



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO**

---

FACULTAD DE CIENCIAS

EFFECTO DE LA ORIENTACION Y LA ALTITUD SOBRE LA  
HETEROGENEIDAD VEGETACIONAL EN EL CERRO VERDE,  
NIZANDA (OAXACA), MEXICO

**T E S I S**  
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE  
**B I O L O G O**  
P R E S E N T A  
**JOSE ALBERTO GALLARDO CRUZ**



DIRECTOR DE TESIS: DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO

2004



FACULTAD DE CIENCIAS  
SECCION ESCOLAR



Universidad Nacional  
Autónoma de México



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

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

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

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

ESTA TESIS NO SALE  
DE LA BIBLIOTECA



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.  
NOMBRE: José Alberto Gallardo Cruz  
FECHA: 06/ septiembre 104  
FIRMA: [Firma]

**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:

"Efecto de la orientación y la altitud sobre la heterogeneidad vegetal en el Cerro Verde, Nizanda (Oaxaca), México."

realizado por José Alberto Gallardo Cruz

con número de cuenta 9525443-8 , quien cubrió los créditos de la carrera de: Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis  
Propietario Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo

Propietario M. en Ecol. Bás. Eduardo Alberto Pérez García Eduardo A. Pérez G.

Propietario Dr. Guillermo Ibarra Manríquez [Firma]

Suplente Dra. Angelina Martínez Yrizar [Firma]

Suplente M. en C. Pilar Rodríguez Moreno [Firma]

Consejo Departamental de Biología FACULTAD DE CIENCIAS

[Firma]  
M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez



UNIDAD DE ENSEÑANZA  
DE BIOLOGÍA

*A quienes creyeron en mí...*

*La contemplación de la naturaleza, la vista de los campos y de los bosques causa una dulce sensación, muy diferente de la impresión que hace el estudio particular de la estructura de un ente organizado. En éste, el pormenor es el que interesa y alimenta nuestra curiosidad; y en aquélla, son las grandes masas las que agitan nuestra imaginación. ¡Qué efecto tan diferente produce el verdor fresco de un prado rodeado de algunos grupos de árboles esparcidos, y el de un espeso bosque de pinos o de encinas! ¡Qué contraste tan visible entre las selvas de las zonas templadas, y las del ecuador, donde los troncos desnudos de las palmas se elevan sobre los del Cassublium, las cuales están entretejidas con bejucos floridos, y representan un pórtico soberbio en los aires! ¿Cuál es la causa psicológica de estas diferentes sensaciones? ¿Es acaso la intensidad o la magia de los colores vegetales, o el tamaño de las masas, o el contorno de las formas, o el hábito de los vegetales o aspecto de una naturaleza más o menos rica en las costumbres y principalmente en la sensibilidad de los pueblos? ¿En qué consiste el carácter de la vegetación de los trópicos, y cuál es la diferencia de fisonomía que distingue las plantas del África de las del Nuevo Continente? ¿Qué analogía de formas une a los vegetales alpinos de los Andes con los de los Pirineos? He aquí un cúmulo de cuestiones importantes que debe resolver la Geografía de las plantas...*

*Alexander von Humboldt  
Essai sur la Géographie des Plantes*

## AGRADECIMIENTOS

Doy las gracias al Dr. Jorge Meave del Castillo por dirigir este trabajo de forma magistral, por creer en mi y alentarme a seguir adelante, por su incesante aporte de ideas y enseñanzas, en fin, por ser mi amigo y brindarme, día con día, su valiosa amistad.

Agradezco al M. en Ecol. Bás. Eduardo Pérez García por involucrarme en el proyecto de Nizanda, por compartirme sus conocimientos de la flora de la región, por las críticas y revisiones que permitieron concluir este trabajo y por su inigualable apoyo y amistad.

Igualmente agradezco al Dr. Guillermo Ibarra Manríquez, a la Dra. Angelina Martínez Yrizar y a la M. en C. Pilar Rodríguez Moreno por aceptar revisar este documento y enriquecerlo con sus aportaciones.

Expreso mi gratitud a todas las personas que, sin dudarlo, me han compartido su vida haciéndome participe de su tiempo, enseñanzas y sentimientos.

A mis padres, Silvia Cruz y José Luis Gallardo, por creer y apoyar todos mis proyectos, por darme todo su cariño y enseñarme a vivir.

A mi hermano, Luis Rodrigo Gallardo, por ayudar a despertar la sorpresa que me guió en este curso.

A mis amigos Vicente Rodríguez, Martín Zurita, Nancy Mejía, Leticia Ochoa, Cynthia Saavedra y Uriel Pérez por brindarme años y años de oídos, bocas, manos y ojos.

A Vanessa Maldonado mi compañera, amiga, confidente y cómplice de todos los días. Por tu apoyo y motivación, gracias.

A Aldo Valera por compartirme su amistad y confiar en mí desde el principio.

A la gente de Nizanda, particularmente a la familia Reyes Manuel por su cordialidad, hospitalidad y apoyo en el trabajo de campo.

A Leticia Ochoa, Hugo Tovar y Martín Zurita por su ayuda durante el muestreo de la vegetación.

A mis compañeros del Laboratorio de Ecología, particularmente a Marco A. Romero y al grupo de los Nizanderos por permitirme subir o subirme conmigo al mismo barco.

A mis profesores del Taller de Ecología y Restauración, doctores Consuelo Bonfil, Zenón Cano, Silvia Castillo, Jorge Meave, Teresa Valverde y M. en C. Irene Pisanty, por encantarme con la ecología.

Finalmente, te agradezco a ti lector, que al tener esta tesis en tus manos, le das sentido.

Este trabajo fue financiado a través del fondo sectorial CONACyT-SEMARNAT (Proyecto C01-0267). Durante la realización de la tesis, conté con una beca de estudios de licenciatura como parte de este proyecto. Además, la Dirección General de Personal Académico de la Universidad Nacional Autónoma de México me permitió contar con una beca durante la fase final de escritura de la tesis, a través del financiamiento del proyecto IN221503.

## RESUMEN

En el Cerro Verde ( $\approx 500$  m s. n. m.), ubicado en la región de Nizanda, Oaxaca, México, se evaluó el efecto de la orientación y la altitud en la estructura, la composición y la diversidad de la selva baja caducifolia, en 30 cuadros de  $100 \text{ m}^2$ , distribuidos equitativamente en tres pisos altitudinales (bajo, 130 - 230 m; medio, 230 - 330 m; alto, 330 - 430 m) localizados en las dos laderas principales del sistema (norte y sur).

Se registraron 194 morfoespecies, pertenecientes a 52 familias de la división Magnoliophyta, entre las cuales estuvieron mejor representadas Leguminosae (*sensu lato*), Asteraceae, Euphorbiaceae, Apocynaceae y Malpighiaceae.

Las variables estructurales y de diversidad  $\alpha$  analizadas no variaron significativamente (ANDEVA de dos vías,  $P > 0.05$ ) por efecto de la orientación o la altitud; los promedios ( $\pm 1$  E.E.) por piso calculados para la cobertura y el área basal alcanzaron su máximo en el piso medio ( $489.1 \pm 22.1 \text{ m}^2/100 \text{ m}^2$  y  $0.73 \pm 0.27 \text{ m}^2/100 \text{ m}^2$ , respectivamente), la ladera sur promedió el valor más alto para la densidad de individuos con  $\text{DAP} \geq 5 \text{ cm}$  ( $19.8 \pm 1.8 \text{ ind./} 100 \text{ m}^2$ ).

Los valores promedio de los índices de similitud de Sørensen y Jaccard indicaron que, dentro de una ladera, el grado de similitud fue mayor al comparar los pisos bajo vs. medio y medio vs. alto que cuando se comparó bajo vs. alto. Los análisis de clasificación (método de Ward) mostraron que las muestras obtenidas de los pisos bajos difirieron en composición de las obtenidas en los pisos altos.

La respuesta de los atributos vegetacionales analizados ocurrió de manera diferencial; la estructura no presentó cambios sustanciales por efecto de la heterogeneidad ambiental en el sistema, mientras que la composición de especies varió mayormente de acuerdo con los cambios en la altitud.

## ABSTRACT

At the Cerro Verde hill ( $\approx 500$  m elevation), located in the Nizanda region, Oaxaca State, Mexico, the effects of slope aspect and altitude on species composition, structure and diversity of the seasonally dry tropical forest were evaluated in 30 100-m<sup>2</sup> plots, which were evenly distributed among three altitudinal belts (low, 130 - 230 m; mid, 230 - 330 m; high, 330 - 430 m), located on the two main slopes of the hill (North and South).

A total of 194 morphospecies belonging to 52 Magnoliophyta families were recorded, among which Leguminosae (*sensu lato*), Asteraceae, Euphorbiaceae, Apocynaceae and Malpighiaceae were the best represented.

No significant differences (two way ANOVAs,  $P > 0.05$ ) due to aspect or altitude were found for any of the structural or  $\alpha$ -diversity variables. Mean cover and basal area per belt reached their maxima at middle elevations, while the south-facing slope had the largest mean plant density (dbh  $\geq 5$  cm;  $19.8 \pm 1.8$  ind. /100 m<sup>2</sup>).

Within slopes, mean values for Sørensen and Jaccard indices showed higher similarities between adjacent elevational belts than between the two extremes (*i.e.* low vs. high). Classification analyses also showed clear compositional differences between low and high elevation plots, and an intermediate position for mid-elevation ones.

The responses of vegetational attributes to the studied factors were two-fold: whereas no substantial structural changes occurred due to the system's environmental heterogeneity, species composition did vary with elevation.

# ÍNDICE

<b>CAPÍTULO I INTRODUCCIÓN</b>	<b>1</b>
1.1 Presentación del estudio	1
1.2 La selva baja caducifolia (SBC) (generalidades y definición)	2
1.3 Efecto de la heterogeneidad topográfica en la vegetación	3
1.3.1 Orientación de la ladera	3
1.3.1.1 Insolación diferencial entre laderas	3
1.3.1.2 Exposición a las corrientes eólicas	4
1.3.1.3 Efectos de la orientación de la ladera en la SBC	4
1.3.2 Altitud	5
1.3.2.1 Variación de las condiciones ambientales	5
1.3.2.2 Efectos generales en la vegetación y en la SBC	6
1.4 Justificación y objetivos	6
<b>CAPÍTULO II DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO</b>	<b>8</b>
2.1 Ubicación geográfica	8
2.2 Orografía e hidrología	8
2.3 Clima	11
2.4 Geología y edafología	12
2.5 Vegetación	12
2.5.1 Selva baja caducifolia	13
2.5.2 Matorral xerófilo	13
<b>CAPÍTULO III MÉTODOS</b>	<b>15</b>
3.1 Selección y delimitación del área de estudio	15
3.2 Ubicación de los sitios de muestreo	15
3.3 Métodos de muestreo	15
3.3.1 Trabajo de campo	16
3.3.1.1 Datos de la vegetación	16
3.3.1.2 Variables ambientales	16
3.4 Análisis de datos	18
3.4.1 Composición florística	18
3.4.2 Estructura cuantitativa	18
3.4.3 Análisis de la diversidad	19
3.4.3.1 Diversidad $\alpha$	19
3.4.3.2 Diversidad $\beta$	20
3.4.4 Análisis de varianza (ANDEVA)	20
<b>CAPÍTULO IV RESULTADOS</b>	<b>22</b>
4.1 Descripción general de la SBC en el Cerro Verde	22
4.1.1 Composición florística	22

4.1.2	Diversidad florística	24
4.1.3	Estructura cuantitativa	24
4.2	Análisis del efecto de la orientación y la altitud en la vegetación	27
4.2.1	Características de los grupos ambientales	27
4.2.2	Variables estructurales por grupo	29
4.2.3	Diversidad florística por grupo	36
4.2.4	Diversidad $\beta$	36
4.2.4.1	Similitud	36
4.2.4.2	Análisis de clasificación	40
<b>CAPÍTULO V DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES</b>		<b>48</b>
5.1	Efecto de las variables topográficas en la vegetación	48
5.1.1	Estructura cuantitativa	48
5.1.2	Diversidad $\alpha$	50
5.1.3	Diversidad $\beta$	50
5.2.	Comparación de la SBC del Cerro Verde con otras comunidades	53
5.2.1	Composición y diversidad florística	53
5.2.2	Estructura cuantitativa	57
5.3	Conclusiones	61
<b>LITERATURA CITADA</b>		<b>62</b>
<b>APÉNDICE</b>		<b>70</b>

## ÍNDICE DE TABLAS Y FIGURAS

### Figuras

Figura 2.1	Ubicación de la zona de estudio.	9
Figura 2.2	Curvas de nivel del área de estudio.	10
Figura 4.1	Familias más diversas registradas en los 30 cuadros del Cerro Verde.	23
Figura 4.2	Cobertura promedio para el estrato bajo, alto y total.	31
Figura 4.3	Cobertura promedio por categoría diamétrica.	32
Figura 4.4	Valores promedio del área basal para el estrato alto.	33
Figura 4.5	Área basal promedio.	34
Figura 4.6	Valores promedio de la variables “altura promedio” y “altura 10% superior”.	35
Figura 4.7	Densidad promedio para los estratos bajo, alto y total.	37
Figura 4.8	Densidad promedio por categoría diamétrica.	38
Figura 4.9	Valores promedio del porcentaje de individuos policaulescentes.	39
Figura 4.10	Disimilitud promedio de las unidades de muestreo para ambas laderas.	43
Figura 4.11	Índice de diversidad $\beta$ de Whittaker por grupo.	44
Figura 4.12	Dendogramas de clasificación (método de Ward) para datos presencia-ausencia de especies de las 30 unidades de muestreo.	45
Figura 4.13	Dendogramas de clasificación (método de Ward) para datos presencia-ausencia de las especies por grupo.	47
Figura 4.14	Dendogramas de clasificación (método de Ward) para datos presencia-ausencia de las familias por grupo.	47

### Tablas

Tabla 2.1	Datos climáticos de las estaciones meteorológicas aledañas a Nizanda.	11
Tabla 3.1	Características ambientales, coordenadas geográficas, orientación y altitud de las unidades de muestreo.	17
Tabla 4.1	Índices de diversidad y dominancia de las unidades de muestreo.	25
Tabla 4.2	Síntesis estructural por clase diamétrica de las unidades de muestreo.	26
Tabla 4.3	Valores de la estructura cuantitativa de las unidades de muestreo.	28
Tabla 4.4	Valores promedio de las variables ambientales por grupo.	30
Tabla 4.5	ANDEVA de dos vías para la cobertura del estrato bajo, alto y total.	31

Tabla 4.6	ANDEVA de dos vías para la cobertura por categoría diamétrica.	32
Tabla 4.7	ANDEVA de dos vías para el área basal.	33
Tabla 4.8	ANDEVA de dos vías para el área basal de plantas con $DAP \geq 15$ cm.	34
Tabla 4.9	ANDEVA de dos vías para la “altura promedio” y “altura 10% superior”.	35
Tabla 4.10	ANDEVA de dos vías para la densidad del estrato bajo, alto y total.	37
Tabla 4.11	ANDEVA de dos vías para la densidad por categoría diamétrica.	38
Tabla 4.12	ANDEVA de dos vías para el arcoseno de la raíz del porcentaje de individuos policaulescentes.	39
Tabla 4.13	Índices de similitud de Jaccard (porcentuales) para las unidades de muestreo.	41
Tabla 4.14	Índices de similitud de Sørensen (porcentuales) para las unidades de muestreo.	42
Tabla 4.15	Índices de similitud de Jaccard y Sørensen (porcentuales) por grupo.	44
Tabla 5.1	Riqueza de especies en nueve comunidades vegetales de la región de Nizanda.	55
Tabla 5.2	Atributos estructurales de diferentes tipos de vegetación tropical.	58

# CAPÍTULO I

## INTRODUCCIÓN

### 1.1 Presentación del estudio

El entendimiento de los factores causales de la diversidad biológica y de los procesos que guían su mantenimiento, así como el arreglo espacial y temporal de la distribución de las especies, ha sido uno de los temas centrales de la ecología de comunidades (Brown, 2003; He y Legendre, 2002). Esto ha motivado múltiples estudios en regiones muy diversas que han buscado explorar las causas de esta diversidad en relación con los factores ambientales y climáticos. A partir de dichos estudios se han reconocido relaciones entre el número de especies y el clima (Walter, 1973), la productividad biológica (Tilman, 1982), la latitud (Pianka, 1966), los disturbios, el tamaño y distancia entre islas de hábitat (Schluter y Ricklefs, 1993) y la heterogeneidad ambiental (Stewart *et al.*, 2000).

En un contexto espacial, la diversidad beta ( $\beta$ ) se ha definido como el componente de la diversidad que evalúa las diferencias en la composición específica entre sitios (Magurran, 1988; Whittaker, 1972). Este componente interactúa con la diversidad local (diversidad alfa;  $\alpha$ ) para determinar la diversidad total de una región (diversidad gamma;  $\gamma$ ) (Bell *et al.*, 2000; Harrison *et al.*, 1992). En general, se ha reportado que la disminución de los procesos de exclusión competitiva en zonas ambientalmente heterogéneas (*i.e.* gradientes y mosaicos ambientales) (Whittaker, 1967) y la distancia entre pares de muestras (MacArthur y Wilson, 1967; Whittaker, 1977) son los principales determinantes de la diversidad beta. De forma paralela se ha observado que la complejidad ambiental en un sistema está íntimamente ligada a las características topográficas de la región (Milne, 1997). Dichas características permiten evaluar los efectos de la variación ambiental y espacial sobre las variables estructurales y de diversidad en la comunidad.

En términos ecológicos, la principal característica que define a la región de Nizanda, ubicada en el Istmo de Tehuantepec, en la porción oriental de Oaxaca, es su complejidad ambiental. Ésta favorece el establecimiento de un mosaico vegetacional compuesto por nueve tipos de comunidades. En este esquema, se ha reportado que la heterogeneidad edáfica proporciona uno de los principales ejes de diferenciación florística, al producir variaciones estructurales y de composición intra e inter-comunitarias (Pérez-García *et al.*, 2001; Pérez-García y Meave, en prensa).

De los diferentes tipos de vegetación encontrados en la región, la selva baja caducifolia (SBC) es el más ampliamente distribuido y presenta variaciones estructurales claramente asociadas con el tipo de suelo sobre el que se establece. Sin embargo, hasta el momento se

desconoce el efecto de la heterogeneidad ambiental producida por factores topográficos (orientación y altitud) sobre los atributos estructurales y de diversidad de la comunidad.

El análisis de los efectos de la orientación y la altitud sobre la estructura, la composición y la diversidad de la SBC constituyó el principal objetivo del presente estudio. Para ello, inicialmente fue necesario hacer una caracterización general de la comunidad con el fin de contribuir al conocimiento de los atributos estructurales y de composición de la SBC en nuestro país.

Atendiendo a dichos objetivos, a continuación se presenta una síntesis de las características generales de la SBC en México, así como una revisión de los efectos de la orientación y la altitud sobre las comunidades vegetales.

## **1.2 La selva baja caducifolia (generalidades y definición)**

De los diferentes tipos de vegetación tropical presentes en México, la SBC es el más ampliamente distribuido. Desde un punto de vista bioclimático, aproximadamente 25% del territorio nacional debería estar cubierto por selvas tropicales, del cual cerca de 60% correspondería a comunidades con un marcado comportamiento estacional (Trejo, 1998). La SBC se desarrolla entre altitudes que van de 0 a 1600 m s.n.m.; predomina en regiones con clima  $Aw_0$  (García, 1988), cuya característica más sobresaliente es la marcada estacionalidad relacionada con la distribución desigual de la precipitación a lo largo del año, dando lugar a dos estaciones: la lluviosa y la seca (Rzedowski, 1978; Trejo, 1996; Martínez-Yrizar *et al.*, 2000). El monto total de la precipitación anual varía entre 600 y 1200 mm dependiendo del sitio (Rzedowski, 1978), aunque pueden existir enormes variaciones interanuales ocasionadas por eventos meteorológicos locales (García-Oliva *et al.*, 1995; Murphy y Lugo, 1995).

Se han creado diferentes denominaciones para nombrar a este tipo de vegetación. En México las reconocidas más ampliamente son las de ‘selva baja caducifolia’ (Miranda y Hernández-X., 1963) y ‘bosque tropical caducifolio’ (BTC) (Rzedowski, 1978), aunque en otros casos se utiliza también ‘bosque tropical seco’ (Gentry, 1982) y ‘bosque tropical seco estacional’ (“seasonally dry tropical forest”) (Bullock *et al.*, 1995).

Definido por Rzedowski (1978:189) como el “... conjunto de bosques propios de regiones de clima cálido y dominados por especies arborescentes que pierden sus hojas en la época seca del año...”, el BTC es una comunidad fisonómicamente dominada por árboles de copas extendidas, cuyas alturas generalmente fluctúan alrededor de 8 m, aunque pueden encontrarse algunos que sobrepasen este nivel y lleguen a alcanzar 15 m y más (Salas-Morales, 2002). El estrato arbustivo puede ser muy denso; el número de lianas se incrementa en zonas de mayor

humedad y en las cercanías de la costa. Un elemento fisonómico peculiar de estos bosques lo constituyen las cactáceas columnares y candelabroiformes, así como la presencia de cortezas brillantes y exfoliantes (Miranda, 1942; Rzedowski, 1978; Trejo, 1996). Los elementos neotropicales predominan en la florística de estas selvas, las cuales presentan una alta diversidad y número de endemismos (Rzedowski, 1978, 1991; Trejo, 1998). Las familias Leguminosae, Euphorbiaceae, Cactaceae, Burseraceae, Asteraceae, Malpighiaceae, Rubiaceae y Anacardiaceae son las más abundantes (Rzedowski, 1978; Gentry, 1995; Trejo, 1996).

Las comunidades de SBC en México se establecen en una amplia gama de panoramas geográficos, edáficos y climatológicos (Rzedowski, 1978; Trejo, 1998). Estos factores abióticos delimitan las agrupaciones vegetales y sus características (Pianka, 1982; Dunson y Travis, 1991; Martínez-Yrizar *et al.*, 2000). Por ello, al comparar comunidades de SBC de dos regiones climáticamente distintas (*e.g.* Aw<sub>0</sub> vs. BS<sub>1</sub>) (García, 1988) podemos encontrar fuertes diferencias en la composición y estructura de dichas comunidades (Trejo, 1998). Inclusive dentro de una misma zona geográfica y climática existen diferencias en la distribución (Búrquez *et al.*, 1999), la composición, la densidad, el área basal, la biomasa, la altura y la cobertura en relación con la orientación y la inclinación de la ladera, la elevación, las propiedades del suelo y el tipo de roca donde se establece la SBC (Búrquez *et al.*, 1999; Martínez- Yrizar *et al.*, 1992, 1996, 2000; Medina, 1995; Trejo, 1998; Balvanera *et al.*, 2002).

### **1.3 Efecto de la heterogeneidad topográfica en la vegetación**

#### **1.3.1 Orientación de la ladera**

Un elemento importante de la topografía de una zona es la orientación que presentan las laderas. Ésta afecta las características meso y microclimáticas por encima del suelo y en la superficie de la capa regolítica; a su vez, éstas afectan directamente a la vegetación establecida en dichas laderas (Smith, 1974; Huggett, 1995; Olivero e Hix, 1998). Las causas que explican las diferencias en las propiedades ambientales entre laderas (humedad, temperatura y velocidad del viento) son la insolación diferencial entre laderas y la diferente exposición a las corrientes eólicas.

