dry tropical forests. Bullock, S. H., H. A. Mooney y E. Medina (eds.). Pp. 9-34. Cambridge University Press. Cambridge.
- Oliveira-Filho, A., N. Curi, E. Vilela y D. Carvalho. 1998. Effects of canopy gaps, topography, and soils on the distribution of woody species in a central Brazilian deciduous dry forest. *Biotropica* 30: 362-375.
- Otero-Arnaiz, A., S. Castillo, J. Meave y G. Ibarra-Manríquez. 1999. Isolated pasture trees and the vegetation under their canopies in the Chiapas Coastal Plain, México. *Biotropica* 31: 243-254.
- Page, A.L., R.H. Miller y D.R. Keney (Eds.). 1982. Methods of soil analysis. Parte 2. Chemical and microbiological properties. Segunda edición. Agronomy Series 9. ASA, Madison, Wis.
- Patten, R. y J. Ellis. 1995. Patterns of species and community distributions related to environmental gradients in an arid tropical ecosystem. *Vegetatio* 117: 69-79.
- Pennington, T. D. y J. Sarukhán. 1998. Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies. 2ª ed. Universidad Nacional Autónoma de México y Fondo de Cultura Económica. México, D.F.
- Puig, H. 1991. Vegetación de la Huasteca, (México). Estudio fitogeográfico y ecológico. Institute Français de Recherche Scientifique pour le Développement et la Coopération (ORSTOM); Instituto de Ecología, A. C. y Centre d'Études Mexicaines et Centraméricaines (CEMCA). México, D. F.
- Reyes-García, A. y M. Sousa S. 1997. Listados Florísticos de México. XVII Depresión Central de Chiapas. La selva baja caducifolia. Universidad Nacional Autónoma

- de México. México, D.F.
- Ricklefs, R.E. 1979. Ecology. 2ª ed. Chiron Press, Nueva York.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Ed. Limusa. México, D.F.
- Salas, S., E. Torres, A. González, L. Schibli, H. Morales y M. Cerón. 1996. Análisis de la vegetación y uso actual del suelo en el estado de Oaxaca, Fase IV (Istmo). Informe Técnico. SERBO, A.C. Oaxaca.
- StatSoft. Inc. 1997. STATISTICA for Windows. Tulsa, OK.
- Sollins, P. 1998. Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest: Does soil matter?. Ecology 79: 23-30.
- Tobin, M., O. R. López y T. Kursar. 1999. Responses of tropical understory plants to a severe drought: tolerance and avoidance of water stress. Biotropica 31: 570-578.
- Torres, L. 1989. Estudio florístico y descripción de la vegetación del Cerro Guiengola, en el Istmo de Tehuantepec. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Trejo, I. 1998a. La influencia del clima en la estructura de la selva caducifolia en México. Libro de resúmenes. VII Congreso Latinoamericano de Botánica y XIV Congreso Mexicano de Botánica. Ciudad de México. México, D.F.
- Trejo V., I. 1998. Distribución y diversidad de selvas bajas de México: relaciones con el clima y el suelo. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Trejo, I. y R. Dirzo. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. Biological Conservation 94: 133-142.

- Vázquez G., A y R. Cuevas G. 1995. Fitogeografía y vegetación de la Sierra de Manantlán, Jalisco – Colima, México. En: Flora de Manantlán. Vázquez G., A., R. Cuevas G., T.S. Cochrane, H. H. Iltis, F. J. Santana M. y L. Guzmán H. (eds). Pp. 50-60. Botanical Research Institute of Texas, Fort Worth.
- Vázquez G., A. y T. Givnish. 1998. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlán. *Journal of Ecology* 86: 999-1020.
- Walter, H. 1973. Vegetation of the earth in relation to climate and the eco-physiological conditions. Vol. 15. Springer-Verlag, Nueva York.
- Whittaker, R. H. 1975. *Communities and Ecosystems*. 2a ed. Macmillan, Nueva York.
- Witkowski, E. y T. O'Connor. 1996. Topo-edaphic, floristic and physiognomic gradients of woody plants in a semi-arid African savanna woodland. *Vegetatio* 124: 9-23.
- Wright, J. 1992. Seasonal drought, soil fertility and the species density of tropical forest plant communities. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 260-263.
- WWF. 1998. *The Global 2000. A blueprint for saving life on Earth*. Washington, D.C.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall. Upper Saddle River, NJ.

