



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

CARACTERIZACION DE LA HETEROGENEIDAD AMBIENTAL
EN LA RESERVA DEL PEDREGAL DE SAN ANGEL

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G A

P R E S E N T A :

GABRIELA SANTIBAÑEZ ANDRADE



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM

DIRECTORA DE TESIS: DRA. SILVIA CASTILLO ARGÜERC

2005



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR

m346218



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

“Caracterización de la Heterogeneidad Ambiental en la Reserva del Pedregal de San Ángel.”

realizado por Gabriela Santibañez Andrade

con número de cuenta 09614788-9 , quien cubrió los créditos de la carrera de: Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

A t e n t a m e n t e

Director de Tesis
Propietario

Dra. Silvia Castillo Argüero

Propietario

Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo

Propietario

Dr. José Alejandro Zavala Hurtado

Suplente

M. en C. Irene Sánchez Gallén

Suplente

Biól. Oswaldo Núñez Castillo

Consejo Departamental de Biología

M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chavez



*A mis padres por haberme brindado siempre su cariño y apoyo.
Los quiero mucho.*

*A Miguel, Oscar y Rubén por ser parte de la linda familia
a la cual me tocó pertenecer.*

*Al resto de mi familia:
A los Andrade, a los Morales, y a los Santibáñez.*

*A la "Máxima Casa de Estudios" UNAM.
¡Goya!*

AGRADECIMIENTOS:

Muy especialmente a la Dra. Silvia Castillo por haberme dado la oportunidad de adquirir los conocimientos necesarios para realizar esta tesis y por contagiarme de su enorme interés en la Reserva del Pedregal. Pero sobre todo agradezco su amistad, confianza y por la infinita paciencia.

A Oswaldo Núñez por su incondicional apoyo en campo y en laboratorio, por hacer siempre las horas de trabajo más agradables y por ser una persona tan especial como ninguna.

Al “equipo técnico” del laboratorio de Ecología: Yuriana Martínez, Patricia Guadarrama e Irene Sánchez por sus consejos y sus enseñanzas, así como su colaboración en el trabajo de campo, etc. etc.

A Luis Segura, José Hernández Arévalo, Alejandro Astudillo, Diego Olivera y Edwin Santillán por su apoyo en los muestreos de campo y por soportar las condiciones abruptas del “Piedregal”. A la Coordinación del Colegio de Geografía de la UNAM por su apoyo en la realización de los perfiles topográficos.

A Marco Antonio Romero por su gran ayuda al responder a todas mis dudas e inquietudes acerca de las computadoras y por su valioso tiempo.

Al laboratorio de Biogeografía en especial a José Hernández, Sara Torres, Sinué Ferreira y a Verónica Aguilar por su amistad incondicional y por los bellos momentos que pasé durante la realización del servicio social y los que aún siguen...

A mis amigos de la “Fac”: Leticia Coria, Rocío Medellín, Nancy Hernández, Denice Lugo, Tonatiuh, Edwin Santillán, Guillermo Quevedo e Israel “El cuacha”.

A mis amigos del CCH Oriente, Alex Montiel, Bety Alvarado, Laiza y Juan Carlos por seguir siendo las personas maravillosas desde que las conocí. A mis amigos de la “Secun”, Alejandro Martínez, a Marcos y a mi casi hermana y mejor amiga de toda la vida Yadira Hernández Bautista, gracias por todo pequeña.

A mis tíos Juan Carlos y Víctor por el ejemplo que me han dado siempre.

INDÍCE

RESUMEN.

| | |
|---|-----------|
| 1. INTRODUCCIÓN..... | 1 |
| 1.1 Heterogeneidad ambiental..... | 2 |
| 1.2 Escala espacial y temporal..... | 2 |
| 1.3 Microambiente..... | 3 |
| 1.3.1 Suelo..... | 4 |
| 1.3.2 Luz..... | 5 |
| 1.4 Heterogeneidad y diversidad..... | 5 |
| 1.4.1 Especies indicadoras..... | 6 |
| 2. ANTECEDENTES..... | 7 |
| 3. OBJETIVOS..... | 8 |
| 4. DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO | 9 |
| 4.1 Localización..... | 9 |
| 4.2 Clima..... | 10 |
| 4.3 Suelo..... | 10 |
| 4.4 Topografía..... | 11 |
| 4.3 Vegetación..... | 12 |
| 5. MÉTODO..... | 13 |
| 5.1 Ubicación del transecto y tamaño de las parcelas..... | 13 |
| 5.2 Muestreo..... | 13 |
| 5.2.1 Perfil topográfico..... | 14 |
| 5.3 Análisis de datos..... | 15 |
| 5.3.1 Evaluación de la heterogeneidad abiótica..... | 15 |
| 5.3.2 Descripción física de los microambientes..... | 15 |
| 5.3.3 Estructura vegetal..... | 16 |
| 5.3.3.1 Descripción de los grupos florísticos..... | 18 |
| 5.3.4 Caracterización de la heterogeneidad temporal..... | 19 |
| 5.3.5 Relación entre la variación de los factores físicos y los grupos florísticos..... | 19 |
| 6. RESULTADOS..... | 21 |
| 6.1 Evaluación de la heterogeneidad abiótica..... | 21 |

| | |
|---|-----------|
| 6.2 Descripción física de los microambientes..... | 27 |
| 6.3 Estructura vegetal..... | 32 |
| 6.3.1 Descripción de los grupos florísticos..... | 36 |
| 6.4 Caracterización de la heterogeneidad temporal..... | 47 |
| 6.5 Relación entre la variación de los factores físicos y los grupos florísticos..... | 51 |
| 7. DISCUSIÓN..... | 56 |
| 8. CONCLUSIONES..... | 61 |
| 9. LITERATURA CITADA..... | 62 |

En la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA) se presentan irregularidades en el relieve, en donde pueden identificarse variaciones topográficas como hoyos, grietas, hondonadas, planos y promontorios rocosos. La zona, que comprende una vegetación de matorral xerófilo, se ha caracterizado por su alta riqueza florística, resultado de la topografía, un marcado patrón de precipitación (temporada de lluvias y secas) y su tipo de sustrato.

Se realizó una caracterización de la heterogeneidad abiótica y biótica en dos zonas de la REPSA. Se distinguieron ocho tipos de microambientes en relación con algunos factores físicos como la profundidad de suelo, luz a nivel de suelo, luz a 1 m de altura y pendiente. Se identificaron nueve grupos florísticos con distintas especies “características”. La mayoría de las especies presentaron una distribución diferencial en los grupos florísticos. Las especies “características” de los grupos florísticos fueron *Senecio praecox*, *Buddleia cordata*, *Eupatorium petiolare*, *Wigandia urens*, *Verbesina virgata*, *Cheilanthes myriophylla*, *Arracacia toluensis*, *Rhynchelytrum repens* y *Muhlenbergia robusta*. Algunas especies presentaron una distribución muy amplia como *Echeveria gibbiflora*, *Dahlia coccinea* y *Cissus sicyoides*. Otras especies estuvieron restringidas a un solo grupo florístico. Se encontró que la composición de especies de los grupos se modifica a través del tiempo. Las variables ambientales (suelo, luz y pendiente) influyen de diferente manera en la distribución de las especies en los grupos florísticos.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 HETEROGENEIDAD AMBIENTAL

El término “heterogéneo” se entiende sencillamente como “compuesto de un número de elementos diferentes uno del otro” (Art, 1993). En el contexto ecológico, la heterogeneidad no es un concepto fácil de definir y de hecho esto ha sido una dificultad para los investigadores aplicados en el tema (Pickett y Rogers, 1997; Sparrow, 1999; Wiens, 1989, 2000).

La heterogeneidad ambiental puede ser definida como “la relación entre variaciones temporales y espaciales en el ambiente y las restricciones que, de alguna manera, impone sobre los organismos, además de la respuesta de éstos a la variabilidad de las restricciones” (Stewart *et al.*, 2000). Por “restricciones” podemos entender a todos aquellos factores que pueden ser limitantes, como el suelo (profundidad, nutrientes, pH, etc.), el clima (temperatura, humedad, incidencia de luz, etc.) y los mismos organismos y sus interacciones (competencia, depredación, etc.) (Rees *et al.*, 1996). La heterogeneidad tiene marcadas consecuencias ecológicas para las plantas, ya que afectan su establecimiento, desarrollo, reproducción, riesgo de depredación, estrés fisiológico, interacciones competitivas y probabilidad de vida, entre otros aspectos de su vida (Stewart *et al.*, 2000).

La heterogeneidad ambiental se puede analizar a través de dos dimensiones, la espacial y la temporal (Milne, 1991; Sparrow, 1999). La heterogeneidad espacial resulta de la variación ambiental de los factores abióticos, los cuales influyen en el establecimiento, el desarrollo y la supervivencia de los organismos, y esta variación puede verse reflejada en sus patrones de distribución y abundancia (Stewart *et al.*, 2000). Sin embargo, también los mismos organismos pueden crear o influir en la heterogeneidad abiótica (Shiyomi, 2000; Pickett *et al.*, 1997). Algunas especies tienen la capacidad de modificar los procesos ecológicos en las comunidades y alteran el estado, la disponibilidad y quizás el grado de heterogeneidad de los factores abióticos o bióticos disponibles para otros organismos; por ejemplo, las plantas leñosas pueden afectar la disponibilidad de los factores abióticos, capturando una mayor cantidad de luz o de lluvia en el dosel, lo que provoca cambios microclimáticos en los estratos inferiores (Lawton y Jones, 1995).

En todos los casos, la capacidad para detectar la heterogeneidad ambiental depende directamente de la escala de las mediciones, de la misma forma que la respuesta de los organismos en los diferentes “parches” depende de la escala o tamaño de su ambiente (Wiens, 1989). Por lo tanto, la heterogeneidad es importante para un individuo sólo si ésta se presenta en una escala en la cual el mismo organismo pueda responder (Stewart *et al.*, 2000).

El término “heterogeneidad temporal” denota la complejidad de las interacciones entre los factores bióticos y abióticos que se relaciona con el tiempo y el uso de los recursos presentes (Terradas, 2001). Las comunidades vegetales están sometidas a la distribución diferencial de los recursos, obteniendo así los llamados “pulsos” tanto de nutrientes, como de incidencia de luz y humedad, entre otros. Esta variación puede deberse a eventos que cambian las condiciones del estado del tiempo y afectan la disponibilidad o cantidad de los recursos, por ejemplo, los patrones de estacionalidad, algunos eventos de disturbio (incendios, tormentas, erupciones volcánicas, etc.) y el uso del recurso por otros organismos (Ehleringer, 1984; Rosenberg y Freedman, 1994).

Aunado a esto, entre las especies existe un fenómeno que se denomina “separación temporal” en términos de la utilización de los recursos, en respuesta al cambio en la disponibilidad de éstos a través del tiempo. En organismos como las plantas que pertenecen a un mismo nivel trófico y que requieren básicamente de los mismos recursos, gran parte de su coexistencia depende del uso de los recursos a diferentes escalas tanto espaciales como temporales entre las especies, debido a las diferencias en su tamaño, forma de vida, ciclo de vida, patrones fenológicos, tipo de metabolismo y por último sus requerimientos ambientales (Hutchings, 1994; Rosenberg y Freedman, 1994).

Por último, es importante mencionar que en sí, la heterogeneidad temporal finalmente desemboca en la práctica en heterogeneidad espacial añadida, ya que si se considera que las condiciones en un determinado punto siempre varían temporalmente, esto puede hacer que dos puntos espacialmente separados, pero muy similares, puedan presentar diferencias temporales importantes (Terradas, 2001).

1.2 ESCALA ESPACIAL Y TEMPORAL

La escala de una investigación tiene grandes efectos sobre los patrones y los procesos que se estudian. Cuando se trata de sistemas abiertos como son las comunidades, la tasa de transferencia entre los elementos (flujo energético, hídrico y de circulación de nutrientes) a otros niveles es relativamente alta y por lo tanto la dinámica de los patrones dados a una escala está influenciada por factores a otra escala (May, 1989; Wiens, 1989). Por ejemplo, la distribución de la vegetación en una escala fina puede estar directamente influenciada por factores edáficos o microtopográficos, y la vegetación local puede a su vez influir en el clima a escalas regionales (Wiens, 1989; Riera *et al.*, 1998). Por lo tanto, cuando se trabaja con sistemas abiertos, la escala depende directamente del fenómeno u objetivo considerado (Greig-Smith, 1979; Levin, 1989; Terradas, 2001).

En cualquier estudio es necesario considerar que cuando la escala de medición de las variables se modifica, la varianza de éstas cambia; por ejemplo si en una escala fina se percibe una marcada heterogeneidad espacial, puede ser que al pasar a una escala más grande se pierda cierta “resolución” de estas variaciones, al mismo tiempo que disminuyen las diferencias entre las unidades heterogéneas (varianza), provocando que la percepción del ambiente sea más uniforme (Stewart *et al.*, 2000). Se ha comprobado que los estudios realizados a una escala fina pueden revelar con mayor detalle los mecanismos biológicos, al igual que las pautas o modelos de distribución existentes; sin embargo, al realizar generalizaciones es necesario visualizar el estudio a una escala mayor (Clark, 1985; Delcourt *et al.*, 1983).

La escala temporal se puede determinar dependiendo de la dinámica del proceso a evaluar y su posterior análisis. Ésta comprende distintos intervalos de tiempo dependiendo de su duración. La clasificación más común es la que distingue períodos de tiempo cortos (minutos, horas, días y semanas), intermedios (meses) y largos (anuales) (Kremsa, 2000; Wezel y Schlecht, 2004).

Cabe mencionar que las escalas espacial y temporal guardan una estrecha relación. Un estudio de los procesos ecológicos se realiza generalmente en un intervalo de tiempo corto cuando las escalas espaciales son pequeñas y el intervalo de tiempo tiende a ser largo cuando las escalas espaciales son mayores. Debido a que los efectos de los procesos que operan en tasas lentas, toman mayor importancia cuando la escala espacial y temporal aumentan, lo que implica que la correlación de las variables sea distinta (Clark, 1985; Delcourt *et al.*, 1983).

1.3 MICROAMBIENTE

El término “microambiente” se refiere al conjunto de los componentes bióticos y abióticos en relación a una escala fina o microescala. Se caracteriza por presentar determinadas condiciones microclimáticas que lo diferencian de otros micrositos (Chen *et al.*, 1999; El-Bana *et al.*, 2002).

La existencia de microambientes puede depender de las características topográficas de la zona, las cuales influyen directamente en los patrones temporales y espaciales a través de los gradientes de elevación, cambios en la pendiente y orientación (Xu *et al.*, 2001). Estas características topográficas modifican en buena medida el microclima, debido a que el tipo de relieve influye en los gradientes de temperatura y afecta directamente las corrientes de masa de aire, lo cual tiene efectos sobre la humedad relativa en el sitio, afecta la intensidad y duración de la exposición lumínica, así como la recepción, la retención e infiltración de agua, y afecta en gran parte la tasa de acumulación de suelo (Chen *et al.*, 1996).

Los microambientes tienen un papel importante en la estructura de las comunidades vegetales, ya que el microclima específico juega un papel importante en las condiciones para la germinación y el crecimiento de algunas especies en particular (Titus y Tsuyuzaki, 2003), y se ha comprobado que estas diferencias microclimáticas determinan directamente la distribución de las especies en los diferentes “parches” o microambientes (Chen *et al.*, 1999).

Así mismo, se ha demostrado que los microambientes juegan un papel importante en el mantenimiento de la diversidad de especies debido a que, en comparación con otros hábitats, se observa que al tener micrositios diferentes se puede dar una tasa alta de recambio de las especies en el tiempo y en el espacio (Chesson y Huntly, 1985). Esta tasa de recambio también es consecuencia de la coexistencia de especies tanto anuales como perennes, un ejemplo clásico de la diferenciación temporal de nicho (Whittaker y Levin 1977). Una gran variedad de microambientes puede crear una amplia gama de condiciones favorables para algunas especies. Sin embargo, puede también disminuir la posibilidad de que existan hábitats adecuados para otras. Por ejemplo, las plantas anuales parecen ser mucho más sensibles a la presencia de microambientes diferenciados en comparación con las plantas perennes (Guo, 1998). Este tipo de respuestas, aunado al desfaseamiento en la utilización de los recursos en espacio y tiempo, permite que algunas especies dominen algunos microambientes y en otros sólo se mantengan en un tamaño poblacional mínimo viable o simplemente no se presenten (Guo y Brown, 1996).

1.3.1 SUELO

El suelo es un factor determinante para la distribución local de las plantas ya que ésta suele verse afectada por características tales como la textura, el pH, el contenido de nutrientes, la materia orgánica y la capacidad de intercambio iónico. En particular, el contenido de nutrientes del suelo y su disponibilidad suelen tener un efecto directo sobre las tasas de crecimiento y reproducción de una planta, lo cual puede aumentar o disminuir sus probabilidades de supervivencia (Price, 1984).

La escasa cantidad y calidad de suelo limita el desarrollo de formas vegetales conspicuas, ya que en algunos casos no ofrece una superficie suficiente para el sostenimiento de especies leñosas o de gran tamaño. Por otra parte, la disponibilidad de sales minerales necesarias para el desarrollo de las plantas es mínima en un suelo de reducido volumen (Kadmon, 1995; Rzedowski, 1954).

La poca capacidad de retención de humedad en capas delgadas de suelos repercute en el establecimiento y el crecimiento de las plantas; esto se acentúa más en las zonas desérticas, debido a los bajos niveles de precipitación, los prolongados periodos de sequía y la alta evaporación. Además,

las diferencias en la topografía y la textura del suelo pueden determinar la calidad hídrica en un micrositio para el establecimiento de una plántula (Ehleringer, 1984).

1.3.2 LUZ

Los efectos de la intensidad lumínica sobre las plantas están relacionados principalmente con el papel de la luz en la fotosíntesis, el fotoperíodo y la evaporación de agua. Al mismo tiempo, la luz funciona como un estímulo para la periodicidad de sus ritmos diarios y estacionales (Meyer *et al.*, 1980). La forma en que varía la intensidad lumínica no sólo es un aspecto importante de las relaciones existentes entre cada planta y su ambiente, sino que también contribuye a las interacciones de las plantas que crecen juntas (Meyer *et al.*, 1980).

Existe una heterogeneidad espacial de luz cuando se registran diferencias significativas en la disponibilidad de ésta, cuya variación se debe a la presencia de diferentes estratos. Dicha heterogeneidad puede ser un factor limitante que influye tanto en la germinación como en el establecimiento de las especies (Kato y Komiyama, 2002). Los efectos de la luz sobre los patrones de distribución espacial son mucho más visibles en comunidades arbóreas, en donde una buena parte de la radiación lumínica que incide sobre la superficie de la tierra es interceptada por la cubierta vegetal de los estratos más altos, disminuyendo la disponibilidad de luz en los estratos inferiores. Kato y Komiyama (2002) reportan que estas diferencias de incidencia de luz contribuyen a la formación de “parches” bajo el dosel.

Las condiciones de luz no sólo varían tanto en el espacio sino también en el tiempo. Muchas plantas que se encuentran en los estratos más bajos suelen aprovechar los períodos estacionales de alta incidencia de luz, cuando se presenta el período de sequía que provoca la caída parcial o total de las hojas del dosel en comunidades de arbóreas (Stewart *et al.*, 2000). Se ha demostrado que dicha variación en la disponibilidad de luz puede favorecer un incremento en la riqueza de especies en un sitio (Stewart *et al.*, 2002).

1.4 HETEROGENEIDAD Y DIVERSIDAD

La heterogeneidad ambiental puede ser fundamental para explicar la diversidad de las comunidades y de los ecosistemas en general (Terradas, 2001). La heterogeneidad de un hábitat es capaz de aumentar la diversidad de las especies. Además, la riqueza de las especies por sí misma puede incrementar la heterogeneidad biótica y abiótica a la vez (Stewart *et al.*, 2000). Una riqueza grande de especies vegetales en una comunidad proporciona un hábitat heterogéneo para otras

especies de plantas y de igual manera para la fauna silvestre, incrementando la gama de condiciones abióticas requeridas por diferentes organismos (Lawton y Jones, 1995).

Se ha comprobado que los sitios que presentan pequeñas fluctuaciones temporales y espaciales en los factores abióticos están relacionados con la presencia de comunidades con una alta diversidad biológica (Xu *et al.*, 2000). En una comunidad más diversa, los organismos pueden aprovechar y explotar más los recursos en el espacio cuando se tienen pequeñas fluctuaciones temporales en la dinámica de la comunidad; por ejemplo, una comunidad de plantas puede contener especies con diferentes profundidades de raíces, patrones fenológicos y actividades fisiológicas distintas, que en su conjunto aprovechan de mejor manera los nutrientes disponibles que son espacial y temporalmente heterogéneos (Stewart *et al.*, 2000).

Algunos estudios han comprobado que la heterogeneidad constituye también un factor importante que influye en el aumento de la calidad de un hábitat; esta idea poco a poco se ha ido integrando en mayor medida en cuestiones de restauración ecológica (Stewart *et al.*, 2000).

1.4.1 ESPECIES INDICADORAS

Existen especies que en un contexto local y ecológico definido presentan en su distribución y abundancia una correlación con ciertos intervalos de un determinado factor abiótico, como es de esperar a partir de las leyes de tolerancia y del mínimo, según las cuales las plantas están limitadas por el recurso menos disponible, en relación con su umbral de tolerancia (Becker *et al.*, 1998; Simberloff, 1998; Terradas, 2001).

La dominancia o a veces la sola presencia de estas especies revela su importancia ecológica relativa en cada muestra mejor que cualquier otra de las especies presentes en el sitio. Su papel puede llegar a ser clave en la dinámica de la comunidad entera, ya que puede condicionar el ambiente de las especies subordinadas (Mateucci y Colma, 1982).

Algunas especies tienen un intervalo de tolerancia estrecho en las diferentes condiciones de luz y preferencia por ciertas condiciones edáficas o topográficas y por lo tanto sirven como indicadoras de uno o varios factores ambientales. Sin embargo, otras poseen intervalos de tolerancia muy amplios y algunas especies asociadas menos abundantes resultan mejores indicadoras del ambiente (Mateucci y Colma, 1982).

2. ANTECEDENTES

Varios estudios analizan el efecto que la heterogeneidad ambiental tiene sobre la vegetación. Por ejemplo, Collins y Wein (1998) describieron que el factor suelo, en un ambiente heterogéneo, promueve la heterogeneidad de la vegetación y tiene efectos sobre la abundancia y dominancia de algunas especies en un pastizal de Tenesse, Estados Unidos.

Los efectos de la heterogeneidad de la intensidad de luz sobre la vegetación se han estudiado en la mayoría de los casos en selvas y bosques; en estos trabajos se menciona que la formación de microhábitats en los estratos inferiores ocurre, en general, en función de las condiciones de luz, lo cual favorece al aumento de la riqueza de especies (Asquith, 2002; Kato y Komiyama, 2002). Además, se ha demostrado que las especies muestran claras preferencias de hábitat, es decir, que están diferencialmente adaptadas al mosaico de microhábitats presentes en la selva (Ashton, 1969).

Algunos autores sostienen que la formación de mosaicos ambientales está también determinada por la variación topográfica y edáfica (Lieberman *et al.*, 1996). Guerrero-Campo *et al.*, (1999) señalaron que existe una fuerte relación entre la topografía (forma del relieve) y los patrones de distribución y abundancia de las especies en una comunidad de una región semi-árida en España. Entre sus resultados explican que la topografía está estrechamente relacionada con la profundidad de suelo, lo cual concuerda con otros resultados de varios autores (Clark *et al.*, 1998; Jenny *et al.*, 1990; Link *et al.*, 1994). En relación con la distribución diferencial de las plantas en distintos micrositos es necesario mencionar el trabajo de Titus y Tsuyuzaki (2003), en el cual se describe el papel que juegan los micrositos en la colonización de especies vegetales en una zona de origen volcánico en Hokkaido, Japón.

Entre los trabajos que se han realizado sobre la heterogeneidad espacial y temporal en México se encuentra el de Guo y Brown (1996) en el Desierto Chihuahuense, quienes analizaron los efectos de la diferenciación de microhábitats sobre la estructura de la comunidad vegetal. Hernández-Islas (1984) también describió la importancia de los microambientes en la distribución de las plantas anuales y perennes en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA). Para esta misma zona, Trejo-Núñez (1999) mencionó que la variación microambiental determina que ciertos micrositos sean más adecuados que otros para el establecimiento de *Mammillaria magnimamma* y determinó el efecto de los factores abióticos (como temperatura, humedad, luz y suelo) en su distribución y abundancia.

Varios autores como Altamirano (1895) y Álvarez-S. *et al.*, (1982) coinciden en que el elevado número de especies vegetales para la zona de la REPSA se debe en gran medida a la diversidad de hábitats que se originaron durante el enfriamiento de lava que conformó microambientes topográficamente diferentes (Castillo-Argüero *et al.*, 2004). Estos microambientes dependen de la forma, la superficie y el grosor de la capa de lava, así como de la cantidad de suelo acumulado (Rzedowski 1954; Cano-Santana 1994) y mencionan que existe una variación interanual en la composición de especies, definida por una estacionalidad muy marcada, caracterizada por una estación de lluvias de 6-7 meses (mayo-octubre) y una estación de secas de 5-6 meses (noviembre-abril). Por lo tanto, la REPSA constituye un sitio de gran interés biológico, adecuado para caracterizar la heterogeneidad espacial y temporal en una escala fina, tratando de distinguir los diferentes microambientes y su relación con la estructura de la vegetación.

OBJETIVO GENERAL

- Caracterizar la heterogeneidad abiótica y biótica de la REPSA y la relación entre ambas durante la temporada de lluvias y de secas.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Identificar los diferentes tipos de microambientes que existen en la REPSA y caracterizar algunos de sus factores ambientales (relieve, suelo y luz).
- Detectar la presencia de grupos florísticos y conocer su cambio en la composición de especies durante la época de lluvias y en secas.
- Determinar cuáles son las especies características e indicadoras de cada grupo florístico durante la época de lluvias y secas.
- Relacionar los diferentes grupos florísticos con el mosaico microambiental que existe en la zona.

4. DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO

4.1 LOCALIZACIÓN

La REPSA se localiza dentro de Ciudad Universitaria, ubicada al suroeste de la delegación Coyoacán, en el sur de la Ciudad de México. Constituye una parte de la porción norte del derrame de lava del volcán Xitle, ocurrido hace unos 2000 años (Rzedowski, 1954). Se encuentra a una altitud promedio de 2250 m s.n.m. aunque en la zona existe un gradiente altitudinal muy marcado. La extensión de la REPSA tiene un total de 237.3 hectáreas (De la Fuente, 2005).

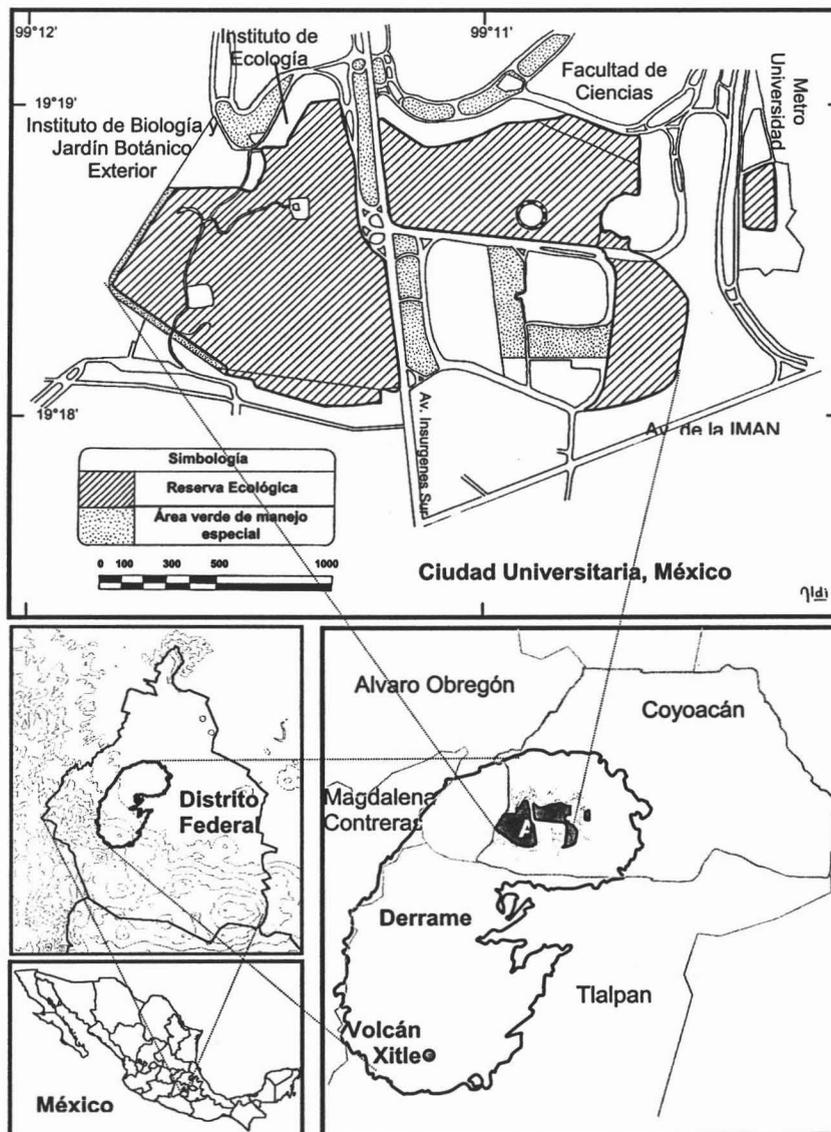


Figura. 1. Localización de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (Castillo-Argüero *et al.*, 2004)
Zona A: Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel.