##### **1.3.1.1 Insolación diferencial entre laderas**

En el hemisferio norte, especialmente en regiones de gran latitud, las laderas sur de una formación topográfica tienden a ser más cálidas que las correspondientes laderas norte (Smith, 1974; Pianka, 1994; Sternberg y Shoshany, 2001). Debido a la marcha solar anual, en la zona tropical del hemisferio norte el número de días en los que las laderas norte reciben los rayos solares perpendicularmente disminuye conforme aumenta la latitud. En el equinoccio de

primavera, cuando el plano del círculo de iluminación contiene a los dos polos y corta a la tierra a través de un meridiano, los rayos solares inciden verticalmente en el ecuador. Durante los siguientes tres meses, los rayos solares continúan cayendo verticalmente sobre paralelos situados al norte del ecuador, hasta que en el solsticio de verano del hemisferio norte, éstos tocan verticalmente el trópico de cáncer (23° 27" N). En la zona ecuatorial no existen diferencias en el número total de días con exposición directa al sol, por lo que la orientación con que la recibe sólo varía dependiendo de la época del año (Walter, 1973; García, 1986; Stoutjesdijk y Barkman, 1992). Se puede concluir entonces que en las zonas tropicales del hemisferio norte el balance anual de radiación es mayor en las laderas sur. En consecuencia, éstas son más cálidas y por tanto las tasas de evaporación son más altas, lo cual crea condiciones hídricas, edáficas y atmosféricas particulares que a su vez modifican los procesos de agregación de partículas y nutrientes del suelo (Sternberg y Shoshany, 2001).

#### 1.3.1.2 Exposición a las corrientes eólicas

La orientación de la ladera determina la exposición del terreno a los vientos dominantes de una región (Smith, 1974; Huggett, 1995), de modo que su velocidad difiere notablemente entre diferentes puntos de una formación topográfica (Cantlon, 1953; Lieffers y Larkin-Lieffers, 1987). Desde hace tiempo se sabe que los vientos que transportan humedad pueden originar precipitación en las laderas expuestas a barlovento (Beniston, 2000). Los efectos del viento sobre el ambiente y la vegetación dependen en gran medida de su velocidad (Stoutjesdijk y Barkman, 1992). Si el viento se desplaza rápidamente los efectos más notorios son básicamente mecánicos, mientras que el lento desplazamiento del viento está más íntimamente relacionado con procesos de transporte como la evaporación y la transferencia de calor (Grace, 1981; Stoutjesdijk y Barkman, 1992).

Los efectos mecánicos del viento modifican la forma de las plantas y la estructura de la vegetación (Grace, 1981; Stoutjesdijk y Barkman, 1992), a la vez que alteran la dinámica de las comunidades (Huggett, 1995). Existen especies vegetales cuyo crecimiento es inhibido por la fricción en las zonas meristemáticas (Grace, 1981). En cuanto a los procesos de transporte, la acumulación y la erosión de materiales (sales, polvo y materia orgánica) dependen en gran medida de las corrientes eólicas; a través de los mismos procesos, éstas también originan zonas de enfriamiento y desecación (Stoutjesdijk y Barkman, 1992).

#### 1.3.1.3 Efectos de la orientación de la ladera en la SBC

En México se pueden encontrar ejemplos que ilustran las variaciones en la SBC asociadas al efecto de la orientación de la ladera. En un muestreo de vegetación realizado en la Sierra de Álamos, Sonora, Martínez-Yrizar *et al.* (2000) observaron que la dominancia, la densidad y el área basal de los árboles varían dependiendo de la orientación e inclinación de la ladera. En un

sitio ubicado en una ladera poco pronunciada la densidad se estimó en 1,702 ind./ ha<sup>-1</sup> y la especie dominante fue *Croton alamosanus*. En otro punto del muestreo con orientación este, las especies que dominaron fueron: *Alvaradoa amorphoides*, *Caesalpinia caladenia*, *Jatropha malacophylla* y *Pachycereus pecten-aboriginum*; la densidad promedio calculada fue de 1,900 ind./ ha<sup>-1</sup>. La densidad promedio en los sitios con orientación norte fue 1,772 ind./ ha<sup>-1</sup>. Las variaciones del área basal entre sitios fueron considerables; aquellos con orientación norte no alcanzaron 16 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>, mientras que los de orientación este rebasaron 40 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>.

### 1.3.2 Altitud

Dentro de una zona climáticamente uniforme, es común observar alteraciones ambientales causadas por las variaciones topográficas y geológicas de dicha zona. Esto es particularmente notorio si se analizan las características climatológicas que prevalecen a lo largo de un gradiente altitudinal creado por una elevación topográfica (Ricklefs, 1992; Haslett, 1997). El estudio de los cambios ocurridos en la vegetación a lo largo de dicho gradiente permite evaluar el grado de diferenciación en la composición de las especies entre las unidades de muestreo (diversidad  $\beta$ ) y cuantificar los cambios en la estructura de la comunidad.

Alexander von Humboldt (1805) fue el primero en describir formalmente la influencia de la altitud en el ambiente físico. Durante sus viajes, este naturalista estudió las características físicas, meteorológicas y geológicas de las montañas ecuatoriales y las relacionó con los cambios en la vegetación asociados a los incrementos de altitud (Humboldt, 1805). Fue también él quien calculó que una diferencia en altitud de 91.5 m produce un cambio en los tipos de vegetación similar al que se da si el observador se desplaza 91,500 m en latitud (Campo, 1962).

#### 1.3.2.1 Variación de las condiciones ambientales

Bajo condiciones normales en la tropósfera, la densidad y la presión atmosférica disminuyen al aumentar la altitud. Debido a que al perder densidad el aire retiene menos calor, el efecto es similar en la temperatura; es decir, a mayor altitud menor temperatura. Aunque la disminución no es uniforme, pues varía con la hora del día, la estación del año y la situación del lugar, el promedio mundial de cambio en temperatura es aproximadamente 0.65 °C por cada 100 m de aumento en altitud (García, 1986; Beniston, 2000).

Aunque la variación altitudinal sea pequeña, la humedad atmosférica y edáfica también cambian con la altitud, pues una disminución en la temperatura favorece la precipitación y evita la pérdida de agua por evaporación (Huggett, 1995; Haslett, 1997; Beniston, 2000). Este fenómeno da como resultado que las zonas altas sean más húmedas que las bajas. Por ejemplo,

en sitios desérticos los lomeríos funcionan como “oasis” que albergan especies diferentes de las que habitan las planicies (Cloudsley-Thompson y Chadwick, 1964).

Los cambios en las condiciones de humedad y temperatura ocurridos a diferentes altitudes inciden, a su vez, en los procesos de formación del suelo (Porta *et al.*, 1999). En diversos estudios se ha hecho patente que la topografía afecta los tipos edáficos y sus características (Kitayama, 1992; Huggett, 1995). Además, las variaciones en el relieve modifican la capacidad de drenaje (Lieberman *et al.*, 1985); un aumento en la altitud acarrea incrementos en la cantidad de materia orgánica y nitrógeno, a la vez que promueve un decremento en el contenido de calcio, magnesio y potasio (Huggett, 1995).

#### 1.3.2.2 Efectos generales en la vegetación y en la SBC

En general, un incremento en la altitud produce un decremento en las defensas contra la herbivoría (Vásquez-G. y Givnish, 1998) y en el número de especies tanto herbáceas como arbustivas (Beals, 1969; Gentry, 1988; Givnish, 1999; Kitayama, 1992; Lieberman *et al.*, 1996); la composición (Vásquez-G. y Givnish, 1998), la diversidad y los tipos de formas de vida (Lieberman *et al.*, 1996) se alteran al igual que la altura del dosel (Lieberman *et al.*, 1996) y el área basal (Vásquez-G. y Givnish, 1998). Las variaciones en la vegetación se dan incluso si el cambio en altitud es pequeño. En un estudio realizado por Lieberman *et al.* (1985) en la estación biológica de La Selva (Costa Rica), se encontraron variaciones en la composición florística entre tres sitios con una variación altitudinal menor que 50 m. En las islas Galápagos fue observada una sucesión de tres comunidades vegetales establecidas a lo largo de un gradiente altitudinal de 183 m en el que factores como la pedregosidad, la evaporación y la precipitación están asociados al cambio en altitud (Reeder y Riechert, 1975).

Estos efectos son también apreciables en regiones norteñas de SBC. En San Javier, Sonora, la composición y la estructura de la selva varían con relación a la elevación. Por ejemplo, en las zonas bajas (550 m s.n.m.) la densidad por hectárea fue de 1,425 individuos, el área basal de 26.7 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>, la biomasa de 77.7 Mg ha<sup>-1</sup> y la especie dominante fue *Haematoxylon brasiletto* Karsten, mientras que en las zonas altas (1,000 m s.n.m.) la densidad se estimó en 1,550 ind. ha<sup>-1</sup>, el área basal en 20.1 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>, la biomasa en 58.4 Mg ha<sup>-1</sup> y la especie dominante resultó ser *Brongniartia alamosana* Rydb. (Martínez- Yrizar *et al.*, 2000).

## 1.4 Justificación y Objetivos

El Cerro Verde constituye uno de los principales rasgos topográficos en la región de Nizanda. Dada su orientación, altitud y ubicación geográfica, es posible especular sobre las posibles diferencias en las condiciones ambientales ocurridas entre las diferentes zonas del

sistema. A este respecto es importante mencionar que la ladera norte del Cerro Verde se interpone directamente en el curso natural de las corrientes eólicas provenientes del Golfo de México (Chelton *et al.*, sin fecha), cuya principal característica es la presencia intermitente de ráfagas de viento de alta velocidad ( $\approx 250$  km/ hr; J. Meave, com. pers.).

Por otro lado, la marcha solar trae consigo diferencias en la cantidad de energía que las laderas del cerro reciben a lo largo del año. Considerando la posición geográfica del sistema ( $\approx 16^\circ$  N), la ladera norte está expuesta directamente a los rayos del sol durante el periodo comprendido entre el 15 de mayo y el 5 de agosto (García, 1988), el cual coincide con el inicio de la época de lluvias en la región (Anónimo, 1984a,b). El gradiente altitudinal también acarrea una serie de efectos en las condiciones ambientales dentro de las laderas de un sistema (ver sección 1.3.2) que, aunados a los efectos ocasionados por la exposición a las corrientes eólicas (ver sección 1.3.1.2) y por la insolación diferencial entre laderas (ver sección 1.3.1.1), podrían ocasionar fuertes diferencias en las características mesoclimáticas y microclimáticas presentes en las diferentes zonas del Cerro Verde.

En este contexto, la caracterización florística y estructural de la SBC establecida en una de las formaciones geológicas más altas de la región de Nizanda (Cerro Verde), permite abordar el objetivo central de determinar si la orientación y la altitud constituyen ejes de diferenciación que repercuten en la estructura y la composición, y sobre todo, en la diversidad de la comunidad.

Para alcanzar dicho objetivo, es necesario caracterizar la SBC del Cerro Verde bajo distintas condiciones que permitan relacionar las variables analizadas en la vegetación con las variables topográficas. Por ello, se plantearon los siguientes objetivos particulares:

- (1) Evaluar las características de la vegetación en términos de su estructura y diversidad en diferentes zonas altitudinales del sistema.
- (2) Caracterizar, en términos de su estructura y diversidad, la vegetación de las dos principales laderas del cerro con orientaciones opuestas.
- (3) Determinar en la comunidad los cambios estructurales, de diversidad y del arreglo espacial de las especies debidos al efecto de la orientación o la altitud.

A partir de la persecución de dichos objetivos se pretende contribuir a aclarar algunas de las ideas planteadas con anterioridad con respecto a los factores causales que originan y mantienen una elevada diversidad en la región de Nizanda.

## CAPÍTULO II

### DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

#### 2.1 Ubicación geográfica

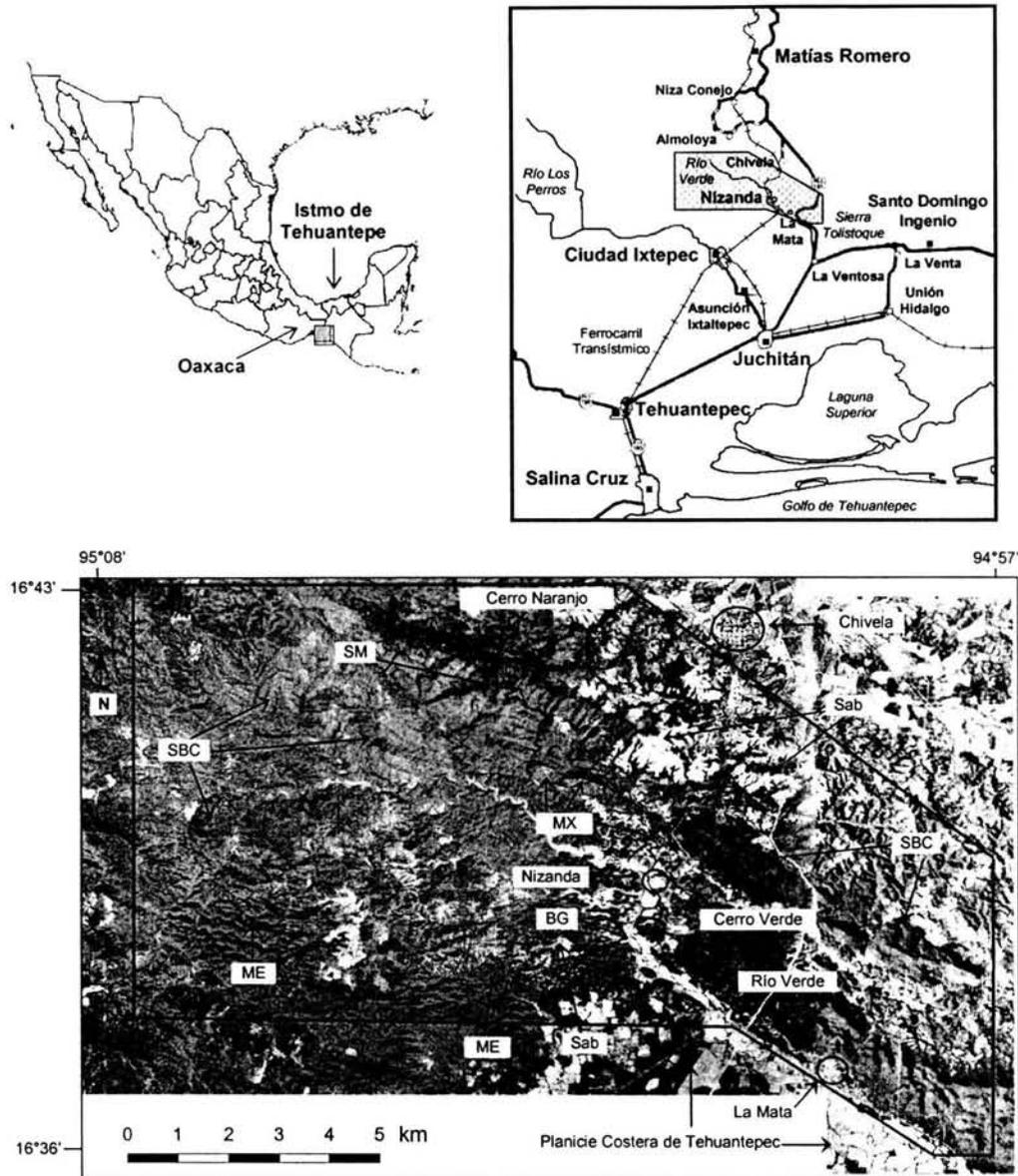
El Cerro Verde, delimitado por las coordenadas geográficas 16°39'48.1" N y 94°59'50.8" O, se localiza en la región de Nizanda, en el sur del Istmo de Tehuantepec. La región está centrada en el poblado del mismo nombre y se enmarcó arbitrariamente de la siguiente manera (Pérez-García *et al.*, 2001): al norte por el parteaguas continental de la vertiente del Pacífico y del Golfo de México, al este por la carretera federal No. 185 en su tramo de Matías Romero a La Ventosa, al oeste por algunos cerros y lomeríos de la Sierra Banderilla y al sur por la Planicie Costera de Tehuantepec (INEGI, 1985; 1988) (Fig. 2.1). La región de Nizanda abarca una extensión de aproximadamente 85 km<sup>2</sup> e incluye porciones del territorio de los municipios de Asunción Ixtaltepec y Ciudad Ixtepec, ambos pertenecientes al Distrito de Juchitán, Oaxaca.

#### 2.2 Orografía e hidrología

La principal característica que define el relieve de la región es la presencia de lomeríos de filitas de poca altitud (250 m s.n.m.) y pendientes exiguas, que en ocasiones son sustituidos por cerros que no sobrepasan 800 m s.n.m. Las formaciones geológicas más notorias en la zona son los cerros del Cordón La Cordillera en el este, la Sierra Banderilla en el norte y oeste y un sistema de cerros de pendientes escarpadas formados por afloramientos de roca caliza que corre de noroeste a sureste (INEGI, 1981, 1985, 1988).

La presencia de dichos afloramientos de roca caliza interrumpe abruptamente el paisaje. El afloramiento de mayor altitud de este tipo, el Cerro Verde, es una formación de aproximadamente 3.5 km<sup>2</sup> de área y de forma oblonga, cuya longitud a lo largo es de 3.2 km por 1.1 km en su parte más ancha. Presenta cuatro crestas a lo largo de su estructura, la más alta de las cuales tiene una elevación de 500 m por encima del nivel del mar, mientras que la altitud de las dos más bajas es de 460 m s.n.m (Fig. 2.2).

Debido a su forma y a la orientación de su eje principal, el Cerro Verde presenta dos caras principales expuestas al suroeste y al noreste, respectivamente. La ladera orientada hacia el suroeste (218°; de aquí en adelante referida como ladera sur) tiene la pendiente más pronunciada y su base se ubica a una altitud de 100 m. La ladera orientada hacia el noreste (38°; de aquí en adelante ladera norte) tiene su límite altitudinal inferior a 120 m. Por sus partes sur, este y oeste el Cerro Verde se encuentra rodeado por cauces de ríos estacionales



**Figura 2.1.** Ubicación de la zona de estudio. Se muestran los límites de la región de Nizanda, la localización del Cerro Verde y algunos sitios donde se presentan los tipos de vegetación mencionados en el texto. BG = bosque de galería; ME = matorral espinoso; MX = matorral xerófilo; Sab = sabana; SBC = selva baja caducifolia; SM = selva mediana. Tomado de Pérez-García *et al.* (2001).

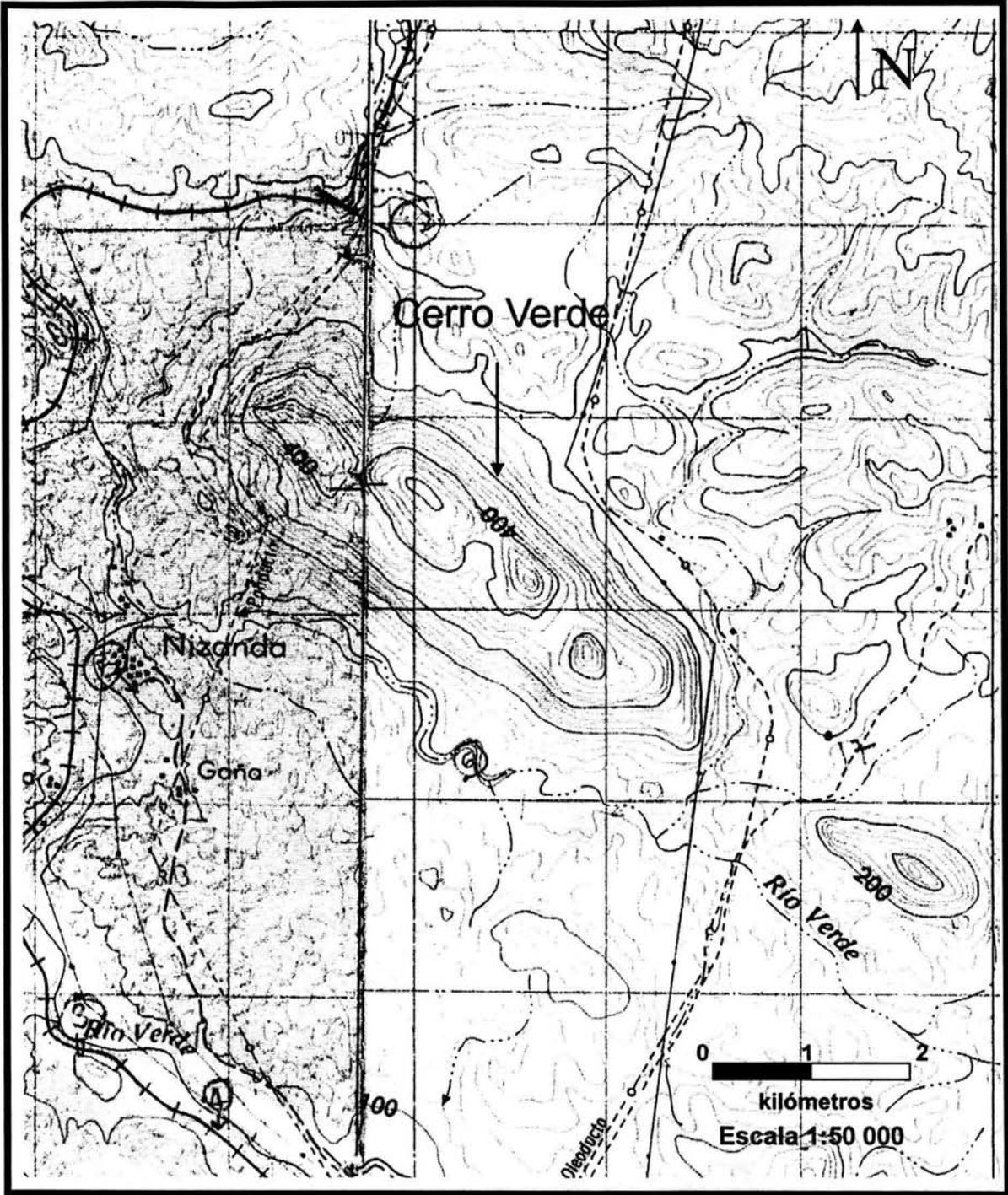


Figura 2.2. Curvas de nivel del área de estudio. Imagen tomada de INEGI (1985, 1988).

alimentados por el agua que escurre de los cerros y lomeríos de la región que finalmente desembocan en el Río Verde (Fig. 2.2).

### 2.3 Clima

De acuerdo con la información de las estaciones meteorológicas cercanas a la zona de estudio (Tabla 2.1) es posible estimar para Nizanda una temperatura promedio anual de 25°C y una precipitación total anual de aproximadamente 1000 mm (Pérez-García *et al.*, 2001). Probablemente el clima de Nizanda es similar al registrado en Ciudad Ixtepec: un clima cálido subhúmedo con lluvias en verano, representado por la fórmula  $Aw_0(w)igw''$  (García, 1988).

**Tabla 2.1.** Estaciones meteorológicas e información climática de las localidades aledañas a Nizanda. Los valores marcados con un asterisco son estimaciones; la fórmula climática para esta localidad es la más probable (García, 1988). Fuente: Pérez-García *et al.* (2001).