**ANEXO I.** Listado florístico de las especies colectadas en los 15 sitios de muestreo de las selvas tropicales secas de la costa de Oaxaca. Después del nombre científico se presentan entre paréntesis los números de colecta, todos de Silvia Salas. nc= ejemplar no colectado. Los números en cada sitio indican el número de individuos por especie.

Nombre científico	Sitios														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<b>Achatocarpaceae</b>															
<i>Achatocarpus oaxacanus</i> Standl. (2413)	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
<b>Anacardiaceae</b>															
<i>Amphipterygium adstringens</i> Schiede ex Schldt. (nc)	2	22	-	13	2	5	-	2	3	9	3	2	5	13	-
<i>Comocladia engleriana</i> Loes. (nc)	7	-	1	2	-	1	-	1	3	-	1	17	15	-	7
<i>Spondias purpurea</i> L. (2320)	-	-	-	-	-	2	-	2	3	-	-	-	-	-	1
<b>Annonaceae</b>															
<i>Annona</i> sp. (2162, 2227)	7	-	-	3	3	-	-	2	2	-	1	2	5	-	1
Indet. sp. 01 (2148, 2347)	2	-	1	2	-	-	-	-	-	-	5	3	3	-	-
<b>Apocynaceae</b>															
<i>Plumeria rubra</i> L. (nc)	4	2	1	2	10	1	1	3	3	4	3	-	9	1	-
<i>Stemmadenia obovata</i> (Hook. & Arn.) Schum. (2291)	1	1	1	-	1	1	2	6	-	-	-	2	-	-	7
<i>Thevetia ovata</i> (Cav.) A. DC. (nc)	4	-	1	9	-	-	1	1	10	4	3	-	1	1	-
<b>Bignoniaceae</b>															
<i>Adenocalymna inundatum</i> Mart. ex DC. (2363)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-
Indet. sp. 01 (2215)	-	1	-	1	2	1	7	-	1	-	-	2	-	4	1
Indet. sp. 02 (2303)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
<i>Cydista diversifolia</i> (H.B.K.) Miers. (489)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-
<i>Tabebuia chrysantha</i> (Jacq.) Nichols. (2155)	8	-	-	1	-	-	-	5	-	-	-	3	-	-	1
<i>Tabebuia impetiginosa</i> (Mart. ex DC.) Standley (nc)	4	16	-	4	-	-	-	5	5	25	21	19	7	10	-
<i>Tecoma stans</i> (L.) Juss. ex H.B.K. (nc)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<b>Bixaceae</b>															
<i>Cochlospermum vitifolium</i> Willd. ex Spreng. (nc)	-	-	1	1	1	1	-	1	-	1	1	2	1	-	3
<b>Bombacaceae</b>															
<i>Ceiba aesculifolia</i> (Kunth.) Britton et Rose (nc)	1	2	3	-	-	7	3	-	-	-	-	1	-	-	1
<b>Boraginaceae</b>															
Indet. sp. 01 (2168)	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-
Indet. sp. 02 (2280)	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
Indet. sp. 03 (2360)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
Indet. sp. 04 (2338)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
Indet. sp. 05 (2395)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
Indet. sp. 06 (2424)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Bourreria</i> aff. <i>purpusii</i> T. S. Brandegee (2212, 2328, 2337)	-	-	1	-	-	-	-	-	2	2	1	-	1	-	-
<i>Cordia eleagnoides</i> A. DC. (nc)	-	2	-	-	3	11	5	5	-	-	-	-	-	-	1
<i>Cordia oaxacana</i> A. DC. (nc)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Cordia</i> sp. 01 (2307, 2366)	-	-	-	4	-	-	-	1	-	-	4	-	1	-	2
<i>Cordia</i> sp. 02 (2327)	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>Cordia</i> sp. 03 (nc)	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cordia</i> sp. nov. (2248)	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cordia tinifolia</i> Willd. es Roem. et Schult. (2299, 2326)	-	-	-	-	-	-	-	1	2	-	-	-	-	-	-