4.2 CLIMA

Este sitio presenta un clima templado subhúmedo, con régimen de lluvias en verano, que corresponde a la fórmula climática Cb(w1)(w), según el sistema de clasificación de Köppen modificado por García (1988). Su temperatura media anual es de 15.5°C con variaciones extremas que van desde -6°C hasta 34.6°C (Valiente-Banuet y De Luna, 1990). La precipitación se presenta desigual a lo largo del año (Fig. 2); casi 93% del total anual se presenta en el período de mayo a octubre (temporada de lluvias) y un 7% restante se presenta en los meses de noviembre a abril (temporada de secas) (Rzedowski, 1954), siendo la precipitación promedio de 879 mm anuales (Valiente- Banuet y De Luna, 1990).

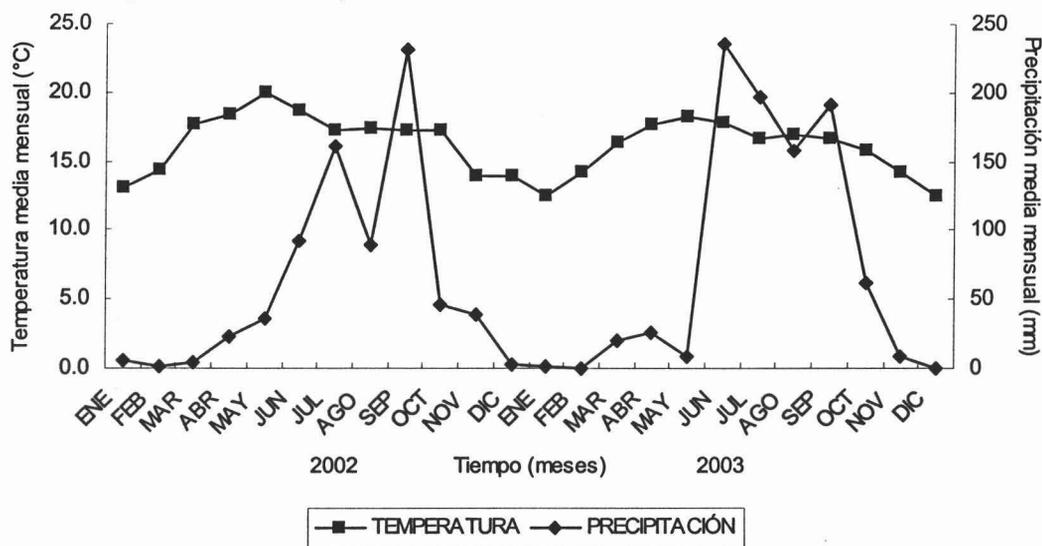


Fig. 2. Climograma para la REPSA correspondiente al período enero 2002-enero 2003 (Gómez et al., 2003).

4.3 SUELO

El escaso suelo que se ha desarrollado en este sitio es de origen eólico y orgánico, pero otras fuentes de menor importancia son los productos de la intemperización de la roca sólida y acarreos de origen aluvial. Su espesor generalmente es de unos cuantos centímetros, con excepciones en algunas zonas de la REPSA. El suelo se acumula fundamentalmente en toda clase de grietas, fisuras y depresiones. Los suelos sobre la lava son arenosos-limosos, moderadamente ácidos y poseen altas concentraciones de potasio y calcio, pero bajo contenido de nitrógeno y fósforo disponible (Rzedowski, 1954).

La lava que arrojó el volcán, al enfriarse, se solidificó formando un sustrato de superficie irregular donde se crearon unidades microtopográficas contrastantes. Éstas se originaron por las diferencias en la inclinación del terreno, los accidentes del relieve original y las diferencias en el tiempo de enfriamiento de las capas de lava, dando como resultado diferentes tipos de microambientes como grietas, hondonadas, hoyos, planicies, pendientes y promontorios, que dan lugar a un paisaje de gran heterogeneidad topográfica (Carrillo, 1995; Castillo-Argüero *et al.*, 2004).

Tabla 1. Descripción de los microambientes (Castillo-Argüero *et al.*, 2004).

| Microambiente | Descripción |
|---------------|--|
| Grietas: | Zonas de fisura y fractura del material consolidado, por lo común angostas y profundas (Fig. 3). |
| Hondonadas: | Zonas de depresión, cóncavas, de poco a muy profundas, las que pueden incluir a uno o más microambientes distintos (Fig. 4). |
| Oquedades: | Presencia de concavidades en el material rocoso, suelen ser poco profundas (Fig. 5). |
| Planos: | Sitios de roca plana que suelen presentar grados variables de inclinación (Fig. 6). |
| Paredes: | Muros verticales (Fig. 7). |
| Promontorios: | Rocas con salientes en su parte superior que le confieren mayor tamaño y la hacen sobresalir del material restante. |



Figura 3. Grietas



Figura 5. Oquedades



Figura 4. Hondonadas



Figura 6. Planos



Figura 7. Paredes

4.5 VEGETACIÓN

La vegetación característica presente en el sitio de estudio es un matorral xerófilo denominado por Rzedowski (1954) como asociación de *Senecionetum praecoxis*, en referencia a la especie dominante *Senecio praecox*. Su flora es de un alto interés ecológico, gracias a la presencia de endemismos y de especies en peligro de extinción, así como al gran número de especies de pteridofitas que dominan algunos microambientes (Castillo-Argüero *et al.*, 2004).

El número de especies inventariadas actualmente es de 337, pertenecientes a 74 familias y 193 géneros; 65 especies corresponden a la clase Liliopsida, 249 a Magnoliopsida y 22 a Pteridophyta. La mayoría de las especies presentan la forma de crecimiento herbácea (279); le siguen muy por debajo los arbustos (48) y sólo diez especies corresponden a la forma arbórea. Respecto a las formas de vida, la mayor parte de las especies se clasifica en el grupo de las terofitas (104), y a éstas le siguen las hemicriptofitas (80), las criptofitas (76), las fanerofitas (49) y las camefitas (28). Con respecto al ciclo de vida, 107 especies (31.7%) son anuales y 230 (68.2%) son perennes (Castillo-Argüero *et al.*, 2004).

Los estratos presentes en esta zona son: arbustivo, herbáceo y rastrero, no habiendo estrato arbóreo verdadero (Rzedowski, 1954). Esta comunidad se caracteriza por presentar una gran riqueza florística y está constituida por un matorral abierto de estructura muy heterogénea.

5. MÉTODO

5.1 UBICACIÓN DEL TRANSECTO Y TAMAÑO DE LAS PARCELAS

En la REPSA se seleccionaron dos zonas, ambas caracterizadas por bajos niveles de perturbación, la primera localizada al sur de la Facultad de Ciencias y la segunda al sur del Jardín Botánico. Se trazaron cuatro transectos (dos en cada zona) de 100×2 m de ancho en dirección norte-sur, con una distancia de separación de 20 m cada uno. Se seleccionó el transecto como unidad muestral porque, cuando se observa un gradiente ambiental marcado y éste aparece reflejado en una variación notable de la vegetación, puede utilizarse el transecto para graficar la variación de las variables estimadas (Zavala, 1986). El transecto se dividió en parcelas de 1×2 m partiendo de una línea intermedia donde las parcelas se iban alternando (Fig. 8), lo que resultó en un total de 200 parcelas.

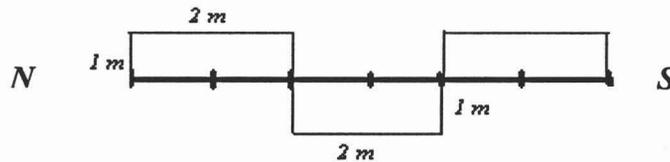


Figura 8. Esquema del trazado de transecto y división de parcelas.

5.2 MUESTREO

Los muestreos se llevaron a cabo en temporada de lluvias (julio-octubre 2002) y en secas (febrero- abril 2003).

En cada parcela de 1×2 m se registraron los parámetros vegetacionales siguientes:

- Presencia de especies:** Se registraron las especies presentes en cada parcela, siempre y cuando éstas enraizaran exclusivamente dentro del área. Se llevó a cabo la colecta de ejemplares que en campo no pudieron ser identificadas; los ejemplares se herborizaron y se trasladaron al Laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias de la UNAM, en donde con ayuda de una colección de referencia y de especialistas se determinaron las especies.
- Cobertura por especie:** Con un flexómetro se midieron los diámetros 1 y 2 de la proyección perpendicular de las partes aéreas de cada individuo, para después convertirlos en una medida total de cobertura por m^2 . Algunas especies, sobre todo los pastos, presentaban una gran cantidad de individuos en conjunto, por lo que al conjunto se le registró como si fuese un solo manchón.
- Altura:** Se midió la altura de cada individuo, desde la parte basal o nivel del suelo hasta el punto máximo de la parte aérea.

d) **Porcentaje de cobertura total:** Se evaluó el porcentaje cualitativo de la parcela que se encontraba cubierto por la vegetación y el porcentaje de suelo o roca desnudo. Este parámetro se utilizó como una medida del “desarrollo vegetal” como atributo de los microambientes (Matteucci y Colma, 1982).

Además de los datos de la vegetación se registraron las variables abióticas como:

- a) **Profundidad del suelo:** La profundidad de suelo se midió con una varilla calibrada, la cual se introducía en cada punto, es decir, en cada segmento del transecto, y se registró la profundidad (en cm) de la capa de suelo presente. Para cada parcela se calculó el promedio de profundidad de los tres puntos que comprendía cada una, los dos extremos y el centro.
- b) **Luz a nivel de 1 m y luz al nivel del suelo:** Con luxímetros Phytotronic se registraron los valores de incidencia de luz a nivel del suelo y a nivel de 1 m de altura; los datos se obtuvieron por cada m de los transectos y posteriormente se obtuvo el promedio de los tres datos para cada parcela en cada caso.
- c) **Altitud:** Se obtuvieron los datos de altitud para cada punto a través del perfil topográfico levantado en los cuatro transectos, el cual se describirá en detalle más adelante.
- d) **Pendiente:** Con los datos de altitud se calculó la pendiente comprendida en cada micrositio utilizando la fórmula de la pendiente:

$$m = \frac{Y2 - Y1}{X2 - X1}$$

Posteriormente el resultado se transformó a la función trigonométrica de tangente a la inversa (TAN^{-1}) para obtener el valor de la pendiente en grados de inclinación.

- e) **Descripción topográfica:** Se realizó una categorización de cada micrositio dependiendo de la topografía. Se determinó el tipo de microambiente de acuerdo con las características que anteriormente fueron descritas, como son planos, grietas, hondonadas, hoyos y promontorios (ver Tabla 1).

5.2.1 Perfil topográfico

El perfil topográfico es una representación de tipo lineal, que permite establecer las diferencias altitudinales que se presentan a lo largo de un recorrido. Con la colaboración de la Coordinación del Colegio de Geografía de la Facultad de Filosofía y Letras de la UNAM se levantaron en el mes de febrero de 2003 los perfiles topográficos que corresponden a los cuatro transectos de la Reserva del Pedregal. Se utilizó un teodolito, un GPS y un estadal, y se obtuvieron los datos altitudinales que

corresponden a cada metro de los transectos. La altitud se determinó calibrando el altímetro en referencia a la altitud que presenta la Facultad de Ciencias y con referencia también al transecto adyacente en cada zona.

Una vez concluida la proyección de todos los puntos y las curvas de nivel afectadas por el perfil, se obtuvo una sucesión de puntos que se unieron en una línea continua, la cual se ajusta a la realidad del relieve y refleja la variación topográfica existente en la zona. Este método proporcionó información útil también para respaldar la descripción topográfica que se hizo de cada parcela y verificar además las pendientes correspondientes.

5.3 ANÁLISIS DE DATOS

5.3.1 Evaluación de la heterogeneidad abiótica

Una medida para estimar la heterogeneidad ambiental es el Coeficiente de Variación, el cual se calculó para cada una de las variables abióticas (suelo, luz y pendiente). Este valor elimina la dimensionalidad de las variables y sirve para comparar las variabilidades de varios conjuntos de valores. Este coeficiente toma en cuenta la proporción existente entre la media (\bar{x}) y la desviación estándar (S) (Stewart *et al.*, 2000; Terradas, 2001; Zar, 1999).

$$CV = \frac{S}{\bar{x}} \times 100$$

Se elaboraron gráficas de los perfiles topográficos y los valores de profundidad de suelo, luz a nivel de suelo y luz a nivel de 1 m, además de la cobertura total en cada parcela correspondiente a la temporada de lluvias y temporada de secas, para mostrar la variabilidad de estos factores. Se realizó un análisis de regresión lineal para conocer la relación entre la variación topográfica (altitud) y la profundidad de suelo y la intensidad de luz.

5.3.2 Descripción física de los microambientes

Para la caracterización se llevó a cabo una clasificación de los micrositios existentes en la zona de la REPSA. El método utilizado fue el Análisis de Especies Indicadoras de dos Vías (TWINSPAN), que es un método de clasificación politético divisivo (Hill, 1979a), este análisis clasifica al mismo tiempo las muestras (parcelas) y los atributos (factores físicos o especies). Este método es particularmente utilizado como un análisis de especies “indicadoras”, pero ofrece la

ventaja de que muestra las variables más relevantes que argumentan la clasificación, lo que no ocurre con el Análisis de Agrupación (Becker *et al.*, 1998)

Se construyeron tres matrices para el análisis. La primera contenía los datos cuantitativos de profundidad de suelo, pendiente, luz a nivel de suelo y a nivel de 1 m por parcela. Ésta posteriormente se modificó en el programa PC-ORD 4.0 transformando los datos originales en medidas relativas respecto al valor máximo registrado con la fórmula:

$$b = X_{ij} / X_{maxj}$$

donde los renglones (i) son las muestras y las columnas (j) los atributos o especies. (McCune y Mefford, 1999). Con esta matriz fue posible distribuir los valores obtenidos en nueve intervalos de clase (intervalo = 0 a 100%) y se construyó la última matriz utilizando como atributo, al número de intervalo correspondiente a cada muestra. De esta forma se elimina la diferencia que existe en la escala de las unidades empleadas (luxos, centímetros y grados). Para realizar el TWINSPLAN se utilizó el programa PC-ORD 4.0 (McCune y Mefford, 1999) con el criterio de nueve niveles de corte en “pseudoespecies”, que es usado para definir los intervalos de abundancia o dominancia de los atributos (Hill, 1979).

Una vez obtenida la clasificación, se examinó si hubo diferencias significativas de las variables ambientales entre los grupos resultantes, por lo que se realizó un análisis de varianza (ANDEVA) de una vía. Se realizó una prueba de Tukey HSD en el programa Statistica 5.1 (Statsoft INC, 1996) que también se utilizó para elaborar los diagramas de cajas (Asada, 2002; Jongman *et al.*, 1987). Posteriormente se realizó una descripción detallada de las características físicas principales de cada grupo de micrositios.

5.3.3 Estructura vegetal

Para conocer la estructura de la vegetación se calcularon las siguientes variables:

- a) **Cobertura total, por especie y por individuo:** La cobertura de una especie es la proporción de terreno ocupado por la proyección perpendicular de las partes aéreas de los individuos de la especie considerada (Matteucci y Colma, 1982). Se calculó la cobertura de cada individuo de las especies presentes en cada parcela, para lo cual se utilizó la fórmula del área de un círculo:

$$C = \pi \left(\frac{D1 + D2}{4} \right)^2$$

Donde $D1$ = diámetro 1 y $D2$ = diámetro 2. El resultado se multiplicó por 1×10^3 para obtener la cobertura por m^2 .

- b) **Dominancia absoluta de cada especie.** Es la cobertura de todos los individuos de una especie, medida en unidades de superficie.
- c) **Dominancia relativa.** Es la dominancia de una especie referida a la dominancia de todas las especies y se calculó con la fórmula:

$$\text{Dominancia rel.} = \frac{\text{dominancia de una especie}}{\text{dominancia total para todas las especies}} \times 100$$

- d) **Densidad absoluta.** Número de individuos (o manchones en el caso de los pastos) de una especie por unidad de área.
- e) **Densidad relativa.** Densidad de una especie referida a la densidad de todas las especies del área. Se obtuvo con la fórmula:

$$\text{Densidad rel.} = \frac{\text{individuos de una especie}}{\text{total de individuos}} \times 100$$

- f) **Frecuencia.** Número de muestras en las que se encuentra una especie.
- g) **Frecuencia relativa.** Es la frecuencia de una especie referida a la frecuencia total de todas las especies. Se obtiene con la fórmula:

$$\text{Frecuencia rel.} = \frac{\text{frecuencia de una especie}}{\text{frecuencia total de todas las especies}} \times 100$$

- h) **Valor de Importancia Relativa.** El valor de importancia de cada especie se obtuvo sumando sus valores relativos de densidad, dominancia, y frecuencia y nos proporciona información de la influencia de dicha especie dentro de la comunidad.

$$(VIR) = \text{densidad relativa} + \text{dominancia relativa} + \text{frecuencia relativa}$$

Para conocer de forma general la composición de la vegetación durante las dos épocas del año (lluvias y secas) se utilizaron las siguientes características de las especies: formas de crecimiento, formas de vida y ciclos de vida. Las formas de crecimiento fueron utilizadas según los criterios de Rzedowski (1954) y Rzedowski y Rzedowski (2001), quienes distinguen tres tipos: árbol (**A**), arbusto (**Ar**) y hierba (**H**). Para las hierbas se distinguieron además las siguientes categorías: arrosetadas (**H-a**), epífitas (**H-ep**) y trepadoras (**H-tr**). Las formas de vida establecidas fueron las siguientes: terofita (**Te**), hemicriptofita (**He**), criptofita (**Cr**), fanerofita (**Fa**) y camefita (**Ca**) (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974). Esta clasificación parte de conocer algunos caracteres de las plantas que pueden responder a ciertas variables ambientales consideradas especialmente relevantes (Terradas, 2001).

5.3.3.1 Descripción de los grupos florísticos

Con el objetivo de detectar la presencia de grupos florísticos, es decir de asociaciones de especies con requerimientos ambientales similares, que estén determinados o influenciados por la heterogeneidad ambiental que existe en la REPSA, se siguió el mismo método utilizado para la agrupación de microambientes. Se elaboraron dos matrices con los datos de valor de importancia relativa (VIR) de cada una de las especies (columnas) presentes en cada parcela (renglones), una matriz para la temporada de lluvias y otra para la temporada de secas.

Sólo la matriz de la temporada de lluvias fue utilizada para el análisis TWINSpan. Este método identifica las especies que podrían denominarse “indicadoras” dependiendo de su importancia y su incidencia en los grupos formados. En el análisis se utilizó la escala de van der Maarel con nueve cortes en los niveles de “pseudoespecies” (Jongman *et al.*, 1987). Posteriormente, con los resultados obtenidos de la clasificación, se elaboró un dendrograma que mostró las relaciones existentes entre grupos, las similitudes y las especies características o indicadoras correspondientes a cada grupo en la temporada de lluvias.

Con los datos de VIR se construyó una tabla de estilo fitosociológico, ordenándolos por frecuencia de las especies en los grupos florísticos (Matteucci y Colma, 1982). Cada columna representa un grupo florístico y se enlistan las especies con sus respectivos VIR; esta tabla estuvo basada en los resultados obtenidos mediante el programa TWINSpan (Becker *et al.*, 1998). Para llegar a un conjunto de especies potenciales de plantas indicadoras o características se excluyeron a las que presentaban un bajo VIR y una baja frecuencia (menos de cinco micrositos) (Asada, 2002; Becker *et al.*, 1998).

Con la misma clasificación de los grupos florísticos obtenida para la temporada de lluvias mediante el programa TWINSpan, se ordenaron los VIR de las especies de la temporada de secas en una tabla fitosociológica similar. Se utilizaron para ello dos criterios: (1) que durante la temporada de lluvias se registra una mayor incidencia de especies, lo cual refleja una caracterización más detallada de los grupos florísticos existentes en la zona, y (2) para poder comparar la estructura de la vegetación a través del tiempo (temporada de lluvias y secas), los grupos deben estar constituidos por las mismas parcelas, ya que si se realizara otra clasificación por medio de TWINSpan con los datos de la temporada de secas, obviamente el arreglo de las parcelas sería distinto.

5.3.4 Caracterización de la heterogeneidad temporal

Para caracterizar la heterogeneidad temporal se realizó una ordenación indirecta con un Análisis de Correspondencia Corregido (DECORANA), el cual se utiliza para explorar las relaciones entre las variaciones en la composición de especies de las parcelas y los factores medioambientales (Sánchez y López, 2003; Greig-Smith, 1983 en Zavala, 1986). Los factores del eje primario explican la mayor cantidad de variación, en datos separados de muestras; los factores que explican una menor cantidad de variación se observan en el eje secundario (Terradas, 2001). Este método representa a las muestras en un espacio en el que las distancias tienen un significado consistente en términos de la magnitud en el cambio en la composición de especies (Zavala, 1986). La relación entre las parcelas está expresada por sus posiciones relativas en los ejes y este acomodo se basa en el análisis de sus raíces características (valores “eigen”). Mientras más cerca se encuentren dos parcelas (puntos), más similar es su composición florística y por lo consiguiente podemos suponer que son más parecidas las condiciones ambientales (Hill, 1979b).

Con las matrices de los VIR de las especies en cada micrositio, correspondientes a la temporada de lluvias y la temporada de secas, se realizó el análisis DECORANA utilizando el programa PC-ORD 4.0 (McCune y Mefford, 1999). Posteriormente se realizó la comparación de las ordenaciones de la temporada de lluvias y secas.

A continuación se realizó la misma ordenación, pero señalando las parcelas que pertenecen a los diferentes tipos de microambientes identificados por TWINSPAN.

5.3.5 Relación entre la variación de los factores físicos y los grupos florísticos

Se realizó una ordenación directa de las variables físicas y los datos de estructura de especies de cada grupo florístico. El Análisis Canónico de Correspondencias (CCA) ordena muestras de variables bióticas o dependientes –especies– en función de su relación con variables abióticas o independientes, suponiendo una respuesta unimodal para las variables bióticas (Ter Braak, 1987). Esto permite interpretar la relación ambiente-organismos o contrastar hipótesis sobre esta relación, si las variables abióticas medidas son explicativas o pertinentes. De este modo es posible detectar gradientes de factores ambientales en relación con las especies presentes y, viceversa, aquellas especies que indican ciertos factores ambientales (Becker *et al.*, 1998).

En teoría, el método CCA permite separar las especies según sus nichos ecológicos y construye gradientes sintéticos de ordenación. Estos gradientes pueden concordar con gradientes ambientales,

combinar diferentes factores ambientales o referirse a gradientes aún no identificados (Becker *et al.*, 1998).

El CCA coloca las especies, los sitios y los factores ambientales en un sistema de coordenadas de los principales gradientes. El grado de poder explicativo de los gradientes se expresa por su raíz característica (valor “eigen”). Las especies se ubican de acuerdo con su incidencia en los sitios y los factores ambientales cuantitativos se ubican por sus correlaciones vectoriales con los ejes principales (Becker *et al.*, 1998).

Se elaboraron dos matrices que contenían los valores de importancia promedio de las especies en los grupos microambientales de la temporada de lluvias y de secas y, otra matriz que contenía los valores promedio de las variables ambientales (suelo, pendiente, luz a nivel de suelo y a nivel de 1 m). El análisis se realizó con el programa PC-ORD 4.0 (McCune y Mefford, 1999) con las opciones de estandarizar los registros de los ejes con el método de Hill (1979b), aplicando la prueba de permutaciones Monte Carlo para saber si la correlación de las especies, las variables ambientales y los ejes de la ordenación fue significativa.

6. RESULTADOS

6.1 EVALUACIÓN DE LA HETEROGENEIDAD ABIÓTICA

En general, se encontró una notable variación en todos los parámetros evaluados. De acuerdo con los coeficientes de variación calculados, el factor que mostró más variación en la zona fue la luz a nivel del suelo (C. V.= 87%), seguido de la profundidad de suelo (C. V.= 84%), y de la pendiente (C. V.= 80%); en menor medida se encontró variación en luz a nivel de 1 m (C. V.= 55.6%). En relación a la altitud ésta presenta muy poca variación (C. V.= 0.09%). En cuanto a la cobertura vegetal, se encontró que existe mayor variación espacial en la época de secas (C. V.=83.5%) con relación a la época de lluvias (C. V.= 73%) (Tabla 2).

Tabla 2. Coeficientes de variación de los factores físicos y cobertura vegetal en la temporada de lluvias y en secas en la REPSA.

| Variables | Mínimo | Máximo | Media | Desviación estándar | Coefficiente de Variación (%) |
|--|---------|---------|---------|---------------------|-------------------------------|
| Luz a nivel de suelo (luxos) | 20.66 | 856.66 | 168.43 | 147.90 | 87.8 |
| Luz a 1 m de altura (luxos) | 67 | 934.33 | 338.03 | 188.20 | 55.6 |
| Profundidad de suelo (cm) | 0 | 15.2 | 4.283 | 3.602 | 84.0 |
| Pendiente (grados) | 0 | 69.74 | 14.79 | 11.94 | 80.0 |
| Altitud | 2263.53 | 2277.85 | 2270.04 | 224.9 | 0.1 |
| Cobertura en lluvias (m ²) | 0.287 | 22.6 | 4.88 | 3.615 | 73.9 |
| Cobertura en secas (m ²) | 0 | 12.12 | 2.221 | 1.856 | 83.5 |

Evaluación de la heterogeneidad por zona. Se encontraron diferencias en las condiciones físicas de las dos zonas muestreadas en la REPSA. La topografía de la zona ubicada al sur de la Facultad de Ciencias (FC) presenta ligeras variaciones en el relieve sin que la altitud se modifique notablemente (Figs. 10 y 11). La zona ubicada al sur del Jardín Botánico (JB) presenta una mayor altitud que la zona FC y, en relación con la variación en el relieve, se observa que el primer transecto tiene muy pocos sitios abruptos y por lo general corresponde en su mayoría a una zona plana (Fig. 12). Sin embargo, el segundo transecto presenta cambios bruscos en el relieve y sitios de mayor pendiente (Fig. 13). Se registró una mayor profundidad de suelo en la zona FC en comparación con la zona JB, y aunque ambos alcanzan un valor máximo similar, el promedio de suelo en el total de sitios es diferente (Tabla 3).

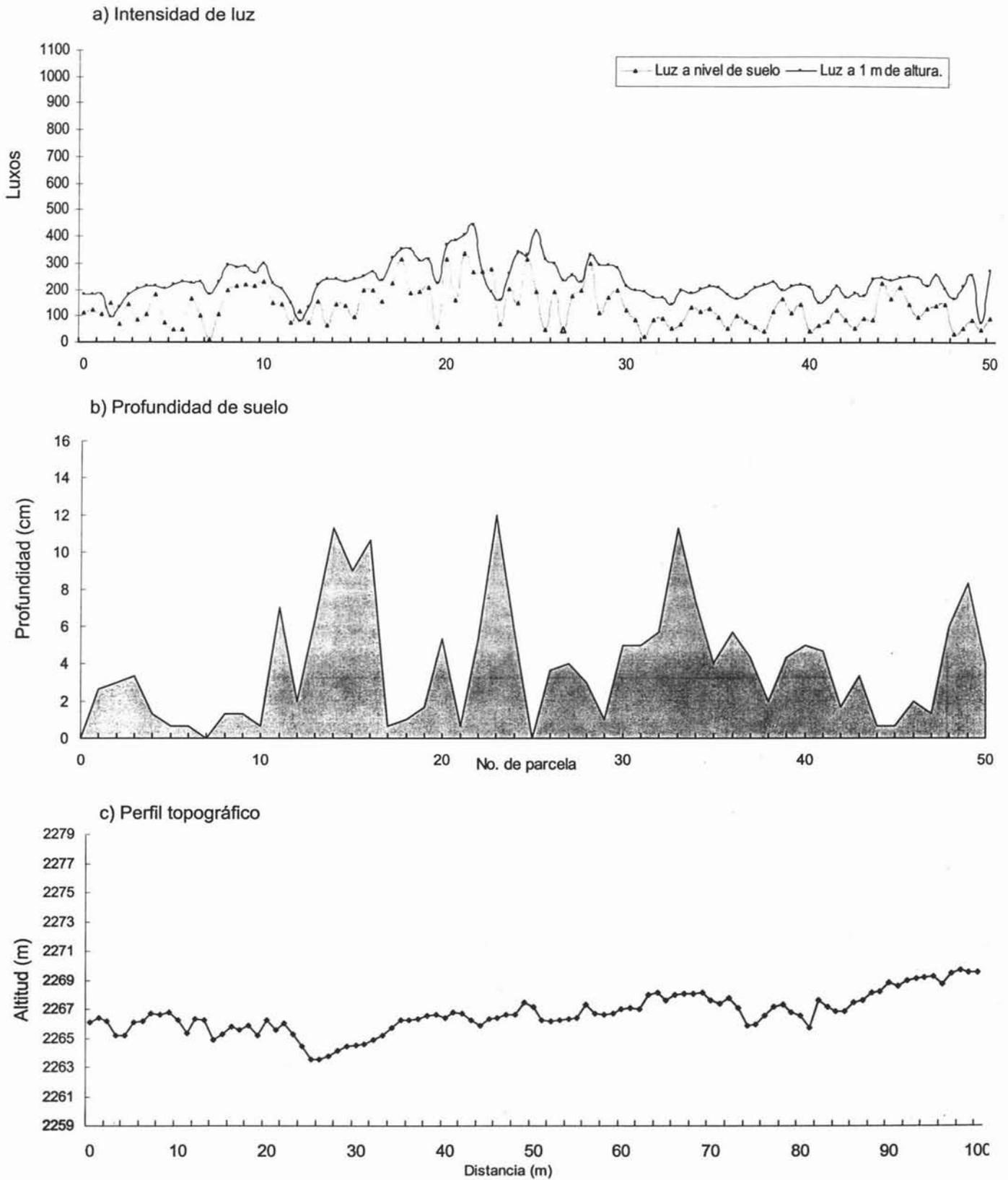


Figura 10. Perfil topográfico, profundidad de suelo e intensidad de luz registrados en las parcelas del transecto 1 al sur de la Facultad de Ciencias.