Estación meteorológica	Altitud (m s.n.m.)	Localización		Precipitación anual (mm)	Temperatura media anual (°C)	Fórmula climática
		Lat. N	Long. O			
Matías Romero	201	16° 53'	95° 03'	1432.6	24.7	$Aw_2(w)igw''$
Chivela	180	16° 43'	95° 00'	1194.2	24.8	$Aw_1(w)(i')gw''$
Nizanda	90-120	16° 39'	95° 00'	1000-1100*	25.0*	$Aw_0(w)igw''$
Cd. Ixtepec	50	16° 34'	95° 06'	880.5	27.5	$Aw_0(w)igw''$
Juchitán	46	16° 26'	95° 02'	928.7	27.3	$Aw_0(w)igw''$

La precipitación pluvial muestra una marcada estacionalidad que permite distinguir dos periodos en el año, una época seca que se extiende de noviembre a mayo, y una húmeda, con presencia de canícula, que abarca de junio a octubre (Anónimo, 1984a,b). Según la “Carta de Efectos Climáticos Regionales Mayo-Octubre” (SPP, 1984), el número de días al año con lluvia y de precipitación total anual son mayores al norte de Nizanda (60-89 días con lluvia; 800-900 mm) y disminuyen hacia el sur del poblado (30-59 días con lluvia; 700-800 mm). Además, se observa un incremento de humedad en las partes altas de los cerros Naranjo, Cieneguilla y Mojón, donde el intervalo estimado de precipitación es de 1000 a 1100 mm.

Un factor particularmente importante en la determinación del clima de esta región es la presencia de corrientes eólicas de gran velocidad que inciden en la zona (Rodrigo-Álvarez, 1994; Pérez-García *et al.*, 2001). Resultantes del paso forzado entre las serranías de las partes bajas del Istmo, estas corrientes provenientes del norte descargan su humedad en la vertiente del Golfo de México, de modo que al llegar a la Planicie Costera del Pacífico su efecto es más

bien desecante, por lo que imponen fuertes limitaciones en el desarrollo vegetal debido también a los efectos mecánicos asociados con la velocidad (Chelton *et al.*, sin fecha; Jones, 1983). El Cerro Verde es una formación geológica que por su ubicación geográfica y altitud se interpone directamente en el curso natural de las corrientes eólicas mencionadas, las cuales inciden en la ladera norte del mismo.

## **2.4 Geología y edafología**

En la región dominan rocas calizas y filitas que se originaron en el Mesozoico. Los Litosoles son los suelos mejor representados, aunque también se encuentran de manera secundaria los Feozems háplicos y Regosoles éutricos, ambos de estructura media (Pérez-García *et al.*, 2001).

El Cerro Verde muestra en sus laderas un mosaico constituido por suelos de diferentes tipos alternados con zonas de roca caliza expuesta. En la parte más baja de las laderas se observan suelos arcillosos, con más de 50 cm de profundidad y de tonalidades rojizas en los horizontes inferiores. Al iniciar el ascenso, los suelos pasan a ser medianamente profundos (hasta 50 cm), formados por un horizonte A bien desarrollado, el cual está cubierto por una gruesa capa de mantillo, y un horizonte B poco diferenciado. Entremezclados con áreas dominadas por estos suelos se presentan manchones de roca caliza expuesta en cuyas grietas se acumula materia orgánica de manera somera y discontinua. Por encima de la cota de 430 m la presencia de roca expuesta es la característica que define estos sitios (Pérez-García, 2002).

## **2.5 Vegetación**

Si bien a nivel regional se reconoce que la vegetación predominante alrededor de Nizanda es la selva baja caducifolia (SBC) (INEGI, 1985), a partir de un análisis más detallado basado en atributos fisonómicos y fenológicos, Pérez-García *et al.* (2001) describieron para esta zona un mosaico vegetacional compuesto por nueve tipos de vegetación: bosque de galería, matorral espinoso, matorral xerófilo, sabana, selva baja caducifolia, selva mediana subcaducifolia y subperennifolia, vegetación acuática y subacuática, y vegetación secundaria. En términos generales, este mosaico vegetacional parece tener una estrecha correspondencia con un mosaico ambiental determinado por variaciones edáficas.

De los diferentes tipos de vegetación mencionados, sólo la SBC y la sabana forman grandes manchones en el área, pero es la SBC junto con el matorral xerófilo los que ocupan nuestra atención, ya que son éstos los que se encuentran presentes en el Cerro Verde.

### 2.5.1 Selva Baja Caducifolia

La SBC es la vegetación que domina el Cerro Verde y la región de Nizanda. El listado florístico contiene 380 especies que representan prácticamente 50% de la flora reportada por Pérez-García *et al.* (2001) para toda la región (746 especies). La diversidad en la comunidad es alta, ya que al parecer no domina una especie en particular. Carece de estratos bien definidos en el dosel (*sensu* Bongers, 2001), y este último usualmente tiene su límite superior en los 7 m, aunque en ocasiones puede haber algunos individuos aislados que sobrepasan el límite y alcanzan 15 m. En total la cobertura supera 350% (Pérez-García *et al.*, 2001).

Esta comunidad exhibe notables variantes fisonómicas y de composición entre los sitios donde se desarrolla, esencialmente debido al tipo de material parental presente en dichos sitios. En la variante sobre filitas destacan diversas especies de las familias Fabaceae y Mimosaceae; abundan los individuos de las familias Polygonaceae (*e.g.* *Coccoloba liebmanii*), Hernandiaceae (*e.g.* *Gyrocarpus mocinnoi*), Bignoniaceae (*e.g.* *Tabebuia impetiginosa*) y Cactaceae (*e.g.* *Pachycereus pecten-aboriginum*). De esta última familia, las especies *Mammillaria voburnensis* var. *collinsi*, *Opuntia puberula* y *Pilosocereus collinsii*, junto con *Aeschynomene purpusi* (Fabaceae), *Haplophyton cimidum* (Apocynaceae) y *Jacquinia macrocarpa* (Theophrastaceae) son importantes, ya que en algunos sitios abundan en el sotobosque. Las trepadoras herbáceas y leñosas de las familias Asclepiadaceae, Convolvulaceae, Dioscoreaceae, Bignoniaceae, Malpighiaceae y Sapindaceae son comunes. Además, *Agave angustifolia* (Agavaceae) y *Bromelia palmerii* (Bromeliaceae) abundan en la parte baja del dosel. Por su parte, la SBC establecida sobre roca caliza contrasta por la presencia de plantas capaces de desarrollarse en suelos rocosos y muy someros, tales como *Bursera excelsa* (Burseraceae), *Jacaratia mexicana* (Caricaceae), *Plumeria rubra* (Apocynaceae), *Pseudobombax ellipticum* (Bombacaceae), *Recchia connarioides* (Simaroubaceae), *Guaiacum coulteri* (Zygophyllaceae), *Agave nizandensis* (Agavaceae), *Anthurium nizandense* (Araceae) y *Comocladia engleriana* (Anacardiaceae). En esta comunidad también se observan manchones monoespecíficos de *Neobuxbaumia scoparia* (Cactaceae). En los sitios escarpados donde se desarrolla esta variante de SBC son características las bromeliáceas y orquídeas epífitas (*e.g.* *Tillandsia concolor* y *Barkeria whartonia*, respectivamente).

### 2.5.2 Matorral xerófilo

Este tipo de vegetación sólo está presente en los escarpes y pedregales del Cerro Verde que generalmente se localizan en altitudes superiores a 430 m. En esta comunidad dominan las plantas en forma de roseta de las familias Agavaceae (*e.g.* *Agave ghiesbreghtii*) y

Bromeliaceae (e.g. *Hechtia caudata*), que junto con plantas perennes como *Cnidoscolus* aff. *aconitifolius* (Euphorbiaceae), cactáceas globosas (*Mammillaria voburnensis* var *collinsii*) y rastreras (*Selenicereus coniflorus*) y otras plantas de las familias Anacardiaceae (*Comocladia engleriana*), Moraceae (*Ficus ovalis*), Burseraceae (*Bursera schlechtendalii*), Euphorbiaceae (*Jatropha oaxacana*) y Apocynaceae (*Plumeria rubra*), forman un estrato arbóreo y arbustivo bastante bajo y discontinuo.

## CAPÍTULO III

### MÉTODOS

#### 3.1 Selección y delimitación del área de estudio

Partiendo de observaciones de campo previas al inicio de este trabajo y de la información topográfica disponible para la región (INEGI, 1981; 1985; 1988), se seleccionó y delimitó el área del Cerro Verde por presentar características orográficas y de vegetación afines a los objetivos del estudio. Los límites del área se establecieron como sigue: por los lados sur, este y oeste del Cerro Verde, el límite fue la curva de nivel de 100 m s.n.m., y por el lado norte fue la zona libre de vegetación, ubicada aproximadamente a 120 m s.n.m.

#### 3.2 Ubicación de los sitios de muestreo

El procedimiento para ubicar los sitios de muestreo en el Cerro Verde se inició al reconocer a las dos laderas principales del sistema; todos los sitios con orientación entre  $300^\circ$  y  $60^\circ$  respecto al norte fueron asignados a la ladera norte (*N*), mientras que aquellos orientados entre  $130^\circ$  y  $250^\circ$  respecto al norte fueron reconocidos como parte de la ladera sur (*S*).

La información recabada durante los recorridos iniciales también permitió distinguir diferentes zonas altitudinales en el Cerro Verde. Dado que las partes bajas del cerro no se encuentran a la misma elevación, se estableció un límite altitudinal inferior único de 130 m; esta cota sirvió de base para definir tres pisos altitudinales en ambas laderas. El piso *a*, de 130 a 230 m s.n.m. abarca zonas de poca inclinación y suelos profundos; en él se distinguen algunos sitios donde el disturbio antrópico es constante. El piso *b* se extiende de 230 a 330 m s.n.m.; es la zona altitudinal intermedia del Cerro Verde y en ella se presentan con frecuencia laderas escarpadas y vegetación poco perturbada. Finalmente, el piso *c* (330 - 430 m s.n.m.) es el más elevado; en su parte más alta se localizan zonas de roca caliza expuesta. Durante la selección precisa de los sitios de muestreo se evitaron lugares que tuvieran evidencias de perturbación o que presentaron extensos afloramientos de roca caliza.

#### 3.3 Métodos de muestreo

El estudio contempló la obtención de muestras balanceadas de las seis combinaciones (referidas a partir de aquí como grupos ambientales) (*Na*, *Nb*, *Nc*, *Sa*, *Sb*, *Sc*) dadas entre los dos niveles de orientación (*N* y *S*) y los tres de altitud (*a*, *b* y *c*). Tomando en cuenta el tiempo

y los recursos disponibles, cada grupo ambiental se representó con cinco muestras situadas a lo largo de un piso altitudinal de una ladera, de modo que el número total de unidades de muestreo fue de 30 (5 muestras  $\times$  3 pisos  $\times$  2 laderas). Las muestras fueron cuadros de 10  $\times$  10 m (100 m<sup>2</sup>) ubicadas aproximadamente en la porción media de cada piso altitudinal, lo que permitió mantener una distancia constante entre las unidades de muestreo de pisos adyacentes.

### 3.3.1 Trabajo de campo

#### 3.3.1.1 Datos de la vegetación

El trabajo de campo se llevó a cabo entre julio y septiembre de 2001. Durante esta actividad se registraron las variables ambientales y los datos de la vegetación en cada unidad de muestreo.

Tomando en consideración las características morfológicas y estructurales de los distintos elementos de la SBC, el muestreo de la vegetación se efectuó de la siguiente manera. A todas las plantas leñosas o herbáceas con diámetro a la altura del pecho (DAP; 1.3 m)  $\geq$  1 cm y enraizadas dentro del cuadro (estrato alto) se les midió: (1) dos diámetros de la copa, el mayor y su perpendicular; (2) el DAP, y (3) la altura máxima; además, se les determinó su identidad taxonómica. Las plantas herbáceas y leñosas con DAP < 1 cm, pero con una altura > 30 cm y enraizadas dentro del cuadro (estrato bajo) fueron muestreadas en cinco subcuadros de 4 m<sup>2</sup> (2  $\times$  2 m), localizados en las esquinas y en el centro del cuadro de 100 m<sup>2</sup>. Para dichas plantas se registró esta información: (1) dos diámetros de la copa o de la colonia, en caso de ser plantas clonales, el mayor y su perpendicular; (2) la altura máxima, y (3) la identidad taxonómica. Para efectuar el análisis estructural del estrato bajo, los valores de densidad y cobertura se extrapolaron a un área de 100 m<sup>2</sup>. Cuando no fue posible establecer la identidad taxonómica de las plantas en el campo, se recolectaron especímenes para su posterior determinación en el laboratorio. Debido a que los procedimientos empleados para obtener información de las plantas epífitas y trepadoras requieren de una considerable inversión de tiempo, dichas plantas no pudieron ser incluidas en el estudio.

#### 3.3.1.2 Variables ambientales

Con el fin de analizar la correlación entre las características de la vegetación y las variables ambientales, cada cuadro fue etiquetado con la ladera y el piso altitudinal correspondiente. Para cada cuadro se determinaron las coordenadas geográficas con un receptor del sistema de posicionamiento geográfico mundial (GPS Garmin); la altitud se estableció con un altímetro Thommen (precisión  $\pm$  5 m), la orientación se registró utilizando una brújula y la inclinación de la pendiente con un clisímetro Suunto (precisión  $\pm$  2.5°). En cada cuadro se evaluó el porcentaje del área correspondiente a roca caliza expuesta (% pedregosidad) (Tabla 3.1).

**Tabla 3.1.** Ladera y piso altitudinal asignado, coordenadas geográficas (de los sitios en donde las condiciones ambientales permitieron su obtención) e información ambiental en cada una de las unidades de muestreo.

Cuadro	Ladera	Piso altitudinal	Coordenadas geográficas		Altitud (m s.n.m.)	Orientación (°)	Pedregosidad (%)	Pendiente (°)
			Latitud N	Longitud O				
6	N	a	-	-	155	41	15	35
12	N	a	16°39'46.3"	94°59'11.8"	165	24	5	24
18	N	a	16°38'58.7"	94°59'21.1"	185	10	10	10
24	N	a	16°40'00.7"	94°59'27.6"	190	52	15	10
27	N	a	-	-	181	25	15	15
5	N	b	16°39'32.8"	94°59'07.6"	255	26	5	35
11	N	b	16°39'41.8"	94°59'17.2"	265	19	10	25
17	N	b	16°39'51.5"	94°59'26.5"	280	29	10	20
23	N	b	16°39'58.8"	94°59'30.7"	270	53	5	32
30	N	b	16°40'11.9"	95°00'00.7"	281	43	10	30
4	N	c	16°39'30.7"	94°59'09.6"	345	56	15	28
10	N	c	-	-	375	11	10	26
16	N	c	16°39'48.3"	94°59'29.9"	390	27	5	25
22	N	c	16°39'56.0"	94°59'36.3"	382	51	15	30
29	N	c	16°40'12.2"	95°00'08.7"	390	40	15	21
3	S	a	-	-	190	153	15	32
9	S	a	16°39'19.5"	94°59'36.5"	165	139	15	22
15	S	a	16°39'40.9"	95°00'04.2"	170	232	15	35
21	S	a	-	-	175	202	15	31
28	S	a	-	-	175	220	5	10
2	S	b	16°39'21.9"	94°59'19.5"	280	160	20	41
8	S	b	-	-	265	201	15	25
14	S	b	16°39'46.8"	95°00'01.6"	270	239	15	26
20	S	b	16°39'50.5"	95°00'05.8"	280	191	10	26
26	S	b	16°40'04.0"	95°00'18.6"	283	230	5	24
1	S	c	16°39'20.4"	94°59'19.3"	380	170	15	35
7	S	c	16°39'28.5"	94°59'24.5"	370	234	15	25
13	S	c	16°39'48.1"	94°59'50.8"	370	185	5	12
19	S	c	16°39'56.2"	94°59'58.2"	380	245	5	15
25	S	c	16°39'57.5"	95°00'10.7"	370	242	10	29

### 3.4 Análisis de datos

#### 3.4.1 Composición florística

El primer paso para la determinación taxonómica fue separar a las muestras con base en la morfología, lo que permitió reconocer morfoespecies. Su determinación se realizó por medio del cotejo con los ejemplares depositados en el microherbario de la región de Nizanda resguardado en el Laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias, UNAM. Con esto se elaboró una lista de las especies presentes en todos los cuadros siguiendo los sistemas de clasificación a nivel de familia de Magnoliopsida (Cronquist, 1981) y Liliopsida (Dahlgren *et al.*, 1985) empleados por Pérez-García *et al.* (2001) para la descripción vegetacional y florística de la zona. La única excepción a estos criterios fue el reconocimiento de la familia Leguminosae, la cual agrupó a todas las leguminosas (*sensu lato*); esto permitió dar una clasificación a nivel de familia a los ejemplares estériles cuya asignación precisa a cada uno de los tres conjuntos que la conforman (Fabaceae, Mimosaceae y Caesalpinaceae) no fue posible.

#### 3.4.2 Estructura cuantitativa

Con los datos obtenidos en el campo se calcularon las siguientes variables:

- Densidad: definida como el número de individuos por unidad de área.
- Cobertura (C): se obtuvo utilizando la fórmula para calcular el área de una elipse, donde D1 = diámetro mayor de la cobertura, D2 = diámetro perpendicular a D1 y  $\pi = 3.1415$  (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974).

$$C = \pi[(D1 + D2) / 4]^2$$

- Área basal (AB): se calculó como el área de la sección transversal del tallo a la altura del pecho (1.3 m) donde D = diámetro del tallo, empleando la fórmula para un círculo (Matteucci y Colma, 1982).

$$AB = \pi (D / 2)^2$$

- Altura: para el análisis de esta variable se definieron dos conjuntos de individuos, el primero comprendido por el total de individuos del estrato alto por unidad de muestreo y el segundo formado por un número equivalente a 10% de los árboles más altos en cada cuadro (Salas-Morales, 2002). Para ambos conjuntos se calculó el promedio de las alturas de los individuos que contenían; de aquí en adelante, estos promedios serán llamados “altura promedio” y altura “10% superior”, respectivamente.

- Porcentaje de individuos con más de un tallo (policaulescentes): se calculó como el cociente expresado en porcentaje del número de individuos policaulescentes del estrato alto entre el número total de individuos del estrato alto.

### 3.4.3 Análisis de la diversidad

#### 3.4.3.1 Diversidad $\alpha$

En el presente estudio la diversidad  $\alpha$  fue definida como la variedad de especies vegetales presentes por unidad de muestreo o grupo ambiental, y se evaluó a través de distintos índices que consideran dos componentes de la diversidad: el número de especies y su abundancia relativa (Magurran, 1988).

Riqueza de especies y dominancia. Un primer indicador empleado para evaluar las diferencias entre muestras o grupos ambientales fue la riqueza de especies (S), definida como el número de especies por unidad de área. La dominancia se evaluó utilizando el índice de Berger-Parker (d):

$$d = (N_{m\acute{a}x} / N)$$

donde  $N_{m\acute{a}x}$  es el número de individuos de la especie más abundante; y con el índice de Simpson (D):

$$D = \sum_{i=1}^n [n_i(n_i - 1) / N(N - 1)]$$

donde  $n_i$  es el número de individuos encontrados de la  $i$ -ava especie y N es el número total de individuos.

Índice de Shannon. La diversidad  $\alpha$  también se evaluó en términos de la combinación de la riqueza y la abundancia de cada especie por unidad de área, utilizando el índice de Shannon (H'):

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

donde  $p_i$  es la proporción de individuos de la especie  $i$  y  $\ln p_i$  es el logaritmo natural de dicha proporción. La equitatividad (E) correspondiente al índice de Shannon fue calculada con la fórmula:

$$E = H' / \ln S$$

Índice de Fisher. El índice  $\alpha$  de Fisher se calculó considerando la relación existente entre el número de individuos (N) y la riqueza (S), expresada en la fórmula:

$$N/S = (e^{S/\alpha} - 1) / (S / \alpha)$$

A partir de esta ecuación se obtuvieron los valores de  $\alpha$  necesarios para calcular el valor de la constante  $x$  con la siguiente fórmula:

$$x = N / (N + \alpha)$$

Esto permitió verificar que esta constante no difiriera sensiblemente de la unidad, ya que debido a su relación con el parámetro  $\alpha$  ( $\alpha x$ ), sólo en este caso es posible interpretarlo como el número esperado de especies representadas con un solo individuo (Hayek y Buzas, 1997).

### 3.4.3.2 Diversidad $\beta$

Índices de similitud. La similitud florística entre pares de muestras y grupos se evaluó utilizando los índices de Jaccard y Sørensen (Southwood, 1978) por medio de las fórmulas:

$$\begin{array}{ll} \text{Jaccard} & C_J = j / (a + b - j) \\ \text{Sørensen} & C_S = 2j / (a + b) \end{array}$$

donde  $j$  = número de especies en común entre sitios,  $a$  = número de especies en el sitio A y  $b$  = número de especies en el sitio B. Ambos índices se expresaron de manera porcentual.

Índice  $\beta$  -Whittaker. El cálculo de este índice (Whittaker, 1960) se realizó para cada uno de los grupos por medio de la fórmula:

$$\beta_w = (S / \alpha) - 1$$

donde  $S$  = número de especies del grupo y  $\alpha$  = número promedio de especies por muestra dentro del grupo.

Análisis de clasificación. Se empleó el método de Ward para realizar clasificaciones con datos binarios (presencia-ausencia) de las 30 unidades de muestreo y de los seis grupos, utilizando para ello el cuadrado de las distancias euclidianas y el porcentaje de disimilitud. Los análisis fueron realizados mediante el uso del programa de cómputo STATISTICA (StatSoft Inc., 1995).

### 3.4.4 Análisis de varianza (ANDEVA)

Para evaluar los efectos de la orientación y la altitud sobre las variables estructurales y los índices de diversidad calculados, se emplearon ANDEVAs de dos vías basados en los datos ordenados por grupo ambiental. Los supuestos de homoscedasticidad de la varianza y normalidad de los datos fueron evaluados con las pruebas de Levene y Shapiro-Wilk, respectivamente. Las transformaciones realizadas sobre las variables se debieron exclusivamente a la naturaleza de las mismas, que por ser de carácter discreto o porcentual se

sustituyeron con la raíz del valor incrementado en media unidad o con el arcoseno de la raíz del valor, respectivamente (Zar, 1999).

Para contrastar el efecto sobre la diversidad  $\beta$  de la separación espacial respecto al cambio altitudinal, se empleó un ANDEVA de una vía para comparar los promedios de disimilitud (1-Sørensen) de las unidades de muestreo ubicadas en un mismo piso altitudinal (separación espacial) contra los promedios de las unidades pertenecientes a diferentes pisos altitudinales (separación altitudinal). Todas las pruebas estadísticas se realizaron mediante el uso del programa STATISTICA (StatSoft Inc., 1995).