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

**Burseraceae**

<i>Bursera aff. cinerea</i> Engl. (2207, 2341)	-	-	10	2	2	2	-	-	1	-	1	1	8	-	-
<i>Bursera aff. grandifolia</i> (Schlecht.) Engl. (2161, 2438)	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7
<i>Bursera aff. simarouba</i> (L.) Sarg. (2146)	3	-	-	-	-	-	-	3	1	1	1	1	1	-	2
<i>Bursera excelsa</i> (H.B.K.) Engl. (2224, 2242, 2436)	-	6	3	6	2	2	1	-	6	-	3	3	-	-	6
<i>Bursera fagaroides</i> (H. B. K.) Engl. (2175, 2260, 2287, 2406, 2419)	1	1	1	4	3	-	1	2	1	-	1	4	2	2	-
<i>Bursera graveolens</i> (H.B.K.) Triana & Planch. (2229, 2230, 2243, 2311, 412)	-	-	-	5	-	-	2	1	7	-	2	-	1	-	-
<i>Bursera heteresthes</i> Bullock (2292, 2422, 2144, 2309, 2335)	1	3	1	1	1	11	24	5	3	8	-	3	2	6	-
<i>Bursera krusei</i> Rzed. (2160, 2387, 2402)	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	6	-	-
<i>Bursera schlechtendalii</i> Engl. (2265, 2407, 2418)	-	-	-	-	8	-	-	-	-	-	1	-	-	7	-
<i>Bursera sp.</i> (nc)	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>Bursera sp.</i> 02 (nc)	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bursera sp. nov.</i> (2272)	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Commiphora sarcopoda</i> (P. G. Wilson) Rzed. & Palacios (2351)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-

**Cactaceae**

<i>Acanthocereus tetragonus</i> (L.) Hummelinck (nc)	-	-	-	1	-	1	5	-	-	-	5	-	6	-	-
<i>Nopalea auberii</i> (Pfeiff.) Salm-Dyck (nc)	1	3	-	3	1	-	-	-	2	-	1	-	-	-	-
<i>Pachycereus pecten-aboriginum</i> (Engelm.) Britton et Rose (nc)	-	13	11	8	2	-	2	3	4	12	-	2	2	2	-
<i>Pereskia lychnidiflora</i> DC. (nc)	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-
<i>Pereskiaopsis sp.</i> (nc)	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pilosocereus aff. collinsii</i> (Britton et Rose) Byles et Rowley (nc)	1	-	-	90	77	-	-	-	4	-	59	-	16	1	-

**Capparidaceae**

<i>Capparis aff. verrucosa</i> Jacq. (2396)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	-
<i>Capparis incana</i> (2172, 2196, 2364)	1	1	-	-	2	-	-	-	-	-	6	-	5	-	-
<i>Capparis indica</i> (L.) Fawc. & Rendle (2197, 2330, 2445)	-	1	-	-	2	-	-	-	1	-	1	-	-	-	1
<i>Capparis sp.</i> (nc)	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Forchhammeria pallida</i> Liebm. (2140)	2	1	5	-	-	2	-	2	-	4	-	-	1	-	5

**Caricaceae**

<i>Jacaratia mexicana</i> A. DC. (nc)	-	-	-	-	-	1	-	3	1	2	1	6	-	-	2
---------------------------------------	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---

**Celastraceae**

<i>Crossopetalum sp.</i> (2206)	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Wimmeria persicifolia</i> Radlk. (2254)	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