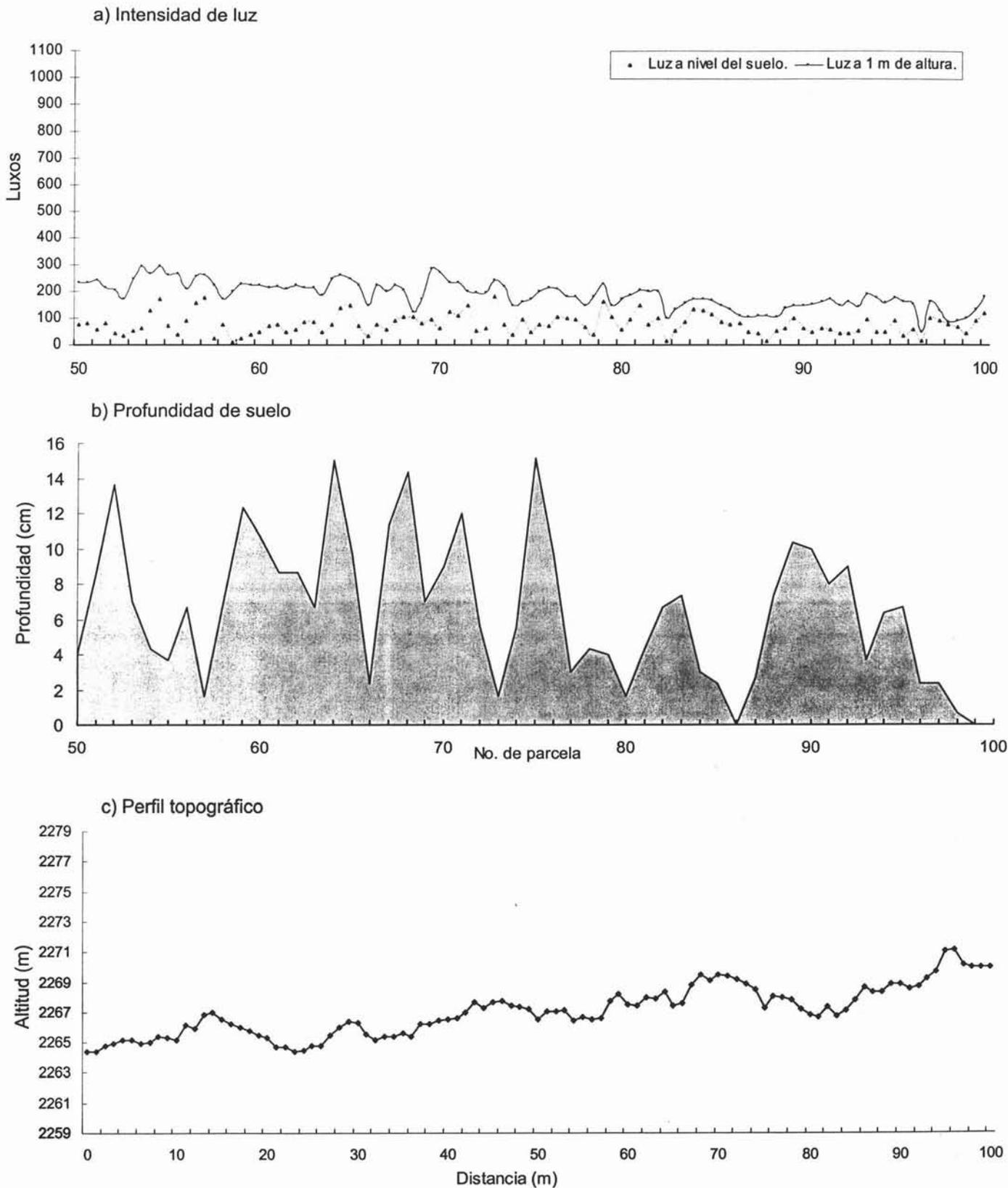


Figura 11. Perfil topográfico, profundidad de suelo e intensidad de luz registrados en las parcelas del transecto 2 al sur de la Facultad de Ciencias.

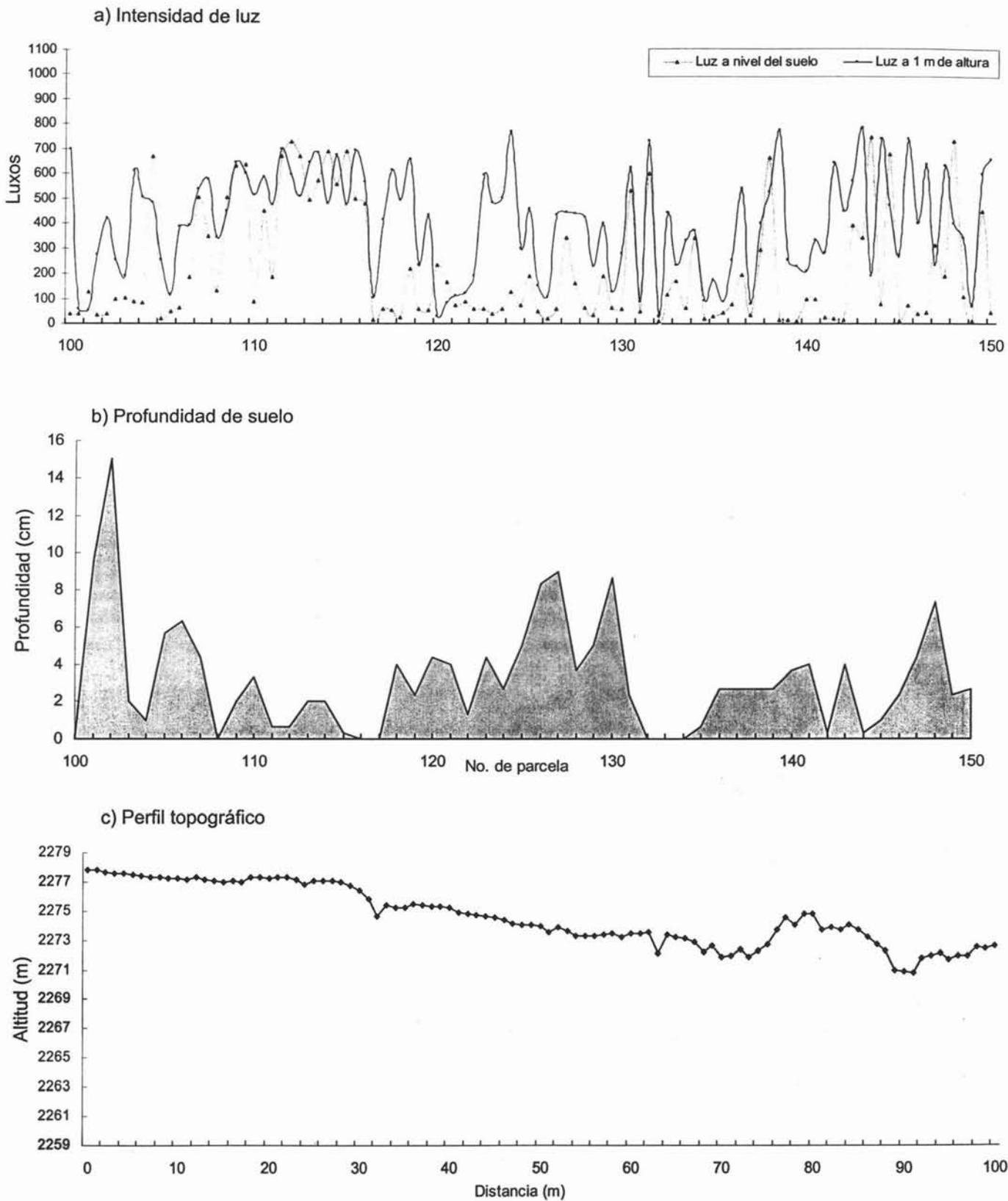


Figura 12. Perfil topográfico, profundidad de suelo e intensidad de luz registrados en las parcelas del transecto 1 al sur del Jardín Botánico.

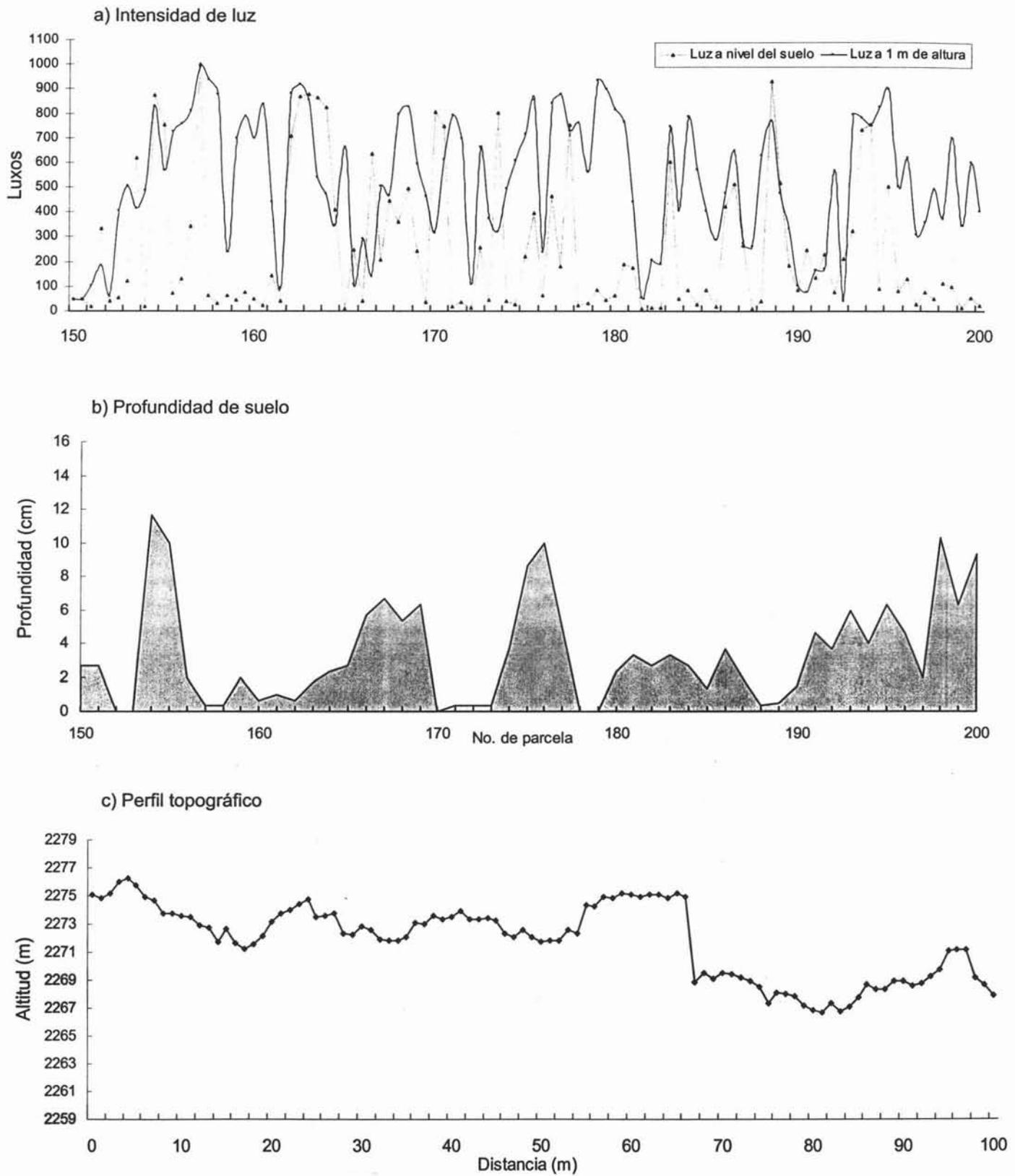


Figura 13. Perfil topográfico, profundidad de suelo e intensidad de luz registrados en las parcelas del transecto 2 al sur del Jardín Botánico.

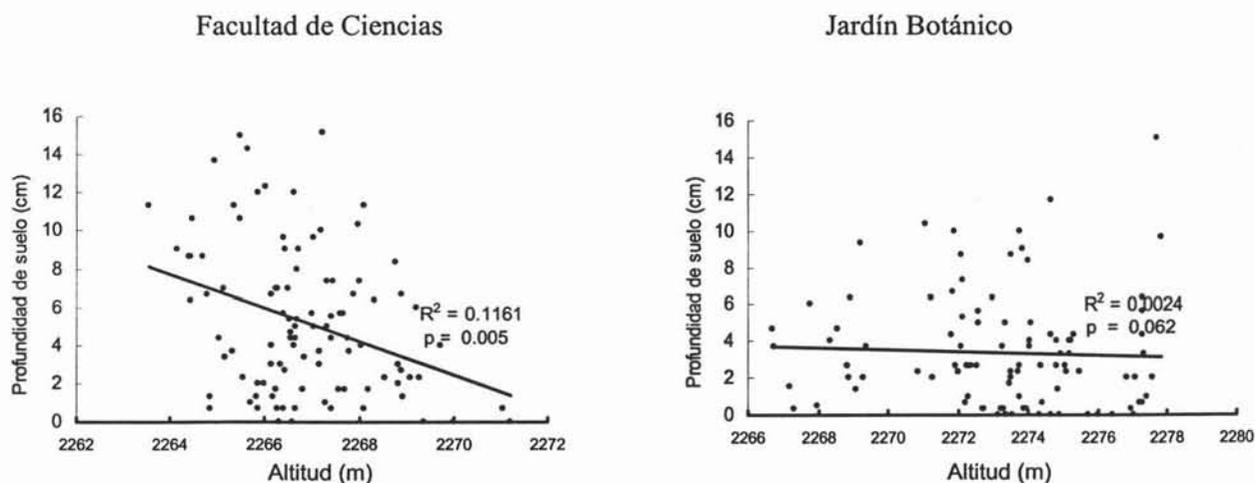
En lo que respecta a la incidencia de luz, se registró una mayor cantidad de luz a nivel de suelo y a nivel de 1 m en la zona JB en comparación con la zona FC (Tabla 3).

Tabla 3. Variación de los factores físicos registrados en las dos zonas muestreadas de la REPSA.

| Datos Físicos | Facultad de Ciencias | | | Jardín Botánico | | |
|-----------------------------|----------------------|--------|---------|-----------------|--------|--------|
| | Mín | Max | Media | Mín | Max | Media |
| Altitud (m) | 2263.5 | 2271.2 | 2266.85 | 2266.6 | 2277.8 | 2273.2 |
| Profundidad suelo (cm) | 0 | 15.2 | 5.25 | 0 | 15 | 3.35 |
| Luz a nivel suelo (luxos) | 10 | 338 | 106.35 | 8 | 999 | 234.1 |
| Luz a 1 m de altura (luxos) | 49 | 445 | 210.5 | 29 | 934 | 467.4 |

Relación de la altitud con la profundidad de suelo y la incidencia de luz. En general, en ambas zonas se puede observar que la cantidad de suelo es mayor en los sitios que se encuentran en declives o sitios profundos con lados adyacentes más altos, y que la cantidad de suelo es menor en sitios planos y con poca pendiente (Figs. 10 a 13). En la zona FC (Figs. 10 y 11) se observó que la cantidad de luz registrada presenta el mismo patrón de discontinuidad que los datos de la altitud. Por el contrario, en la zona JB (Figs. 12 y 13) la variabilidad de la luz no parece depender de la forma del relieve. En esta zona cabe señalar que existe una mayor variación en la luz, registrando cambios muy bruscos de un sitio al sitio adyacente.

Los resultados de la regresión lineal muestran que no existe una relación directa entre la altitud con la profundidad de suelo y la incidencia de luz (Fig. 14). Los coeficientes de correlación fueron muy bajos, lo que indica que la topografía no está influyendo directamente en la variación que existe en la profundidad de suelo y la incidencia de luz.



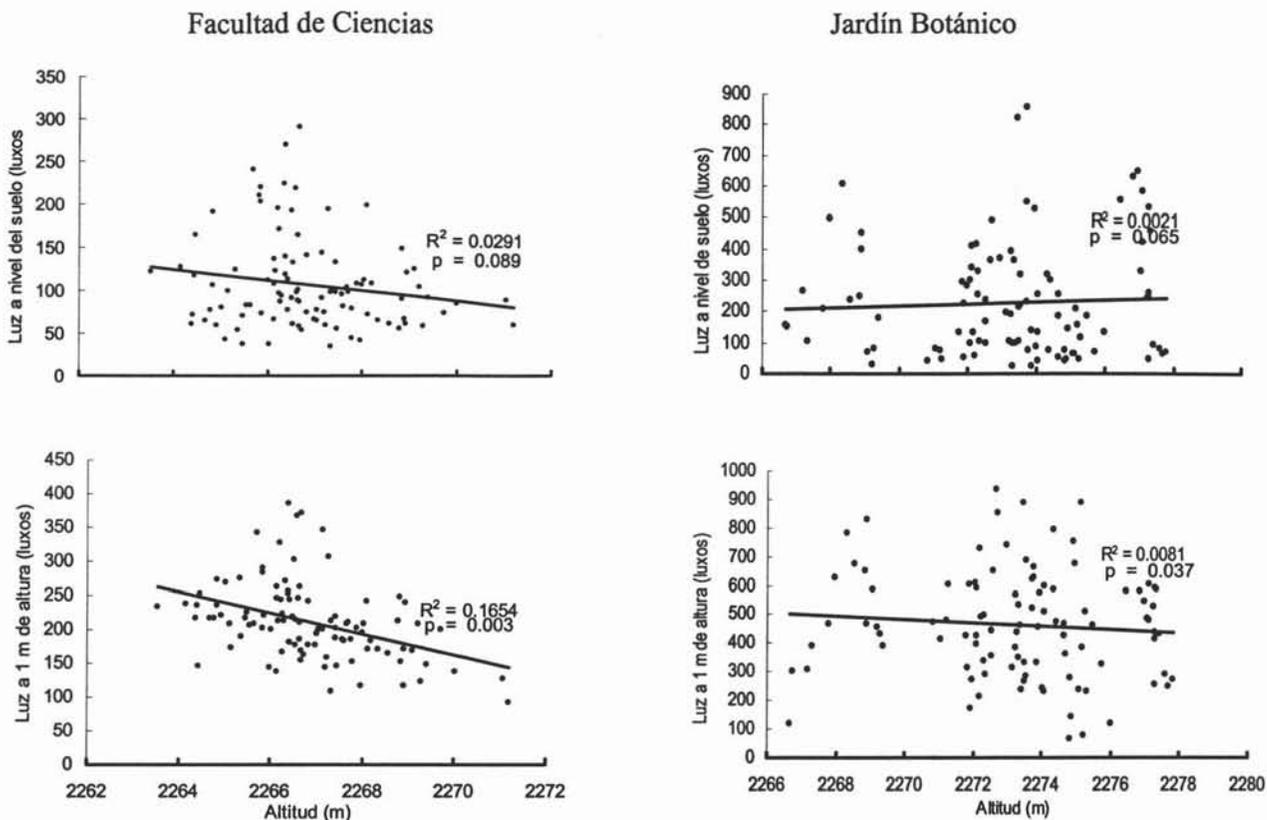
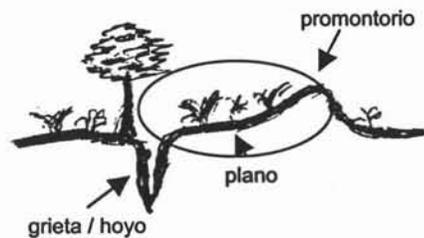


Figura 14. Relación de la altitud con la profundidad de suelo, la incidencia de luz a nivel del suelo y a nivel de 1 m de altura en la REPSA. A la izquierda la zona al sur de la Facultad de Ciencias y a la derecha la zona al sur del Jardín Botánico.

6.2 DESCRIPCIÓN FÍSICA DE LOS MICROAMBIENTES

El análisis de clasificación TWINSPLAN permitió reconocer ocho tipos de microambientes a lo largo de los transectos, de acuerdo con sus semejanzas en sus características físicas (suelo, luz y pendiente), como se observa en la Fig. 15. En la descripción de cada grupo los signos representan la magnitud de los factores físicos: (-) los valores más bajos; (\pm) intermedios o moderados y (+) los valores máximos.

Grupo A (- Pendiente, \pm Luz y \pm Suelo). Este grupo tiene poca profundidad de suelo, que va de 0 a 9 cm ($\bar{x} = 4.1 \pm E.E. 0.36$), sin pendientes muy pronunciadas ($\bar{x} = 6 \pm 0.6^\circ$ de inclinación) y donde se recibe una cantidad considerable de luz a nivel de suelo ($\bar{x} = 109 \pm 7.03$ luxos) y a nivel de 1 m ($\bar{x} = 241 \pm 15.5$ luxos). Lo conforman en general sitios planos y promontorios, los que se caracterizan por tener declives muy ligeros, algunos con grietas u hoyos de poca profundidad (Tabla 4).



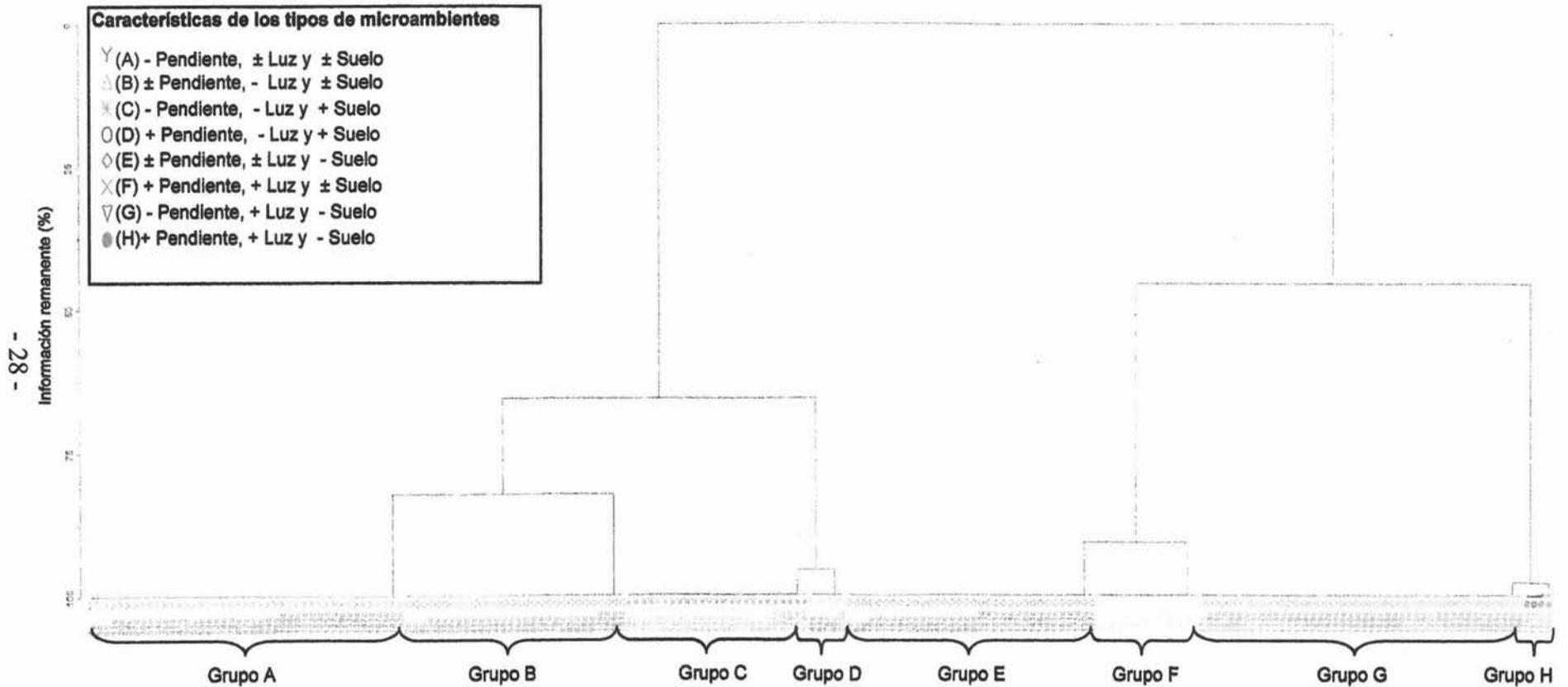
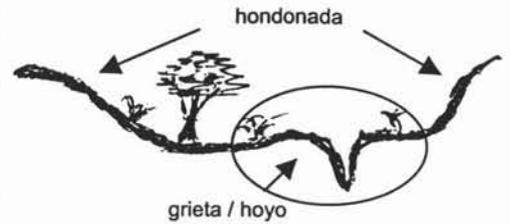
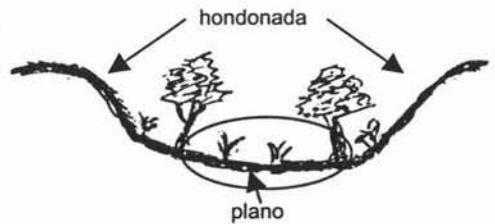


Figura 15. Agrupamiento de las parcelas en función de la pendiente, incidencia de luz y la profundidad de suelo según el Análisis de Especies Indicadoras de Dos Vías (TWINSpan) (n=200). Los signos representan la magnitud de los factores físicos: (-) los valores más bajos; (±) intermedios o moderados y (+) los valores máximos.

Grupo B (\pm Pendiente, - Luz y \pm Suelo). Aquí se presenta una profundidad de suelo moderada, de 0.6 a 7.3 cm de profundidad ($\bar{x} = 4.3 \pm 0.35$ cm) y existe una mayor pendiente que va de 11 a 13° de inclinación ($\bar{x} = 19 \pm 1.04^\circ$) y se recibe una cantidad muy baja de luz a nivel de suelo ($\bar{x} = 89 \pm 5.19$ luxos) y a nivel de 1 m ($\bar{x} = 192 \pm 8.93$ luxos). Lo componen sitios que corresponden a hoyos, grietas y hondonadas en general (Tabla 4).



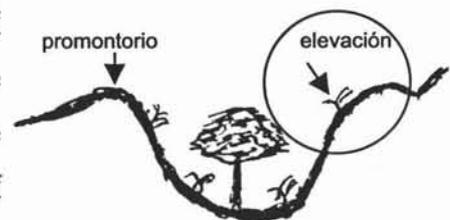
Grupo C (- Pendiente, - Luz y + Suelo). Estos sitios se caracterizan por tener una mayor profundidad de suelo en lo que respecta a otros micrositos que va de 8 a 15 cm de profundidad ($\bar{x} = 10.4 \pm 0.38$ cm). Presentan poca inclinación de 0 a 18° ($\bar{x} = 8.8 \pm 1.0^\circ$) y la luz a nivel de suelo recibida es de moderada a baja ($\bar{x} = 89 \pm 9.76$ luxos), al igual que la luz a nivel de 1 m ($\bar{x} = 232 \pm 17.2$ luxos). Está compuesto en general por sitios planos que se encuentran frecuentemente dentro de las hondonadas (Tabla 4).



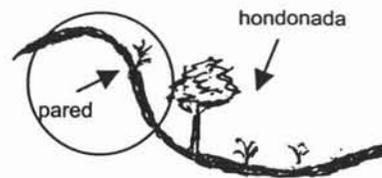
Grupo D (+ Pendiente, - Luz y + Suelo). Este grupo posee el menor número de sitios y se distinguen por una mayor profundidad de suelo a comparación del resto de los grupos, con profundidades que van de 8.3 a 15 cm ($\bar{x} = 11.5 \pm 1.43$ cm). Cuentan con pendientes muy pronunciadas ($\bar{x} = 28 \pm 1.9^\circ$ de inclinación) y son los sitios que menor cantidad de luz reciben (luz a nivel de suelo, $\bar{x} = 58 \pm 7.92$ luxos; y luz a nivel de 1 m, $\bar{x} = 237 \pm 55.4$ luxos). Aquí encontramos sitios que corresponden a las partes inclinadas de algunas hondonadas con cimas o promontorios rocosos (Tabla 4).