## CAPÍTULO IV

### RESULTADOS

#### 4.1 Descripción general de la SBC establecida en el Cerro Verde

##### 4.1.1 Composición florística

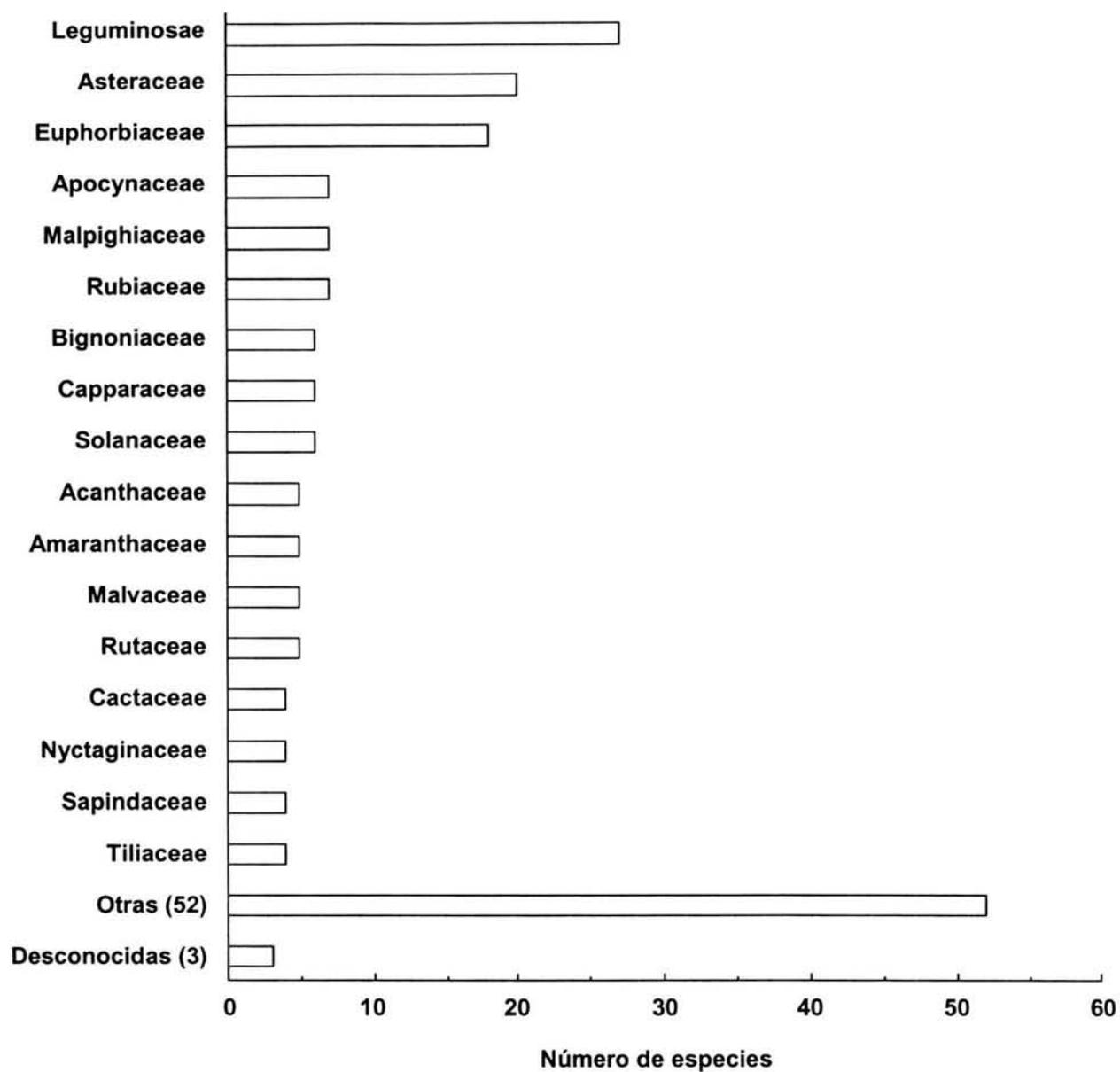
La superficie total de muestreo en los 30 cuadros fue 0.3 ha para el estrato alto y 0.06 ha para el bajo. En total se registraron 194 morfoespecies. De ellas, 141 (72.3%) fueron determinadas hasta el nivel de especie y 16 (8.2%) hasta nivel de género; de 35 (17.9%) sólo se determinó la familia y las tres restantes (1.5%) permanecieron como morfoespecies desconocidas. Se elaboró una lista florística que incluye a las 194 morfoespecies (referidas a partir de aquí como especies) que representan a 52 familias de la división Magnoliophyta, sin considerar a las especies clasificadas como desconocidas. Dentro de dicha división, a la clase Magnoliopsida le corresponden la mayor parte de las familias (46), mientras que Liliopsida sólo está representada por seis familias (Apéndice).

Se ubicaron 146 especies en el estrato alto y 145 en el bajo. De manera independiente, cada uno de los estratos aportó aproximadamente 25% a la riqueza total del sistema; ambos compartieron 97 especies, cantidad que representó 50% de las especies contabilizadas en el estudio.

La distribución de las especies por familia fue heterogénea. Las trece familias (25%) más ricas por número de especies (cinco o más) aportaron en conjunto 63.5% (124 especies) de la riqueza total. Por el contrario, las 22 familias (42.3%) representadas por una especie sólo contribuyeron con 11.2% a la riqueza total del sistema. En términos de la riqueza específica, Leguminosae fue la familia más importante, ya que reunió 27 especies. Con 20 especies, Asteraceae fue la segunda familia mejor representada, seguida por Euphorbiaceae (18), y Apocynaceae, Malpighiaceae y Rubiaceae (7 cada una) (Fig. 4.1). Las 17 familias con cuatro especies o más ilustradas en la Figura 4.1 aglutinaron 71.8% del total de las especies.

Las familias con mayor abundancia de individuos ( $\geq 300$ ) fueron Euphorbiaceae (1,476), Acanthaceae (1,103), Leguminosae (1,076), Malvaceae (474) y Asteraceae (331). Estas cinco familias comprendieron 62% de todos los individuos registrados en el estudio. Otras familias importantes por sus abundancias fueron Malpighiaceae (280 individuos), Amaranthaceae (265), Rutaceae (238), Cactaceae (160) y Burseraceae (148).

Ninguna especie apareció en todos los cuadros de muestreo. Las especies con las frecuencias más altas fueron *Bursera* spp. (Burseraceae), *Euphorbia schlechtendalii* (Euphorbiaceae), *Pilosocereus collinsii* (Cactaceae) y *Capparis verrucosa* (Capparaceae)



**Figura 4.1.** Distribución de especies de las familias más diversas registradas en 30 cuadros de muestreo (0.3 ha) de SBC en el Cerro Verde, región de Nizanda, Oaxaca.

ubicadas en 26, 25, 21 y 20 cuadros, respectivamente. Casi tres cuartas partes (71.8%) de las especies aparecieron en cinco cuadros de muestreo o menos, y casi la mitad de éstas (34.3%) fueron registradas sólo en un cuadro.

#### 4.1.2 Diversidad florística

Los valores de los índices de diversidad y dominancia calculados por cuadro se muestran en la Tabla 4.1. La riqueza específica (S) promedio ( $\pm 1$  E.E.) por unidad de muestreo fue  $30 \pm 0.90$  especies, habiéndose encontrado el valor máximo en el cuadro 30 (39 especies) y el mínimo en los cuadros 22 y 29 (21 especies). Los promedios de los índices de Berger-Parker (d) ( $0.20 \pm 0.01$ ) y de Simpson (D) ( $0.09 \pm 0.01$ ) indican un bajo nivel de dominancia en la comunidad; ambos índices coinciden en señalar al cuadro 13 por tener el mayor grado de dominancia y a los cuadros 11 y 17 por tener los más bajos (Tabla 4.1).

El parámetro  $\alpha$  de Fisher resultó ser un buen estimador del número de especies por unidad de área representadas con un solo individuo, ya que el valor de la constante  $x$  (ver Capítulo III) calculado para cada cuadro nunca fue  $< 0.91$ . En la mayoría de los casos el valor de  $\alpha$  fue equivalente por lo menos a la cuarta parte del total de las especies por cuadro, mientras que en otros (*e.g.* cuadro 3) representó poco más de 40% (Tabla 4.1). Los valores promedio ( $\pm 1$  E.E.) calculados para los índices de Shannon ( $H'$ ) y de equitatividad (E) fueron  $2.78 \pm 0.04$  y  $0.82 \pm 0.01$ , respectivamente.

#### 4.1.3 Estructura cuantitativa

En los 30 cuadros se registraron 1,478 individuos pertenecientes al estrato alto y 1,141 para el estrato bajo; a partir de este último número se estimó un total de 5,705 individuos presentes en el estrato bajo para el área de 0.3 ha comprendida en los cuadros de muestreo.

La síntesis estructural de los 30 cuadros para conjuntos definidos por diferentes límites diamétricos mínimos (Tabla 4.2) muestra que las plantas con  $DAP < 1$  cm, cuya estatura promedio es baja (0.96 cm), hacen el mayor aporte a la densidad total del sistema (5,705 individuos) y representan 19.3% de la cobertura total. El conjunto de plantas con  $DAP \geq 1$  cm fue mucho menos numeroso que el anterior (1,478 individuos); sin embargo, estuvo representado por individuos más altos (4.13 m de altura promedio), que aportaron poco más de 80% de la cobertura total. Dentro de este conjunto, los 83 árboles (1.1%) con  $DAP \geq 20$  cm, cuya altura promedio fue 9.39 m, contribuyeron por sí solos con 66.4% del área basal total y con la cuarta parte (24.7%) de la cobertura total. La policaulescencia se registró con mayor frecuencia en los individuos con  $DAP$  de entre 1 y 5 cm.

**Tabla 4.1.** Valores de los índices de diversidad y dominancia de los 30 cuadros de muestreo; en itálicas se muestran los valores calculados para los seis grupos (Na, Nb, Nc, Sa, Sb, Sc). (S) Riqueza específica. (d) Berger-Parker. (D) Simpson. ( $\alpha$ ) Alfa de Fisher. (H') Shannon. (E) Equitatividad. E.E. = error estándar.

Grupo	Cuadro	S	d	D	$\alpha$	H'	E	Grupo	Cuadro	S	d	D	$\alpha$	H'	E
<b>Na</b>		<i>83</i>	<i>0.14</i>	<i>0.05</i>	<i>20.58</i>	<i>3.53</i>	<i>0.80</i>	<b>Sa</b>		<i>75</i>	<i>0.07</i>	<i>0.03</i>	<i>18.32</i>	<i>3.69</i>	<i>0.85</i>
	6	31	0.29	0.11	11.73	2.79	0.81		3	25	0.15	0.06	10.77	2.86	0.89
	12	23	0.40	0.19	6.57	2.26	0.72		9	24	0.13	0.08	6.56	2.70	0.85
	18	34	0.15	0.08	9.58	2.92	0.83		15	22	0.14	0.08	6.17	2.73	0.88
	24	31	0.17	0.08	10.15	2.87	0.83		21	27	0.20	0.11	7.94	2.60	0.79
	27	34	0.32	0.15	10.68	2.51	0.71		28	32	0.23	0.11	9.19	2.64	0.76
	Promedio	30.6	0.27	0.12	9.74	2.67	0.78		Promedio	26	0.17	0.09	8.12	2.71	0.83
	( $\pm$ E.E.)	(2.25)	(0.05)	(0.02)	(0.97)	(0.14)	(0.03)		( $\pm$ E.E.)	(1.90)	(0.02)	(0.01)	(0.95)	(0.05)	(0.03)
<b>Nb</b>		<i>89</i>	<i>0.07</i>	<i>0.03</i>	<i>22.98</i>	<i>3.81</i>	<i>0.85</i>	<b>Sb</b>		<i>91</i>	<i>0.07</i>	<i>0.03</i>	<i>21.57</i>	<i>3.83</i>	<i>0.84</i>
	5	33	0.15	0.07	9.69	2.90	0.83		2	27	0.14	0.06	11.55	2.90	0.88
	11	24	0.12	0.06	8.94	2.83	0.89		8	35	0.25	0.12	9.74	2.68	0.75
	17	29	0.12	0.07	10.14	2.85	0.85		14	33	0.25	0.10	9.06	2.84	0.81
	23	27	0.17	0.09	7.80	2.68	0.81		20	32	0.21	0.07	9.95	3.00	0.86
	30	39	0.21	0.07	12.62	3.16	0.86		26	30	0.17	0.07	7.48	2.96	0.87
	Promedio	30.4	0.15	0.07	9.84	2.88	0.85		Promedio	31.4	0.20	0.08	9.56	2.88	0.84
	( $\pm$ E.E.)	(2.90)	(0.02)	(0.01)	(0.89)	(0.09)	(0.01)		( $\pm$ E.E.)	(1.52)	(0.03)	(0.01)	(0.74)	(0.06)	(0.03)
<b>Nc</b>		<i>90</i>	<i>0.09</i>	<i>0.03</i>	<i>23.06</i>	<i>3.86</i>	<i>0.85</i>	<b>Sc</b>		<i>85</i>	<i>0.18</i>	<i>0.05</i>	<i>20.19</i>	<i>3.52</i>	<i>0.79</i>
	4	31	0.19	0.08	9.62	2.84	0.83		1	36	0.20	0.07	11.60	3.01	0.84
	10	28	0.20	0.10	8.05	2.63	0.79		7	30	0.34	0.15	9.92	2.51	0.74
	16	36	0.16	0.07	11.40	2.94	0.82		13	24	0.41	0.22	5.23	2.12	0.67
	22	39	0.14	0.06	12.60	3.17	0.87		19	32	0.13	0.06	10.08	3.02	0.87
	29	21	0.15	0.08	7.70	2.68	0.88		25	31	0.15	0.06	11.61	2.97	0.87
	Promedio	31	0.17	0.08	9.87	2.85	0.84		Promedio	30.6	0.24	0.11	9.69	2.73	0.80
	( $\pm$ E.E.)	(3.51)	(0.01)	(0.01)	(1.06)	(0.11)	(0.02)		( $\pm$ E.E.)	(2.16)	(0.06)	(0.03)	(1.31)	(0.20)	(0.04)

**Tabla 4.2.** Síntesis estructural por clase diamétrica de los 30 cuadros (0.30 ha) de muestreo. Se indican entre paréntesis los equivalentes porcentuales respectivos.

Clase diamétrica (cm)	No. Individuos	No. tallos	Área basal (m <sup>2</sup> )	Cobertura (m <sup>2</sup> )	Altura promedio (m)
< 1	5705 (79.4)	5705 (70.3)	–	2581 (19.3)	0.96
≥ 1	1478 (20.5)	2402 (29.6)	15.96 (100)	10746 (80.6)	4.13
≥ 5	540 (7.5)	751 (9.2)	15.28 (95.7)	8018 (60.1)	6.05
≥ 10	249 (3.4)	263 (3.2)	13.51 (84.6)	5963 (44.7)	7.74
≥ 15	139 (1.9)	142 (1.7)	12.01 (75.2)	4368 (32.7)	8.56
≥ 20	83 (1.1)	83 (1.0)	10.61 (66.4)	3301 (24.7)	9.39

Los valores totales y por estrato de densidad, cobertura y área basal, extrapolados a una hectárea, así como la altura promedio y la altura del 10% superior de los 30 cuadros de muestreo se muestran en la Tabla 4.3. La densidad total (estrato bajo + estrato alto) abarcó un intervalo que va desde 9,900 ind. ha<sup>-1</sup> en el cuadro 3 hasta 51,000 ind. ha<sup>-1</sup> en el cuadro 13. La media ( $\pm 1$  E.E.) para esta variable fue de 23,950  $\pm$  1,643 ind. ha<sup>-1</sup>; esta cifra obtuvo su principal contribución de las plantas del estrato bajo, cuyo promedio (19,017  $\pm$  1572.7 ind. ha<sup>-1</sup>) fue muy superior al del estrato alto (4,933  $\pm$  245.6 ind. ha<sup>-1</sup>). A diferencia de la densidad total, la cobertura del sistema recibió la contribución más importante por parte del estrato alto. En promedio la cobertura total fue de 44,674 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>, con un coeficiente de variación de 21.3%. Los valores máximos para las variables cobertura del estrato alto y cobertura total se registraron en el cuadro 6 (60,050 y 61,770, respectivamente), mientras que los mínimos para las mismas variables se encontraron en el cuadro 15 (15,857 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> y 22,114 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>).

El área basal presentó un intervalo desde valores tan bajos como 17 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>, hasta otros tan grandes como 297 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> (promedio de 53  $\pm$  9.7 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>). En el cuadro con mayor área basal, 88.5% del valor correspondió a un solo individuo de *Beaucarnea recurvata* que tuvo un DAP de 1.83 m.

La media ( $\pm 1$  E.E.) de altura por cuadro (4.05  $\pm$  0.1 m) tuvo un coeficiente de variación menor (14.1%) que el correspondiente a la variable altura del 10% superior (18.5%), la cual varió entre 5.72 y 13.62 m. Los máximos de altura para el 10% superior y para la altura promedio (5.50 m) coincidieron en un mismo cuadro (cuadro 20).

## 4.2 Análisis del efecto de la orientación y la altitud en la vegetación

### 4.2.1 Características de los grupos ambientales

Cada uno de los grupos ambientales (*Na*, *Nb*, *Nc*, *Sa*, *Sb* y *Sc*) estuvo representado por cinco cuadros de muestreo que en total sumaron una superficie de 500 m<sup>2</sup>. Las seis unidades ambientales formaron combinaciones reconocibles de los dos factores de análisis, ya que difirieron estadísticamente para las variables de orientación (Kruskal-Wallis,  $\chi^2 = 30.0$ , g.l. = 1,  $P < 0.0001$ ) y altitud ( $F = 700.9$ , g.l. = 2,  $P < 0.00001$ ), pero no de otros, puesto que las variables porcentaje de pedregosidad ( $P > 0.5$ ) e inclinación de la ladera (Kruskal-Wallis,  $P > 0.6$ ) no difirieron entre ellos.

La distancia entre cuadros ubicados en pisos adyacentes de una misma ladera osciló alrededor de 100 m, mientras que la altitud promedio de los cuadros localizados en un mismo piso altitudinal de diferentes laderas fue prácticamente la misma. La inclinación promedio de la pendiente varió de 18.7° en el grupo *Na* a 28.4° en el *Nb*. El porcentaje de pedregosidad fue

**Tabla 4.3.** Valores calculados para la estructura cuantitativa de las 30 unidades de muestreo. Los valores máximos y mínimos se indican subrayados y con negritas, respectivamente. E.E. = error estándar. C.V. = coeficiente de variación.

Cuadro	Densidad (ind. ha <sup>-1</sup> )			Cobertura (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )			Área basal (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	Altura (m)	
	ind. DAP<1 cm	ind. DAP>1 cm	total	ind. DAP<1 cm	ind. DAP>1 cm	total		promedio	10% superior
1	19500	5200	24700	11479	24192	35672	17	3.70	9.26
2	<b>6500</b>	4300	10800	2792	47860	50652	33	4.46	12.75
3	7000	<b>2900</b>	<b>9900</b>	4700	43930	48630	128	4.73	10.30
4	18500	4700	23200	11400	41927	53327	36	4.48	10.26
5	22000	6200	28200	8720	35581	44301	37	3.74	9.38
6	7000	8300	15300	<b>1720</b>	<u>60050</u>	<u>61770</u>	36	4.04	9.06
7	14000	5400	19400	4416	29520	33936	60	3.63	7.66
8	29500	4900	34400	16396	37662	54058	54	4.39	9.10
9	19500	5300	24800	10200	29568	39768	53	3.86	8.58
10	20000	5300	25300	6807	25167	31974	17	3.45	6.67
11	7500	4700	12200	5874	39404	45278	54	4.20	9.58
12	18000	3100	21100	11091	31476	42566	31	4.22	8.50
13	<u>44500</u>	6500	<u>51000</u>	9636	29972	39608	29	4.01	8.58
14	29500	4200	33700	9362	36853	46215	26	4.25	7.93
15	16500	4700	21200	6257	<b>15857</b>	<b>22114</b>	30	3.57	7.96
16	20500	5200	25700	10648	37428	48076	46	4.56	8.56
17	12000	4700	16700	6444	29132	35576	<u>297</u>	<b>2.35</b>	7.86
18	28000	4400	32400	6801	36066	42868	41	4.54	10.50
19	18000	5100	23100	7312	32080	39393	45	3.88	9.76
20	18500	5300	23800	5283	47948	53230	102	<u>5.50</u>	<u>13.62</u>
21	19500	3500	23000	11889	49656	61546	65	4.13	9.50
22	20500	6100	26600	11934	32352	44286	35	3.68	7.47
23	20000	4100	24100	16508	43240	59748	56	4.15	11.95
24	16500	4000	20500	3230	29439	32669	81	3.99	9.30
25	9500	6100	15600	2487	35393	37881	30	3.90	7.93
26	32000	<u>8600</u>	40600	14761	37430	52191	47	3.74	6.92
27	21000	3700	24700	6368	29467	35836	20	4.80	9.25
28	25500	3500	29000	<u>21711</u>	35654	57366	40	4.11	8.24
29	7500	3500	11000	4369	37495	41865	20	3.01	<b>5.72</b>
30	22000	4500	26500	7522	40288	47811	32	4.30	9.52
Promedio	19017	4933	23950	8604	36070	44674	53	4.05	9.06
E.E.	1572.7	245.6	1643.7	863.2	1618.6	1773.3	9.7	0.1	0.3
C.V. (%)	44.5	26.8	36.9	54.0	24.1	21.3	97.9	14.1	18.5

bajo, con un promedio que no sobrepasó 13% (Tabla 4.4).