**Combretaceae**

<i>Bucida macrostachya</i> Standl. (nc)	14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-
<i>Bucida wigginsiana</i> Miranda (nc)	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-
<i>Combretum sp.</i> (2459)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3

**Compositae**

Indet. sp. 01 (2300, 2378)	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	4	-	-	-
Indet. sp. 02 (2461)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Indet. sp. 03 (2189)	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eupatorium cf. lozanoanum</i> Rob. (2440)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
<i>Liabum discolor</i> (Hook. & Arn.) Benth. & Hook. (2401)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-
<i>Montanoa sp.</i> (2356)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
<i>Otopappus microcephalus</i> Blake (2234, 2400)	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
<i>Roldana eriophylla</i> (Greenm.) H. Rob. & Brettell (2362)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	-	-	-	-
<i>Verbesina sp.</i> 01 (2236)	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Verbesina sp.</i> 02 (2165)	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

<b>Convolvulaceae</b>															
Indet sp. 13 (2350)	4	-	-	11	-	-	-	-	-	-	1	4	5	-	1
<i>Ipomoea</i> sp. (2447)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<b>Cucurbitaceae</b>															
<i>Ibervillea hypoleuca</i> (Standl.) C. Jeffrey (2193, 2238, 2247, 2394, 2435)	-	5	2	9	8	6	1	4	11	-	1	-	1	-	1
<b>Chrysobalanaceae</b>															
<i>Licania arborea</i> Seem. (nc)	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Ebenaceae</b>															
<i>Diospyros salicifolia</i> Willd. (2220, 2344)	2	1	4	-	17	-	-	-	-	1	-	4	1	1	-
<b>Erythroxylaceae</b>															
Indet. sp. (2143, 2262, 2425)	5	2	-	-	11	1	6	2	-	-	-	-	-	-	7
<b>Euphorbiaceae</b>															
<i>Cnidioscolus tubulosus</i> (Muell. Arg.) (nc)	16	6	7	21	-	3	3	3	50	1	45	4	56	-	-
<i>Croton alamosanum</i> Rose (2156)	5	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-
<i>Croton fragilis</i> Schlecht. (2228, 2339)	1	-	-	1	-	-	-	-	-	15	1	-	-	-	-
<i>Croton aff. reflexifolius</i> Kunth (2182)	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>Croton septemnerivus</i> Mc Vaugh (2142, 2325)	126	6	2	90	-	1	-	-	145	1	5	1	78	-	-
<i>Croton</i> sp. (nc)	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
<i>Croton</i> sp. 03 (2277)	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Croton suberosus</i> Kunth (nc)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>Euphorbia segoviensis</i> (Klotzsch & Garcke) Boiss. (2217)	-	-	10	10	-	-	-	-	-	-	2	1	3	-	-
<i>Euphorbia</i> sp. (nc)	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Indet. sp. 01 (2367)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
Indet. sp. 02 (2235)	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Indet. sp. 03 (2358)	3	-	-	4	-	4	-	1	8	-	5	6	10	-	-
<i>Jatropha malacophylla</i> Standley (2154)	4	-	-	3	-	-	-	-	4	-	3	-	2	-	-
<i>Jatropha sympetala</i> Blake & Standley (nc)	-	-	-	1	-	-	-	-	-	6	1	-	-	13	-
<i>Manihot</i> sp. 01 (2271)	-	-	2	2	-	6	-	5	-	-	-	-	-	-	-
<i>Manihot</i> sp. 02 (nc)	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>Sapium macrocarpum</i> Muell. Arg. (2249)	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>Sebastiania pavonia</i> Muell. Arg. (2145)	3	-	-	3	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-
<b>Flacourtiaceae</b>															
<i>Casearia nitida</i> Jacq (2289, 2357)	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-	2
<b>Hernandiaceae</b>															
<i>Gyrocarpus americanus</i> Jacq. (nc)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
<i>Gyrocarpus mocinoi</i> Espejo (nc)	4	1	2	11	1	-	-	2	4	5	5	5	3	-	1
<b>Hippocrateaceae</b>															
<i>Hippocratea excelsa</i> H.B.K. (2428)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<b>Leguminosae</b>															
<i>Acacia picachensis</i> Brandegee (2286)	-	-	1	-	4	12	8	-	-	-	3	-	5	-	-
<i>Acacia</i> sp. (2167)	1	-	-	1	-	-	-	7	-	-	3	1	1	-	-
<i>Albizia occidentalis</i> Brandegee (2240, 2245)	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Apoplanesia paniculata</i> C. Presl. (2159, 2269)	6	13	4	3	1	9	10	6	8	-	-	3	2	-	8
<i>Bauhinia divaricata</i> L. (2442)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3
<i>Brongniartia</i> sp. (2380)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-
<i>Caesalpinia eriostachys</i> Benth. (2158)	2	12	-	20	-	-	-	25	7	19	14	9	10	-	-