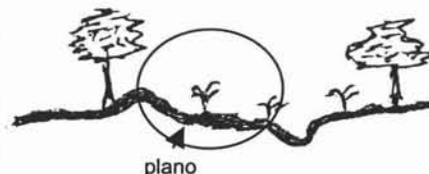
Grupo E (\pm Pendiente, \pm Luz y - Suelo). Estos sitios se caracterizan por su escasa profundidad de suelo de 0 a 4 cm ($\bar{x} = 1.3 \pm 0.19$ cm): en general, cuentan con pendientes pronunciadas de hasta 38° de inclinación ($\bar{x} = 22 \pm 1.9^\circ$). Las cantidades de luz que reciben estos sitios son moderadas tanto a nivel de suelo ($\bar{x} = 153 \pm 12.8$ luxos) como a nivel de 1 m ($\bar{x} = 290 \pm 18.5$ luxos). Esta compuesto por sitios que pertenecen a las partes más altas de las hondonadas e incluye algunos promontorios (Tabla 4).



Grupo F (+ Pendenza, + Luz y ± Suelo). Este grupo se distingue por presentar pendientes muy pronunciadas de 22 a 69° de inclinación ($\bar{x} = 38 \pm 2.9^\circ$). Estos sitios reciben importantes cantidades de luz tanto a nivel de suelo ($\bar{x} = 184 \pm 28.6$ luxos) como a nivel de 1 m ($\bar{x} = 467 \pm 53.7$ luxos), tienen una profundidad de suelo de 0 a 11 cm ($\bar{x} = 4.5 \pm 0.9$ cm). Son sitios que corresponden a las partes terminales o extremos de las hondonadas y se incluyen paredes rocosas (Tabla 4).



Grupo G (- Pendenza, + Luz y - Suelo). Estos sitios cuentan con muy poca profundidad de suelo ($\bar{x} = 2.5 \pm 0.34$ cm), presenta muy pocos grados de inclinación ($\bar{x} = 7 \pm 0.9^\circ$). Con una incidencia de luz a nivel de suelo de hasta 645 luxos ($\bar{x} = 293 \pm 27.2$ luxos) y 934 luxos a nivel de 1 m ($\bar{x} = 555 \pm 20.5$ luxos). Esta compuesto en general por sitios planos (Tabla 4).



Grupo H (+ Pendenza, + Luz y - Suelo). Este grupo cuenta con muy escasa profundidad de suelo que va de 0 a 2.3 cm ($\bar{x} = 1.2 \pm 0.46$ cm). Presenta pendientes moderadamente pronunciadas ($\bar{x} = 30 \pm 3.8^\circ$ de inclinación); en éste grupo se registran los valores más altos de incidencia de luz a nivel de suelo ($\bar{x} = 608 \pm 101$ luxos) y a nivel de 1 m ($\bar{x} = 725 \pm 61.2$ luxos). Se conforma por pocos sitios que corresponden generalmente a paredes rocosas (Tabla 4).

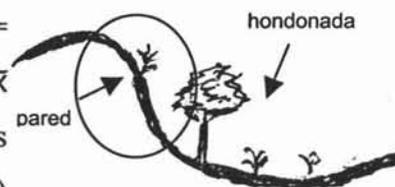


Tabla 4. Características físicas de los ocho grupos de microambientes. Las celdas sombreadas representan la magnitud; en blanco, los valores más bajos; en diagonales, los valores intermedios o moderados y en gris, los valores máximos.

| Grupos de Microambientes | No. de parcelas | Profundidad de suelo (cm) | | Luz a nivel de suelo (luxos) | | Luz a nivel de 1 m (luxos) | | Pendiente (grados de inclinación) | |
|--------------------------|-----------------|---------------------------|--------------------|------------------------------|------------------|----------------------------|------------------|-----------------------------------|------------------|
| | | Máx-Min | $\bar{x} \pm EE^*$ | Máx-Min | $\bar{x} \pm EE$ | Máx-min | $\bar{x} \pm EE$ | Máx-Min | $\bar{x} \pm EE$ |
| Grupo A | 43 | 0-9 | 4.1 ± 0.36 | 40-294 | 109 ± 7.03 | 67-607 | 241 ± 15.5 | 0-21 | 6 ± 0.6 |
| Grupo B | 30 | 0.6-7.3 | 4.3 ± 0.35 | 35-155 | 89 ± 5.19 | 108-353 | 192 ± 8.93 | 11-31 | 19 ± 1.04 |
| Grupo C | 25 | 8-15 | 10.4 ± 0.38 | 37-227 | 89 ± 9.76 | 116-604 | 232 ± 17.2 | 0.6-18 | 8.8 ± 1.0 |
| Grupo D | 5 | 8.3-15.1 | 11.5 ± 1.43 | 30-75 | 58 ± 7.92 | 144-452 | 237 ± 55.4 | 22-33 | 28 ± 1.9 |
| Grupo E | 34 | 0-4 | 1.3 ± 0.19 | 40-331 | 153 ± 12.8 | 92-662 | 290 ± 18.5 | 0.6-38 | 22 ± 1.9 |
| Grupo F | 14 | 0-11 | 4.5 ± 0.90 | 45-338 | 184 ± 28.6 | 151-790 | 467 ± 53.7 | 22-69 | 38 ± 2.9 |
| Grupo G | 44 | 0-10 | 2.5 ± 0.34 | 20-645 | 293 ± 27.2 | 383-934 | 555 ± 20.5 | 0.6-25 | 7 ± 0.9 |
| Grupo H | 5 | 0-2.3 | 1.2 ± 0.46 | 317-856 | 608 ± 101 | 578-885 | 725 ± 61.2 | 17-41 | 30 ± 3.8 |

*EE = Error estándar.

El análisis de varianza de una vía (ANDEVA) indicó que cada uno de los grupos presenta diferencias significativas importantes en sus factores físicos. En el caso de la intensidad de luz a nivel del suelo se observó la presencia de cuatro grupos con diferencias significativas según la prueba de Tukey ($p > 0.05$). Respecto a la intensidad de luz a nivel de 1 m, se encontró que la mayoría de los grupos presentan diferencias significativas entre sí. En el análisis del factor suelo se encontró que sólo existen dos grupos significativamente diferentes y por último, en el caso de la pendiente se obtuvieron cuatro grupos diferentes (Fig. 14).

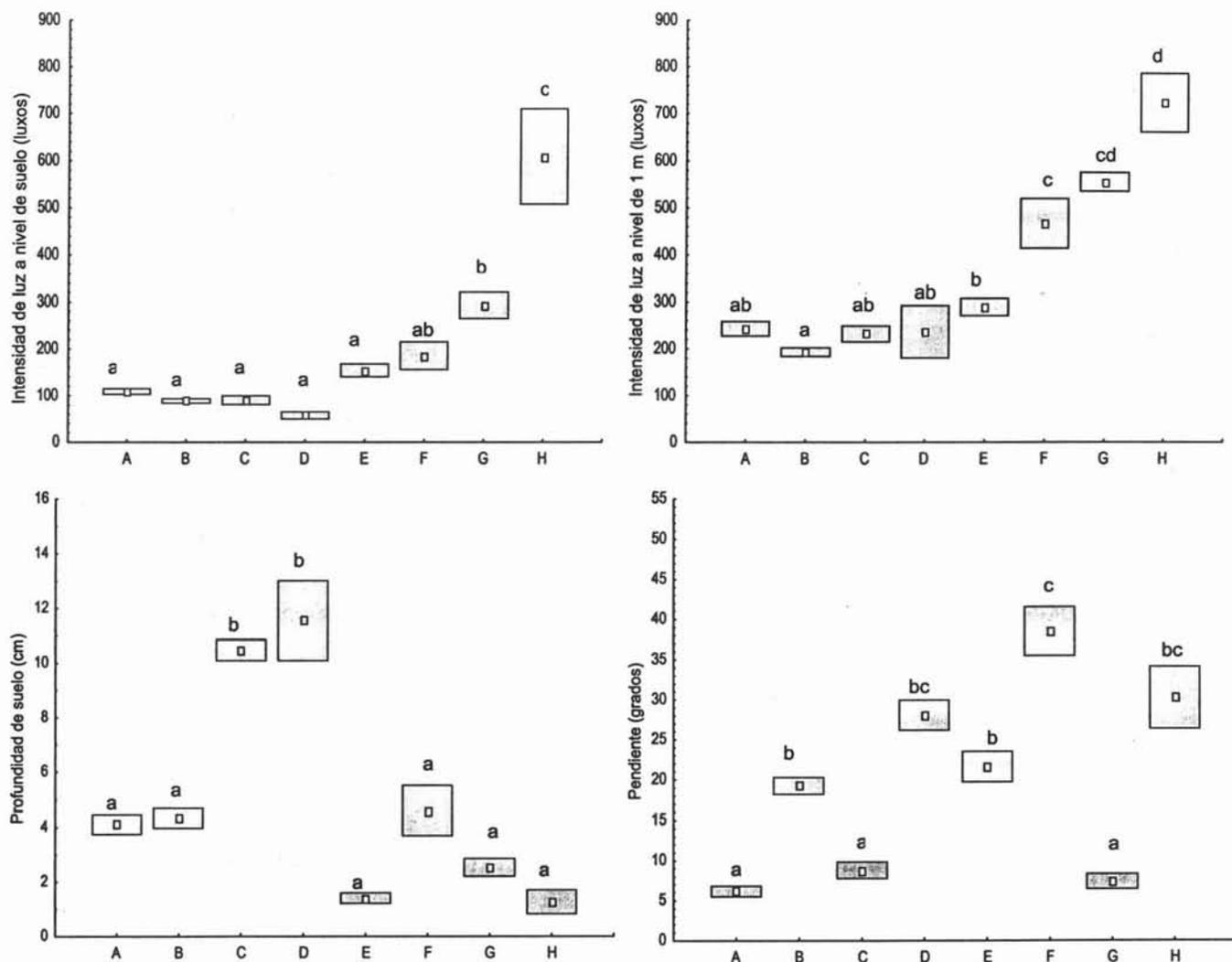


Figura 14. Comparación de los factores físicos entre los grupos de microambientes. Las cajas sombreadas indican \pm E.E. (error estándar) y el punto central representa la media. Se observan diferencias significativas entre los grupos en las cuatro variables (ANDEVA de una vía, $P > 0.05$). Los grupos con la misma letra no difieren significativamente (Tukey $P > 0.05$).

6.3 ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN

Generalidades. En el área muestreada se registró un total de 4,407 individuos que pertenecieron a 101 especies, las cuales corresponden a 29.9% de las 337 especies que actualmente se conocen para la REPSA. Durante la temporada de lluvias se registraron 2,605 individuos de un total de 93 especies, y durante la temporada de secas 1,802 individuos de un total de 66 especies.

Las especies se distribuyeron en 48 familias que corresponden a 64.8% de las 74 familias que se registran actualmente (Apéndice 1), de las cuales las familias Asteraceae, Orchidaceae, Adiantaceae y Poaceae tuvieron los mayores números de especies (Fig. 15).

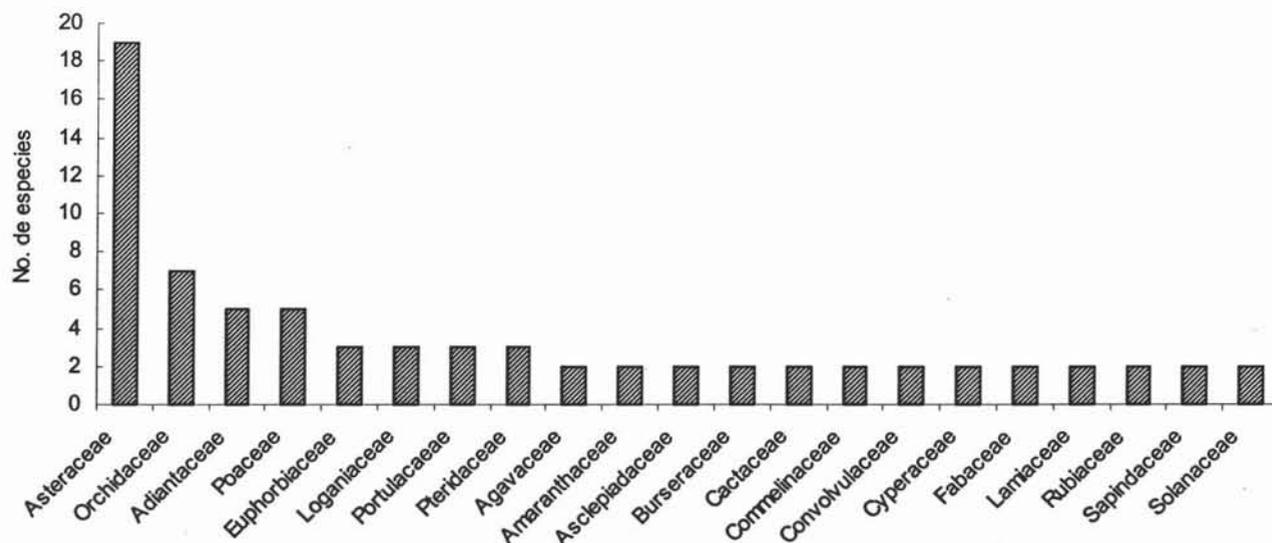


Figura 15. Familias con mayor número de especies presentes en el muestreo.

Cambios de la vegetación con la estacionalidad. Durante la temporada de secas se observó que la cobertura vegetal se redujo casi a la mitad (45.5%) de la registrada para la época de lluvias, y se registró también una mayor cobertura vegetal en microsítios situados en depresiones topográficas y con mayor pendiente. Por otro lado, se encontró que la composición de especies de las parcelas fue distinta para cada época (Fig. 16).

En lo que respecta a la composición de la vegetación durante la época de lluvias en las categorías de formas de crecimiento, se encontró que 63.4% corresponden a especies herbáceas (**H**), 18.2% son plantas arbustivas (**Ar**), 8.6% son trepadoras (**H-tr**), 4.3% son especies arbóreas (**A**), 4.3% son plantas arrosetadas (**H-a**) y sólo 1% son epífitas (**H-ep**) (Tabla 5). Se registró que 86% de las especies son perennes, mientras que sólo 13.9% son anuales. Respecto a las formas de vida, se encontró que 34.4% de las especies son criptofitas (**Cr**), 20.4% corresponde a fanerofitas (**Fa**), 19.3% son hemcriptofitas (**He**), 13.9% son terofitas (**Te**) y 11.8% corresponden a camefitas (**Ca**).

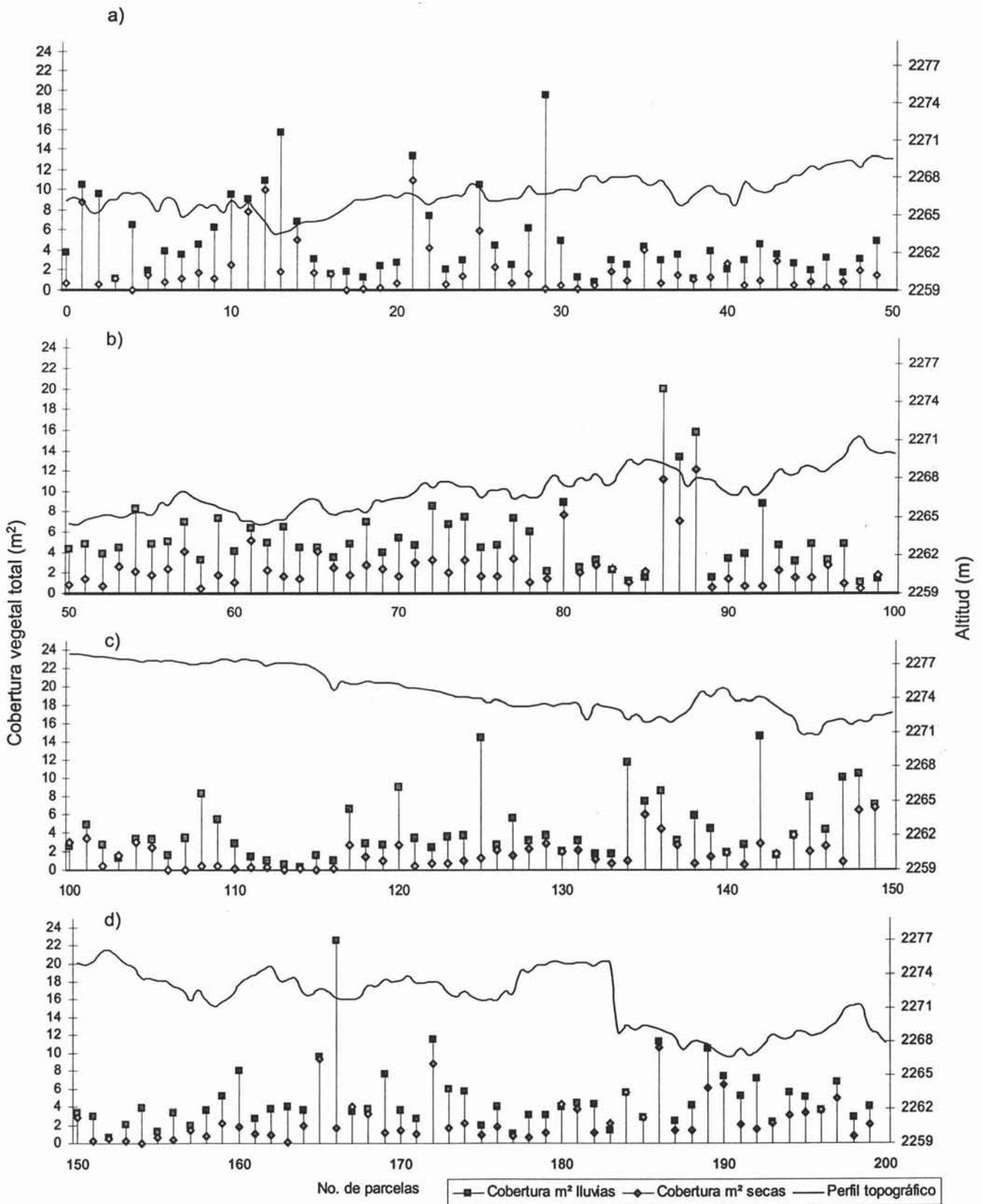


Figura 16. Cobertura vegetal total en la temporada de lluvias y en secas registrada en las parcelas de los transectos 1 (a) y 2 (b) de la Facultad de Ciencias, y 1 (c) y 2 (d) del Jardín Botánico.

En la época de secas se registraron sólo 66 especies, de las cuales 59% corresponden a herbáceas (**H**), 22.7% son arbustos (**Ar**), 7.6% son trepadoras (**H-tr**), 6% son árboles (**A**), 3% son rosetas (**H-a**) y sólo 1.5% son epífitas (**H-ep**). Respecto a su ciclo de vida se registró que 98.5% de las especies son perennes, mientras que sólo 1.5% son anuales. En relación con su forma de vida, se encontró que 31.8% de las especies son criptofitas (**Cr**), 27.2% corresponde a fanerofitas (**Fa**), 25.7% son hemcriptofitas (**He**), 1.5% son terofitas (**Te**) y 13.6% corresponden a camefitas (**Ca**) (Tabla 5).

En comparación con la época de lluvias, las especies herbáceas, las de ciclo de vida anual y algunas que pertenecían a las formas de vida criptofita (**Cr**) y terofita (**Te**) desaparecieron durante la temporada de secas. Los porcentajes que se obtuvieron son proporcionales al total de especies encontradas en cada temporada.

Tabla 5. Composición de especies en relación con su forma de crecimiento, ciclo de vida y forma de vida durante la temporada de lluvias y la temporada de secas.

| Formas de Crecimiento | Temporada de lluvias | | Temporada de secas | |
|---------------------------------|----------------------|----------------|--------------------|----------------|
| | Riqueza | Porcentaje (%) | Riqueza | Porcentaje (%) |
| Arbórea (A) | 4 | 4.30 | 4 | 6.06 |
| Arbustiva (Ar) | 17 | 18.28 | 15 | 22.73 |
| Herbácea (H) | 59 | 63.44 | 39 | 59.09 |
| Arrosetada (H-a) | 4 | 4.30 | 2 | 3.03 |
| Epífita (H-ep) | 1 | 1.08 | 1 | 1.52 |
| Trepadora (H-tr) | 8 | 8.60 | 5 | 7.58 |
| Ciclos de vida | | | | |
| Anual | 13 | 13.98 | 1 | 1.52 |
| Perenne | 80 | 86.02 | 65 | 98.48 |
| Formas de vida | | | | |
| Camefitas (Ca) | 11 | 11.83 | 9 | 13.64 |
| Criptofitas (Cr) | 32 | 34.41 | 21 | 31.81 |
| Fanerofitas (Fa) | 19 | 20.43 | 18 | 27.27 |
| Hemcriptofitas (He) | 18 | 19.35 | 17 | 25.76 |
| Terofitas (Te) | 13 | 13.98 | 1 | 1.51 |
| Número total de especies | 93 | | 66 | |

Se observó que el valor de importancia relativa promedio (VIRp) de cada una de las especies en el total del área muestreada presentó cambios ante la estacionalidad (ver apéndice 1).

Durante la época de lluvias las especies con mayor valor de importancia en el total de las parcelas en la REPSA fueron *Echeveria gibbiflora*, *Dahlia coccinea*, *Cissus sicyoides*, *Buddleia*

cordata, *Muhlenbergia robusta*, *Cheilanthes sinnuata* y *Verbesina virgata* (Fig. 17a). Entre las especies raras y con menor cobertura vegetal en esta temporada se encuentran *Euphorbia anychioides*, *Milla biflora*, *Sphaeralcea angustifolia*, *Evolvulus alsinoides*, *Spiranthes durangensis*, *Phytolacca icosandra*, *Bletia urbana*, *Asplenium praemorsum*, *Brickellia veronicaefolia* y *Spiranthes llaveana*. Del total de las especies registradas, las especies que no se encontraron durante lluvias pero sí se encontraron en secas fueron *Conyza coronopifolia*, *Cheilanthes cunneata*, *Lamouroxia rhinanthifolia*, *Metalstelma angustifolium*, *Microchloa kunthi*, *Stevia micrantha* y *Talinum napiforme*.

A diferencia de la época de lluvias, durante la época de secas las especies que presentaron mayor VIRp en el total de los micrositios fueron *Echeveria gibbiflora*, *Buddleia cordata*, *Muhlenbergia robusta*, *Opuntia tomentosa*, *Cheilanthes sinnuata*, *Rynchelytrum repens*, *Verbesina virgata* y *Senecio praecox* (Fig. 17b). Entre las especies raras y con menor cobertura vegetal en la época de secas se encuentran *Peperomia campylotropa*, *Cyperus seslerioides*, *Habenaria novemfida*, *Commelina difusa*, *Evolvulus alsinoides* y *Commelina coelestis*.

Las especies que no se registraron en la época de secas pero sí se encontraron en lluvias fueron *Acalypha indica*, *Arracacia toluensis*, *Begonia gracilis*, *Bidens pilosa*, *Bletia urbana*, *Calochorthus barbatus*, *Cardiospermum halicacabum*, *Cyperus spectabilis*, *Euphorbia anychioides*, *Cheilanthes bonariensis*, *Echeandia mexicana*, *Euphorbia graminea*, *Govenia superba*, *Lagascea rigida*, *Oxalis tetraphylla*, *Phaseolus leptostachyus*, *Phytolacca icosandra*, *Plumbago pulchella*, *Reseda luteola*, *Senecio sanguisorbae* y *Setaria parviflora*.

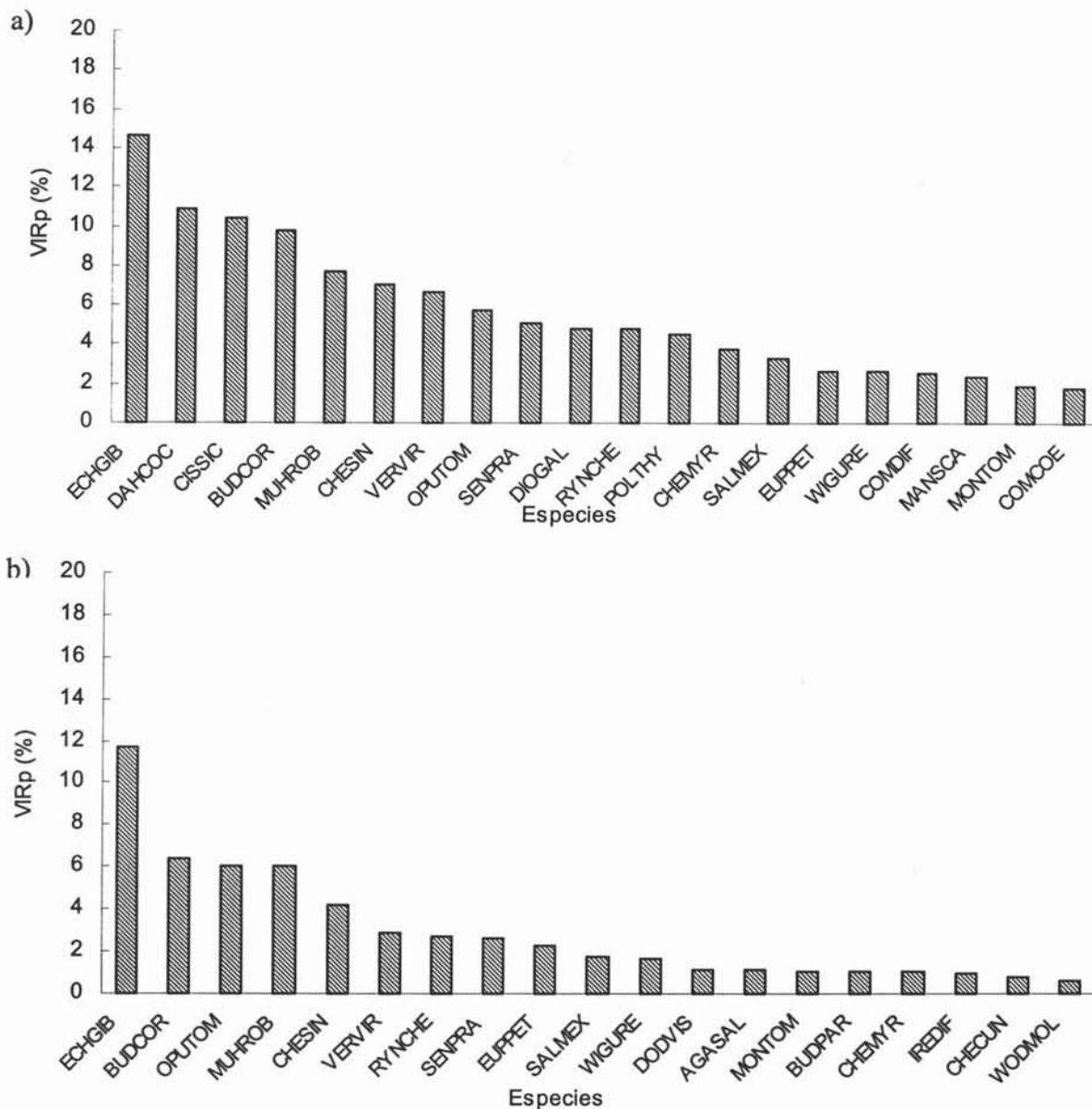


Fig. 17. Especies con mayor valor de importancia relativa promedio (VIRp) en las parcelas muestreadas en la REPSA correspondientes a la temporada de lluvias (a) y secas (b). Los nombres completos de las especies se encuentran en el apéndice 3.

6.3.1 DESCRIPCIÓN DE LOS GRUPOS FLORÍSTICOS

Temporada de lluvias. El TWINSPLAN permitió distinguir nueve grupos florísticos con diferentes asociaciones de especies (Fig. 18). El análisis se realizó con un total de 85 especies registradas en la temporada de lluvias (ver apéndice 1). Los valores de importancia relativa (VIRp) de las especies presentes en los grupos formados se reportan ordenados en una tabla de tipo fitosociológico en la que se señalan las especies que pueden ser características e indicadoras (Tabla 6).