#### 4.2.2 Variables estructurales por grupo

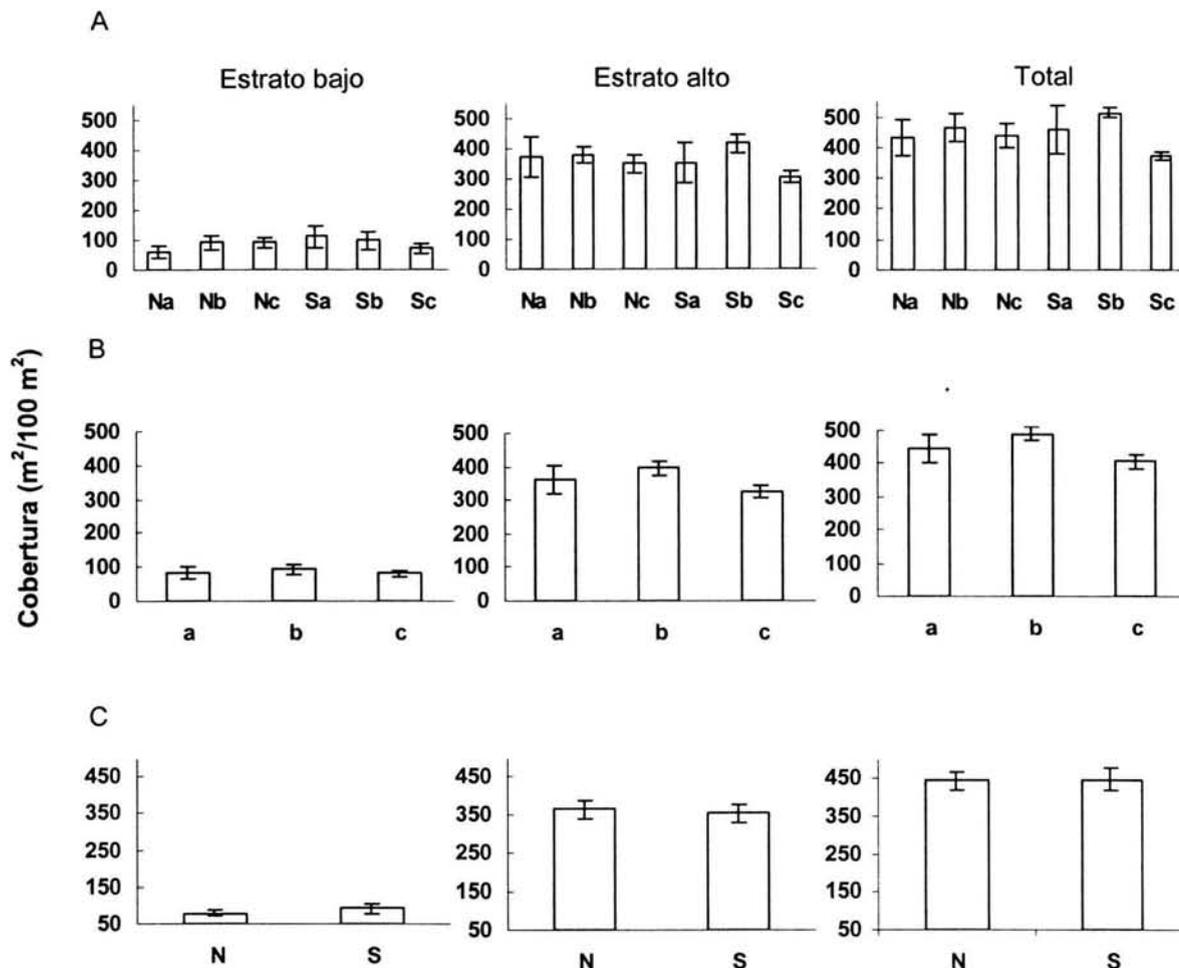
Las coberturas del estrato bajo, del estrato alto y la suma de ambas (total), no mostraron diferencias significativas entre grupos ambientales por efecto de las variables estudiadas (Tabla 4.5). Sin embargo, se observaron ciertas tendencias en los promedios de la cobertura del estrato alto y la total, dadas por el efecto de la altitud (Fig. 4.2A, B). De los tres pisos altitudinales, el piso *c* promedió ( $\pm 1$  E.E.) el valor más bajo para las dos variables ( $325.5 \pm 18.7$  y  $406 \pm 21.8$  m<sup>2</sup>/ 100 m<sup>2</sup>, respectivamente), contrastando con el *b* que obtuvo los valores máximos para las mismas ( $396.0 \pm 19.0$  y  $489.1 \pm 22.1$  m<sup>2</sup>/ 100 m<sup>2</sup>, respectivamente) (Fig. 4.2, B). A pesar de que las diferencias son mínimas, dicha tendencia aumentó cuando se redujo el conjunto de los individuos analizados al usar mayores límites mínimos de DAP (Fig. 4.3). Un ANDEVA de dos vías mostró diferencias significativas ( $P < 0.01$ ) para la cobertura de las plantas con  $DAP \geq 15$  cm debido al efecto de la altitud (Tabla 4.6). Esto es de singular importancia en vista de que los individuos con  $DAP \geq 15$  cm aportaron la tercera parte de la cobertura total del sistema (ver Tabla 4.2). El promedio ( $\pm 1$  E.E.) para esta categoría diamétrica por piso fue de  $158.6 \pm 23.5$  m<sup>2</sup>/ 100 m<sup>2</sup> para el piso *a*,  $189.0 \pm 24.7$  m<sup>2</sup>/ 100 m<sup>2</sup> para el *b* y  $88.7 \pm 14.7$  m<sup>2</sup>/ 100 m<sup>2</sup> para el *c*. El piso *b* difirió estadísticamente del *c* (prueba de Tukey;  $P < 0.05$ ).

El área basal entre grupos ambientales no varió significativamente por efecto de la orientación o la altitud (Tabla 4.7). Cuando los grupos se unieron por piso altitudinal (Fig. 4.4B) se observó la misma tendencia presentada por la cobertura, es decir, el piso *c* tuvo el promedio ( $\pm 1$  E.E.) más bajo ( $0.33 \pm 0.04$  m<sup>2</sup>/100 m<sup>2</sup>), seguido de los pisos *a* ( $0.52 \pm 0.10$  m<sup>2</sup>/100 m<sup>2</sup>) y *b* ( $0.73 \pm 0.27$  m<sup>2</sup>/100 m<sup>2</sup>). Un segundo ANDEVA de esta variable realizado para los individuos con  $DAP \geq 15$  cm tampoco reveló diferencias significativas entre grupos, aun después de excluir del análisis a los únicos dos individuos con  $DAP > 100$  cm (*Beaucarnea recurvata* y *Jacaratia mexicana*) con el fin de reducir los valores de la varianza (Tabla 4.8). Al excluir dichos individuos, los valores promedio del conjunto  $DAP \geq 15$  cm por ladera fueron  $0.26 \pm 0.04$  (*N*) y  $0.29 \pm 0.05$  m<sup>2</sup>/100 m<sup>2</sup> (*S*), mientras que para los pisos *a*, *b* y *c* fueron  $0.30 \pm 0.06$ ,  $0.33 \pm 0.07$  y  $0.20 \pm 0.03$  m<sup>2</sup>/100 m<sup>2</sup>, respectivamente (Fig. 4.5).

Los valores promedio (en metros  $\pm 1$  E.E.) de la altura del 10% superior fueron, en orden decreciente,  $10.06 \pm 1.70$  (*Sb*),  $9.71 \pm 0.42$  (*Nb*),  $9.32 \pm 0.35$  (*Na*),  $8.91 \pm 0.48$  (*Sa*),  $8.63 \pm 0.44$  (*Sc*) y  $7.73 \pm 0.86$  (*Nc*) (Fig. 4.6, derecha). Los ANDEVA de dos vías para las variables altura promedio y altura del 10% superior no mostraron diferencias significativas entre los grupos (Tabla 4.9). Asimismo, la altura promedio por cuadro presentó muy poca variación

**Tabla 4.4.** Valores promedio de las variables ambientales obtenidas por grupo (Na, Nb, Nc, Sa, Sb, Sc). V.C.= varianza circular. E.E.= error estándar.

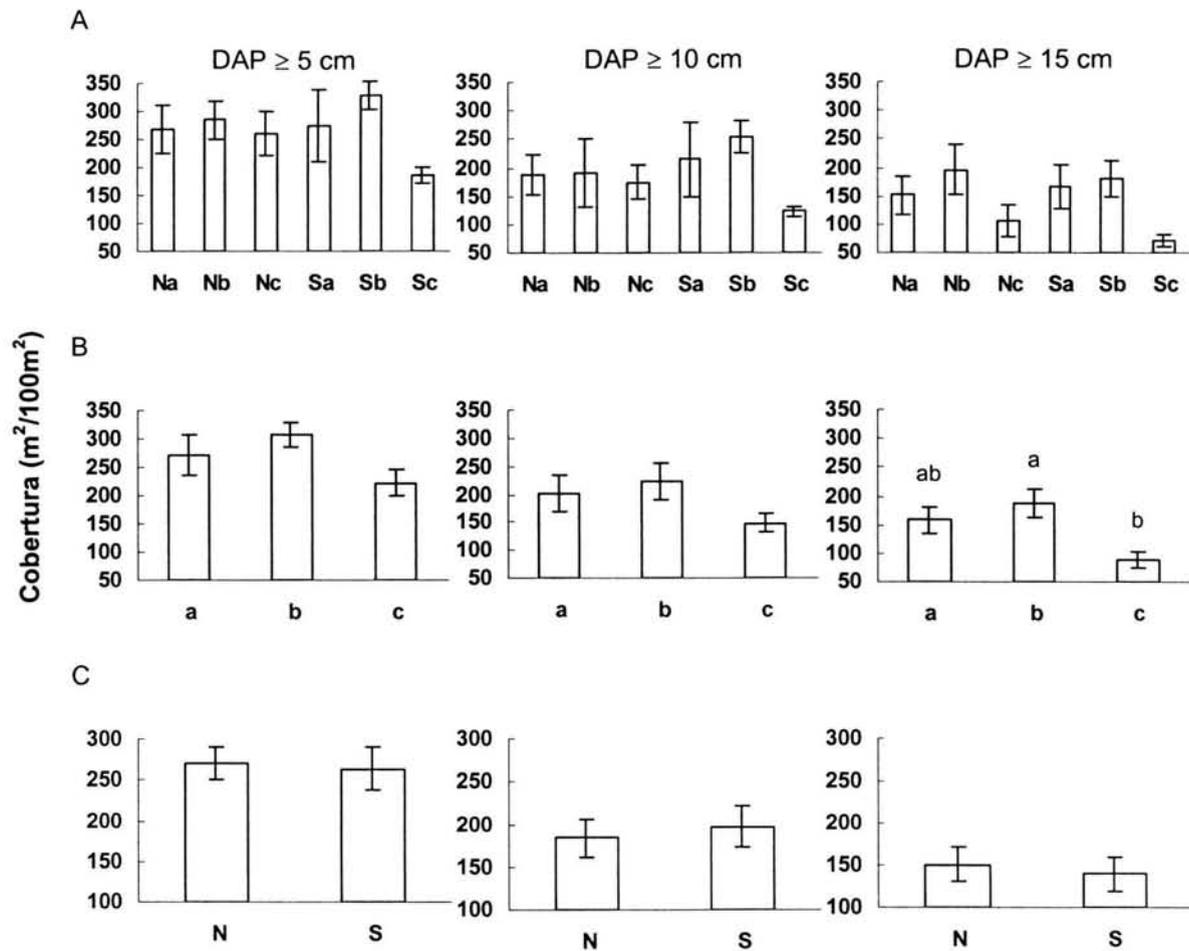
Grupo	Orientación (°) (V.C.)	Altitud (m) (± E.E.)	Pendiente (°) (V.C.)	Pedregosidad (%) (± E.E.)
Na	30.3 (0.03)	175.2 (7.33)	18.7 (0.01)	12 (2.24)
Nb	33.9 (0.02)	270.2 (5.42)	28.4 (0.00)	8 (1.37)
Nc	37.3 (0.03)	376.4 (9.32)	25.9 (0.00)	12 (2.24)
Sa	170.0 (0.19)	175.0 (4.68)	26.0 (0.01)	13 (2.24)
Sb	143.0 (0.37)	275.6 (3.85)	28.3 (0.00)	13 (2.85)
Sc	143.0 (0.14)	374.0 (2.74)	23.2 (0.01)	10 (2.50)



**Figura 4.2.** Cobertura promedio ( $\pm 1$  E.E.) por cuadro ( $100 \text{ m}^2$ ) para el estrato bajo (Ind. DAP < 1 cm), estrato alto (Ind. DAP > 1 cm) y total (estrato bajo + estrato alto) de la SBC establecida en el Cerro Verde. Los valores se muestran (A) por grupo (Na, Nb, Nc, Sa, Sb y Sc), (B) por piso altitudinal (a, b y c) y (C) por orientación (N y S).

**Tabla 4.5.** ANDEVA de dos vías para las variables de cobertura del estrato bajo (Ind. DAP < 1 cm), estrato alto (Ind. DAP > 1 cm) y total (estrato bajo + estrato alto) de la SBC establecida en el Cerro Verde. n.s. = no significativo ( $P > 0.05$ ).

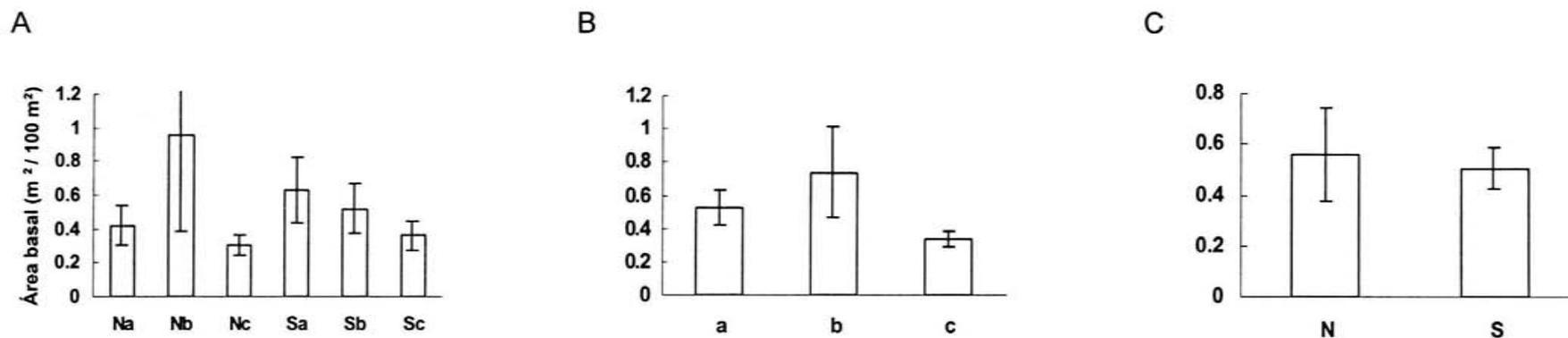
Fuente	Estrato bajo				Estrato alto				Total			
	g.l.	CM	F	P	g.l.	CM	F	P	g.l.	CM	F	P
1. Orientación	1	1234.6	0.548	n.s.	1	743.5	0.096	n.s.	1	61.9	0.007	n.s.
2. Altitud	2	466.0	0.207	n.s.	2	12206.2	1.582	n.s.	2	17259.4	1.957	n.s.
1 x 2	2	3191.3	1.416	n.s.	2	5043.4	0.653	n.s.	2	9160.2	1.039	n.s.
Error	24	2254.5	-	-	24	7711.9	-	-	24	8815.4	-	-



**Figura 4.3.** Cobertura promedio ( $\pm 1$  E.E.) por cuadro ( $100 \text{ m}^2$ ) para diferentes categorías diamétricas ( $\text{DAP} \geq 5 \text{ cm}$ ,  $\text{DAP} \geq 10 \text{ cm}$  y  $\text{DAP} \geq 15 \text{ cm}$ ). Los valores se muestran (A) por grupo (Na, Nb, Nc, Sa, Sb y Sc), (B) por piso altitudinal (a,b y c) y (C) por orientación (N y S). Letras diferentes denotan diferencias significativas con  $P < 0.05$  (Prueba de Tukey).

**Tabla 4.6.** ANDEVA de dos vías para las variables de cobertura por categorías diamétricas. n.s. = no significativo ( $P > 0.05$ ).

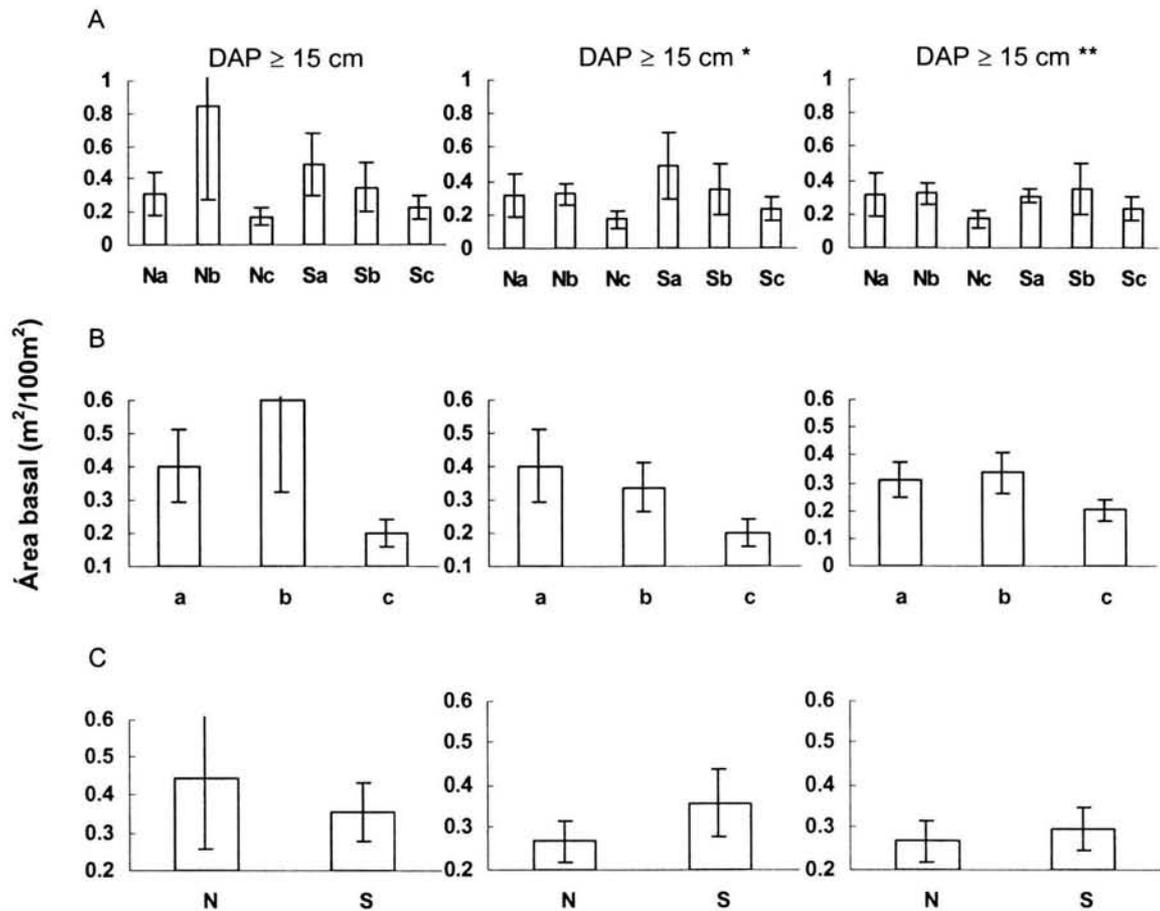
Fuente	DAP $\geq 5$ cm				DAP $\geq 10$ cm				DAP $\geq 15$ cm			
	g.l.	CM	F	P	g.l.	CM	F	P	g.l.	CM	F	P
1. Orientación	1	456.7	0.07	n.s.	1	1413.6	0.197	n.s.	1	884.6	0.196	n.s.
2. Altitud	2	17676.0	2.746	n.s.	2	14304.6	1.995	n.s.	2	26425.9	5.863	< 0.01
1 x 2	2	9152.6	1.422	n.s.	2	8964.6	1.250	n.s.	2	1430.2	0.317	n.s.
Error	24	6435.6	-	-	24	7167.4	-	-	24	4506.7	-	-



**Figura 4.4.** Valores promedio ( $\pm 1$  E.E.) por cuadro (100 m<sup>2</sup>) del área basal del estrato alto (DAP  $\geq 1$  cm) de la SBC establecida en el Cerro Verde. (A) Grupos ambientales (Na, Nb, Nc, Sa, Sb y Sc). (B) Pisos altitudinales (a, b y c). (C) Orientación (N y S).

**Tabla 4.7.** ANDEVA de dos vías para la variable área basal. n.s. = no significativo ( $P > 0.05$ ).

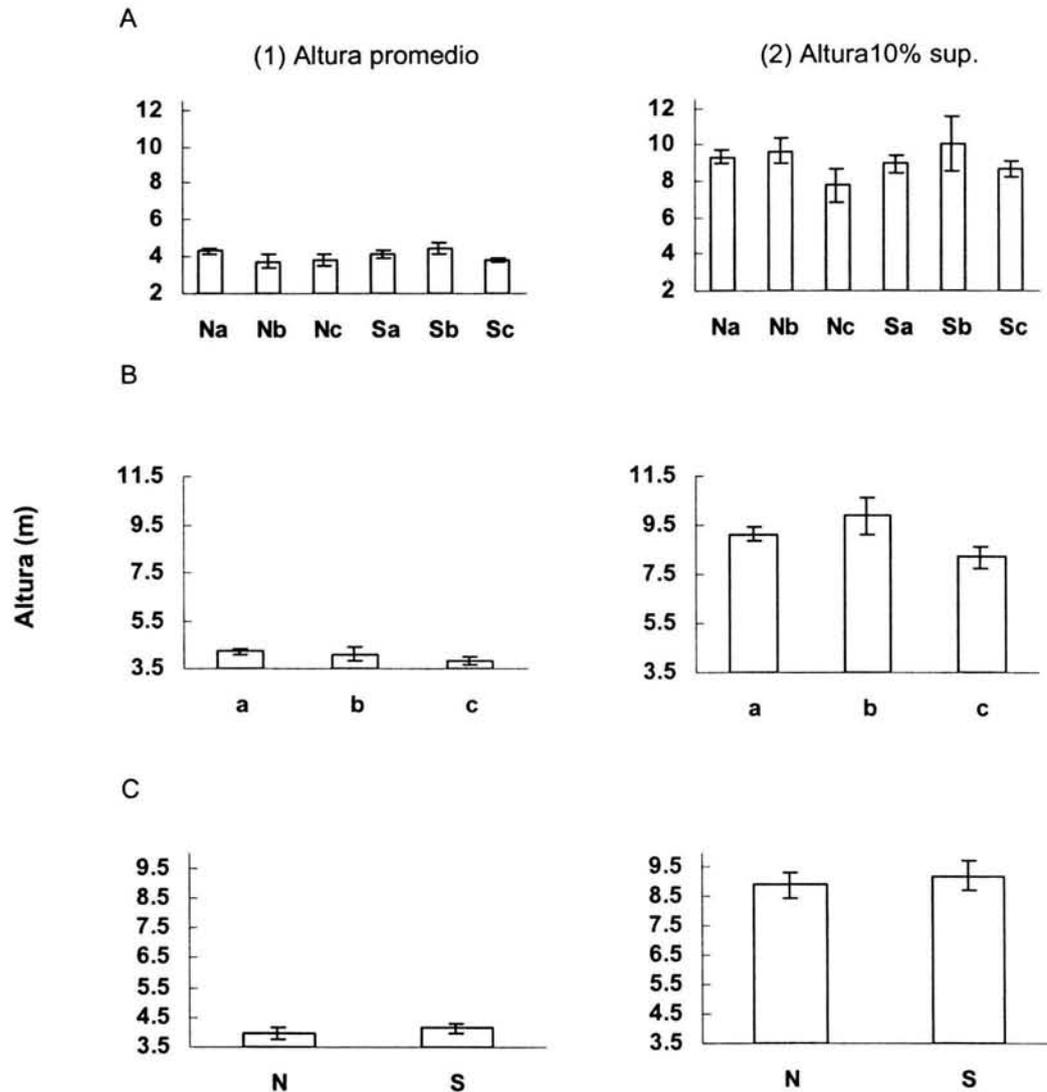
Fuente	Área basal			
	g.l.	CM	F	P
1. Orientación	1	0.022	0.0827	n.s
2. Altitud	2	0.405	1.4969	n.s
1 x 2	2	0.281	1.0371	n.s
Error	24	0.270	-	-



**Figura 4.5.** Área basal promedio ( $\pm 1$  E.E.) por cuadro ( $100 \text{ m}^2$ ). En la primer columna ( $\text{DAP} \geq 15 \text{ cm}$ ) se tomaron en cuenta todos los individuos de esta categoría diamétrica. En la segunda ( $\text{DAP} \geq 15 \text{ cm}^*$ ) se excluyó de los cálculos un individuo (*Beucarnea recurvata*,  $\text{DAP} = 183 \text{ cm}$ , cuadro 17, grupo Nb). En la tercera ( $\text{DAP} \geq 15 \text{ cm}^{**}$ ) no se tomaron en cuenta dos individuos (*Beucarnea recurvata* cuadro 17 + *Jacaratia mexicana*,  $\text{DAP} = 104.5 \text{ cm}$ , cuadro 3, grupo Sa) Los valores se muestran (A) por grupo (Na, Nb, Nc, Sa, Sb y Sc), (B) por piso altitudinal (a, b y c) y (C) por orientación (N y S).