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

<i>Caesalpinia platyloba</i> S. Watson (2361, 2376)	1	-	-	-	-	-	-	-	-	2	1	2	-	-
<i>Caesalpinia sclerocarpa</i> Standl. (nc)	-	-	-	-	2	1	-	-	-	2	-	-	-	-
<i>Caesalpinia velutina</i> (Britton & Rose) Standl. (2237)	-	-	-	2	-	-	-	2	3	1	1	-	-	-
<i>Calliandra houstoniana</i> Standley (2368, 2455)	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	1
<i>Chamaecrista nictitans</i> (L.) Moench. (nc)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Chloroleucon mangense</i> Britton et Rose (2170)	1	-	1	-	3	3	8	3	-	-	1	1	-	-
<i>Entadopsis</i> sp. (nc)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Erythrina lanata</i> Rose (2152)	1	-	-	-	-	1	-	5	1	-	-	5	1	-
<i>Gliricidia sepium</i> (Jacq.) Steud. (nc)	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Haematoxylum brasiletto</i> Karst. (nc)	-	-	-	-	-	1	3	-	-	-	-	-	-	1
<i>Havardia campylacantha</i> (L. Rico & M. Sousa) G & B. (nc)	-	-	-	3	2	-	-	-	-	-	4	2	7	1
Indet. sp. 02 (2284)	-	13	6	4	13	13	17	37	8	3	-	4	2	4
Indet. sp. 03 (2179, 2188, 2199)	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Indet. sp. 04 (2353)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	-	-
Indet. sp. 05 (nc)	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Indet. sp. 06 (2403)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
Indet. sp. 08 (2251)	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Indet. sp. 09 (2209)	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Indet. sp. 10 (2183)	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Indet. sp. 11 (2241)	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Indet. sp. 12 (2201)	-	-	8	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Indet. sp. 13 (2393)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
Indet. sp. 14 (2381)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
Indet. sp. 15 (2202)	1	-	2	1	-	-	-	11	7	1	11	3	4	-
Indet. sp. 16 (2239)	-	-	-	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Indet. sp. 17 (2334)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-
Indet. sp. 18 (2268, 2340)	-	-	-	-	2	-	1	1	2	-	1	-	-	-
Indet. sp. 19 (2219)	-	-	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Indet. sp. 20 (2375)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	2	1	-
Indet. sp. 21 (2169, 2379)	8	1	-	15	-	2	55	8	7	6	4	16	3	-
Indet. sp. 23 (2386)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-
Indet. sp. 24 (2397)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-
Indet. sp. 25 (2458)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
Indet. sp. 26 (2465)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Leucaena lanceolata</i> S. Watson (2451)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4
<i>Lonchocarpus constrictus</i> Pittier (2150, 2244, 2332, 2336, 2439)	4	6	-	9	3	1	-	3	5	2	10	-	7	1
<i>Lonchocarpus emarginatus</i> Pittier (2171, 2223, 2322, 2391)	1	-	5	-	-	-	-	-	4	-	-	-	4	4
<i>Lonchocarpus aff. magallanesii</i> M. Sousa (2371)	5	-	-	-	-	-	-	-	6	1	-	7	-	-
<i>Lonchocarpus phaseolifolius</i> Benth. (nc)	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-
<i>Lysiloma microphyllum</i> Benth. (nc)	2	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Mimosa arenosa</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Poir. (2403)	-	27	-	-	3	1	22	-	-	-	1	-	1	12
<i>Mimosa eurycarpa</i> Rob. (2181, 2416)	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Mimosa cf. psilocarpa</i> Rob. (2293, 2410)	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	11
<i>Piptadenia flava</i> (Spreng. ex DC.) Benth. (2205, 2345, 2415)	1	-	45	2	75	1	-	-	1	1	11	2	2	133
<i>Piptadenia obliqua</i> (Pers.) Macbr. (2164, 2214)	4	1	6	2	-	-	-	2	4	-	18	3	6	-
<i>Piscidia carthagenensis</i> Jacq. (nc)	-	-	-	1	-	-	-	-	2	-	-	1	-	1
<i>Pithecellobium</i> sp. (nc)	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Pithecellobium</i> sp. 02 (2222)	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Poepigia procera</i> C. Presl. (2449)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
<i>Pterocarpus acapulcensis</i> Rose (2370, 2385)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-
<i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl. (nc)	1	-	2	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
<i>Ramirezella strobilophora</i> (Rob.) Rose (2450)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9
<i>Senna atomaria</i> (L.) Irwin & Barneby (2294, 2285, 2409)	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	2
<i>Senna holwayana</i> (Rose) Irwin & Barneby (2187, 2200, 2412)	-	27	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13