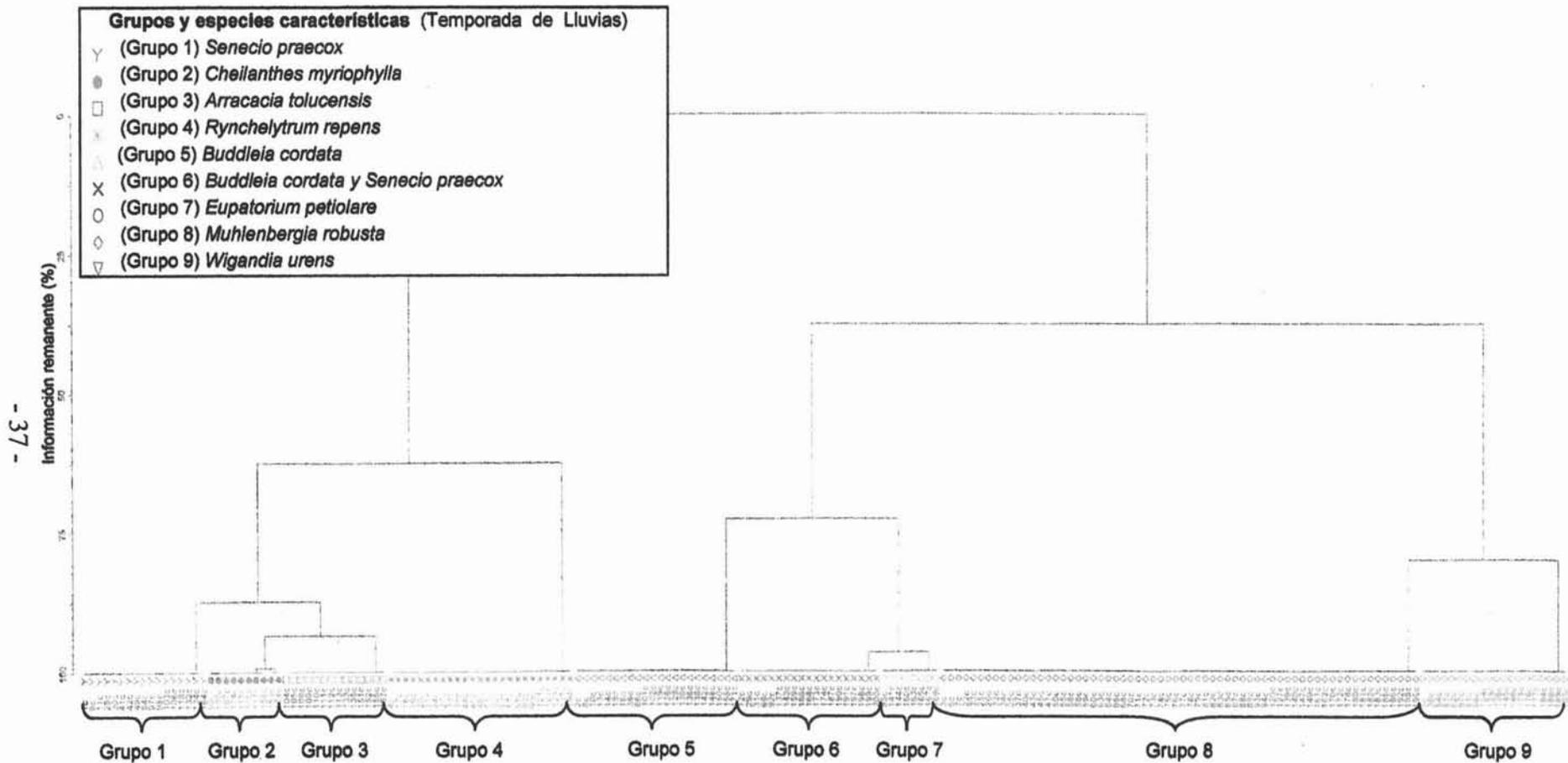


Figura 18. Dendrograma de nueve grupos florísticos distinguidos por el Análisis de Especies Indicadoras de Dos Vías (TWINSpan) de un total de 200 parcelas en la REPSA. En el recuadro se muestran las especies características de cada grupo.

Temporada de secas. De un total de 72 especies registradas durante la temporada correspondiente a secas, sólo 25 fueron consideradas para caracterizar los mismos grupos florísticos; esto se debió a que 47 especies presentaron bajos valores de importancia relativa ($VIRp \leq 0.5$) en cada grupo y poca frecuencia (menos de cinco apariciones), por lo que tuvieron que ser descartadas para dicha caracterización (ver apéndice 2). *Echeveria gibbiflora* fue excluida de la caracterización, ya que esta especie posee una amplia distribución en los diferentes grupos. En la Tabla 7 se presentan las especies con mayor VIRp en los nueve grupos florísticos y sus correspondientes especies características o indicadoras. Posteriormente se hace la descripción de la composición de cada grupo durante las dos temporadas.

GRUPO 1 - Lluvias. Está caracterizado por la especie *Senecio praecox*, que es un arbusto perenne (Fig. 19a) que alcanzó su valor de importancia relativa más alto ($VIRp= 16.1$) en las parcelas que conforman al grupo. La especie *Cheilanthes myriophylla*, que es una hierba perenne, tiene un valor de importancia considerable ($VIRp= 4.7$) en este grupo, a pesar de que se encontró en la mayoría de los grupos. Las especies *Bursera cuneata* ($VIRp= 3.7$) y *Tillandsia recurvata* ($VIRp= 0.9$) son especies indicadoras que se encontraron restringidas a este grupo. *Bursera cuneata* es una especie arbórea perenne y la especie *Tillandsia recurvata* es epífita y perenne. *Agave salmiana*, *Gnaphalium americanum*, *Govenia superba* y *Habenaria novemfida* formaron parte en la estructura de la vegetación de este grupo.

Secas. Del mismo modo que en la temporada de lluvias, *Senecio praecox* alcanzó su valor más alto ($VIRp= 13.7$) aunque también se encontró en la mayoría de los grupos. *Agave salmiana* ($VIRp= 4.5$) una especie arrosetada y perenne forma parte de este grupo, encontrándose también en otros grupos pero con bajos valores de importancia. Las especies *Cheilanthes sinuata* ($VIRp= 3.3$) y *Rynchelytrum repens* ($VIRp= 3.3$) son parte de la estructura de este grupo florístico.

Características físicas. En general, estas parcelas tienen poca profundidad de suelo ($\bar{x}=3.2$ cm) aunque pueden llegar a tener 8 cm de suelo. La incidencia de luz a nivel de suelo es moderada ($\bar{x}=163$ luxos), pero puede llegar a 856 luxos y en el caso de la incidencia de luz a nivel de 1 m se registran valores muy bajos en comparación con el resto de los grupos ($\bar{x}=264$ luxos); la pendiente es ligeramente pronunciada ($\bar{x}=18.7^\circ$ de inclinación). Estos sitios corresponden a cimas o promontorios rocosos y algunos sitios que son la partes terminales que ascienden de las hondonadas.

Tabla 6. Tabla de dos vías ordenada y clasificada por TWINSpan. Los valores representan el VIRp de cada especie por grupo. Las especies características o indicadoras de los grupos en la temporada de lluvias son: (1) *Senecio praecox*; (2) *Cheilanthes myriophylla*; (3) *Arracacia toluensis*; (4) *Rynchelytrum repens*; (5) *Buddleia cordata*; (6) *Buddleia cordata* y *Senecio praecox*; (7) *Eupatorium petiolare*; (8) *Muhlenbergia robusta*, y (9) *Wigandia urens*.

| Número de grupo | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 |
|---------------------------------|-------------|-------------|------------|-------------|-------------|-------------|------------|-----|------------|
| Número total de especies | 46 | 31 | 36 | 55 | 54 | 46 | 27 | 68 | 44 |
| Número de parcelas | 17 | 10 | 14 | 25 | 22 | 19 | 8 | 65 | 20 |
| Nombre de las especies | | | | | | | | | |
| <i>Bursera cuneata</i> | 3.7* | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- |
| <i>Tillandsia recurvata</i> | 0.9 | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- |
| <i>Hypoxis decumbens</i> | 0.5 | 0.4 | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- |
| <i>Begonia gracilis</i> | 2.5 | 3.8 | 2.6 | -- | -- | -- | -- | -- | -- |
| <i>Calochortus barbatus</i> | 0.4 | 0.4 | 0.6 | -- | -- | -- | -- | -- | -- |
| <i>Selaginella lepidophylla</i> | 0.6 | 8.1 | 2.8 | 0.9 | -- | -- | -- | -- | -- |
| <i>Euphorbia graminea</i> | 0.8 | 1.9 | 2.5 | 0.8 | -- | -- | -- | -- | -- |
| <i>Bidens pilosa</i> | -- | 1.5 | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- |
| <i>Arracacia toluensis</i> | -- | 0.3 | 9.2 | -- | -- | -- | -- | -- | -- |
| <i>Crusea longiflora</i> | -- | 1.3 | 1.1 | -- | -- | -- | -- | -- | -- |
| <i>Pellaea ternifolia</i> | -- | 6.3 | 0.7 | -- | -- | -- | -- | -- | -- |
| <i>Reseda luteola</i> | -- | 0.4 | 6.0 | -- | -- | -- | -- | -- | -- |
| <i>Tagetes lunulata</i> | -- | 9.1 | 3.9 | -- | -- | -- | -- | -- | -- |
| <i>Paspalum convexum</i> | -- | 2.1 | 1.5 | -- | -- | -- | -- | -- | -- |
| <i>Calandrinia megarhiza</i> | -- | 2.0 | 0.7 | 0.6 | -- | -- | 0.9 | -- | -- |
| <i>Cheilanthes hirsuta</i> | -- | -- | 0.4 | -- | -- | -- | -- | -- | -- |
| <i>Mammillaria magnimamma</i> | -- | -- | 0.4 | 0.3 | -- | -- | -- | -- | -- |
| <i>Commelina coelestis</i> | -- | -- | 2.3 | 2.7 | 1.9 | -- | -- | -- | -- |
| <i>Echeandia mexicana</i> | -- | -- | 1.0 | -- | 1.4 | -- | -- | -- | -- |
| <i>Portulaca pilosa</i> | -- | -- | -- | 1.7 | -- | -- | -- | -- | -- |
| <i>Ipomoea hederifolia</i> | -- | -- | -- | 0.9 | -- | -- | -- | 0.3 | -- |
| <i>Manfreda scabra</i> | -- | -- | -- | 5.9 | -- | -- | -- | 2.3 | -- |
| <i>Buddleia parviflora</i> | -- | -- | -- | 1.9 | -- | -- | -- | 1.2 | -- |
| <i>Oxalis tetraphylla</i> | -- | -- | -- | 1.4 | -- | -- | -- | 0.2 | -- |
| <i>Spiranthes polyantha</i> | -- | -- | -- | 0.5 | 0.6 | 0.6 | -- | -- | -- |
| <i>Cheilanthes kaulfussii</i> | -- | 1.2 | -- | -- | 0.6 | -- | -- | -- | -- |
| <i>Adiantum poiretti</i> | -- | -- | -- | -- | 0.8 | -- | -- | -- | -- |
| <i>Agave salmiana</i> | 2.2 | -- | -- | 1.6 | 1.6 | -- | 2.0 | -- | -- |
| <i>Gnaphalium americanum</i> | 0.7 | -- | -- | -- | 0.4 | -- | -- | 0.4 | -- |
| <i>Rynchelytrum repens</i> | 1.2 | -- | -- | 13.0 | 1.2 | -- | -- | 3.9 | -- |
| <i>Senecio praecox</i> | 16.1 | -- | 2.7 | 2.6 | -- | 9.2 | 1.4 | 1.4 | -- |
| <i>Solanum nigrescens</i> | -- | -- | -- | -- | 0.6 | -- | -- | -- | 1.3 |
| <i>Gonolobus uniflorus</i> | 0.8 | -- | -- | -- | 0.9 | -- | -- | -- | 0.6 |
| <i>Eysenhardtia polystachya</i> | -- | -- | -- | 0.9 | 1.0 | -- | -- | 1.2 | 1.6 |
| <i>Wigandia urens</i> | -- | -- | -- | 1.7 | 0.9 | -- | -- | 1.3 | 9.9 |
| <i>Loeselia mexicana</i> | -- | -- | -- | 1.5 | 1.0 | -- | 2.5 | 0.5 | 0.4 |
| <i>Buddleia cordata</i> | 1.1 | -- | 7.7 | -- | 26.8 | 19.9 | -- | 2.7 | -- |
| <i>Govenia superva</i> | 1.4 | -- | 0.9 | -- | 0.8 | 0.6 | -- | 0.8 | 0.9 |
| <i>Woodsia mollis</i> | 3.2 | 4.3 | 3.8 | -- | 1.0 | 3.7 | 4.3 | -- | -- |
| <i>Cheilanthes myriophylla</i> | 4.7 | 16.5 | 1.9 | 1.3 | 2.0 | 1.6 | -- | 1.1 | 2.2 |
| <i>Habenaria novemfida</i> | 2.1 | -- | -- | 1.6 | -- | 1.7 | -- | 1.0 | -- |
| <i>Salvia mexicana</i> | 2.7 | -- | -- | -- | -- | 6.2 | 3.0 | 1.0 | 8.5 |

Tabla 6. Continuación

| Número de grupo | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 |
|--------------------------------|-----|----|----|-----|-----|-----|-------------|-------------|-----|
| <i>Verbesina virgata</i> | 1.4 | -- | -- | -- | 3.0 | 2.5 | 9.3 | 9.7 | 2.7 |
| <i>Eupatorium petiolare</i> | 1.8 | -- | -- | -- | -- | 6.4 | 10.0 | -- | 1.3 |
| <i>Stevia ovata</i> | -- | -- | -- | -- | 2.7 | -- | 6.6 | 0.9 | -- |
| <i>Iresine difusa</i> | -- | -- | -- | -- | -- | 0.4 | 2.2 | 0.3 | 0.8 |
| <i>Montanoa tomentosa</i> | -- | -- | -- | -- | -- | 5.6 | -- | -- | 4.5 |
| <i>Eupatorium schaffneri</i> | -- | -- | -- | -- | -- | 1.1 | -- | 1.3 | -- |
| <i>Setaria parviflora</i> | -- | -- | -- | -- | -- | -- | 3.0 | 0.4 | -- |
| <i>Muhlenbergia robusta</i> | -- | -- | -- | 3.2 | -- | 2.5 | -- | 12.7 | 3.7 |
| <i>Gaudichaudia mucronata</i> | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | 1.2 | -- |
| <i>Bouvardia ternifolia</i> | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | 0.6 | -- |
| <i>Peperomia campyloptropa</i> | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | 0.5 | -- |
| <i>Phaseolus leptostachyus</i> | -- | -- | -- | 0.8 | -- | -- | -- | 0.4 | 0.9 |
| <i>Baccharis sordescens</i> | -- | -- | -- | -- | -- | 1.2 | -- | -- | 1.1 |
| <i>Dodonaea viscosa</i> | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | 2.0 | 2.7 |
| <i>Iresine cassiniiformes</i> | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | 0.7 | 0.9 |

Tabla 7. Los valores representan el VIRp de cada especie por grupo. Las especies indicadoras de los grupos en la temporada de secas son: (1) *Senecio praecox*; (2) *Cheilanthes sinuata*; (3) *Buddleia cordata* (4) *Rhynchelytrum repens*; (5) *Buddleia cordata*; (6) *Buddleia cordata* y *Senecio praecox*; (7) *Verbesina virgata* y *Eupatorium petiolare*; (8) *Muhlenbergia robusta*; y (9) *Wigandia urens*.

| Número de grupo | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 |
|----------------------------------|-------------|-------------|------------|-------------|-------------|-------------|------------|-------------|------------|
| Número total de especies | 21 | 10 | 9 | 20 | 19 | 21 | 16 | 25 | 24 |
| Número de parcelas | 17 | 10 | 14 | 25 | 22 | 19 | 8 | 65 | 20 |
| Nombre de las especies | | | | | | | | | |
| <i>Cheilanthes cunneata</i> | 3.0 | 2.7 | -- | 1.8 | -- | -- | 2.2 | 0.9 | 2.3 |
| <i>Gnaphalium americanum</i> | 1.4 | -- | -- | 1.2 | -- | -- | -- | -- | 0.8 |
| <i>Woodsia mollis</i> | 2.2 | -- | -- | -- | -- | -- | -- | 1.6 | -- |
| <i>Stevia ovata</i> | 2.6 | -- | -- | -- | 0.9 | -- | -- | -- | 1.0 |
| <i>Salvia tiliaefolia</i> | 1.6 | -- | -- | -- | 0.8 | 1.1 | -- | -- | 1.1 |
| <i>Baccharis sordescens</i> | 1.6 | -- | -- | -- | -- | 1.4 | -- | 0.7 | 1.1 |
| <i>Agave salmiana</i> | 4.5 | 1.9 | 1.5 | 1.2 | 3.1 | 1.6 | 1.7 | -- | 2.1 |
| <i>Senecio praecox</i> | 13.7 | -- | 2.3 | 1.9 | -- | 7.5 | 1.3 | 1.2 | -- |
| <i>Cheilanthes sinuata</i> | 3.3 | 10.6 | 5.8 | 4.3 | 0.5 | 1.2 | 1.2 | 3.7 | 2.5 |
| <i>Cheilanthes myriophylla</i> | 2.3 | 9.8 | 0.9 | -- | -- | 0.6 | -- | 1.2 | 3.3 |
| <i>Sellaginella lepidophylla</i> | -- | 2.5 | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- |
| <i>Buddleia cordata</i> | 1.0 | -- | 6.5 | -- | 26.6 | 19.8 | -- | 2.2 | -- |
| <i>Rhynchelytrum repens</i> | 3.3 | -- | -- | 12.2 | -- | 2.6 | 2.0 | 4.2 | 3.2 |
| <i>Iresine difusa</i> | -- | -- | -- | -- | 6.9 | 1.3 | -- | 1.2 | 1.5 |
| <i>Salvia mexicana</i> | 2.6 | -- | -- | -- | -- | 5.7 | 2.9 | 1.2 | 4.3 |
| <i>Montanoa tomentosa</i> | 1.1 | -- | -- | -- | -- | 7.3 | 2.2 | 1.6 | 2.9 |
| <i>Verbesina virgata</i> | 1.8 | -- | -- | 1.2 | 2.9 | 1.8 | 8.5 | 7.0 | 1.9 |
| <i>Dodonaea viscosa</i> | -- | -- | -- | 1.1 | -- | 0.9 | 1.2 | 3.8 | 1.1 |
| <i>Metalstelma angustifolium</i> | 1.3 | -- | -- | 0.8 | -- | 0.6 | 1.5 | -- | 0.9 |
| <i>Muhlenbergia robusta</i> | -- | -- | -- | 2.7 | -- | 2.0 | -- | 10.9 | 3.5 |
| <i>Buddleia parviflora</i> | -- | -- | 0.9 | 2.3 | 1.8 | -- | -- | 3.1 | 1.0 |
| <i>Eupatorium petiolare</i> | 1.4 | -- | -- | -- | -- | 6.0 | 8.0 | -- | 1.0 |
| <i>Wigandia urens</i> | -- | -- | -- | 1.2 | 1.0 | -- | -- | 1.8 | 7.3 |
| <i>Cissus sicyoides</i> | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | 1.1 |

*Los valores en negritas denotan las especies características e indicadoras en cada grupo florístico.

Tabla 8. Características físicas de las parcelas de los nueve grupos florísticos.

| Factores físicos | GRUPOS | | | | | | | | |
|---------------------|----------|--------|--------|----------|----------|---------|----------|----------|----------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 |
| Prof. de suelo (cm) | | | | | | | | | |
| Máx-Mín | 0-8.3 | 0-11 | 0-10 | 0-13 | 0-15 | 0-10 | 0-6.6 | 0-15 | 0-11 |
| Media | 3.2 | 2.0 | 2.0 | 4.5 | 5.0 | 4.4 | 3.6 | 5.0 | 4.9 |
| Luz -suelo (luxos) | | | | | | | | | |
| Máx-Mín | 44-856 | 60-645 | 40-631 | 43-604 | 20-524 | 30-400 | 58-819 | 22-450 | 40-495 |
| Media | 163 | 300 | 314 | 152 | 168 | 150 | 309 | 122 | 137 |
| Luz -1 m (luxos) | | | | | | | | | |
| Máx-Mín | 122-623 | 92-685 | 67-853 | 74-781 | 137-934 | 117-605 | 170-885 | 108-885 | 154-653 |
| Media | 264 | 423 | 444 | 266 | 329 | 361 | 522 | 297 | 397 |
| Pendiente (grados) | | | | | | | | | |
| Máx-Mín | 0.5-43.2 | 0-38.6 | 0-30.9 | 1.1-26.5 | 0.5-35.7 | 1.14-45 | 3.4-38.3 | 0.5-41.9 | 0.5-69.6 |
| Media | 18.7 | 20.8 | 9.09 | 11.3 | 10.7 | 22.7 | 21.3 | 15.1 | 20.8 |

**Las celdas sombreadas representan la magnitud; blanco = los valores más bajos; diagonales = los valores intermedios o moderados y gris = los valores máximos.

GRUPO 2 – Lluvias. Este grupo está caracterizado por *Cheilanthes myriophylla* (Fig. 19b) con un valor de importancia alto (VIRp= 16.5). Las especies *Tagetes lunulata* (VIRp= 9.1), *Selaginella lepidophylla* (VIRp= 8.1) y *Pellaea ternifolia* (VIRp= 6.3) cuentan con los valores de importancia más altos en este grupo, aunque también están presentes en el grupo 3. *Tagetes lunulata* es una especie herbácea anual, *Selaginella lepidophylla* y *Pellaea ternifolia* son especies herbáceas y perennes. *Bidens pilosa* (VIRp= 1.5), que es una hierba anual, es una especie indicadora que está restringida a este grupo florístico. Entre las especies que conforman este grupo podemos mencionar a *Begonia gracilis*, *Crusea longiflora*, *Paspalum convexum*, *Calandrinia megarhiza*, *Cheilanthes kaulfussii* y *Woodsia mollis*.

Secas. En esta temporada este grupo está caracterizado por *Cheilanthes sinuata* (VIRp= 10.6) que es una hierba perenne (Fig. 19i), la cual presenta un valor de importancia considerablemente más alto que en el resto de los grupos. *Cheilanthes myriophylla* (VIRp= 9.8) sigue siendo parte de este grupo del mismo modo que en la temporada de lluvias. Por otro lado, la especie *Selaginella lepidophylla* (VIRp= 2.5) se encontró restringida a este grupo florístico. Por último, las especies *Bidens pilosa* y *Tagetes lunulata* que habían sido consideradas especies indicadoras de este grupo durante la temporada de lluvias, estuvieron ausentes durante la temporada de secas debido a su ciclo de vida es de tipo anual.

Características físicas. Estas parcelas presentan muy poca profundidad de suelo (\bar{x} =2 cm), similar al registrado en el grupo 3. Con una incidencia muy alta de luz a nivel del suelo (\bar{x} = 300 luxos), comparado con los demás grupos y una alta incidencia de luz a nivel de 1 m (\bar{x} =423 luxos). En general, estas parcelas presentan una pendiente ligeramente pronunciada (\bar{x} =20.8° de



a) *Senecio praecox*



b) *Cheilanthes myriophylla*



c) *Arracacia toluensis*



d) *Rhynchelytrum repens*



e) *Buddleia cordata*



f) *Eupatorium petiolare*



g) *Muhlenbergia robusta*



h) *Wigandia urens*



i) *Cheilanthes sinuata*



j) *Verbesina virgata*



k) *Salvia mexicana*

Figura 19. Especies características de los nueve grupos florísticos durante la temporada de lluvias y secas de la REPSA. Nota: las fotos fueron tomadas durante la temporada de lluvias.

inclinación) llegando a un máximo de 38° y corresponden a sitios planos con declives y con algunas grietas.

GRUPO 3 – Lluvias. Está caracterizado por *Arracacia toluensis* (VIRp= 9.2) que es una especie herbácea y perenne (Fig. 19c). Esta especie se encuentra prácticamente restringida a este grupo y presenta un VIRp considerablemente alto. Otra especie importante en el grupo es *Reseda luteola* (VIRp= 6.0) que es una hierba anual, aunque también se encuentra en menor proporción en el grupo 2. La especie *Cheilanthes hirsuta* (VIRp= 0.4), que es una hierba perenne, constituye una especie indicadora que está restringida a este grupo, aunque se registró con un valor de importancia bajo. Entre las especies que conforman este grupo se puede mencionar a *Tagetes lunulata*, *Calochorthus barbatus*, *Euphorbia graminea*, *Mammillaria magnimamma* y *Buddleia cordata*.

Secas. Está caracterizado por *Buddleia cordata*, la cual presenta una leve disminución su valor de importancia en esta temporada (VIRp= 6.5) en comparación con la temporada de lluvias; por otro lado, *Cheilanthes sinuata* (VIRp= 5.8) es una especie con un valor muy alto en este grupo florístico. La especie *Arracacia toluensis* no se encontró en esta temporada a pesar de ser una hierba perenne. Cabe mencionar que este grupo, al igual que el grupo 2, son los que presentan una mayor reducción de sus especies en comparación con la temporada de lluvias.

Características físicas. Estas parcelas se caracterizan por tener una escasa profundidad de suelo (\bar{x} = 2 cm). Con una alta incidencia de luz a nivel de suelo (\bar{x} = 314 luxos) y a nivel de 1 m (\bar{x} = 444 luxos). Este grupo es el que cuenta con los valores más bajos de pendiente (\bar{x} = 9° de inclinación) respecto al resto de los grupos. Estas parcelas corresponden en general a sitios planos con la presencia de oquedades y grietas profundas.

GRUPO 4 – Lluvias. Este grupo está caracterizado por *Rynchelytrum repens* (VIRp= 13.0), una hierba perenne (Fig. 19d). *Manfreda scabra* (VIRp= 5.9) la cual también es una especie herbácea perenne se encuentra en este grupo, aunque también se encuentra en el grupo 8. La especie *Portulaca pilosa* (VIRp= 1.7) una hierba perenne se consideró una especie indicadora, pues se encuentra restringida a este grupo florístico. Entre las especies que conforman este grupo se encuentran *Ipomoea hederifolia*, *Oxalis tetraphylla*, *Commelina coelestis*, *Buddleia parviflora*, *Senecio praecox* y *Muhlenbergia robusta*.

Secas. Este grupo está caracterizado por *Rynchelytrum repens* que posee un valor de importancia mayor (VIRp=12.2) en comparación con el registrado en otros grupos, además de que se distingue una leve disminución de su VIRp en comparación con la temporada de lluvias. Entre las especie que conforman este grupo se encuentran *Cheilanthes sinuata* (VIRp= 4.3), las cuales a pesar de contar

con un VIRp alto en este grupo, se consideran especies características de otros grupos. *Muhlenbergia robusta* (VIRp= 2.7) también disminuye su VIRp en comparación al registrado en lluvias, y por último la especie *Manfreda scabra* que se encontraba en este grupo en la temporada de lluvias desaparece durante secas.

Características físicas. En general los sitios que forman parte de este grupo presentan una profundidad de suelo considerable (\bar{x} =4.5 cm) en comparación con los demás grupos. Con una incidencia de luz a nivel de suelo moderada (\bar{x} =152 luxos) y una baja incidencia de luz a nivel de 1 m (\bar{x} =266 luxos). Presentan poca inclinación (\bar{x} =11.3); por lo tanto se puede considerar que son planos con poca pendiente. En general, este grupo se encuentra en las partes más altas con respecto a los demás sitios.

GRUPO 5 – Lluvias. Este grupo está caracterizado por *Buddleia cordata* (VIRp= 26.8) que es una especie arbórea y perenne (Fig. 19e), la cual alcanza su valor de importancia más alto registrado en comparación con otras especies, aunque en menor medida también se encuentra caracterizando al grupo 6. La especie *Adiantum poiretti* (VIRp= 0.8), que es una hierba perenne, sólo se encuentra en este grupo florístico, por lo que se consideró una especie indicadora. Entre las especies que componen este grupo se encuentran *Verbesina virgata*, *Stevia ovata*, *Commelina coelestis*, *Gonolobus uniflorus* y *Cheilanthes myriophylla*.

Secas. En esta temporada también se encuentra caracterizado por *Buddleia cordata* (VIRp= 26.6), de la misma forma que durante la temporada de lluvias, y su valor de importancia es similar durante la temporada de secas. Las especies *Iresine difusa* (VIRp= 6.9) y *Agave salmiana* (VIRp= 3.1) también se encuentran en este grupo. Sin embargo, cabe mencionar que esta última presentó un aumento de su VIRp en comparación a la temporada de lluvias en este grupo florístico. Por otro lado, la especie *Stevia ovata* prácticamente desaparece en esta temporada en comparación de la temporada de lluvias.

Características físicas. En general, estos sitios tienen una mayor cantidad de suelo en comparación con el resto de los grupos (\bar{x} =5 cm), ya que pueden llegar a tener hasta 15 cm de profundidad de suelo. La incidencia de luz a nivel de suelo es moderada (\bar{x} =168 luxos) al igual que la incidencia de luz a nivel de 1 m (\bar{x} =329 luxos). La pendiente no es muy pronunciada (\bar{x} =11.3° de inclinación). Este grupo se encuentra situado en los sitios planos al interior de las hondonadas.

GRUPO 6 – Lluvias. En este grupo las especies *Buddleia cordata* (VIRp= 19.9) y *Senecio praecox* (VIRp= 9.2) presentan un alto valor de importancia; por lo tanto, se consideran especies características de este grupo florístico (Figs. 19a y 19e). Las especies *Salvia mexicana*, *Montanoa*

tomentosa, *Eupatorium petiolare* y *Woodsia mollis* forman parte de la estructura de este grupo, aunque también se encuentran en menor abundancia en el grupo 9.

Secas. En este grupo se encuentra *Buddleia cordata* (VIRp= 19.8) y *Senecio praecox* (VIRp= 7.5) con un valor de importancia similar al registrado durante la temporada de lluvias, por lo que estas especies se consideraron características de este grupo. En esta temporada se observa que *Montanoa tomentosa* (VIRp= 7.3) que es un arbusto perenne, aumenta su VIRp en comparación con la temporada de lluvias; por lo tanto, también es parte importante de la estructura de este grupo florístico. *Eupatorium petiolare* (VIRp= 6.0) y *Salvia mexicana* son especies que presentan en esta temporada un valor de importancia ligeramente menor (VIRp= 5.7), en comparación con la época de lluvias.