**Tabla 4.8.** ANDEVA de dos vías para el área basal de las plantas con  $\text{DAP} \geq 15$ , excluyendo uno y dos individuos (ver figura 4.5). n.s. = no significativo ( $P > 0.05$ ).

Fuente	$\text{DAP} \geq 15 \text{ cm}$				$\text{DAP} \geq 15 \text{ cm}^*$				$\text{DAP} \geq 15 \text{ cm}^{**}$			
	g.l.	CM	F	P	g.l.	CM	F	P	g.l.	CM	F	P
1. Orientación	1	0.0561	0.203	n.s.	1	0.0592	0.998	n.s.	1	0.0060	0.168	n.s.
2. Altitud	2	0.3950	1.429	n.s.	2	0.1035	1.746	n.s.	2	0.0509	1.436	n.s.
1 $\times$ 2	2	0.3255	1.178	n.s.	2	0.0155	0.261	n.s.	2	0.0026	0.073	n.s.
Error	24	0.2763	-	-	24	0.0593	-	-	24	0.0354	-	-



**Figura 4.6.** Valores promedio ( $\pm 1$  E.E.) para las variables: (1) altura promedio del estrato alto ( $DAP \geq 1$  cm) por cuadro ( $100 \text{ m}^2$ ) y (2) altura 10 % superior por cuadro. Los valores se muestran (A) por grupo (Na, Nb, Nc, Sa, Sb y Sc), (B) por piso altitudinal (a,b y c) y (C) por orientación (N y S).

**Tabla 4.9.** ANDEVA de dos vías para las variables altura promedio del estrato alto ( $DAP \geq 1$  cm) por cuadro ( $100 \text{ m}^2$ ) y altura promedio del 10 % superior del estrato alto por cuadro. n.s. = no significativo ( $P > 0.05$ ).

Fuente	Altura promedio				Promedio 10 %			
	g.l.	CM	F	P	g.l.	CM	F	P
1. Orientación	1	0.184	0.5990	n.s.	1	0.678	0.2499	n.s.
2. Altitud	2	0.370	1.2025	n.s.	2	7.036	2.5930	n.s.
1 x 2	2	0.627	2.0401	n.s.	2	1.090	0.4017	n.s.
Error	24	0.307	-	-	24	2.713	-	-

cuando se analizó por grupo ambiental, piso u orientación (Fig. 4.6, izquierda).

No hubo diferencias significativas (ANDEVA de dos vías) entre grupos para la densidad de los estratos alto y bajo, y de la total, ni en la densidad de las categorías diamétricas  $DAP \geq 5$  cm,  $DAP \geq 10$  cm, y  $DAP \geq 15$  cm (Tablas 4.10 y 4.11). Los promedios correspondientes a la categoría diamétrica  $DAP \geq 5$  cm fueron ligeramente más grandes en los grupos con orientación sur (Fig. 4.7 y 4.8). La media ( $\pm 1$  E.E.) por ladera de esta categoría fue  $16.5 \pm 1.5$  ind./100 m<sup>2</sup> (*N*) y  $19.8 \pm 1.8$  ind./100 m<sup>2</sup> (*S*) (Fig. 4.8).

En promedio ( $\pm 1$  E.E.),  $38.4 \pm 8.2\%$  de los individuos del grupo *Sa* presentó más de un tallo a la altura del pecho, seguido por los grupos *Nc* ( $35.6 \pm 8.5\%$ ), *Na* ( $35.5 \pm 3.6\%$ ), *Sb* ( $32.1 \pm 2.4\%$ ), *Nb* ( $25.7 \pm 2.1\%$ ) y *Sc* ( $24.7 \pm 3.5\%$ ). El piso *a* registró en promedio el mayor número de individuos policaulescentes ( $37.0 \pm 4.0\%$ ), contrastando con el *b* que sólo registró  $28.4 \pm 1.9\%$  (Fig. 4.9). El ANDEVA de dos vías para esta variable no mostró diferencias significativas entre los grupos (Tabla 4.12).

#### 4.2.3 Diversidad florística por grupo

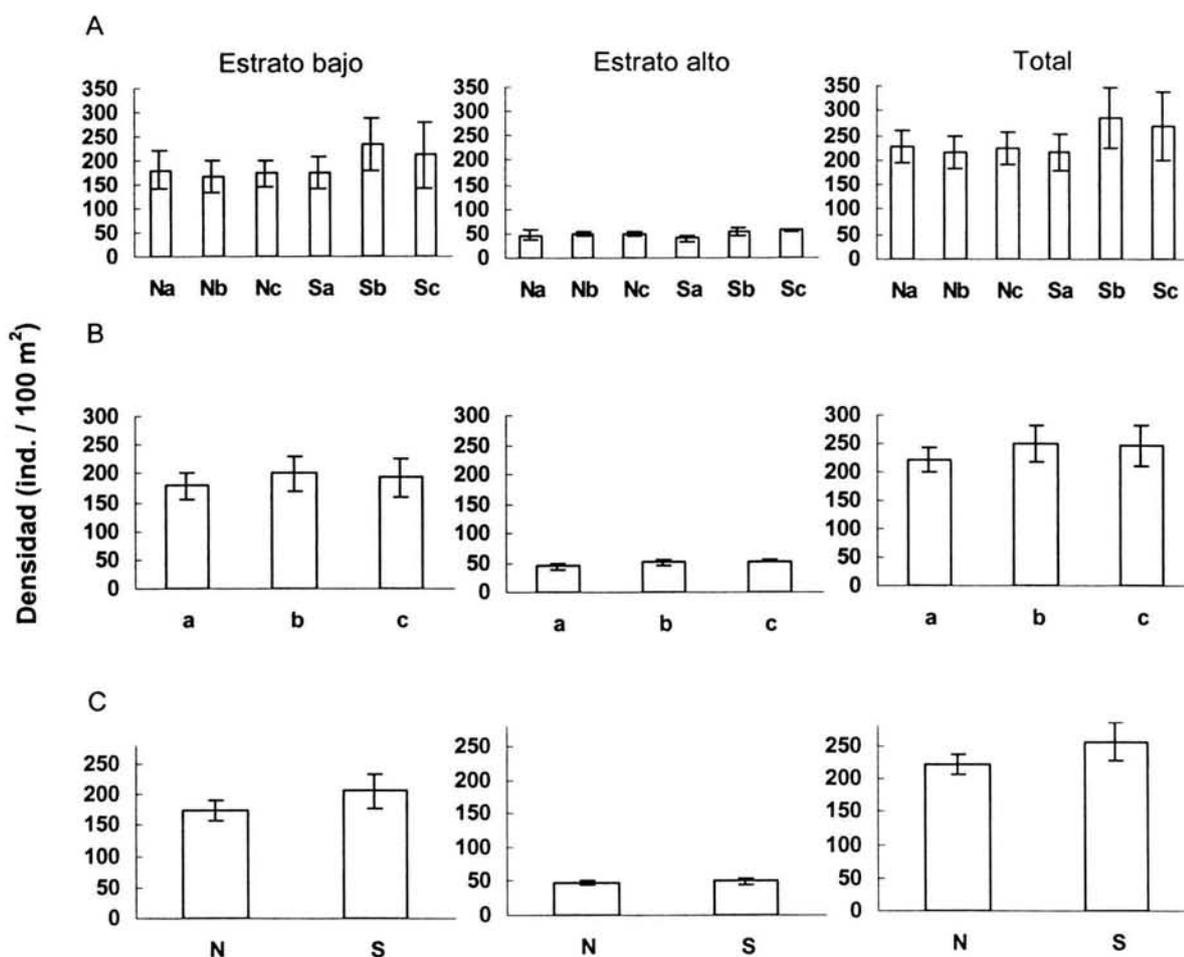
La Tabla 4.1 muestra los totales y el promedio de los índices de diversidad y dominancia calculados para los seis grupos ambientales. En total, los grupos *Na* y *Sa* tuvieron el menor número de especies (75 y 83, respectivamente), mientras que la mayor riqueza se registró en el grupo *Sb* (91 especies). La riqueza promedio osciló alrededor de 30 especies por cuadro. En general la dominancia en los grupos fue baja; los valores máximos (totales y promedio) de los índices de Berger-Parker (*d*) y de Simpson (*D*) se registraron en los grupos *Sc* y *Na*.

Los valores promedio y totales del índice  $\alpha$  de Fisher alcanzaron sus máximos en el grupo *Nc*. En todos los casos, los promedios de este índice representaron más de la cuarta parte del número de especies promedio registrado por cuadro, mientras que sus totales equivalieron a alrededor de 20% de las especies registradas por grupo ambiental. Los promedios del índice de Shannon ( $H'$ ) variaron poco entre grupos; sus totales abarcaron un intervalo desde 3.52 en el grupo *Sc* hasta 3.86 en el *Nc*. La equitatividad (*E*) evaluada por grupo y en promedio registró valores cercanos a 0.80. En ningún caso se encontraron diferencias significativas (ANDEVA de dos vías,  $P > 0.05$ ) debidas al efecto de la orientación o la altitud entre los valores de los índices de diversidad y dominancia evaluados por grupo ambiental.

#### 4.2.4 Diversidad $\beta$

##### 4.2.4.1 Similitud

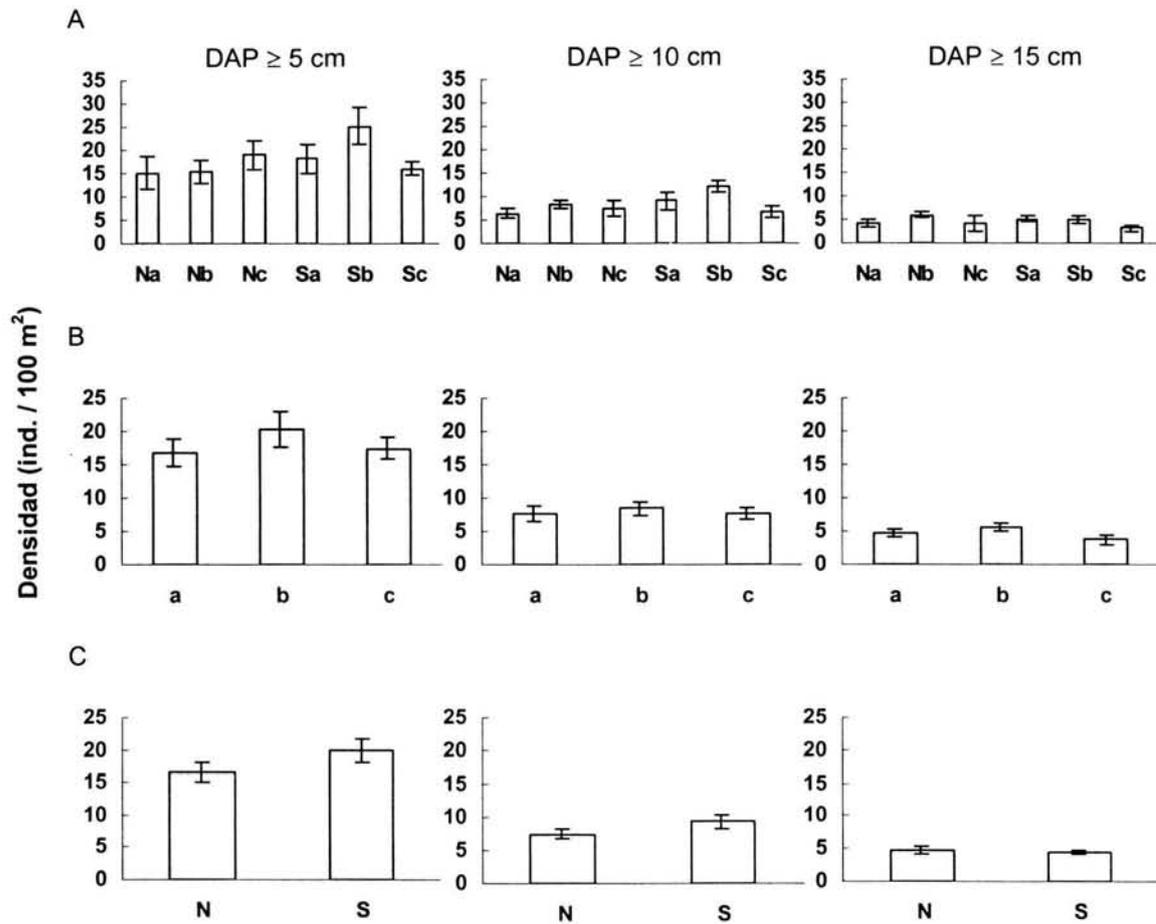
Los valores de los índices de similitud de Sørensen y Jaccard entre pares de cuadros (Tablas



**Figura 4.7.** Densidad promedio ( $\pm 1$  E.E.) por cuadro ( $100 \text{ m}^2$ ) para el estrato bajo (Ind. DAP < 1 cm), estrato alto (Ind. DAP > 1 cm) y total (estrato bajo + estrato alto) de la SBC establecida en el Cerro Verde. Los valores se muestran (A) por grupo (Na, Nb, Nc, Sa, Sb y Sc), (B) por piso altitudinal (a,b y c) y (C) por orientación (N y S).

**Tabla 4.10.** ANDEVA de dos vías para las variables de densidad del estrato bajo (Ind. DAP < 1 cm), estrato alto (ind. DAP > 1 cm) y total (estrato bajo + estrato alto) de la SBC establecida en el Cerro Verde. n.s. = no significativo ( $P > 0.05$ ).

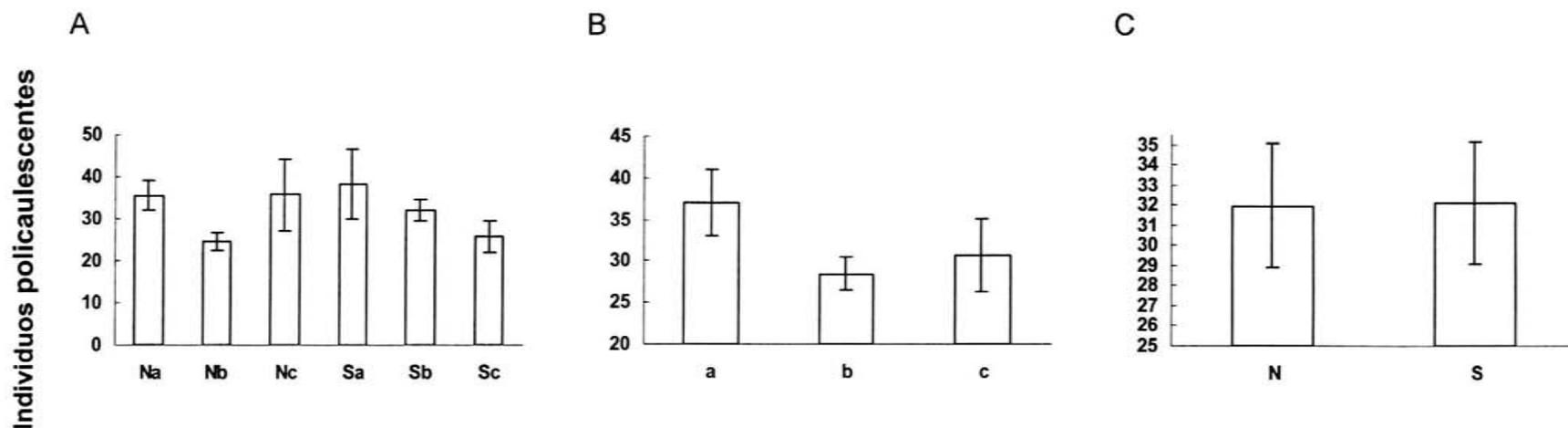
Fuente	Estrato bajo				Estrato alto				Total			
	g.l.	CM	F	P	g.l.	CM	F	P	g.l.	CM	F	P
1. Orientación	1	7.241	0.6567	n.s.	1	0.114	0.1384	n.s.	1	6.187	0.6816	n.s.
2. Altitud	2	1.040	0.0944	n.s.	2	1.502	1.8229	n.s.	2	1.715	0.1889	n.s.
1 $\times$ 2	2	3.145	0.2852	n.s.	2	0.669	0.8123	n.s.	2	4.052	0.4464	n.s.
Error	24	11.025	-	-	24	0.824	-	-	24	9.077	-	-



**Figura 4.8.** Densidad promedio ( $\pm 1$  E.E.) por cuadro ( $100 \text{ m}^2$ ) para diferentes categorías diamétricas ( $\text{DAP} \geq 5 \text{ cm}$ ,  $\text{DAP} \geq 10 \text{ cm}$  y  $\text{DAP} \geq 15 \text{ cm}$ ). Los valores se muestran (A) por grupo (Na, Nb, Nc, Sa, Sb y Sc), (B) por piso altitudinal (a, b y c) y (C) por orientación (N y S).

**Tabla 4.11.** ANDEVA de dos vías para las variables de densidad por categorías diamétricas. n.s. = no significativo ( $P > 0.05$ ).

Fuente	DAP $\geq 5$ cm				DAP $\geq 10$ cm				DAP $\geq 15$ cm			
	g.l.	CM	F	P	g.l.	CM	F	P	g.l.	CM	F	P
1. Orientación	1	1.088	2.4986	n.s.	1	0.608	2.5976	n.s.	1	0.019	0.1056	n.s.
2. Altitud	2	0.417	0.9574	n.s.	2	0.751	3.2074	n.s.	2	0.483	2.7295	n.s.
1 $\times$ 2	2	1.202	2.7612	n.s.	2	0.328	1.4026	n.s.	2	0.150	0.8491	n.s.
Error	24	0.435	-	-	24	0.234	-	-	24	0.177	-	-



**Figura 4.9.** Valores promedio del porcentaje de individuos policaulescentes (No. Individuos policaulescentes / No. Individuos del estrato alto  $\times$  100) por cuadro (100 m<sup>2</sup>). Los valores se muestran (A) por grupo ambiental (Na, Nb, Nc, Sa, Sb y Sc), (B) por piso altitudinal (a,b y c) y (C) por orientación (N y S).

**Tabla 4.12.** ANDEVA de dos vías para el arcoseno de la raíz de la variable porcentaje de individuos policaulescentes. n.s. = no significativo ( $P > 0.05$ ).

Fuente	% ind. policaulescentes			
	g.l.	CM	F	P
1. Orientación	1	0.005	$9.9 \times 10^{-5}$	n.s
2. Altitud	2	70.348	1.5400	n.s
1 x 2	2	75.447	1.6516	n.s
Error	24	45.674	-	-

4.13 y 4.14) indicaron que, dentro de una ladera, el grado de similitud fue mayor entre los pisos  $a$  y  $b$  y entre  $b$  y  $c$ , que entre  $a$  y  $c$ . Las comparaciones entre laderas mostraron una clara distinción entre los grupos  $Nc$  y  $Sa$ , ya que, según el índice de Jaccard, tres cuartas partes de las comparaciones entre ellos presentaron valores menores que 15%. Las similitudes entre grupos de distintas laderas alcanzaron sus máximos en las comparaciones de  $Na$  con  $Sa$ ,  $Na$  con  $Sb$  y  $Nb$  con  $Sc$ ; en todas éstas fue donde se encontró la mayor proporción de casos en donde los valores excedieron 40%. De acuerdo con el índice de Sørensen, el recambio de especies entre grupos de una misma ladera fue menor en la ladera  $S$ , ya que en ésta hubo más casos en los que el índice superó 40% (28) que en la ladera  $N$  (11).

Los índices de similitud calculados para pares de grupos (Tabla 4.15) apoyaron las observaciones señaladas anteriormente. Para ambas laderas, la comparación entre los pisos  $a$  y  $c$  registró el valor más bajo de similitud con respecto a las comparaciones de  $a$  con  $b$  y  $b$  con  $c$ . Además, estas últimas registraron los valores más altos para ambos índices en los grupos de la ladera  $S$ . Las similitudes máximas entre grupos ubicados en distintas laderas se obtuvieron en las comparaciones de  $Na$  con  $Sa$ ,  $Na$  con  $Sb$  y  $Nb$  con  $Sc$ ; en contraste, la mínima se registró en la comparación de  $Nc$  y  $Sa$ .

Al comparar por ladera, la disimilitud (1-Sørensen) promedio de los cuadros ubicados en un mismo piso altitudinal (separación espacial) con el promedio de los cuadros pertenecientes a diferentes pisos altitudinales (separación altitudinal), se observó que en la ladera norte el efecto de la separación altitudinal sobre la diversidad  $\beta$  fue estadísticamente mayor que el efecto de la separación espacial. Esto contrasta notoriamente con lo obtenido en la ladera sur; en ésta, además de haberse obtenido promedios más bajos que en la norte, no hubo diferencias significativas entre los promedios calculados para ambos efectos (Fig. 4.10).

El valor general del índice de diversidad  $\beta$  de Whittaker para el sistema completo, incluyendo todas las combinaciones ambientales, fue de 5.46. La diversidad  $\beta$  por ladera fue 3.95 y 3.67 para  $N$  y  $S$ , respectivamente, mientras que los valores del índice fueron 3.02 en el piso  $a$ , 3.30 en  $b$  y 3.15 en  $c$ . El índice mostró poca variación entre grupos (Fig. 4.11); ya que los valores abarcaron un intervalo pequeño, de 1.71 en el grupo  $Na$  a 1.92 en el  $Nb$ .