**Rubiaceae**

<i>Exostema caribaeum</i> (Jacq.) Roem. & Schult. (2149, 2261, 2359)	3	2	-	-	21	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
<i>Guetarda elliptica</i> Sw. (2290, 2333)	-	3	2	-	-	-	4	-	-	1	2	2	1	8	6
<i>Hamelia patens</i> Jacq. (2452)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Hintonia latiflora</i> (Sessé & Moc. ex DC.) Bullock (2176, 2276, 2288, 2355, 2373)	-	1	-	1	-	2	3	-	-	1	1	5	-	-	1
<i>Randia laevigata</i> Standl. (2279, 2417)	-	-	-	-	5	-	5	-	-	-	-	-	-	5	-
<i>Randia nelsonii</i> Greenmann. (2147, 2275, 2282, 2283, 2329, 2389, 2408)	6	9	8	-	7	16	28	-	6	6	8	8	2	30	1
<i>Randia</i> sp. 01 (2316)	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Randia tetraantha</i> (Cav.) DC. (2208, 2441)	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Simira rhodoclada</i> (Standl.) Steyer. (nc)	-	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	6	-	-

**Rutaceae**

<i>Esenbeckia berlandieri</i> Baill. ex Hemsley (2314)	-	-	-	-	-	-	-	1	5	-	3	-	3	-	-
<i>Esenbeckia collina</i> Brandegees (2225)	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Esenbeckia</i> sp. (nc)	1	3	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Megastigma</i> sp. nov. (2184)	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Indet. sp. 01 (2263, 2310)	-	-	-	-	2	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-

**Sapindaceae**

<i>Paullinia cururu</i> L. (2308)	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-
Indet. sp. 01 (2457)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
<i>Serjania triquetra</i> Radlk. (2139, 2191)	1	6	-	-	-	5	-	10	1	1	3	3	3	1	20
<i>Thouinia</i> aff. <i>paucidentata</i> Radlk. (2178)	-	24	3	1	-	2	1	6	1	-	2	5	-	-	2
<i>Tohuinidium decandrum</i> (Humb. & Bonpl.) Radlk. (nc)	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-	1	-	-	-