Características físicas. Este grupo se caracteriza por tener una cantidad de suelo mayor (\bar{x} =4.4 cm de profundidad) en comparación con los demás grupos; tiene una baja incidencia de luz a nivel de suelo (\bar{x} =150 luxos) y moderada a nivel de 1 m (\bar{x} = 361 luxos). La pendiente es pronunciada (\bar{x} =22.7°) llegando en algunos sitios a 45° de inclinación. En general este grupo se encuentra situado a lo largo de los extremos de las hondonadas.

GRUPO 7 – Lluvias. Lo caracteriza la especie *Eupatorium petiolare* (VIRp= 10.0) que es un arbusto perenne (Fig. 19f). Entre las especies que componen este grupo se encuentran *Verbesina virgata* (VIRp= 9.3), *Stevia ovata* (VIRp= 6.6) y *Woodsia mollis* (VIRp= 4.3). La especie *Setaria parviflora* (VIRp= 3.0) sólo se encuentra en este grupo, pues su presencia en el grupo 8 es mucho menor, por lo tanto se consideró especie indicadora.

Secas. En esta temporada las especies que caracterizan este grupo son *Verbesina virgata* (VIRp= 8.5) que es un arbusto perenne (Fig. 19j) y *Eupatorium petiolare* (VIRp= 8.0), de la misma forma que se encontraban durante la temporada de lluvias; sin embargo, en esta ocasión se consideraron a las dos por su cercano valor de importancia, aunque se registra una disminución en su VIRp en comparación con el que presentaban en lluvias. Las especies *Salvia mexicana* (VIRp= 2.9) y *Montanoa tomentosa* (VIRp= 2.2) también forman parte de este grupo florístico. Por el contrario, la especie *Stevia ovata* que formaba parte de este grupo durante la temporada de lluvias desapareció durante la temporada de secas.

Características físicas. En general, este grupo se caracteriza por tener una cantidad de suelo moderada (\bar{x} = 3.6 cm de profundidad). La incidencia de luz a nivel de suelo en este grupo es una de las más altas en comparación con los demás grupos (\bar{x} = 309 luxos), al igual que sucede con la

incidencia de luz a nivel de 1 m (\bar{x} = 522 luxos). La pendiente es relativamente pronunciada (\bar{x} = 21.3° de inclinación). Este grupo se encuentra en las partes elevadas dentro de algunas hondonadas.

GRUPO 8 – Lluvias. Está caracterizado por *Muhlenbergia robusta* (VIRp= 12.7) que es una hierba perenne (Fig. 19g), la cual alcanza su valor de importancia más alto en este grupo. *Verbesina virgata* (VIRp= 9.7) también presenta un alto valor de importancia, aunque también se encuentra de forma similar en el grupo 7. *Gaudichaudia mucronata* (VIRp= 1.2) una trepadora perenne, *Bouvardia ternifolia* (VIRp=0.6) y *Peperomia campylotropa* (VIRp= 0.5), que son especies herbáceas perennes se consideraron especies indicadoras, ya que se encuentran restringidas a este grupo. Las especies *Rhynchelytrum repens*, *Buddleia cordata*, *Dodonaea viscosa* y *Eupatorium schaffneri* también pertenecen a este grupo florístico.

Secas. *Muhlenbergia robusta* sigue caracterizando a este grupo, presentando una disminución de su VIRp (10.9) en comparación con la temporada de lluvias. De igual forma *Verbesina virgata* (VIRp= 7.0) sigue presente en este grupo, pero se registra una disminución en su valor de importancia en comparación con el registrado en lluvias. *Buddleia parviflora* (VIRp= 3.1) presenta un valor de importancia más alto en este grupo. Entre las especies importantes de este grupo se encuentran *Rhynchelytrum repens* (VIRp= 4.2) y *Dodonaea viscosa* (VIRp= 3.8). Las especies *Gaudichaudia mucronata*, *Bouvardia ternifolia* y *Peperomia campylotropa* que se habían considerado especies indicadoras, durante esta temporada registraron un VIRp muy bajo.

Caracterización física. Las parcelas de este grupo, en general, tienen una cantidad de suelo similar al grupo 5 (\bar{x} = 5 cm de profundidad) y algunas parcelas pueden llegar a tener hasta 15 cm de profundidad. La incidencia de luz a nivel de suelo es baja (\bar{x} = 122 luxos) al igual que la incidencia de luz a nivel de 1 m (\bar{x} = 297 luxos). La pendiente es moderada (\bar{x} = 15° de inclinación), pero algunos sitios pueden llegar a tener 42°. En general, este grupo se sitúa dentro de las hondonadas que constituyen sitios planos con poca inclinación.

GRUPO 9 – Lluvias. Está caracterizado por *Wigandia urens* (VIRp= 9.9) que es un arbusto perenne (Fig. 19h). La especie *Salvia mexicana* (VIRp= 8.5) que es una hierba perenne (Fig. 19k), también puede considerarse especie característica por su VIRp muy cercano a *Wigandia*. Entre las especies que conforman este grupo se encuentran *Montanoa tomentosa*, *Muhlenbergia robusta*, *Verbesina virgata* y *Dodonaea viscosa*.

Secas. En esta temporada también se encuentra caracterizado por *Wigandia urens* (VIRp= 7.3) que disminuyó su valor de importancia durante la temporada de secas. De la misma forma, la especie *Salvia mexicana* (VIRp= 4.3) registra una ligera disminución en su valor de importancia en este

época en comparación con lluvias. *Cissus sicyoides* (VIRp = 1.1) en esta temporada se encuentra restringida a este grupo con un valor de importancia muy bajo, en comparación con la temporada de lluvias donde esta especie tuvo que ser excluida por presentar una amplia distribución en todos los grupos

Características físicas. Las parcelas que conforman este grupo presentan una mayor cantidad de suelo (\bar{x} = 4.9 cm de profundidad), con una baja incidencia de luz a nivel de suelo (\bar{x} = 137 luxos) y una moderada incidencia de luz a 1 m (\bar{x} = 397 luxos). La pendiente es pronunciada (\bar{x} = 20.8°) y en algunas parcelas se pueden alcanzar 69° de inclinación. Este grupo en general está situado dentro de las hondonadas y por lo general presentan oquedades o grietas.

6.4 CARACTERIZACIÓN DE LA HETEROGENEIDAD TEMPORAL

En el capítulo anterior se observó que la composición de especies en los grupos florísticos difiere en la temporada de lluvias con respecto a la temporada de secas. Esta modificación de la estructura de la vegetación fue posible representarla con ayuda de una ordenación indirecta.

Resultados del Análisis de Correspondencia Corregido (DECORANA). El valor de la raíz característica (0.570 en lluvias y 0.623 en secas) para el primer eje indica una correlación significativa entre las parcelas y las especies (Tabla 8). El dato de la longitud del gradiente para este eje (8.753) en lluvias nos dice que existe un gradiente ambiental marcado que influye en un cambio significativo de la composición de especies entre los grupos florísticos. En hipótesis, este gradiente ambiental para el primer eje puede estar relacionado con un gradiente en la profundidad de suelo, según la descripción física de los grupos. Por otro lado, el gradiente para el segundo eje puede estar relacionado con los grados de inclinación o pendiente de las parcelas. Para el caso de la temporada de secas la longitud del gradiente es menor (3.879), lo que indica que la composición de especies no difiere considerablemente entre los grupos. En este caso el patrón de acomodo de los grupos florísticos parece sólo tener relación con un gradiente de suelo, de tal manera que esto explica que las especies herbáceas se sitúen en el extremo opuesto de las especies arbóreas. El valor de la raíz característica para el eje 2 (0.445), así como la longitud del gradiente para éste (2.021), corroboran la importancia del primer eje en cuanto a la explicación del alto grado de correspondencia entre las parcelas y especies durante la temporada de lluvias (Tabla 8). Las figuras 20a y 20b muestran la ordenación de las parcelas y las especies obtenida por medio del Análisis de Correspondencia Corregido (DECORANA) correspondiente a la temporada de lluvias y de secas.

Tabla. 8. Resultados del análisis de correspondencia corregido (DECORANA) donde se indican los valores de las raíces características (eigenvalores) y la longitud del gradiente explicado por los datos de las especies para los dos primeros ejes de la ordenación.

| Ejes | Temporada de lluvias | | Temporada de secas | |
|------------------------|----------------------|-------|--------------------|-------|
| | 1 | 2 | 1 | 2 |
| Raíces características | 0.570 | 0.446 | 0.623 | 0.470 |
| Longitud del gradiente | 8.753 | 2.021 | 3.879 | 3.846 |

La Figura 20a muestra que a lo largo del primer eje de ordenación aparecen en el extremo izquierdo los grupos florísticos 1 a 3, el grupo 1 (*Senecio praecox*) se encuentra más separado de los grupos 2 (*Cheilanthes myriophylla*) y 3 (*Arracacia toluensis*). Estos últimos grupos son más cercanos, lo que demuestra que existe similitud en cuanto a su composición de especies, es posible que esta similitud también pueda deberse a que estos dos grupos florísticos se encuentran en sitios planos con la presencia de algunas grietas y oquedades profundas. Los grupos 6 (*Buddleia cordata* y *Senecio praecox*), 7 (*Eupatorium petiolare*) y 9 (*Wigandia urens*) conforman un agregado, los cuales comparten varias especies; estos grupos se sitúan a lo largo de las hondonadas, desde los extremos o cimas, hasta los sitios planos en el interior. Por otro lado, los grupos 5 (*Buddleia cordata*) y 8 (*Muhlenbergia robusta*) conforman otro agregado similar; las parcelas que lo conforman se localizan en general dentro de las hondonadas. Sin embargo, el grupo 4 (*Rhynchelytrum repens*) se encuentra localizado distante de los demás grupos y no se entremezcla con ninguno, lo cual indica que la composición de especies de éste difiere del resto de los grupos. Este grupo en particular se sitúa en los sitios planos localizados en las partes más elevadas del relieve.

En la Figura 20b, que corresponde a la temporada de secas, se observa que el arreglo de los puntos (cada parcela) en los dos ejes es muy diferente del que se observa en la figura 20a de la temporada de lluvias. Los agregados de las parcelas que pertenecían a los diferentes grupos florísticos en lluvias desaparecen durante la temporada de secas, es decir, que la configuración de los grupos se modifica. Este nuevo arreglo de las parcelas en la temporada de secas refleja el cambio en la composición de especies a través del tiempo. Los gradientes ambientales que actúan en cada época son distintos y afectan de manera diferente a cada grupo situando a las parcelas (puntos) en posiciones alejadas. Por lo tanto, dos parcelas que espacialmente eran similares en una época en relación a su composición de especies, en otra época presentan diferencias.

Por otro lado, la Figuras 21a y 21b muestran la misma ordenación para la época de lluvias y la época de secas, con las parcelas situadas de la misma forma, pero ahora se distinguen con los

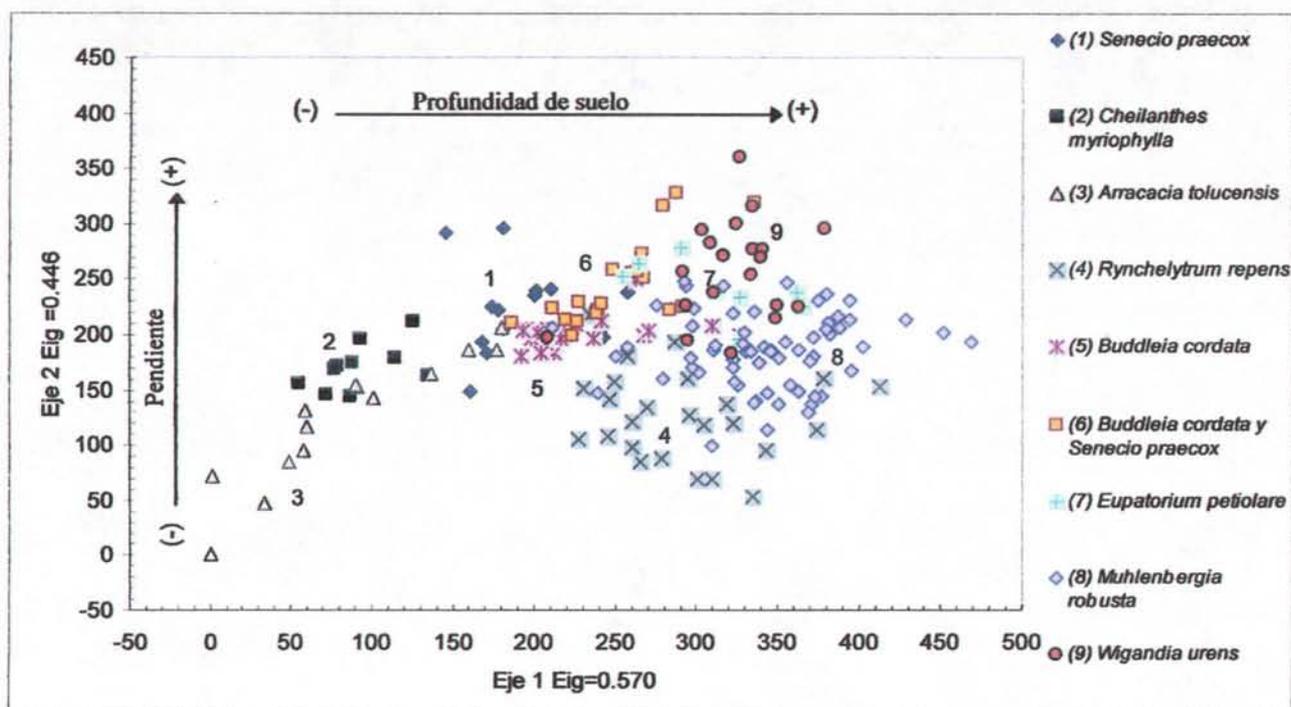


Figura 20a. DECORANA de nueve microambientes con un total de 85 especies registradas durante la temporada de lluvias.

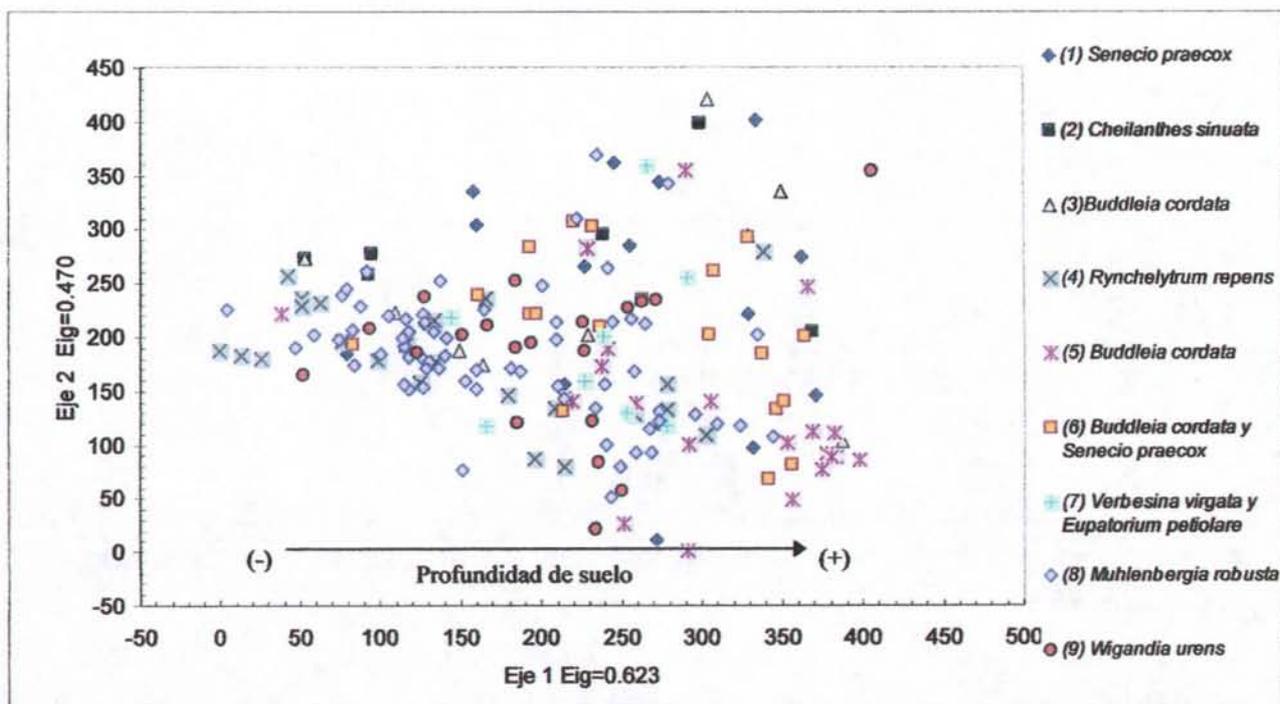


Figura 20b. DECORANA de nueve microambientes con un total de 25 especies registradas durante la temporada de secas.

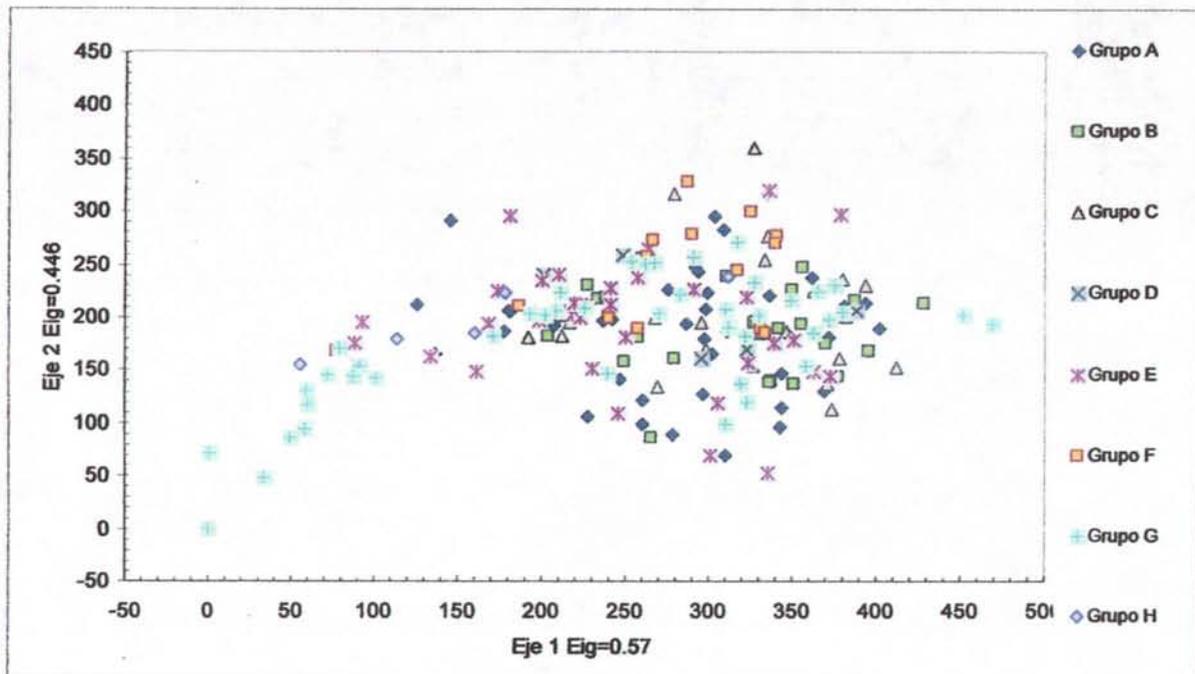


Figura 21a. DECORANA de ocho tipos de microambientes con un total de 85 especies registradas durante la temporada de lluvias.

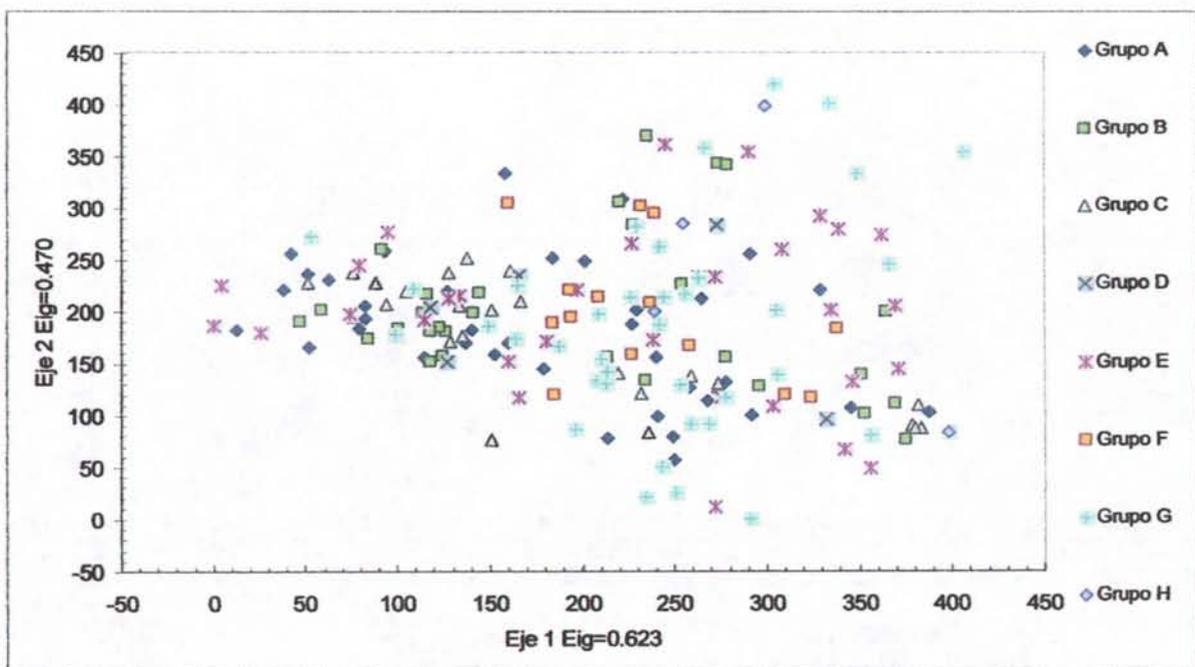


Figura 21b. DECORANA de ocho tipos de microambientes con un total de 85 especies registradas durante la temporada de secas.

símbolos que pertenecen a los grupos de microambientes (en relación a la profundidad de suelo, incidencia de luz y pendiente). Esta nueva ordenación permite identificar, en general, que algunas parcelas son similares en relación a su composición de especies pero diferentes en cuestión de tipos de microambientes que ocupan. Se puede observar que los grupos florísticos no tienen una preferencia definida por algún tipo de microambiente en específico.

6.5 RELACIÓN ENTRE LA VARIACIÓN DE LOS FACTORES FÍSICOS Y LOS GRUPOS FLORÍSTICOS

Resultados del Análisis Canónico de Correspondencia (CCA). La Figura 22 muestra la ordenación de los nueve grupos florísticos, las especies y los factores ambientales de la temporada de lluvias obtenida mediante el Análisis de Correspondencia Canónica (CCA). Los valores de las raíces características para los dos primeros ejes de la ordenación (Tabla 9) sugiere que existe una separación entre los grupos florísticos asociada a gradientes ambientales a lo largo de estos ejes de variación. La correlación entre las variables ambientales y la presencia de especies para los tres ejes fue significativa, además de que se registró un total de 36% de la varianza, explicada por los datos de las especies.

Tabla 9. Análisis de correspondencia canónica donde se indican los valores de las raíces características, la correlación entre las especies y los factores ambientales y el porcentaje de varianza explicada por los datos de las especies (temporada de lluvias).

| | Eje 1 | Eje 2 |
|---|-------|-------|
| Raíces características (valores "eigen") | 0.622 | 0.405 |
| Correlación especies-factores ambientales (Pearson) | 0.975 | 0.967 |
| Varianza en los datos de las especies | | |
| Varianza explicada (%) | 22.2 | 14.5 |
| Varianza acumulada | 22.2 | 36.7 |

Al igual que en la ordenación indirecta (DECORANA) en la parte izquierda de la Figura 22 se distingue un grupo constituido por los grupos 2 (*Cheilanthes myriophylla*) y 3 (*Arracacia toluensis*). La ubicación de éstos señala que la presencia de las especies está definida principalmente por la variación en el factor luz a nivel de suelo y a nivel de 1 m; el grupo 1 (*Senecio praecox*) se sitúa en la parte inferior izquierda del eje 1 entre los factores suelo y luz. Cercano a este grupo en la parte inferior derecha se observa un conglomerado formado por los grupos 4

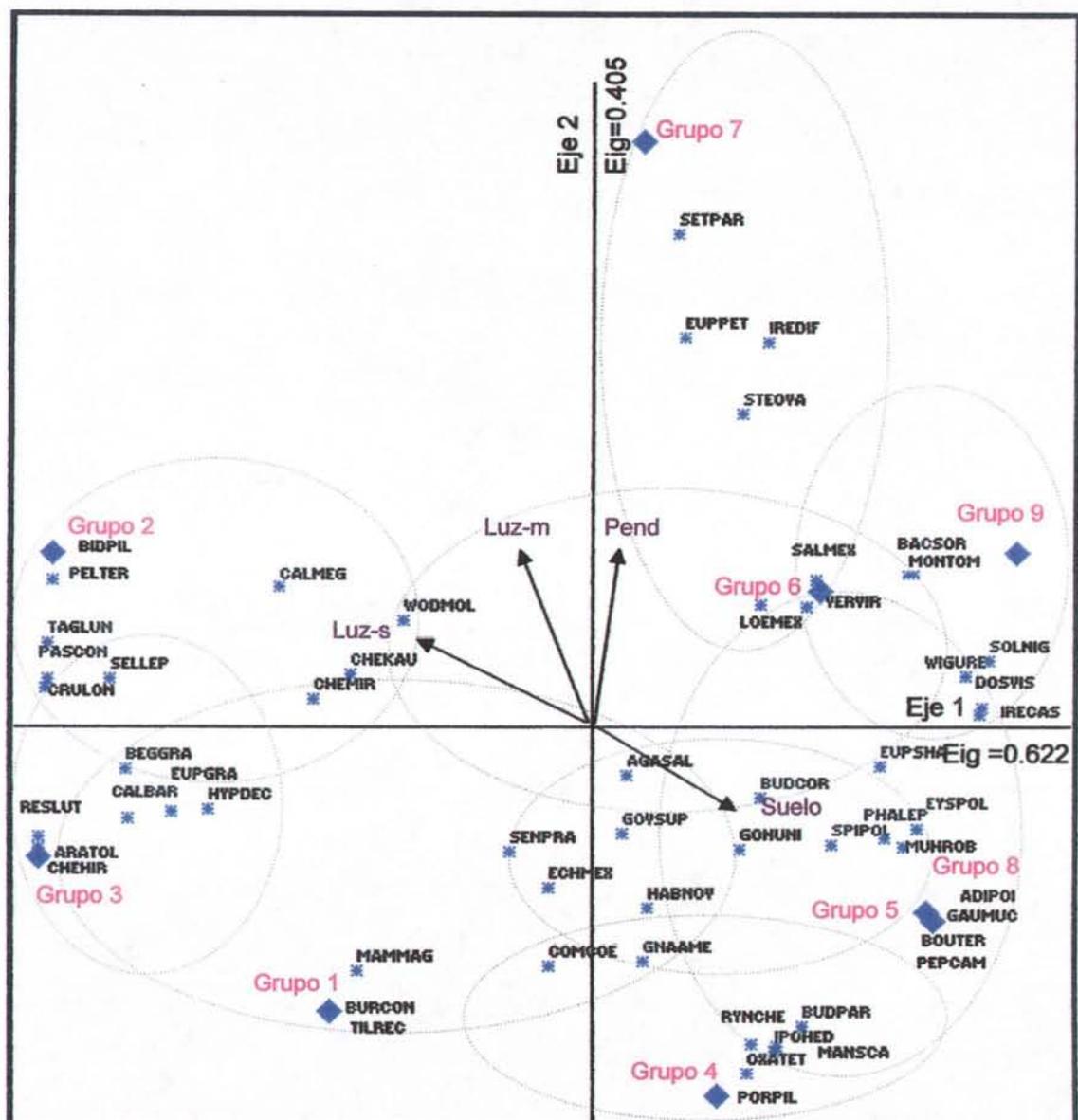


Figura 22. Análisis de correspondencia canónica de nueve grupos florísticos con 85 especies y cuatro variables ambientales; suelo = profundidad de suelo, pend = pendiente, luz-s = luz a nivel de suelo y luz-m= luz a 1 m de altura, correspondiente a la temporada de lluvias (ver Apéndice 4 para las abreviaturas de los nombres de las especies).

(*Rynchelytrum repens*), 5 (*Buddleia cordata*) y 8 (*Muhlenbergia robusta*) en los cuales sus especies se encuentran con una mayor correlación con la variación del factor suelo que con el resto de las variables ambientales. Por último, se observa que el factor pendiente afecta principalmente a la presencia de las especies de los grupos 6 (*Buddleia cordata* y *Senecio praecox*), 7 (*Eupatorium petiolare*) y 9 (*Wigandia urens*), los cuales se sitúan en la parte superior derecha.