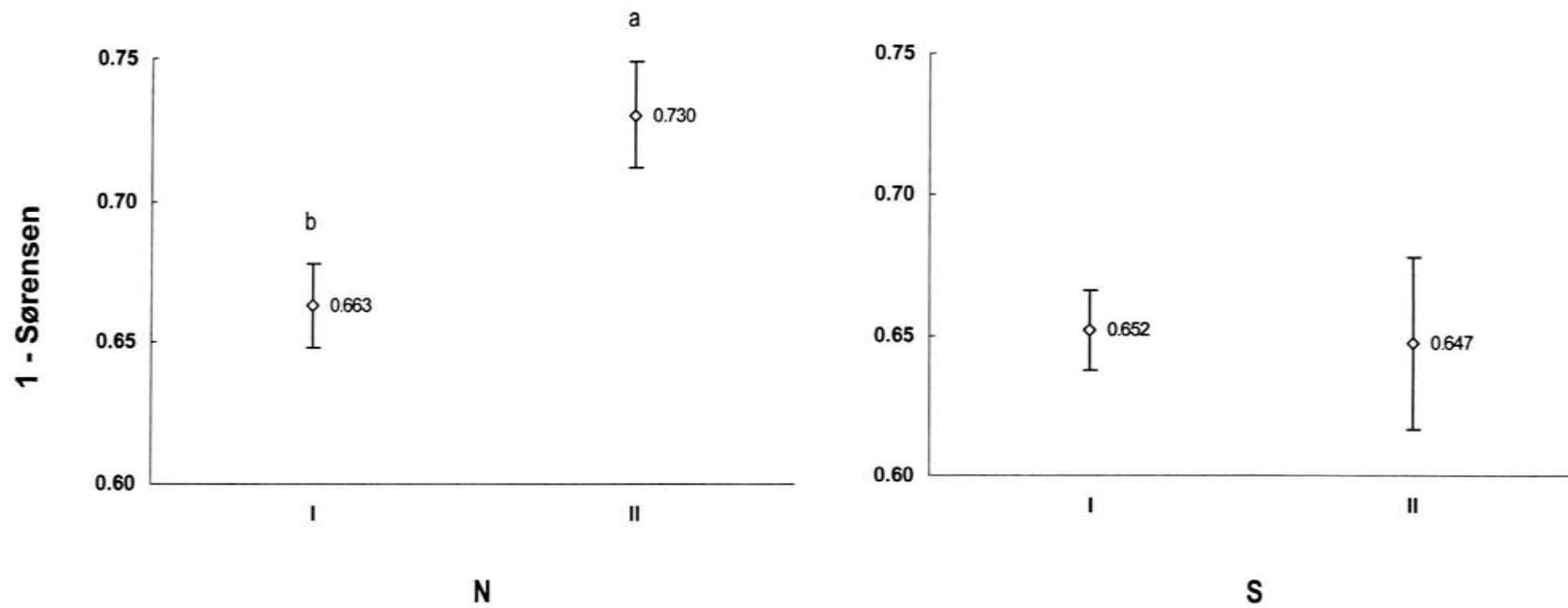
#### 4.2.4.2 Análisis de clasificación

La Figura 4.12 muestra los dendrogramas de clasificación obtenidos para los 30 cuadros por el método de Ward. En los análisis se emplearon datos de presencia-ausencia de las especies; la distancia de unión se calculó utilizando el cuadrado de la distancia euclidiana y el porcentaje de disimilitud. En las Figuras 4.12A y B se observa la formación de dos grandes conjuntos que se mantienen separados a lo largo de un amplio intervalo de la distancia de unión. El primero de ellos, ubicado en la mitad izquierda del dendrograma, está formado por 15 cuadros entre los



**Tabla 4.14.** Índices de similitud de Sørensen (porcentual) para los 30 cuadros de muestreo agrupados según el grupo (Na, Nb, Nc, Sa, Sb, Sc) al que pertenecen. Se indican en negritas los valores  $\leq 15\%$  y subrayados los  $\geq 40\%$ .

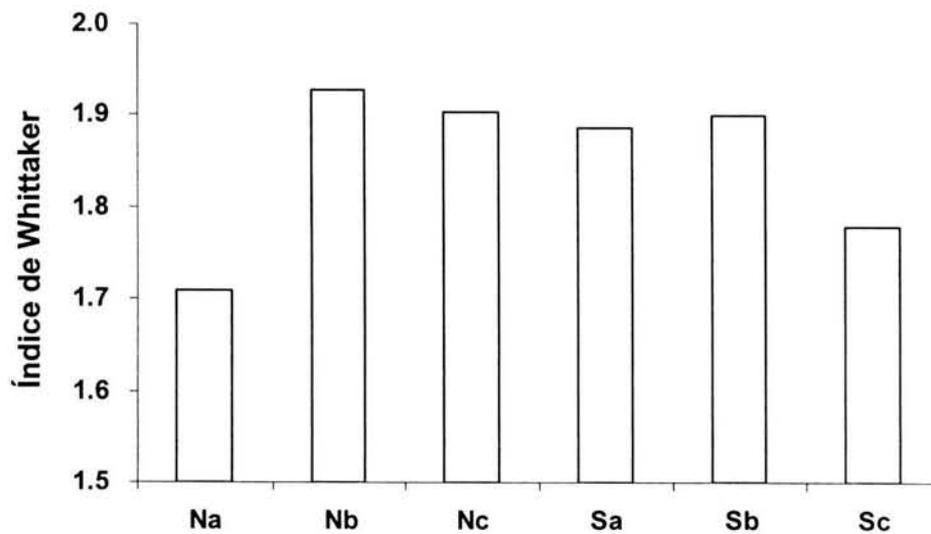
Grupo	Cuadro	Na					Nb					Nc					Sa					Sb					Sc				
		6	12	18	24	27	5	11	17	23	30	4	10	16	22	29	3	9	15	21	28	2	8	14	20	26	1	7	13	19	25
Na	6																														
	12	36.4																													
	18	33.3	35.1																												
	24	32.3	37.7	34.4																											
	27	30.3	24.6	38.2	<u>40.6</u>																										
Nb	5	21.5	39.3	32.8	25.4	23.9																									
	11	25.0	21.3	24.1	22.2	20.7	35.1																								
	17	36.1	<u>46.2</u>	31.8	37.3	28.6	38.7	30.2																							
	23	27.1	<u>40.0</u>	<u>42.6</u>	38.6	39.3	33.3	39.2	<u>46.4</u>																						
	30	25.4	32.3	35.6	31.9	35.6	38.9	34.9	35.3	<u>45.5</u>																					
Nc	4	32.3	18.9	28.1	30.0	31.3	19.1	18.5	30.5	28.1	29.0																				
	10	<b>13.3</b>	23.5	19.4	27.6	22.6	32.8	26.9	28.1	32.7	29.9	31.0																			
	16	32.4	33.9	28.6	27.3	34.3	29.0	36.7	33.9	38.1	<u>42.7</u>	39.4	<u>43.8</u>																		
	22	36.6	35.5	27.4	26.1	21.9	33.3	<u>44.4</u>	<u>44.1</u>	33.3	38.5	31.9	26.9	<u>45.3</u>																	
	29	<b>7.7</b>	<b>14.0</b>	18.5	16.0	14.8	22.6	22.7	20.4	29.8	30.5	<b>12.0</b>	20.8	17.9	23.7																
Sa	3	<u>49.1</u>	<u>41.7</u>	27.1	25.5	27.1	31.0	24.5	33.3	30.8	25.0	25.5	15.1	29.5	31.3	<b>13.3</b>															
	9	32.1	29.8	31.0	37.0	24.1	38.6	20.8	30.2	31.4	31.8	18.5	<b>11.5</b>	16.7	25.4	<b>9.1</b>	<u>40.8</u>														
	15	25.9	<u>40.0</u>	28.6	30.8	25.0	36.4	17.4	35.3	28.6	26.2	19.2	16.0	<b>10.3</b>	23.0	<b>14.3</b>	38.3	<u>47.8</u>													
	21	30.5	32.0	36.1	38.6	36.1	30.0	15.7	32.1	29.6	27.3	17.5	18.2	15.9	27.3	<b>8.5</b>	<u>42.3</u>	<u>43.1</u>	<u>49.0</u>												
	28	31.3	<u>40.0</u>	24.2	32.3	27.3	18.5	17.9	23.0	37.3	25.4	25.8	30.0	26.5	19.7	<b>7.7</b>	24.6	25.0	25.9	27.1											
Sb	2	<u>54.2</u>	<u>40.0</u>	19.7	28.1	26.2	23.3	27.5	35.7	33.3	27.3	35.1	18.2	34.9	39.4	<b>8.5</b>	<u>46.2</u>	31.4	24.5	18.5	27.1										
	8	36.4	38.6	35.3	31.3	29.4	38.8	<u>41.4</u>	<u>41.3</u>	36.1	38.4	40.6	25.8	37.1	<u>43.8</u>	18.5	<u>44.1</u>	<u>48.3</u>	35.7	32.8	27.3	32.8									
	14	<u>40.0</u>	<u>42.9</u>	<u>41.8</u>	38.1	35.8	33.3	24.6	38.7	33.3	33.3	19.1	<b>13.1</b>	23.2	27.8	<b>11.3</b>	<u>41.4</u>	<u>45.6</u>	<u>50.9</u>	<u>53.3</u>	<u>40.0</u>	30.0	<u>41.8</u>								
	20	34.4	<u>50.9</u>	24.2	32.3	33.3	27.7	17.9	39.3	30.5	28.2	29.0	26.7	35.3	25.4	19.2	<u>42.1</u>	25.0	33.3	30.5	31.3	<u>40.7</u>	30.3	<u>40.0</u>							
	26	22.6	18.9	18.8	20.0	<b>12.5</b>	19.1	14.8	20.3	17.5	20.3	<b>10.0</b>	17.2	<b>9.1</b>	23.2	<b>12.0</b>	32.7	22.2	38.5	28.1	25.8	17.5	25.0	28.6	32.3						
Sc	1	26.5	37.3	37.1	33.3	31.4	37.7	30.0	<u>40.0</u>	<u>41.3</u>	<u>40.0</u>	39.4	21.9	38.9	37.3	<b>14.3</b>	26.2	36.7	31.0	38.1	32.4	28.6	<u>54.3</u>	<u>40.6</u>	29.4	18.2					
	7	29.0	37.7	31.3	30.0	28.1	34.9	37.0	30.5	31.6	34.8	33.3	31.0	39.4	<u>40.6</u>	20.0	29.1	25.9	26.9	31.6	25.8	24.6	<u>56.3</u>	28.6	29.0	16.7	<u>42.4</u>				
	13	28.6	29.8	24.1	18.5	34.5	38.6	25.0	30.2	27.5	28.6	22.2	23.1	26.7	25.4	18.2	<u>40.8</u>	29.2	<u>43.5</u>	31.4	<b>10.7</b>	27.5	<u>44.8</u>	<u>42.1</u>	28.6	18.5	36.7	33.3			
	19	21.9	36.4	30.3	32.3	27.3	33.9	35.7	36.1	<u>40.7</u>	<u>42.3</u>	29.0	33.3	<u>50.0</u>	33.8	19.2	28.1	28.6	18.5	20.3	18.8	27.1	<u>42.4</u>	36.9	34.4	22.6	<u>41.2</u>	38.7	28.6		
	25	34.4	29.1	27.3	29.0	30.3	24.6	25.0	32.8	33.9	36.6	32.3	23.3	32.4	36.6	15.4	24.6	17.9	33.3	27.1	25.0	30.5	36.4	30.8	28.1	25.8	32.4	38.7	28.6	<u>40.6</u>	



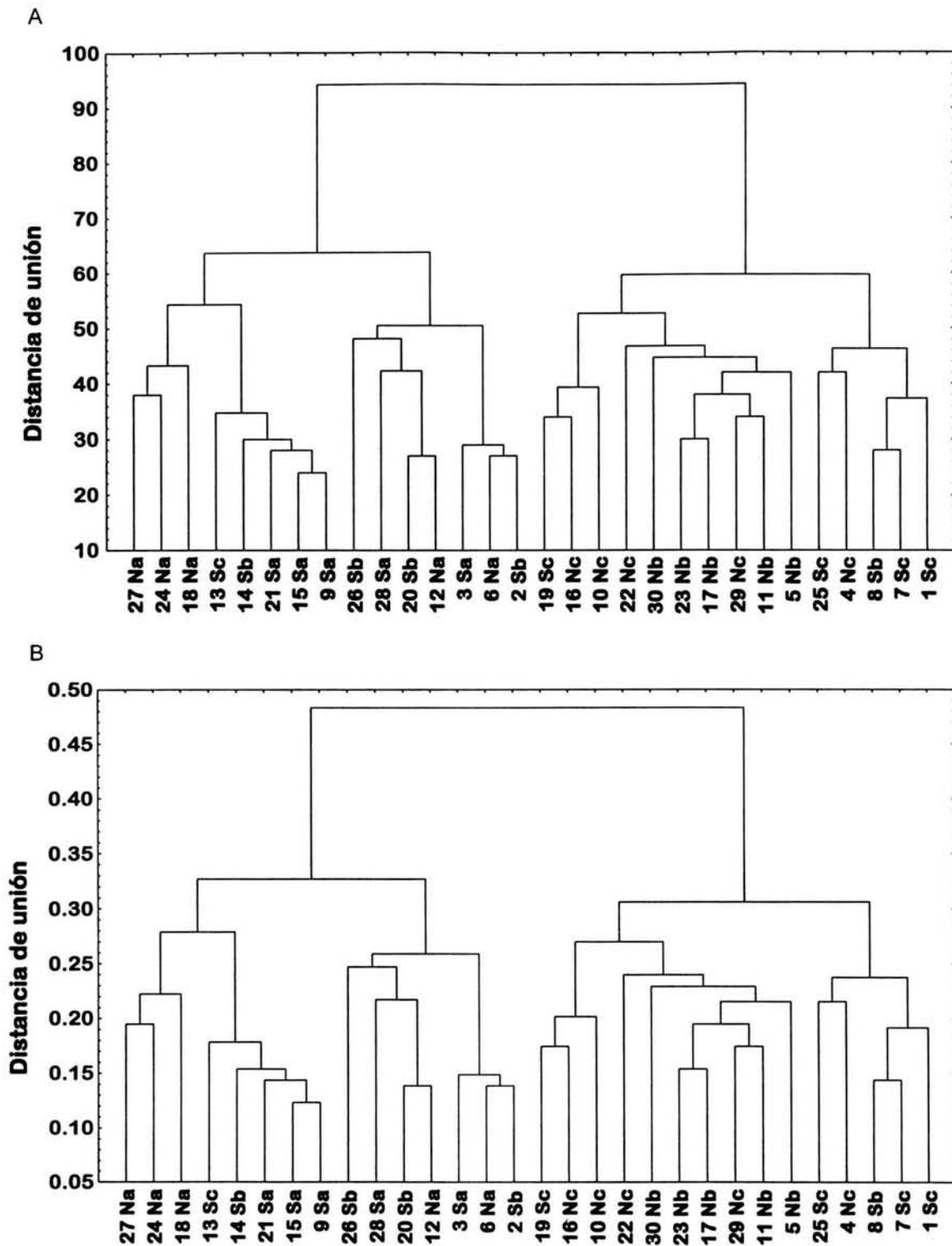
**Figura 4.10.** Disimilitud (1- Sørensen) promedio ( $\pm 1$  E.E.) de las unidades de muestreo (I) pertenecientes a un mismo piso altitudinal (separación espacial) y (II) de las ubicadas en diferentes pisos altitudinales (separación altitudinal). Lo valores se muestran por orientación (N y S). Letras diferentes denotan diferencias significativas con  $P < 0.05$  (Prueba de Tukey).

**Tabla 4.15.** Índices de similitud de Jaccard y Sørensen (porcentuales) para los 6 grupos (Na, Nb, Nc, Sa, Sb, Sc). Dentro del rectángulo se muestran las comparaciones entre grupos de distintas laderas y por fuera de éste las comparaciones entre grupos pertenecientes a una misma ladera.

Índice	Grupo	Na	Nb	Nc	Sa	Sb
Jaccard						
	Nb	36.51				
	Nc	34.11	42.06			
	Sa	38.60	30.16	25.95		
	Sb	42.62	35.34	30.22	44.35	
	Sc	38.84	41.46	36.72	39.13	45.45
Sørensen						
	Nb	53.49				
	Nc	50.87	59.22			
	Sa	55.70	46.34	41.21		
	Sb	59.77	52.22	46.41	61.45	
	Sc	55.95	58.62	53.71	56.25	62.50



**Figura 4.11.** Índice de diversidad  $\beta$  de Whittaker por grupo (Na, Nb, Nc, Sa, Sb, Sc).

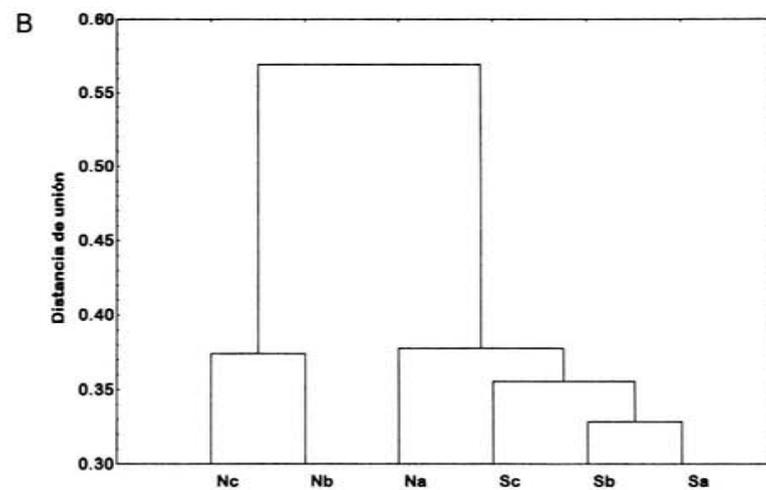
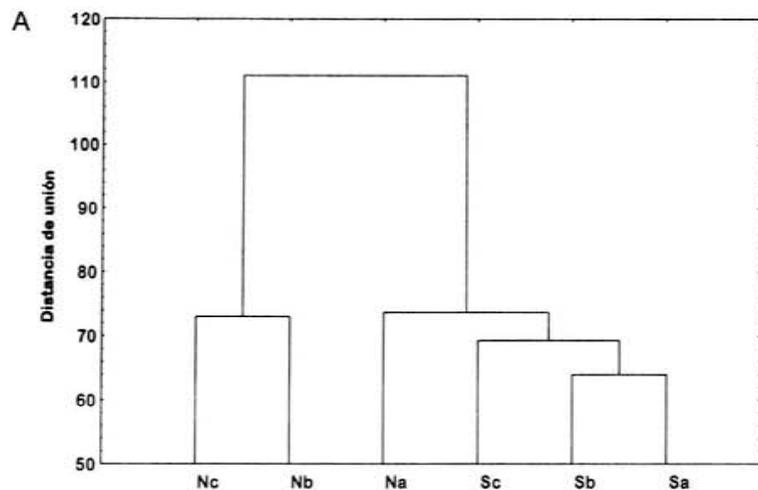


**Figura 4.12.** Dendogramas de clasificación de las 30 unidades de muestreo obtenidos por el método de Ward. La distancia de unión se calculó a partir de datos de presencia ausencia utilizando (A) el cuadrado de la distancia euclidiana y (B) el porcentaje de disimilitud. Para cada cuadro se indica su orientación (N y S) y el piso altitudinal (a, b y c) al que pertenece.

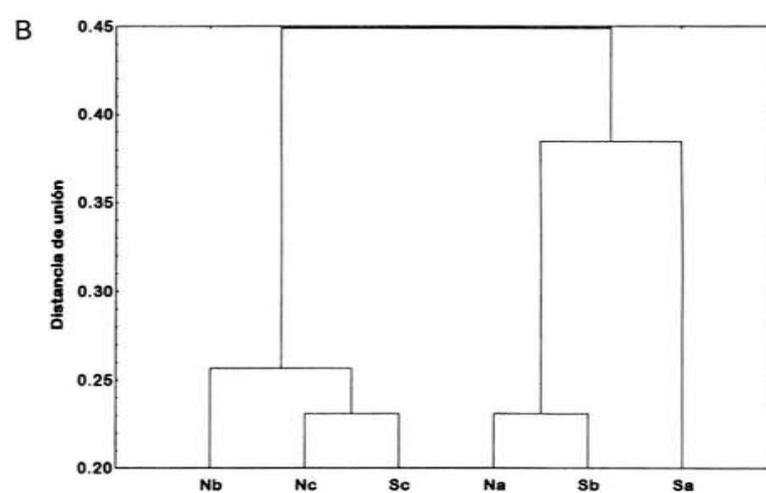
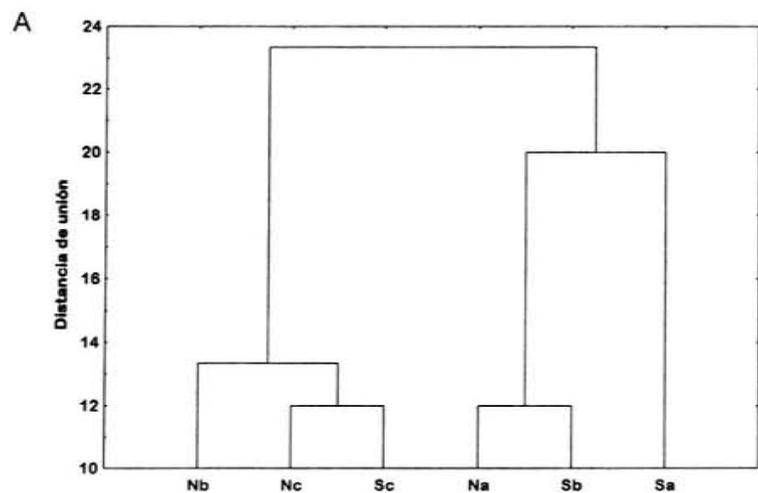
que se encuentran los diez cuadros del piso *a*, además de cuatro pertenecientes al grupo *Sb* y uno al *Sc*. El segundo conjunto abarcó los restantes nueve cuadros del piso *c*, los cinco del grupo *Nb* y uno del *Sb*.

Los dendrogramas presentados en la Figura 4.13 muestran las dos clasificaciones de los seis grupos ambientales estudiados, obtenidas con el método de Ward y empleando el cuadrado de la distancia euclidiana y el porcentaje de disimilitud, respectivamente, basadas en datos binarios de presencia-ausencia de las especies. En ambos se observa de nuevo una clara división de los grupos en dos conjuntos principales que se mantienen a lo largo de un gran intervalo de la distancia de unión. El conjunto menor contiene a los grupos *Nc* y *Nb*, mientras que el mayor incluye a los cuatro grupos restantes. Los tres grupos de la ladera sur formaron un conjunto más homogéneo, ya que estuvieron unidos por debajo de la distancia de unión de 70 y 0.36 en los dendrogramas A y B, respectivamente (Fig. 4.13).

Las clasificaciones mostradas en la Figura 4.14 están basadas en datos de presencia-ausencia de las familias por grupo; el método y las distancias empleadas fueron las mismas que en los análisis anteriores. En ambos dendrogramas se observa una división entre un conjunto formado por los grupos *Nb*, *Nc* y *Sc*, y otro formado por los grupos *Na*, *Sb* y *Sa*. El segundo es notablemente más heterogéneo que el primero, ya que en aquél uno de los grupos (*Sa*) se le une en una distancia de unión mucho más alta (20 y 0.38 en los dendrogramas A y B, respectivamente).



**Figura 4.13.** Análisis de clasificación para datos binarios de presencia-ausencia de las especies en los seis grupos analizados. Dendogramas producidos por el método de Ward con (A) las distancias euclidianas al cuadrado y con (B) el porcentaje de disimilitud.



**Figura 4.14.** Análisis de clasificación para datos binarios de presencia-ausencia de las familias en los seis grupos analizados. Dendogramas producidos por el método de Ward con (A) las distancias euclidianas al cuadrado y con (B) el porcentaje de disimilitud.

## CAPÍTULO V

### DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

En la región de Nizanda existe un mosaico vegetacional asociado primordialmente a un eje de diferenciación edáfico (Pérez-García *et al.*, 2001). El propósito fundamental en este trabajo fue explorar si la orientación y la altitud constituían ejes adicionales generadores de heterogeneidad en la vegetación de la región. Aunque los resultados indican la ausencia de una diferenciación estructural marcada asociada a dichos factores, se encontraron evidencias de una respuesta moderada en la composición florística; sin embargo, se observó que el nivel de respuesta depende de la interacción de las variables topográficas. En los siguientes apartados se analizan con más detalle dichos cambios.

#### 5.1 Efecto de las variables topográficas en la vegetación

##### 5.1.1 Estructura cuantitativa

Los grupos definidos por la combinación de los niveles de orientación y altitud (*Na, Nb, Nc, Sa, Sb, Sc*) formaron entidades ambientales discretas sólo de acuerdo con estas dos variables topográficas, pero no en términos del porcentaje de pedregosidad y la inclinación de la ladera. De esta manera se puede aseverar con cierta confianza que los resultados obtenidos se deben a los factores topográficos estudiados.