**Sapotaceae**

<i>Bumelia</i> sp. (nc)	-	-	-	-	3	-	-	2	1	-	-	3	2	-	-
Indet. sp. 01 (2411, 2421)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-

**Solanaceae**

Indet. sp. 01 (2321)	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
----------------------	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---

**Sterculiaceae**

<i>Ayenia palmeri</i> S. Wats. (2369)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-
<i>Byttneria aculeata</i> Jacq. (nc)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam. (nc)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Helicteres barvensis</i> Jacq. (2259)	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Waltheria conzattii</i> Standl. (2252, 2420)	-	1	-	-	8	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-

**Theophrastaceae**

<i>Jacquinia donnell-smithii</i> Mez. (nc)	5	4	2	1	2	15	6	-	3	1	4	2	-	2	5
--	---	---	---	---	---	----	---	---	---	---	---	---	---	---	---

**Tiliaceae**

<i>Heliocharis</i> sp. (2216, 2246, 2456)	-	-	1	14	-	-	-	1	-	-	-	1	2	-	7
<i>Heliocharis</i> sp. 02 (2232)	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Luehea candida</i> (DC.) Mart. (nc)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6

**Ulmaceae**

<i>Celtis iguanaea</i> (Jacq.) Sarg. (nc)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Indet. sp. 01 (2157, 2233, 2324)	1	-	-	5	-	-	-	1	3	-	-	-	1	-	-

**Urticaceae**

<i>Urera</i> sp. (nc)	-	-	2	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	-	1
-----------------------	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---



**Vitaceae**

<i>Cissus sicyoides</i> L. (nc)	-	4	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>Cissus</i> sp. (2185)	-	9	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-
Indet. sp. (398)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
Indet. sp. 01 (2432)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
Indet. sp. 02 (2342)	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
Indet. sp 03 (2190)	-	2	-	1	-	-	-	1	-	-	1	-	-	-	-

**Zygophyllaceae**

<i>Guaiacum coulteri</i> A. Gray (2398)	-	2	3	1	-	8	1	-	-	-	1	-	2	-	-
---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---

**Familia indeterminada**

Indet. sp. 01 (2194)	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Indet. sp. 02 (nc)	-	-	-	2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Indet. sp. 03 (2211)	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Indet. sp 04 (2270)	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Indet. sp 05 (2443)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4
Indet. sp. 08 (nc)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
Indet. sp. 09 (2273)	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
Indet. sp. 10 (2215)	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
Indet. sp. 11 (2303)	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
Indet. sp. 12 (2427)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Indet. sp. 14 (2352)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
Indet. sp 15 (2448)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
Indet. sp. 16 (2323)	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-
Indet. sp. 17 (nc)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Indet. sp. 18 (2463)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Indet. sp. 19 (2384, 2390)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
Indet. sp. 20 (2192)	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Indet. sp 21 (2313)	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
Indet. sp 22 (2349)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	1	-	-	-	-
Indet. sp. 23 (2151)	1	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Indet. sp. 24 (2257)	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Indet. sp. 25 (2318)	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-
Indet. sp. 26 (2433)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
Indet. sp. 27 (2399)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
Indet. sp. 28 (2163)	2	3	-	-	2	1	2	11	3	3	7	3	3	-	-
Indet. sp. 29 (2255, 2274, 2346, 2354, 2392)	-	-	-	-	3	53	48	-	-	-	2	-	1	-	-
Indet. sp. 30 (2437)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
Indet. sp. 31 (2319)	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	1	-	-	-
Indet. sp. 32 (2462)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Indet. sp. 33 (2454)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Indet. sp. 34 (2460)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Indet. sp. 37 (2404)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
Indet. sp. 38 (2295)	-	-	-	-	-	3	2	-	-	-	1	-	-	-	-
Indet. sp. 39 (2281)	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Indet. sp. 40 (2446)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7

TESIS CON  
 FALLA DE ORIGEN