La variable ambiental con mayor correlación positiva con el primer eje fue la profundidad de suelo (Tabla 10). Las variables con mayor correlación negativa para el mismo eje fueron la luz a nivel de suelo y la luz a nivel de 1 m. En cuanto al segundo eje de la ordenación, las variables con mayor correlación positiva fueron, en orden de importancia, la luz a nivel de 1 m, la pendiente y la luz a nivel de suelo; la variable con una correlación negativa para este eje fue la profundidad de suelo. Los datos aleatorizados generados con permutaciones Monte Carlo indican que tanto las raíces características para los dos primeros ejes, como la correlación entre las especies, las variables ambientales y los dos ejes de la ordenación, son significativas ($P < 0.09$), lo que sugiere que los resultados obtenidos con el CCA no se deben al azar y el diagrama de ordenación proporciona una representación significativa de la distribución de las especies en los microambientes y las variables ambientales estudiadas (Tabla 10).

Tabla 10. Correlación de Pearson entre los dos primeros ejes de la ordenación y las cuatro variables ambientales (temporada de lluvias).

| Variable | Eje 1 | Eje 2 |
|----------------------|--------|--------|
| Profundidad de suelo | 0.960 | -0.161 |
| Luz a nivel de suelo | -0.745 | 0.483 |
| Luz a nivel 1 m | -0.306 | 0.826 |
| Pendiente | 0.096 | 0.669 |

La Figura 23 muestra la ordenación de los nueve grupos florísticos, las especies y los factores ambientales de la temporada de secas obtenida mediante el CCA. Los valores de las raíces características para los dos primeros ejes de la ordenación (Tabla 11) en este caso indican que no existe una separación tan marcada entre los grupos florísticos asociado a gradientes ambientales como se observó en la temporada de lluvias. Sin embargo, la correlación entre las variables ambientales y la presencia de especies para los tres ejes resultó significativa y se registró un total de 40% de la varianza explicada por los datos de las especies.

En la parte superior izquierda de la Figura 23 se sitúa el grupo 3 (*Buddleia cordata*), en el cual influye el factor luz principalmente. En la parte inferior izquierda se encuentran los grupos 1

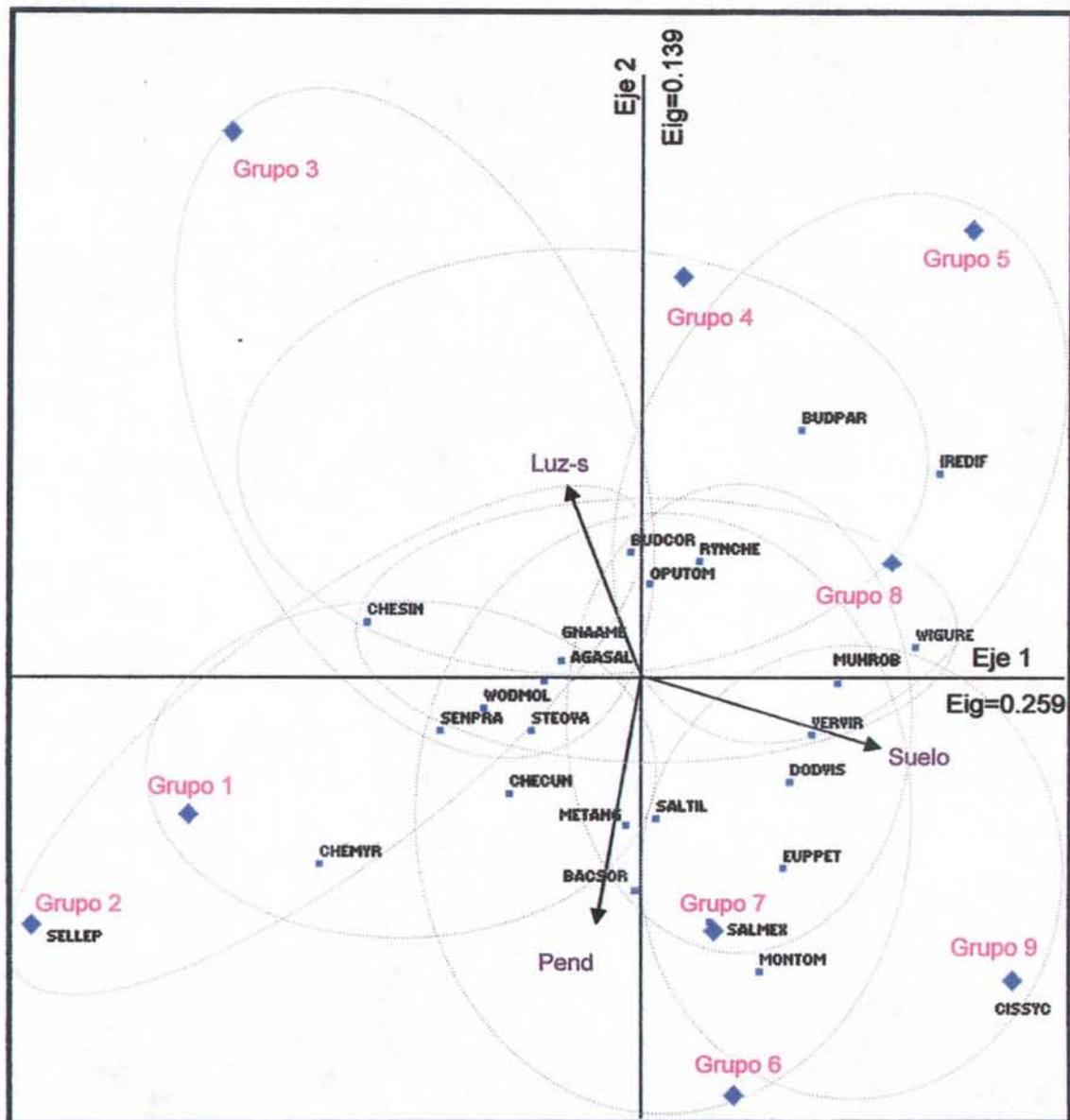


Figura 23. Análisis de correspondencia canónica de nueve grupos florísticos con 25 especies y cuatro variables ambientales; suelo = profundidad de suelo, pend = pendiente, luz-s = luz a nivel de suelo y luz-m= luz a 1 m de altura, correspondiente a la temporada de secas (ver Apéndice 4 para las abreviaturas de los nombres de las especies).

(*Senecio praecox*) y 2 (*Cheilanthes sinuata*) que ahora en esta temporada están relacionados más con la variación en los factores luz y pendiente. Sin embargo, se observa un cambio en la posición de los grupos 6 (*Buddleia cordata* y *Senecio praecox*), 7 (*Verbesina virgata* y *Eupatorium petiolare*) y 9 (*Wigandia urens*), teniendo una relación mayor en esta temporada con el factor suelo que con el factor pendiente. Por otro lado, también se observa un cambio en la ubicación de los grupos 4 (*Rynchelytrum repens*), 5 (*Buddleia cordata*) y 8 (*Muhlenbergia robusta*), aunque éstos siguen teniendo mayor relación con la variación del factor suelo.

Tabla 11. Análisis de correspondencia canónica donde se indican los valores de las raíces características, la correlación entre las especies y los factores ambientales, y el porcentaje de varianza explicada por los datos de las especies (temporada de secas).

| | Eje 1 | Eje 2 |
|---|-------|-------|
| Raíces características (valores "eigen") | 0.259 | 0.139 |
| Correlación especies-factores ambientales (Pearson) | 0.914 | 0.983 |
| Varianza en los datos de las especies | | |
| Varianza explicada (%) | 26.1 | 14.0 |
| Varianza acumulada | 26.1 | 40.1 |

La variable ambiental que presentó mayor correlación positiva con el primer eje fue la profundidad de suelo (Tabla 12); las variables con mayor correlación negativa para el mismo eje fueron la luz a nivel de suelo y la luz a nivel de 1 m, al igual que en la temporada de lluvias. En cuanto al segundo eje de la ordenación, la variable con mayor correlación positiva fue la luz a nivel de suelo con un valor muy pequeño. Las variables con una correlación negativa para este eje fueron la pendiente y la luz a nivel de 1 m. Los datos aleatorizados generados con permutaciones Monte Carlo indicaron, al igual que en la temporada de lluvias, que tanto los valores de las raíces características para los dos primeros ejes, como los valores de correlación entre las especies, las variables ambientales y los dos ejes de la ordenación, son significativos ($P < 0.06$).

Tabla 12. Correlación de Pearson entre los dos primeros ejes de la ordenación y las cuatro variables ambientales (temporada de secas).

| Variable | Eje 1 | Eje 2 |
|----------------------|--------|--------|
| Profundidad de suelo | 0.844 | -0.003 |
| Luz a nivel de suelo | -0.497 | 0.037 |
| Luz a nivel 1 m | -0.040 | -0.299 |
| Pendiente | -0.011 | -0.981 |

Evaluación de la heterogeneidad espacial. La REPSA presenta una heterogeneidad ambiental enorme de acuerdo con el coeficiente de variación (C.V.) calculado para algunos factores físicos (profundidad de suelo, la incidencia de luz y la pendiente). Sin embargo, el factor altitud presentó un C.V. menor a 1%. Éste resultado no era el esperado, ya que en las gráficas que se muestran los perfiles topográficos (Figs. 10 a 13) se observa que existe una variación notable en el relieve con presencia de declives y elevaciones a lo largo de los transectos. Esta marcada discontinuidad en la topografía no se encuentra reflejada en el C.V. de la altitud, esto se puede deber a que el uso de unidades como son los metros sobre el nivel del mar (m s. n. m) no resulta adecuado para cuantificar la variabilidad en una escala más fina, es decir que el C.V. no es tan sensible a la variación en este caso.

Xu *et al.*(2000) reportan que la existencia de microambientes puede deberse a las características topográficas de la zona las cuales influyen sobre otros factores como la acumulación de suelo y la incidencia de luz entre otros. Sin embargo, la variación de estos factores no presentó una relación directa con las modificaciones en la altitud que presenta la REPSA (Fig. 14). Por ejemplo, respecto a la profundidad de suelo se esperaba que los sitios con menor altitud tuvieran mayor profundidad de suelo, ya que la tasa de acumulación aumenta en zonas con declives y depresiones. Además, se esperaba que en las partes más altas existiera menos cantidad de suelo, pues estos sitios elevados están más expuestos al viento y al arrastre del poco suelo que se pueda acumular. Con los resultados obtenidos se deduce que la variación en la altitud influye sólo de manera relativa sobre algunos factores, por ejemplo, el hecho de que se encontrara más cantidad de suelo en sitios altitudinalmente más altos que presentan pequeñas depresiones o declives que en otros sitios que son más bajos en altitud pero que se encontraban en zonas planas más expuestas a las corrientes de viento. Por otro lado, la variabilidad registrada en la luz a nivel de suelo y a nivel de 1 m tampoco estuvo relacionada con la forma del relieve. Este resultado puede deberse a la presencia de la vegetación, en especial especies arbóreas o arbustivas que aportan una mayor variación en la luz que se recibe en la superficie de suelo y a otros niveles, lo que provoca cambios microclimáticos en los estratos inferiores (Lawton y Jones, 1995).

Descripción física de los microambientes. En la REPSA se distinguieron ocho grupos de microambientes (Tabla 4). Estos resultados reflejan que la heterogeneidad espacial presente en la zona es aún mayor de la que anteriormente se había descrito con la presencia de seis tipos de

microambientes (los cuales pertenecían a las categorías topográficas de grietas, hondonada, hoyo, planicie, paredes y promontorios) (Álvarez *et al.*, 1982). Esto se debe a que generalmente el tipo de microambiente descrito como “hondonada” alberga en su interior variantes microclimáticas que hacen que dentro de este tipo existan otros tipos de “submicroambientes”. Éstos específicamente se refieren a las partes terminales, y la parte central o media de la hondonada, en la cual existe mayor acumulación de suelo, menor pendiente y cantidad de luz en comparación de las partes adyacentes. Por otro lado, no resultó fácil la delimitación de cada grupo identificado. En primer lugar, algunos grupos consistían de varios tipos de formas topográficas que no podían ser generalizadas, por ejemplo, el caso de un grupo que incluyera sitios planos con la presencia de grietas y hoyos, que de acuerdo con los valores de sus factores físicos presentaban similitudes. En segundo lugar, los intervalos de valores de luz, profundidad y pendiente de cada grupo eran muy amplios y presentaban un error estándar considerable. Esto implica que dentro de los mismos grupos definidos existe una gran variabilidad en cada una de las parcelas que lo conforman.

Por lo tanto, respecto a la cuestión de escala en la REPSA, para cualquier estudio de tipo microambiental se deben considerar dos tipos de escalas, las de tipo general que incluye sitios “planos” y sitios “abruptos” o las de tipo más específico que incluyen pequeñas porciones de las anteriores con la presencia de grietas, hoyos, paredes y promontorios. Incluso para el estudio de este último tipo, se sugiere que el tamaño de las muestras debe ser menor que el utilizado en este trabajo.

Estructura de la vegetación. Durante la época de secas, que se considera una temporada desfavorable en el sentido de la disminución en la disponibilidad de agua y el aumento de la temperatura, se encontró que muchas especies no perdieron totalmente sus hojas, por lo tanto seguían siendo parte importante en la estructura vegetal de las parcelas muestreadas. Meave *et al.*, (1994) mencionan que aun en la época de secas de invierno, en la cual se registra menor presencia de hojas, algunas especies tienen hojas maduras, lo que indica que no es tan marcado el carácter caducifolio de la comunidad de la REPSA. Un ejemplo de lo anterior es la presencia de especies de forma de vida hemicriptofita (He) y camefita (Ca) en la temporada de secas como *Rhynchelytrum repens* y *Muhlenbergia robusta*, las cuales son especies brevemente deciduas. La reducción de la cobertura vegetal que se llega a apreciar en esta temporada indica que existen condiciones ambientales distintas asociadas a la temporalidad, las cuales también influyen en la disminución de su valor de importancia relativa de las especies en la zona de la REPSA.

Grupos florísticos. La respuesta de las especies a la presencia de la heterogeneidad ambiental depende de muchos factores; entre ellos, la escala de su ambiente, sus requerimientos ambientales e

inclusive la presencia de otras especies (Wiens, 1989). Las especies “características” o “indicadoras” de cada grupo florístico presentan en su distribución y abundancia una correlación con los valores de uno o varios factores abióticos (Becker, 1998; Simberloff, 1998). Las especies “características” de cada grupo fueron aquellas que presentaban un mayor valor de importancia en cada grupo, reflejando que en aquellas parcelas existían las condiciones óptimas para la especie, aun cuando se encontraban en menor proporción en otros grupos. En el caso de las especies “indicadoras” se consideraron las especies que se encontraban restringidas a ciertas condiciones microambientales con un estrecho intervalo de tolerancia.

Las especies que se identificaron como “características” de los diferentes grupos florísticos fueron las especies más abundantes y representativas de varias formas de vida y estratos, incluso algunas ya habían sido consideradas como verdaderas dominantes estructurales y fisonómicas (Meave et al., 1994). Este resultado es interesante y puede indicar que estas especies desempeñan un papel importante en la dinámica de la comunidad, afectando la disponibilidad de recursos para sus especies acompañantes y creando a su vez una mayor heterogeneidad abiótica (Shiyomi, 2000; Pickett *et al.*, 1997). La frecuencia de la mayoría de las especies en los grupos florísticos se registró de manera diferencial, en general como consecuencia de algunas de sus características como diferencias en tamaño, forma de vida, ciclo de vida, patrones fenológicos y sus requerimientos ambientales (Hutchings, 1994; Rosenberg y Freedman, 1994).

Las especies “características” de los grupos florísticos como *Senecio praecox*, *Buddleia cordata*, *Eupatorium petiolare*, *Wigandia urens* y *Verbesina virgata* se distinguen por ser perennes, de forma de vida fanerofita y de tipo de crecimiento arbóreo y arbustivo. Sin embargo, a pesar de compartir estas características, estas especies tienen distintos requerimientos ambientales y sólo en un grupo específico alcanzan a tener un máximo de VIRp. No solamente las especies de tipo fanerofitas caracterizaron los grupos florísticos, sino que existió una variedad de formas de vida, por ejemplo *Cheilanthes myriophylla* y *Arracacia toluensis* que son especies perennes, herbáceas y de forma de vida criptofita. *Rhynchelytrum repens* también es una hierba perenne pero de forma de vida hemicriptofita, y *Muhlenbergia robusta* es una hierba perenne camefita.

Las especies “indicadoras”, que estaban restringidas a un sólo grupo florístico, también presentaron diferentes tipos de crecimiento, formas de vida y ciclo de vida. Por ejemplo, *Bursera cuneata* que es una especie arbórea perenne y fanerofita, *Bidens pilosa* y *Setaria parviflora* que son hierbas anuales terofitas, *Cheilanthes hirsuta*, *Adiantum poiretti* y *Peperomia campylotropa*, que son especies herbáceas perennes y criptofitas, *Portulaca pilosa* una especie herbácea perenne

hemicriptofita, *Gaudichaudia mucronata* una trepadora perenne hemicriptofita, *Bouvardia ternifolia* una hierba perenne fanerofita y por último *Tillandsia recurvata* una epifita perenne fanerofita. Estos resultados indican que la variedad de condiciones microambientales permiten que distintas formas de vida y tipos de crecimiento puedan coexistir en la REPSA (Castillo-Argüero *et al.*, 2004)

La mayoría de las especies “características” de los grupos durante la temporada de lluvias permanecieron con altos valores de importancia (VIR) durante la temporada de secas. Sin embargo en la temporada de secas no se encontraron especies restringidas a un sólo un grupo florístico. Un hecho que se observó en este estudio fue que en la temporada de lluvias existe una mayor cantidad de especies, lo cual hace que la distinción de los grupos florísticos sea más evidente, pero durante la temporada de secas las condiciones ambientales se modifican, disminuye la cantidad de especies y es más probable que los grupos florísticos compartan especies entre sí. Por lo tanto, las diferencias entre los grupos se hacen más pequeñas y no permiten una especialización de las especies a un ambiente determinado como ocurría en lluvias. Estos resultados pueden reflejar que existe una mayor heterogeneidad biótica durante la temporada de lluvias que durante la temporada de secas.

Por último, existen especies que son muy susceptibles a las variaciones microambientales debido a sus umbrales de tolerancia (de los factores limitantes) y especies que no son afectadas en lo más mínimo. Por ejemplo el caso de *Echeveria gibbiflora*, *Dahlia coccinea* y *Cissus sicyoides*, cuya presencia se registró durante la temporada de lluvias en la mayoría de las parcelas, lo cual indica que estas especies son de amplia distribución y que la variación en los factores ambientales que ofrece cada tipo de microambiente no llega a tener efectos sobre su establecimiento.

Caracterización de la heterogeneidad temporal. En la ordenación indirecta realizada para la temporada de lluvias (Fig. 20a), es fácil distinguir los agregados de los grupos florísticos, que se acomodan en relación a un gradiente de profundidad de suelo (Eje 1) y de pendiente (Eje 2). Sin embargo, en la ordenación de la temporada de secas (Fig. 20b) se observa que la configuración de los grupos se modifica, colocando a los grupos en un arreglo distinto. Esto indica que la heterogeneidad ambiental que existe en la temporada de lluvias es diferente de la que existe durante la temporada de secas, y que existen otros factores que influyen en la distribución de las especies. Esta variación es consecuencia de la estacionalidad, en la cual cambian las condiciones del estado del tiempo y afecta la disponibilidad o cantidad de los recursos (Ehleringer, 1984; Rosenberg y Freedman, 1994).

La modificación en la composición de especies que presentan los grupos a lo largo del tiempo (en las dos épocas) muestra la existencia de una heterogeneidad temporal en la REPSA, ya que la

existencia de algunas parcelas que se encontraban espacialmente juntas (en lluvias), temporalmente se encontraron separadas por presentar diferencias importantes. Esto concuerda con Terradas (2001), quien menciona que la heterogeneidad temporal finalmente desemboca en la práctica en heterogeneidad espacial añadida.

En la segunda ordenación (Figs. 21a y 21b), en la cual se señalaron los grupos de microambientes a los que pertenecían las parcelas, se observó que cada grupo florístico realmente no presentaba un patrón definido o preferencia hacia algún tipo de microambiente (identificado anteriormente con los datos físicos de profundidad de suelo, pendiente y luz). Este resultado puede indicar que no solamente estos factores pueden determinar la distribución de las especies en los grupos sino que también influyen otro tipo de variables, como las biológicas (dispersión de semillas, interacciones competitivas, entre otras) y probablemente algunas de las variables abióticas no consideradas, por ejemplo la disponibilidad de agua y la temperatura.

Relación entre la variación de los factores físicos y los grupos florísticos. Al realizar la ordenación directa se observó que las variables ambientales (suelo, luz y pendiente) influyen de diferente manera en la distribución de las especies en los grupos florísticos. Por ejemplo, durante la temporada de lluvias, la variación en el suelo afecta principalmente a las asociaciones de *Rynchelytrum repens* (Grupo 4), *Buddleia cordata* (Grupo 5) y *Muhlenbergia robusta* (Grupo 6) debido a que la escasa cantidad de suelo; en algunos casos no ofrece una superficie suficiente para el sostenimiento de especies leñosas o de gran tamaño. Por otro lado, la cantidad de nutrientes y sales minerales necesarias para el desarrollo de las plantas es mínima en un suelo de volumen reducido (Rzedowski, 1954). La variación en la pendiente afecta también en gran parte la tasa de acumulación de suelo, los gradientes de temperatura y la humedad relativa en las parcelas (Chen *et al.*, 1999). Estas variaciones tienen un efecto principalmente en las asociaciones de *Eupatorium petiolare* (Grupo 7), *Buddleia cordata* y *Senecio praecox* (Grupo 6) y *Wigandia urens* (Grupo 9). Por último, la disponibilidad del factor luz afecta a las asociaciones de *Senecio praecox* (Grupo 1), *Cheilanthes myriophylla* (Grupo 2) y *Arracacia toluensis* (Grupo 3). Esto indica que las fluctuaciones espaciales en los factores abióticos sí influyen directamente en la estructura de la comunidad y las diferencias microclimáticas determinan la distribución de las especies en los diferentes grupos.

Así, la alta diversidad de las plantas puede ser explicada por las respuestas individuales de las especies a los efectos de los factores abióticos como diferencias de suelo, luz y pendiente además de los efectos de la presencia de otras especies .

8. CONCLUSIONES

- La REPSA presenta una heterogeneidad ambiental enorme de acuerdo con el coeficiente de variación (C.V.) calculado para algunos factores físicos (profundidad de suelo, la incidencia de luz y la pendiente). Esta variación no presentó una relación directa con las modificaciones en la altitud que presenta zona.
- Se distinguieron ocho grupos de microambientes, lo cual refleja que la heterogeneidad espacial presente en la zona es mayor de la que anteriormente se había descrito con la presencia de seis tipos de microambientes (grietas, hondonada, hoyo, planicie, paredes y promontorios). Dentro de los grupos definidos existe una gran variabilidad de los factores físicos, en cada una de las parcelas que lo conforman.
- Se identificaron nueve grupos florísticos con diferentes asociaciones de especies y distintos requerimientos ambientales. Las especies “características” de los grupos florísticos fueron *Senecio praecox*, *Buddleia cordata*, *Eupatorium petiolare*, *Wigandia urens*, *Verbesina virgata*, *Cheilanthes myriophylla*, *Arracacia toluensis*, *Rhynchelytrum repens* y *Muhlenbergia robusta*. Estas especies correspondieron a una amplia variedad de formas de crecimiento, ciclo de vida y formas de vida. Esto indicó que la variedad de condiciones microambientales que existen en la zona permiten que distintas formas de vida y tipos de crecimiento puedan coexistir en la REPSA.
- Se registró que existe una mayor heterogeneidad biótica durante la temporada de lluvias que durante la temporada de secas; esta variación fue consecuencia de la estacionalidad
- La modificación en la composición de especies que presentan los grupos a lo largo del tiempo (en las dos épocas) muestra la existencia de una heterogeneidad temporal.
- La distribución preferencial de algunas especies indica que existe una correlación directa con gradientes ambientales que involucran las variables ambientales: suelo, luz y pendiente.
- Las fluctuaciones espaciales en los factores abióticos sí influyen en la estructura de la comunidad, aunque se deben tomar en cuenta otras variables, en especial las de tipo biótico.

LITERATURA CITADA.

- Altamirano, F. 1895. Informe sobre Algunas Excursiones a las Montañas del Ajusco y Serranía de Las Cruces. Secretaría de Fomento. México D. F.
- Álvarez-S., F. J., J. Carabias-Lillo, J. Meave del Castillo, P. Moreno-Casasola, D. Nava-Fernández, F. Rodríguez-Zahar, C. Tovar González y A. Valiente-Banuet. 1982. Proyecto para la creación de una reserva en el pedregal de San Ángel. Cuadernos de Ciencias No. 1, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Art, H. W. 1993. The Dictionary of Ecology and Environmental Science. Henry Holt, New York.
- Asada, T. 2002. Vegetation gradients in relation to temporal fluctuation of environmental factors in Bekanbeushi peatland, Hokkaido, Japan. *Ecological Research*, 17:505-518.
- Ashton, P. 1969. Speciation among tropical forest trees some deductions in the light of recent evidence. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1: 155-196.
- Asquith, N.M. 2002. La dinámica del bosque y la diversidad arbórea. En: Guariguata, M.R. y G.H. Kattan (eds.). *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. LUR, Cartago, Costa Rica. pp. 377-406.
- Becker, B., M. Terrones y P. Horchler. 1998. Especies indicadoras de la flora acompañante en campos de cultivo de los Andes. <http://www.condesan.org/memoria/docsagrobiod.html>.
- Carrillo, C. 1995. El Pedregal de San Ángel. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Cano-Santana, 1994. La Reserva del pedregal como ecosistema: estructura trófica. En; Rojo, A. Comp. 1994. Reserva Ecológica "El Pedregal" de San Ángel: Ecología, Historia Natural y Manejo. Universidad Nacional Autónoma de México. pp. 149-158.
- Cano-Santana, Z. y J. A. Meave. 1996. Sucesión primaria en derrames volcánicos: el caso del Xitle. *Ciencias* 41:58-68.
- Castillo-Argüero, S., G. Montes-Cartas, M. Romero-Romero, Y. Martínez-Orea, P. Guadarrama-Chávez, I. Sánchez-Gallén y O. Nuñez-Castillo. 2004. Conservación de la flora del matorral xerófilo de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*.74: 51-75.
- Clark, W.C. 1985. Scales of climate impacts. *Climatic Change*, 7:5-27.

- Clark, D.B., D.A Clark y J.M. Read. 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical forest. *Journal of Ecology*, 86:101-112.
- Collins, B. y G. Wein. 1998. Soil heterogeneity effects on canopy structure and composition during early succession. *Plant Ecology*, 138: 217-230.
- Chen, J., J.F. Franklin y S.J. Lowe. 1996. Comparison of abiotic and structurally defined patch patterns in a hypothetical forest landscape. *Conservation Biology*, 10: 854-862.
- Chen, J., S. Saunders y R. Thomas. 1999. Microclimate in Forest Ecosystem and Landscape Ecology. *BioScience*, 49:288-297.
- Chesson, P. L. y N. Huntly. 1985. Coexistence of competitors in spatially and temporally varying environments: a look at the combined effects of different sorts of variability. *Theoretical Population Biology*, 28: 263-287.
- Delcourt, H.R., P.A. Delcourt, y T. Webb. 1983. Dynamic plant ecology: the spectrum of vegetation change in space and time. *Quaternary Science Review*, 1:153-175.
- De la Fuente J.R. 2005. Acuerdo por el que se Rezonifica, Delimita e Incrementa la Zona de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel de Ciudad Universitaria. Gaceta No. 3813, 2 de Junio, Universidad Nacional Autónoma de México, D.F. pp. 19-21.
- Ehleringer, J.R. 1984. Intraespecific competitive effects on water relations, growth and reproduction in *Encelia farinosa*. *Oecologia*, 63:153-158.
- El-Bana, M.I., I. Nijs y F. Kockelbergh. 2002. Microenvironmental and vegetational heterogeneity induced by phytogenic nebkhas in an arid coastal ecosystem. *Plant and Soil*, 247:283-293.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de Clasificación climática de Köppen. Editado por la autora. México, D. F.
- Gómez, L., J.B. Sánchez y F. Hernández. Boletín Meteorológico (1963-2003). Observatorio del Colegio de Geografía. Facultad de Filosofía y Letras de la Universidad Nacional Autónoma de México. www.filos.unam.mx/Observatorio.
- Greig-Smith, P. 1979. Pattern in vegetation. *Journal of Ecology*, 67:755-779.
- Guerrero-Campo, J., F. Alberto, J. Hodgson, J.M. García-Ruiz y G. Montserrat-Martí. 1999. Plant community patterns in a gypsum area of NE Spain, interactions with topographic factors and soil erosion. *Journal of Arid Environments*, 41: 401-410.

- Guo, Q. 1998. Microhabitat differentiation in Chihuahuan Desert plant communities. *Plant Ecology*, 139: 71-80.
- Guo, Q. y J.H. Brown. 1996. Temporal fluctuations and experiment effects in desert plant communities. *Oecologia*, 107:568-577.
- Hernández-Islas, J.L. 1984. Variación estacional del contenido de semillas del suelo, en tres hábitats de la comunidad de *Senecio praecox*, (Pedregal de San Ángel, México, D. F.). Tesis de Licenciatura (Biología), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Hill, M.O. 1979a. TWINSpan: a Fortran Program for Arranging Multivariate Data in an Ordered Two-Way Table by Classification of the Individuals and Attributes. Section of Ecology and Systematics, Cornell University.
- Hill, M.O. 1979b. DECORANA: a Fortran Program for Detrended Correspondence Analysis and Reciprocal Averaging. Section of Ecology and Systematics, Cornell University..
- Hutchings, M.J. y H. De Kroon. 1994. Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition. *Advances in Ecological Research*, 25, 159-238.
- Jenny, M., U. Smettan y M. Facklam-Moniak. 1990. Soil-vegetation relationship at several arid microsites in the Wadi Araba (Jordan). *Vegetatio*, 89:149-164.
- Jongman. R.H., C.J.F. ter Braak y O.F.R. van Tongeren. 1987. *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*. Pudoc Wageningen.
- Kadmon, R. 1995. Plant competition along soil moisture gradients: a field experiment with the desert annual *Stipa capensis*. *Journal of Ecology*, 83: 253-262.
- Kato, S. y A. Komiyama. 2002. Spatial and seasonal heterogeneity in understory light conditions caused by differential leaf flushing of deciduous overstory trees. *Ecological Research*, 17: 687-693.
- Kremsa V. 2000. Tropical landscapes monitoring: the role of the scale. Research Center for Applied Science and Advanced Technology. <http://www.ugto.mx/figh/memorias>
- Lawton, J.H. y C.G. Jones . 1995. Linking species and ecosystems: organisms as ecosystems engineers. En: Jones, C.G. y J.H. Lawton, eds. *Linking Species and Ecosystems*. Chapman and Hall. Londres. pp.141-150.

- Lieberman, D., M. Lieberman, R. Peralta y G.S. Hartshorn. 1996. Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology*, 84: 137-152.
- Link, S.O., W.J. Waugh, J.L. Downs, M.E. Thiede, J.C. Chatters y G.W. Gee. 1994. Effects of coppice dune topography and vegetation on soil water dynamics in a cold desert ecosystem. *Journal of Arid Environments*, 27;265-278.
- Levin, S.A. 1989. Challenges in the development of a theory of ecosystems structure and function. En: Roughgarden, J., R.M. May y S.A. Levin, eds. *Perspectives in Ecological Theory*. Princeton University Press. pp 242-255.
- Matteucci, S.D. y A. Colma. 1982. *Metodología para el Estudio de la Vegetación*. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Washington D.C.
- May, R.M. 1989. Levels of organization in ecology. En: *Ecological Concepts. The Contribution of Ecology to an Understanding of the Natural World*. Blackwell Scientific Publications, 29:339-361.
- Meave, J., J. Carabias, V. Arriaga y A. Valiente-Banuet. 1994. Observaciones fenológicas en el Pedregal de San Ángel. En: Rojo, A. Comp. 1994. *Reserva Ecológica "El Pedregal" de San Ángel: Ecología, Historia Natural y Manejo*. Universidad Nacional Autónoma de México. pp. 91-105.
- McCune, B. y M.J. Mefford. 1999. *PC-ORD. Multivariate analysis of ecological Data (V.4.0)* Gleneden Beach, Oregon MjM.
- Meyer, B.S., D. Anderson y R. Böhning. 1980. *Introducción a la Fisiología Vegetal*. Editorial Universitaria. Buenos Aires.
- Milne, B.T. 1991. Heterogeneity as a multiscale characteristic of landscapes. En: Kolasa J. A y S.T.A. Pickett (eds). *Ecological Heterogeneity*. Springer-Verlag, New York. pp 69-84.
- Mueller-Dombois D. y H. Ellenberg. 1974. *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. John Willey and Sons. Nueva York.
- Pickett, S.T.A., y K.H. Rogers. 1997. Patch dynamics: the transformation of landscape structure and function. En: Bisonette J.A. (ed). *Wildlife and Landscape Ecology: Effects of Pattern and Scale*. Springer-Verlag, New York. pp 101-127.

- Price, P.W. 1984. Patterns in communities along latitudinal gradients. En: Price P.W., T.M. Lewinsohn, G.W. Fernandez y W.W. Benson (eds). *Plant-Animal Interaction: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate regions*. John Willey and Sons. New York. pp 51-69
- Rees, M., P.J. Grubb y D. Kelly. 1996. Quantifying the impact of competition and spatial heterogeneity on the structure and dynamics of a four species guild of winter annuals. *American Naturalist*, 147: 1-32.
- Riera, J.L., J.J. Magnuson, J.R. Van de Castle y M.D. MacKenzie. 1998. Analysis of large-scale spatial heterogeneity in vegetation indices among North American landscapes. *Ecosystems*, 1: 268-282.
- Rojo, A. 1994. *Comp. Reserva Ecológica "El Pedregal" de San Ángel: Ecología, Historia Natural y Manejo*. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 9-65
- Rosenberg, D.B. y S. M. Freedman. 1994. Temporal heterogeneity and ecological community structure. *International Journal of Environmental Studies*, 46:97-102.
- Rzedowski, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Ángel. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN* 8: 59-129.
- Rzedowski J. y Rzedowski G.C. 2001. 2ª ed. *Flora Fanerogámica del Valle de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad e Instituto de Ecología, A. C. Pátzcuaro.
- Sánchez, A. y L. López. 2003. Clasificación y ordenación de la vegetación del norte de la Sierra Nevada, a lo largo de un gradiente altitudinal. *Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Botánica*, 74 (1): 47-71.
- Simberloff D. 1998. Flagship, umbrellas and keystones: is single-species management passed in the landscape era? *Biological Conservation*, 83: 247-257.
- Shiyomi, M., y J. Yoshimura. 2000 Measures of spatial heterogeneity for species occurrence or disease incidence with finite-counts. *Ecological Research*, 15:13-20.
- Statsoft Inc. 1996. *Statistica for Windows. Manual versión 5.1*. Tulsa, Oklahoma.
- Stewart, A.J.A., E.A. John y M.J. Hutchings. 2000. The world is heterogeneous: ecological consequences of living in a patchy environment. En: Hutchings M.J., E.A. John, A.J.A. Stewart. 2000. *The Ecological Consequences of Environmental Heterogeneity*. The British Ecological Society. pp. 1-7.

- Sparrow, A. D. 1999. A heterogeneity of heterogeneities. *Trends in Ecology and Evolution*, 14: 422-423.
- Terradas, J. 2001. *Ecología de la Vegetación*. Ediciones Omega. Barcelona.
- ter Braak, C.J.F. 1987. The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. *Vegetatio*, 69: 69-77.
- Titus, J. y S. Tsuyuzaki. 2003. Distribution of plants in relation to microsites on recent volcanic substrates on Mount Koma, Hokkaido, Japan. *Ecological Research*, 18: 91-98.
- Trejo-Núñez, M.L. 1999. Abundancia y patrón de distribución espacial de *Mammillaria magnimamma* (Haworth) Cactaceae en la Reserva del Pedregal de San Ángel, México D.F. Tesis de Licenciatura (Biología), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Valiente-Banuet, A. y E.G. de Luna. 1990. Una lista florística para la Reserva del Pedregal de San Ángel, México, D. F. *Acta Botánica Mexicana*, 9: 13-30.
- van der Maarel, E. 1979. Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effects on community similarity. *Vegetatio* 39: 97-114.
- Wezel A. y E. Schlecht. 2004. Inter-annual variation of species composition of fallow vegetation in semi-arid Niger. *Journal of Arid Environments*, 56:265-282.
- Wiens J.A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*, 3:385-397.
- Wiens J.A. 2000. Ecological heterogeneity: an ontogeny of concepts and approaches. En: Hutchings M.J., E.A. John, A.J.A. Stewart. 2000. *The Ecological Consequences of Environmental Heterogeneity*. The British Ecological Society. pp. 9-27.
- Whittaker, R.H., y S.A. Levin. 1977. The role of mosaic phenomena in natural communities. *Theoretical Population Biology*, 12:117-139.
- Xu M., Y. Qi, J. Chen y W. Yin. 2000. Effects of spatial Heterogeneity of Microenvironment on plant diversity in the Southeastern Missouri Ozarks. *Geographic Information Sciences*, 6(1): 38-49.
- Zavala, J.A. 1986. *Introducción al Enfoque Multivariado en Estudios de Vegetación*. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Cuadernos de Divulgación. No. 26. Veracruz.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical Análisis*. Prentice Hall. p.663.

Apéndice 1. Listado de especies.

| Especies | Familia | FC | CV | FV | VIR lluvias | VIR secas |
|--|-----------------|------|----|----|----------------|--------------|
| <i>Acalypha indica</i> L. | Euphorbiaceae | H-e | A | Te | 0.10 | 0.00 |
| <i>Adiantum poiretti</i> (Willdenow.) Proctor. | Pteridaceae | H-e | P | Cr | 0.25 | 0.76 |
| <i>Agave salmiana</i> Otto ex Salm-Dyck | Agavaceae | H-a | P | Fa | 0.84 | 1.77 |
| <i>Arracacia toluensis</i> (Kunth) Hemsl. | Apiaceae | H-e | P | Cr | 0.66 | 0.00 |
| <i>Asplenium praemorsum</i> Swartz | Aspleniaceae | H-e | P | Cr | 0.03 | 0.05 |
| <i>Baccharis sordescens</i> DC. | Asteraceae | H-e | P | Ca | 0.27 | 0.74 |
| <i>Begonia gracilis</i> Kunth | Begoniaceae | H-e | P | Cr | 1.08 | 0.00 |
| <i>Bidens pilosa</i> Cav. | Asteraceae | H-e | A | Te | 0.28 | 0.00 |
| <i>Bletia urbana</i> Dressler | Orchidaceae | H-e | P | Cr | 0.03 | 0.00 |
| <i>Bouvardia ternifolia</i> (Cav.) Schtdl. | Rubiaceae | H-e | P | Fa | 0.30 | 0.40 |
| <i>Brickellia veronicaefolia</i> (Kunth) A. Gray | Asteraceae | Ar | P | Ca | 0.03 | 0.03 |
| <i>Buddleia cordata</i> Kunth | Loganiaceae | A | P | Fa | 6.51 | 5.86 |
| <i>Buddleia parviflora</i> Kunth | Loganiaceae | A | P | Fa | 0.65 | 1.65 |
| <i>Buddleia sessiflora</i> Kunth | Loganiaceae | Ar | P | Fa | 0.00 | 0.04 |
| <i>Bursera cuneata</i> Engl. | Burseraceae | A | P | Fa | 0.37 | 0.65 |
| <i>Bursera fagaroides</i> (Kunth) Engl. | Burseraceae | Ar | P | Fa | 0.16 | 0.49 |
| <i>Calandrinia megarhiza</i> (Hemsl.) MacBryde | Portulacaceae | H-e | P | Cr | 0.32 | 0.20 |
| <i>Calochortus barbatus</i> (Kunth) Painter | Calochortaceae | H-e | P | Cr | 0.17 | 0.00 |
| <i>Cardiospermum halicacabum</i> L. | Sapindaceae | H-tr | P | He | 0.16 | 0.00 |
| <i>Cheilanthes bonariensis</i> (Willdenow.) Proctor. | Pteridaceae | H-e | P | Cr | 0.10 | 0.00 |
| <i>Cheilanthes cunneata</i> (Forssk.) Kaulf. | Pteridaceae | H-e | P | Cr | 0.00 | 1.24 |
| <i>Cheilanthes hirsuta</i> Link. | Adiantaceae | H-e | P | Cr | 0.06 | 0.03 |
| <i>Cheilanthes kaulfussii</i> Kunze | Adiantaceae | H-e | P | Cr | 0.29 | 0.16 |
| <i>Cheilanthes myriophylla</i> Desv. | Adiantaceae | H-e | P | Cr | 2.48 | 1.57 |
| <i>Cheilanthes sinuata</i> (Lag. ex Sw.) Domin | Adiantaceae | H-e | P | Cr | 4.71 | 3.48 |
| <i>Cissus sicyoides</i> L. | Vitaceae | H-tr | P | Ca | 6.91 | 0.38 |
| <i>Commelina coelestis</i> Willd. | Commelinaceae | H-e | P | He | 1.19 | 0.02 |
| <i>Commelina difusa</i> Burm. f. | Commelinaceae | H-e | P | He | 1.67 | 0.02 |
| <i>Conyza coronopifolia</i> Kunth | Asteraceae | H-e | A | Te | 0.00 | 0.05 |
| <i>Crusea longiflora</i> (Wild. ex Roem. et Schult.) | Rubiaceae | H-e | A | Te | 0.21 | 0.09 |
| <i>Cyperus seslerioides</i> Kunth | Cyperaceae | H-e | P | Cr | 0.25 | 0.01 |
| <i>Cyperus spectabilis</i> L. | Cyperaceae | H-e | P | Cr | 0.08 | 0.00 |
| <i>Dahlia coccinea</i> Cav. | Asteraceae | H-e | P | Cr | 7.27 | 0.13 |
| <i>Dioscorea galiotiana</i> Martens | Dioscoreaceae | H-tr | P | Cr | 3.22 | 0.10 |
| <i>Dodonaea viscosa</i> Jacq. | Sapindaceae | Ar | P | Fa | 1.09 | 1.80 |
| <i>Drymaria laxiflora</i> Benth. | Caryophyllaceae | H-e | A | Te | 0.09 | 0.11 |
| <i>Echeandia mexicana</i> Cruden | Anthericaceae | H-e | P | Cr | 0.37 | 0.00 |
| <i>Echeveria gibbiflora</i> DC. | Crassulaceae | H-e | P | Ca | 9.76 | 18.55 |
| <i>Eupatorium petiolare</i> Moc. et Sessé ex DC. | Asteraceae | Ar | P | Fa | 0.58 | 0.17 |
| <i>Eupatorium schaffneri</i> Schultz-Bip. ex B. | Asteraceae | H-e | P | Fa | 0.01 | 0.00 |
| <i>Euphorbia anychioides</i> (Boiss.) Millsp. | Euphorbiaceae | H-e | P | Ca | 0.67 | 0.00 |

| Especies | Familia | FC | CV | FV | VIR lluvias | VIR secas |
|---|------------------|------|----|----|----------------|--------------|
| <i>Euphorbia graminea</i> Jacq. | Euphorbiaceae | H-e | A | Te | 0.02 | 0.02 |
| <i>Evolvulus alsinoides</i> (L.) L. | Convolvulaceae | H-e | P | He | 0.78 | 0.48 |
| <i>Eysenhardtia polystachya</i> (Ortega) Sarg. | Fabaceae | A | P | Fa | 1.75 | 3.53 |
| <i>Gaudichaudia mucronata</i> Kunth. | Malpighiaceae | H-tr | P | He | 0.50 | 0.12 |
| <i>Gnaphalium americanum</i> Mill. | Asteraceae | H-e | P | He | 0.29 | 0.60 |
| <i>Gonolobus uniflorus</i> Kunth | Asclepiadaceae | H-tr | P | He | 0.40 | 0.13 |
| <i>Govenia superba</i> Lindl. ex Lodd. | Orchidaceae | H-e | P | Cr | 0.71 | 0.00 |
| <i>Habenaria novemfida</i> Lindl. | Orchidaceae | H-e | P | Cr | 1.00 | 0.01 |
| <i>Hypoxis decumbens</i> Schult. et Schult. F. | Hypoxidaceae | H-e | P | Cr | 0.16 | 0.03 |
| <i>Ipomoea hederifolia</i> L. | Convolvulaceae | H-tr | A | Te | 0.22 | 0.03 |
| <i>Iresine cassiniiformis</i> Schauer. | Amaranthaceae | Ar | P | Fa | 0.38 | 0.18 |
| <i>Iresine difusa</i> Humb. et Bonpl. ex Willd. | Amaranthaceae | H-e | A | Te | 0.33 | 1.45 |
| <i>Lagascea rigida</i> (Cav.) Stuessy | Asteraceae | Ar | P | Fa | 0.04 | 0.00 |
| <i>Lamourouxia rhinanthifolia</i> Kunth | Scrophulariaceae | H-e | P | He | 0.00 | 0.83 |
| <i>Loeselia mexicana</i> (Lam.) Brand. | Polemoniaceae | Ar | P | Ca | 0.62 | 0.51 |
| <i>Mammillaria magnimamma</i> Haw. | Cactaceae | H-a | P | Ca | 0.21 | 0.52 |
| <i>Manfreda scabra</i> (Ort.) McVaugh | Agavaceae | H-e | P | He | 1.57 | 0.10 |
| <i>Metalstelma angustifolium</i> Torr. | Asclepiadaceae | H-e | P | Ca | 0.00 | 0.65 |
| <i>Microchloa kunthi</i> Desv. | Poaceae | H-e | P | He | 0.00 | 0.11 |
| <i>Milla biflora</i> Cav. | Alliaceae | H-e | P | Cr | 0.01 | 0.06 |
| <i>Montanoa tomentosa</i> Cerv. | Asteraceae | Ar | P | Fa | 1.23 | 1.68 |
| <i>Muhlenbergia robusta</i> (E. Fourn.) Hitchc. | Poaceae | H-e | P | Ca | 5.14 | 4.32 |
| <i>Opuntia tomentosa</i> Salm-Dyck | Cactaceae | Ar | P | Fa | 3.82 | 3.33 |
| <i>Oxalis tetraphylla</i> Cav. | Oxalidaceae | H-e | P | Cr | 0.28 | 0.00 |
| <i>Paspalum convexum</i> Humb. et Bonpl. | Poaceae | H-e | A | Te | 0.57 | 0.03 |
| <i>Passiflora subpeltata</i> Ortega | Passifloraceae | H-tr | P | He | 0.08 | 0.28 |
| <i>Pellaea ternifolia</i> (Cav.) Link | Adiantaceae | H-e | P | Cr | 0.37 | 0.36 |
| <i>Peperomia campyloptropa</i> A.W. Hill | Piperaceae | H-e | P | Cr | 0.27 | 0.01 |
| <i>Phaseolus leptostachyus</i> Benth | Fabaceae | H-tr | P | He | 0.41 | 0.00 |
| <i>Physalis</i> sp. | Solanaceae | H-e | P | He | 0.02 | 0.06 |
| <i>Phytolacca icosandra</i> L. | Phytolacaceae | H-e | P | Ca | 0.03 | 0.00 |
| <i>Piqueria trinervia</i> Cav. | Asteraceae | H-e | P | He | 0.10 | 0.13 |
| <i>Plumbago pulchella</i> Boiss. | Plumbaginaceae | Ar | P | Ca | 0.15 | 0.00 |
| <i>Polypodium thyssanolepis</i> A.Braun ex Klotzsch | Polypodiaceae | H-e | P | Cr | 2.98 | 0.17 |
| <i>Portulaca pilosa</i> L. | Portulacaceae | H-e | P | He | 0.29 | 0.05 |
| <i>Reseda luteola</i> L. | Resedaceae | H-e | A | Te | 0.46 | 0.00 |
| <i>Rhynchelytrum repens</i> (Willd.) C.E. Hubb. | Poaceae | H-e | P | He | 3.20 | 2.21 |
| <i>Rubus liebmannii</i> Focke | Rosaceae | Ar | P | Cr | 0.44 | 0.63 |
| <i>Salvia mexicana</i> Sessé et Moc. | Lamiaceae | H-e | P | He | 2.21 | 2.73 |
| <i>Salvia tiliaefolia</i> Vahl | Lamiaceae | H-e | P | He | 0.11 | 0.49 |
| <i>Selaginella lepidophylla</i> (Hook. et Greville) | Selaginellaceae | H-a | P | Cr | 0.97 | 0.49 |
| <i>Senecio praecox</i> (Cav.) DC. | Asteraceae | Ar | P | Fa | 3.40 | 3.06 |
| <i>Senecio sanguisorbae</i> DC. | Asteraceae | H-e | P | He | 0.08 | 0.00 |
| <i>Setaria parviflora</i> (Poir.) Kerguélen. | Poaceae | H-e | A | Te | 0.34 | 0.00 |

| Especies | Familia | FC | CV | FV | VIR lluvias | VIR secas |
|--|-----------------|------|----|----|----------------|--------------|
| <i>Solanum nigrescens</i> M. Martens et Galeotti | Solanaceae | H-e | A | Te | 0.28 | 0.00 |
| <i>Sphaeralcea angustifolia</i> (Cav.) G. Don | Malvaceae | Ar | P | Fa | 0.02 | 0.00 |
| <i>Spiranthes aurantiaca</i> (Lex.) Hemsl | Orchidaceae | H-e | P | Cr | 0.06 | 0.00 |
| <i>Spiranthes durangensis</i> (Lex.) Hemsl. | Orchidaceae | H-e | P | Cr | 0.02 | 0.00 |
| <i>Spiranthes llaveana</i> Lindl. | Orchidaceae | H-a | P | Cr | 0.04 | 0.00 |
| <i>Spiranthes polyantha</i> Rchb. F. | Orchidaceae | H-a | P | Cr | 0.22 | 0.00 |
| <i>Stevia micranta</i> Lag. | Asteraceae | H-e | A | Te | 0.00 | 0.07 |
| <i>Stevia ovata</i> Willd. | Asteraceae | Ar | P | He | 0.93 | 0.54 |
| <i>Stevia salicifolia</i> Cav. | Asteraceae | Ar | P | Ca | 0.07 | 0.23 |
| <i>Tagetes lunulata</i> Ortega | Asteraceae | H-e | A | Te | 0.82 | 0.00 |
| <i>Tagetes micrantha</i> Cav. | Asteraceae | H-e | A | Te | 0.05 | 0.00 |
| <i>Talinum napiforme</i> DC. | Portulacaceae | H-e | P | Cr | 0.00 | 0.09 |
| <i>Tillandsia recurvata</i> (L.) L. | Bromeliaceae | H-ep | P | Fa | 0.11 | 0.11 |
| <i>Verbesina virgata</i> Cav. | Asteraceae | Ar | P | Fa | 4.47 | 4.48 |
| <i>Wigandia urens</i> (Ruiz et Pav.) Kunth | Hydrophyllaceae | Ar | P | Fa | 1.72 | 2.58 |
| <i>Woodsia mollis</i> (Lag. ex Sw.) Domin | Woodsiaceae | H-e | P | Cr | 1.63 | 0.95 |

*FC= Forma de crecimiento (A= arbórea, Ar= arbustiva, H-e= herbácea, H-a= arrosetada, H-tr= trepadora y H-ep= epífita); CV= Ciclo de vida (P= perenne, A= anual) y FV= Forma de vida (Fa= fanerofita, Te= terofita, Ca= Camefita, Cr= criptofita y He= hemicriptofita)

Las especies *Echeverria gibiflora*, *Opuntia tomentosa*, *Dahlia cocinea* y *Cissus sicyoides* fueron excluidas del Análisis de Especies indicadoras de dos Vías (TWINSPAN) por presentar una amplia distribución en las parcelas muestreadas.

Apéndice 2

Especies que presentaron una frecuencia menor de cinco apariciones durante la temporada de secas y que fueron excluidas del análisis.

| | |
|----------------------------------|-----------------------------------|
| <i>Adiantum poiretti</i> | <i>Habenaria novemfida</i> |
| <i>Asplenium praemorsum</i> | <i>Ipomoea hederifolia</i> |
| <i>Bouvardia ternifolia</i> | <i>Iresine cassiniiformis</i> |
| <i>Brickellia veronicaefolia</i> | <i>Lamourouxia rhinanthifolia</i> |
| <i>Buddleia sessiflora</i> | <i>Loeselia mexicana</i> |
| <i>Bursera cuneata</i> | <i>Mammillara magnimamma</i> |
| <i>Bursera fagaroides</i> | <i>Manfreda scabra</i> |
| <i>Calandrinia megarhiza</i> | <i>Microchloa kunthi</i> |
| <i>Cheilanthes hirsuta</i> | <i>Milla biflora</i> |
| <i>Cheilanthes kaulfussii</i> | <i>Opuntia tomentosa</i> |
| <i>Commelina coelestis</i> | <i>Paspalum convexum</i> |
| <i>Commelina difusa</i> | <i>Passiflora subpeltata</i> |
| <i>Conyza coronopifolia</i> | <i>Pellaea ternifolia</i> |
| <i>Crusea longiflora</i> | <i>Peperomia campylotrapa</i> |
| <i>Cyperus sesleroides</i> | <i>Physalis sp.</i> |
| <i>Cyperus spectabilis</i> | <i>Piqueria trinervia</i> |
| <i>Dahlia coccinea</i> | <i>Polypodium thyssanolepis</i> |
| <i>Dioscorea galiotiana</i> | <i>Portulaca pilosa</i> |
| <i>Drymaria laxiflora</i> | <i>Rubus liebmannii</i> |
| <i>Eupatorium schaffneri</i> | <i>Stevia micranta</i> |
| <i>Evolvulus alsinoides</i> | <i>Stevia salicifolia</i> |
| <i>Eysenhardtia polystachya</i> | <i>Talinum napiforme</i> |
| <i>Gaudichaudia mucronata</i> | <i>Tillandsia recurvata</i> |
| <i>Gonolobus uniflorus</i> | |

Apéndice 3.

Abreviatura de las especies utilizadas para las figuras 17a y 17b y el Análisis de Correspondencia Canónica (Figs.22 y 23)

| Especies | Abreviatura | Especies | Abreviatura |
|---------------------------------|-------------|----------------------------------|-------------|
| <i>Adiantum poiretti</i> | ADIPOI | <i>Ipomoea hederifolia</i> | IPOHED |
| <i>Agave salmiana</i> | AGASAL | <i>Iresine cassiniiformis</i> | IRECAS |
| <i>Arracacia toluensis</i> | ARATOL | <i>Iresine difusa</i> | IREDIF |
| <i>Baccharis sordescens</i> | BACSOR | <i>Loeselia mexicana</i> | LOEMEX |
| <i>Begonia gracilis</i> | BEGGRA | <i>Mammillaria magnimamma</i> | MAMMAG |
| <i>Bidens pilosa</i> | BIDPIL | <i>Manfreda scabra</i> | MANSCA |
| <i>Bouvardia ternifolia</i> | BOUTER | <i>Metalstelma angustifolium</i> | METANG |
| <i>Buddleia cordata</i> | BUDCOR | <i>Montanoa tomentosa</i> | MONTOM |
| <i>Buddleia parviflora</i> | BUDPAR | <i>Muhlenbergia robusta</i> | MUHROB |
| <i>Bursera cuneata</i> | BURCON | <i>Opuntia tomentosa</i> | OPUTOM |
| <i>Calochortus barbatus</i> | CALBAR | <i>Oxalis tetraphylla</i> | OXATET |
| <i>Calandrinia megarhiza</i> | CALMEG | <i>Paspalum convexum</i> | PASCON |
| <i>Cissus sicyoides</i> | CISSYC | <i>Pellaea ternifolia</i> | PELTER |
| <i>Cheilanthes cunneata</i> | CHECUN | <i>Peperomia campylotropa</i> | PEPCAM |
| <i>Cheilanthes hirsuta</i> | CHEHIR | <i>Phaseolus leptostachyus</i> | PHALEP |
| <i>Cheilanthes kaulfussii</i> | CHEKAU | <i>Polypodium thyssanolepis</i> | POLTHY |
| <i>Cheilanthes myriophylla</i> | CHEMYR | <i>Portulaca pilosa</i> | PORPIL |
| <i>Cheilanthes sinuata</i> | CHESIN | <i>Reseda luteola</i> | RESLUT |
| <i>Commelina coelestis</i> | COMCOE | <i>Rhynchelytrum repens</i> | RYNCHE |
| <i>Commelina difusa</i> | COMDIF | <i>Salvia mexicana</i> | SALMEX |
| <i>Crusea longiflora</i> | CRULON | <i>Salvia tiliaefolia</i> | SALTIL |
| <i>Dahlia coccinea</i> | DAHCOE | <i>Selaginella lepidophylla</i> | SELLEP |
| <i>Dioscorea galiotiana</i> | DIOGAL | <i>Senecio praecox</i> | SENPRA |
| <i>Dodonaea viscosa</i> | DODVIS | <i>Setaria parviflora</i> | SETPAR |
| <i>Echeandia mexicana</i> | ECHMEX | <i>Solanum nigrescens</i> | SOLNIG |
| <i>Echeveria gibbiflora</i> | ECHGIB | <i>Spiranthes polyantha</i> | SPIPOL |
| <i>Euphorbia graminea</i> | EUPGRA | <i>Stevia ovata</i> | STEOVA |
| <i>Eupatorium petiolare</i> | EUPPET | <i>Tagetes lunulata</i> | TAGLUN |
| <i>Eupatorium shaffneri</i> | EUPSHA | <i>Tillandsia recurvata</i> | TILREC |
| <i>Eysenhardtia polystachya</i> | EYSPOL | <i>Verbesina virgata</i> | VERVIR |
| <i>Gaudichaudia mucronata</i> | GAUMUC | <i>Wigandia urens</i> | WIGURE |
| <i>Gnaphalium americanum</i> | GNAAME | <i>Woodsia mollis</i> | WODMOL |
| <i>Gonolobus uniflorus</i> | GONUNI | | |
| <i>Govenia superba</i> | GOVSUP | | |
| <i>Habenaria novemfida</i> | HABNOV | | |
| <i>Hypoxis decumbens</i> | HYPDEC | | |
| <i>Ipomoea hederifolia</i> | IPOHED | | |