Un resultado inesperado del estudio fue la ausencia de efectos estadísticamente significativos de la topografía sobre la estructura. Esto implica que la vegetación del Cerro Verde debe considerarse como una unidad homogénea, carente de patrones asociados a la variación topográfica. Como consecuencia adicional, la distribución de las variables estructurales no debería mostrar ningún patrón espacial, es decir, los valores altos y bajos de cada variable deberían presentarse de manera indiferente a la altitud o la orientación. Sin embargo, un análisis detallado del comportamiento de dichas variables mostró que esto no es siempre el caso; en particular, las diferentes variables mostraron sesgos en su comportamiento respecto a la altitud. Sin pasar por alto el resultado de los análisis estadísticos, vale la pena examinar algunas de estas tendencias, ya que éstas sugieren sutiles variaciones ambientales, imperceptibles estadísticamente según el muestreo realizado, pero cuya existencia se puede sospechar por el comportamiento congruente de las diferentes variables en su respuesta a la topografía.

La cobertura, el área basal y la altura del 10% superior de la fracción arbórea de la comunidad son un ejemplo claro de dichas tendencias altitudinales. Para las plantas que tienen

un DAP  $\geq 15$  cm, la cobertura promedio en el piso *c* ( $88.7 \text{ m}^2/100 \text{ m}^2$ ) fue notablemente menor que la calculada para el piso *b* ( $189.0 \text{ m}^2/100 \text{ m}^2$ ). De manera similar, el piso *c* promedió los valores más bajos para las variables área basal ( $0.33 \text{ m}^2/100 \text{ m}^2$ ) y altura del 10% superior (8.1 m), contrastando con el *b*, donde en promedio se obtuvieron los valores más altos para las mismas variables ( $0.73 \text{ m}^2/100 \text{ m}^2$  y 9.9 m, respectivamente). Los promedios de dichas variables calculados para el piso *a* se mantuvieron siempre por debajo de los obtenidos para el piso *b*. Estas tendencias muestran coincidencias con otros estudios, pues sugieren que los valores de los atributos estructurales en la comunidad no disminuyen monótonicamente con la altitud, sino que en el gradiente altitudinal los valores alcanzan un máximo en la porción intermedia (Fernández-Palacios, 1992; Huggett, 1995; Rahbek, 1995). En contraste con otros estudios, estos resultados sugieren que existen pequeñas variaciones mesoclimáticas en un corto intervalo altitudinal. En última instancia, estas variaciones podrían reflejar la ausencia del efecto *Massenerhebung* (calentamiento de las masas por elevación) descrito para grandes formaciones montañosas, el cual consiste en el amortiguamiento de la disminución térmica a lo largo del gradiente altitudinal (Whitmore y Burnham, 1984; Whitmore, 1991; Richards, 1996).

A diferencia de las tendencias altitudinales, en esta selva no se encontró ningún indicio del efecto de la orientación sobre las variables estructurales. Esto a su vez contrasta con los resultados obtenidos en otras comunidades de SBC, donde sí se reportó un efecto debido a dicha variable topográfica (Martínez-Yrizar *et al.*, 2000; Balvanera *et al.*, 2002) (ver Tabla 5.2). Es difícil explicar este resultado en virtud de que algunas de las condiciones mesoclimáticas de cada ladera parecen depender de varios factores, algunos de los cuales podrían tener efectos opuestos.

Los resultados estadísticos y la ausencia de tendencias dadas por la orientación indican que las condiciones mesoclimáticas en ambas laderas no difieren sustancialmente. Este hecho se contrapone a la idea clásica del efecto ladera, sustentada fundamentalmente en estudios realizados en las zonas templadas y polares de la tierra. Sin embargo, al considerar que dicho efecto es muy diferente en las zonas tropicales y subtropicales, se puede especular sobre el impacto que éste tendría al conjugarse con otras variables ambientales. De acuerdo con la latitud del Cerro Verde ( $\approx 16^\circ\text{N}$ ), la ladera norte recibe la radiación solar directa justo en el periodo de mayor humedad ambiental y desarrollo vegetal en la región (mayo - septiembre); no obstante, el balance hídrico entre laderas podría estar equilibrado por el efecto refrescante del viento que incide directamente en la ladera norte. Esta suposición es consistente con la falta de diferenciación de la vegetación entre las dos laderas, aunque para corroborarla sería necesario realizar mediciones precisas de diversas variables ambientales. En la literatura se ha mencionado que la respuesta de la vegetación ante un factor ambiental determinado (*e.g.* el balance hídrico) puede ser similar, aun cuando dicho factor tenga causas distintas (Walter,

1973; Stoutjesdijk y Barkman, 1992; Haslett, 1997).

### 5.1.2 Diversidad $\alpha$

Al igual que en el caso de los atributos estructurales, el análisis de la respuesta de la diversidad  $\alpha$  no arrojó diferencias significativas en los valores de los índices de diversidad y dominancia evaluados entre los grupos ambientales. A pesar de ello, se pueden reconocer algunas tendencias similares a las observadas en el análisis de la estructura. En promedio, el índice de Shannon ( $H'$ ) alcanzó los valores máximos en la zona altitudinal media del Cerro Verde (2.88 para los grupos  $Nb$  y  $Sb$ ), mientras que los valores mínimos se ubicaron en la parte baja (2.67 y 2.71 para los grupos  $Na$  y  $Sa$ , respectivamente). Un patrón similar se observó al evaluar la riqueza por grupo: los grupos  $Na$  y  $Sa$  acumularon el menor número de especies (83 y 75, respectivamente), mientras que la mayor riqueza se registró en el grupo  $Sb$  (91).

Los índices de dominancia de Berger-Parker ( $d$ ) y de Simpson ( $D$ ), así como los valores del parámetro  $\alpha$  de Fisher, indicaron que al interior de cada grupo no hay una dominancia marcada por parte de ninguna especie. La equitatividad ( $E$ ) promedio y total evaluadas por grupo oscilaron alrededor de un valor relativamente alto (0.80), lo cual denota un comportamiento homogéneo en la abundancia de las especies registradas por grupo.

### 5.1.3 Diversidad $\beta$

Independientemente del análisis de la variación estructural y de la diversidad  $\alpha$ , la pregunta central del estudio requería examinar la heterogeneidad en la composición florística relacionada con los factores topográficos analizados. Si bien es cierto que en algunos casos la estructura y la composición de una comunidad pueden estar correlacionados, éste no es siempre el caso.

Los resultados de los índices de Sørensen y Jaccard mostraron claramente que, en cada ladera, el grado de similitud florística es mayor entre pisos adyacentes ( $a$  con  $b$  y  $b$  con  $c$ ) que cuando se comparan pisos ubicados en los extremos altitudinales opuestos ( $a$  con  $c$ ). Sin embargo, la diferenciación florística entre pisos altitudinales fue muy desigual entre las dos laderas. A diferencia de la ladera sur, en la norte el recambio de especies asociado a la separación altitudinal fue significativamente mayor que el producido por la separación espacial dentro de un mismo piso altitudinal (ver Figura 4.10), aun cuando las parcelas ubicadas en un mismo piso altitudinal están mucho más distantes entre sí que las parcelas de los extremos altitudinales opuestos de una ladera. Como resultado de dicha asimetría, las comparaciones entre grupos ambientales de laderas opuestas arrojaron un resultado llamativo.

Los pisos altos y los bajos de las dos laderas mostraron una fuerte afinidad florística con su respectiva contraparte, lo cual refuerza el hecho de que la orientación no desempeña un papel determinante en la diferenciación florística en el sistema. Por el contrario, en la porción media del cerro el grado de esta diferenciación depende de la orientación, ya que en el lado sur se agrupó con las zonas bajas, mientras que en el norte lo hizo con las altas. Si la composición de especies funciona como un indicador más sensible a las condiciones ambientales que los atributos estructurales, este resultado revela que las variaciones en el mesoclima ocurren con una mayor intensidad en la ladera norte.

Considerando estos resultados, se puede concluir que las comunidades establecidas en los pisos altos (*c*) y bajos (*a*) del Cerro Verde constituyen, en términos de la composición registrada por piso, bandas de vegetación relativamente homogéneas.

Los cálculos obtenidos para el índice  $\beta$  de Whittaker mostraron poca variación entre los grupos ambientales analizados; los valores fluctuaron entre 1.71 en el grupo *Na* y 1.92 en el *Nb*. De forma consistente con los resultados previamente discutidos, se observó que el mayor recambio de especies se dio en los sitios localizados en la ladera norte y en el piso altitudinal medio, lo cual permite concluir que fue en estas áreas donde se presentó la mayor heterogeneidad en el ambiente.

La disparidad hallada entre la diversidad  $\beta$  calculada por ladera ( $N = 3.95$ ,  $S = 3.67$ ), por piso ( $a = 3.02$ ,  $b = 3.30$ ,  $c = 3.15$ ) y total (5.46) en relación con la obtenida para cada grupo ambiental, indica que existen fuertes recambios de especies entre los grupos analizados. Sólo de esta forma sería posible alcanzar un número elevado de especies (194), incluso con una riqueza promedio por grupo (85.5 especies/500 m<sup>2</sup>) relativamente baja.

De acuerdo con los análisis de clasificación realizados, las unidades de muestreo se agruparon en dos grandes conjuntos. El primero de ellos reunió todas las muestras ubicadas en el piso *a*, mientras que el segundo contó con nueve de los diez cuadros del piso *c*. Los cuadros del piso *b* se distribuyeron conforme a su orientación de manera casi simétrica entre ambos conjuntos; cuatro muestras del grupo *Sb* se localizaron en el primer conjunto, mientras que los representantes del *Nb* se agruparon con las muestras del segundo conjunto. Estos resultados refuerzan las conclusiones derivadas de los obtenidos para los índices de similitud, al señalar que los grupos ubicados en los pisos altitudinales extremos mostraron el mayor grado de diferenciación florística en la comunidad. En contraste con el piso altitudinal *b*, es claro que en los pisos *a* y *c* la orientación no jugó un papel determinante en el agrupamiento de las muestras.

En las clasificaciones basadas en la presencia y ausencia de las familias en cada grupo también se observó la formación de dos grandes conjuntos que mostraron el mismo patrón, es

decir, los grupos *Nc*, *Sc* y *Nb* se agruparon para consolidar uno de los conjuntos, mientras que el segundo de ellos se constituyó de los grupos *Na*, *Sa* y *Sb*.

La principal diferencia encontrada en los análisis de clasificación obtenidos al emplear el total de especies por grupo fue la posición en los dendogramas del grupo *Sc*. Por un lado se reunieron los grupos *Nc* y *Nb*, y por el otro se formó un conjunto con los grupos *Sa*, *Sb*, *Sc* y *Na*. Además de sugerir que la ladera sur mantuvo cierta identidad en términos de la composición florística registrada en ella, estos resultados indican que la orientación sí desempeña un papel importante en la composición florística de cada ladera.

Los resultados analizados en esta sección permiten concluir que el efecto de las variables topográficas sobre la composición florística varió entre las diferentes zonas ambientales del Cerro Verde. Si bien fue posible reconocer que la altitud constituye un eje de diferenciación florística importante, es obvio que la intensidad de su efecto varía entre laderas: en la ladera norte el recambio de especies entre muestras ubicadas en diferentes pisos altitudinales es mayor que en la ladera sur. Este resultado implica que la diferenciación ambiental entre pisos altitudinales de esta ladera es comparativamente mayor que en la ladera sur. Por otro lado, aunque la orientación produce diferencias en la composición florística entre laderas, su efecto es más fuerte en la franja altitudinal intermedia del Cerro Verde.

En términos de la composición florística, el piso *a* representa una franja de vegetación poco heterogénea para la que no se encontró evidencia de respuesta a la orientación. La elevada densidad de especies típicas de ambientes más húmedos de la región (e.g. *Malmea depressa*, *Thevetia plumeriifolia*, *Croton niveus*, *Coccoloba barbadensis*, *Pilocarpus racemosus*, *Jacquinia macrocarpa*, *Esenbeckia collina*; Lebrija-Trejos, 2001) sugirió que, en comparación con los otros pisos altitudinales, éste se asocia a un mayor nivel de humedad en el ambiente. Por su parte, las muestras del piso superior (*c*) de ambas laderas también mostraron fuertes afinidades florísticas entre sí. Sin embargo, algunos resultados evidenciaron una respuesta ante la orientación de la ladera, por lo cual no se pudo distinguir una franja florísticamente homogénea de vegetación en dicho piso.

En contraste con los pisos altitudinales extremos, para el piso intermedio se observó una diferenciación florística claramente asociada a la orientación. Los grupos que conformaron este piso incluyeron 21 especies exclusivas, de las cuales 12 sólo se registraron en la ladera norte (*Chromolaena collina*, *C. odorata*, *Iresine calea*, *Roldana eriophylla*, *Sinclairia andrieuxii*, *Tabebuia impetiginosa*, *Mimosa goldmanii*, *Hiraea reclinata*, *Beaucarnea recurvata* y tres especies no determinadas) y siete en la sur (*Amphipterygium adstringens*, *Senna fruticosa*, *Solanum glaucescens*, *Ayenia glabra*, *Heliocarpus* sp. 01 y dos especies no determinadas). El grupo *Sb* se asoció de forma constante con los grupos del piso *a*, mientras que el grupo *Nb* lo hizo con los grupos del piso *c*.

## 5.2 Comparación de la SBC del Cerro Verde con otras comunidades

### 5.2.1 Composición y diversidad florística

El listado florístico elaborado para la comunidad de SBC del Cerro Verde incluye en total 194 especies distribuidas en 52 familias. Esta riqueza específica equivale casi exactamente a la mitad de la reportada para este tipo de vegetación por Pérez-García *et al.* (2001). En el presente listado están ausentes algunos elementos señalados por ellos como típicos de este tipo de vegetación (*e.g. Myrospermum frutescens, Dalea carthagenensis y Opuntia puberula*), y a la vez incorpora diversas especies reportadas en ese trabajo como propias de comunidades vegetales aledañas, como el matorral xerófilo (MX) (*e.g. Pittocaulon velatum*), el matorral espinoso (ME) (*e.g. Pilocereus collinsii*) y la selva mediana (*e.g. Achatocarpus nigricans, Alternanthera mexicana, Mesechites trifida, Stemmadenia eubracteata, Chromolaena collina, C. odorata, Erythroxylum havanense, Euphorbia schlechtendalii, Casearia nitida, Malpighia glabra, Amyris aff. sylvatica, Jacquinia macrocarpa y Philodendron hederaceum*).

Esta combinación de especies con afinidades ambientales distintas es una característica típica de las comunidades establecidas en ambientes cuyas condiciones varían espacio-temporalmente con relación a la topografía (Ricklefs, 1992; Heaney, 2001). En este contexto, la presencia de dichas especies podría ser interpretada como un indicador de las características ambientales en puntos específicos de la comunidad y de cómo dichas características varían respecto a un factor topográfico determinado.

El número de familias de plantas vasculares registrado en el estudio (52) es ligeramente inferior al reportado para la vegetación de los afloramientos de roca caliza de Nizanda, llamados enclaves de vegetación xerofítica (EVX) (54 familias) y equivale al 70% de las familias ubicadas en la comunidad de SBC de la región (Pérez-García *et al.*, 2001; Pérez-García y Meave, en prensa).

En general, las familias más diversas en el Cerro Verde son las más comunes en las selvas secas continentales del neotrópico y de México (Gentry, 1995; Trejo, 1998). Las dos familias más ricas en especies, Leguminosae y Asteraceae, comprenden en conjunto 24.2% del total de especies registradas en el Cerro Verde. A ellas les siguen Euphorbiaceae, Apocynaceae, Malpighiaceae, Rubiaceae, Bignoniaceae, Capparaceae y Solanaceae. Todas éstas, incluyendo las dos primeras, se ubican entre las familias más diversas en los EVX de Nizanda (Pérez-García, 2002) y en las localidades de selvas secas analizadas por Gentry (1995). En la mayoría de las selvas neotropicales las leguminosas aportan la mayor riqueza de especies al sistema (Gentry 1988), y en todos los sitios de selvas secas analizados por Gentry (1995) Euphorbiaceae, Rubiaceae, Bignoniaceae y Capparaceae se ubicaron entre las primeras seis familias más diversas. El hecho de que el segundo lugar lo haya ocupado la familia Asteraceae

constituye una característica peculiar de esta selva, que sólo compartió con las selvas secas de Sian Ka'an en México (Durán y Olmsted, 1987) y de Capeira en Ecuador (Dodson y Gentry, 1992).

Al igual que en otras selvas secas de México (Lott *et al.*, 1987; Trejo, 1998), en este estudio no se observó una correspondencia clara entre la riqueza de especies por familia y la abundancia de individuos en la comunidad. Si bien algunas familias resultaron ser ricas y abundantes a la vez (Leguminosae, Asteraceae y Euphorbiaceae), éste no fue siempre el caso. Por el contrario, ciertas familias comúnmente típicas de zonas áridas y semiáridas, como Burseraceae y Cactaceae (Rzedowski, 1978; Gentry, 1995), no se encontraron entre las más especiosas, pero algunos de sus elementos se contaron entre los más abundantes y frecuentes en la selva (*Bursera* sp., *Pilosocereus collinsii*).

Para la región de Nizanda existen datos que permitieron comparar la riqueza de especies de la comunidad vegetal del Cerro Verde con la de otras comunidades vegetales estudiadas en la misma región (Tabla 5.1). En particular, este análisis enfatizó las comparaciones con la vegetación ribereña (VR) estudiada por Lebrija-Trejos (2001) y con la vegetación de los EVX (Pérez-García y Meave, en prensa), dado que ambos estudios estuvieron basados en un muestreo muy similar al de este trabajo (26 y 27 cuadros de 100 m<sup>2</sup>, respectivamente). Este análisis mostró que la SBC del Cerro Verde tiene una riqueza moderada, pues la flora registrada en ella es numéricamente menor a la reportada en ambos estudios, si bien queda por arriba de la mayoría de las otras comunidades presentes en Nizanda. Al hacer la comparación a nivel de la riqueza promedio por unidad de área, la SBC del Cerro Verde se agrupó con las comunidades medianamente ricas de la región como la sabana y el matorral inerme (MI).

Aun cuando estas comparaciones se hicieron con trabajos que utilizaron unidades de muestreo con la misma superficie (100 m<sup>2</sup>) y considerando que estas cifras pudieran denotar características propias de la comunidad y del ambiente en el que se desarrolla (Huston, 1994), hay que reconocer que los resultados de dichas comparaciones pueden estar influenciados por diferencias metodológicas, en particular por los criterios de inclusión de plantas en el muestreo (Meave y Pérez-García, 2000), y por la forma y número de las unidades de muestra (*e.g.* Lebrija-Trejos, 2001). En particular, debe tomarse en cuenta que los 27 cuadros reportados por Pérez-García y Meave (en prensa) abarcaron tres tipos de vegetación, lo cual le confiere mayor heterogeneidad al sistema. Por ello, sólo es posible aseverar que la comunidad estudiada registra un valor moderado de riqueza, a la vez que tiene un comportamiento relativamente homogéneo en esta variable, tal como lo indican los bajos E.E., sobre todo en comparación con la VR y la vegetación de los EVX, que son mucho más heterogéneos desde el punto de vista florístico.

**Tabla 5.1.** Riqueza de especies en nueve comunidades vegetales de la región de Nizanda, Oaxaca. EVX = enclaves de vegetación xerofítica, ME = matorral espinoso, MI = matorral inerme, MX = matorral xerófilo, SBC = selva baja caducifolia, SBCr = selva baja en roca caliza, VR = vegetación ribereña, N = número de muestras, E.E. = error estándar. Promedio expresado en número de especies por 100 m<sup>2</sup>. n.r. = no reportado. <sup>(1)</sup> Meave y Pérez-García, 2000. <sup>(2)</sup> Lebrija-Trejos, 2001. <sup>(3)</sup> Pérez-García y Meave, en prensa.

Comunidad	N	Especies	Promedio	E.E.
Sabana <sup>(1)</sup>	39	138	28.3	0.6
ME <sup>(1)</sup>	21	173	41.4	1.4
MI <sup>(1)</sup>	8	65	28.3	1.2
SBC <sup>(1)</sup>	23	304	38.0	1.4
MX <sup>(1)</sup>	12	38	13.3	1.1
SBCr <sup>(1)</sup>	9	108	25.3	3.3
VR <sup>(2)</sup>	26	285	37.3	2.7
EVX (total) <sup>(3)</sup>	27	211	25.0	n.r.
SBC <sup>(3)</sup>	9	159	36.9	n.r.
SBCr <sup>(3)</sup>	9	107	25.3	n.r.
MX <sup>(3)</sup>	9	36	11.6	n.r.
Cerro Verde (SBC)	30	194	30.9	0.9

La idea de que ésta se trata de una comunidad medianamente diversa se fortaleció al observar el comportamiento del resto de los índices de diversidad y dominancia calculados en el estudio. De acuerdo con los valores promedio de los índices de dominancia de Berger-Parker (d) y de Simpson (D), en esta selva no existe ninguna especie cuyos representantes dominen de forma sobresaliente la comunidad. Otra evidencia del bajo nivel de dominancia la proporcionó el parámetro  $\alpha$  de Fisher, el cual indicó que por lo menos la cuarta parte de las especies que se encontrarían en cada sitio tienen un único representante. Estos resultados, junto con la alta equitatividad (E) promedio calculada ( $E = 0.82$ ), sugieren que esta comunidad está asentada en un ambiente relativamente heterogéneo, donde la coexistencia de varios individuos de muchas especies es posible, posiblemente al reducir la tasa de exclusión competitiva en la comunidad (Tilman y Pacala, 1993; Wilson, 2000).

El valor promedio del índice de Shannon ( $H'$ ) calculado en la comunidad ( $H' = 2.78$ ) fue semejante al promedio del mismo índice reportado para los individuos del estrato alto de la SBC en los EVX ( $H' = 2.89$ ). Ambos valores fueron considerablemente mayores que el respectivo valor calculado para la vegetación ribereña de Nizanda ( $H' = 1.22$ ) (Lebrija-Trejos, 2001), pero notablemente menores que el valor de  $H'$  promedio reportado por Lott *et al.* (1987) en Chamela ( $H' = 3.84$ ).

Particularmente interesante resultó ser el análisis del aporte por estrato (alto y bajo) a la riqueza total del sistema. Ambos estratos compartieron exactamente 50% de las especies registradas en el estudio. Por otro lado, los elementos exclusivos por grupo fueron 49 (25.3%) y 48 (24.7%) especies para los estratos alto y bajo, respectivamente. La diferenciación florística entre estratos también se observó a nivel de taxa superiores. Las especies de las familias Achatocarpaceae, Bombacaceae, Buxaceae, Caricaceae, Convolvulaceae, Julianaceae, Moraceae, Nolinaceae, Sapotaceae y Zygophyllaceae sólo aparecieron en el estrato alto, mientras que las familias Araceae, Bromeliaceae, Commelinaceae, Phytolacaceae, Poaceae, Portulacaceae y Sterculiaceae fueron exclusivas del estrato bajo. Si bien la exclusión de epífitas y trepadoras puede estar afectando esta comparación, ya que es posible que algunas aráceas y bromeliáceas estén presentes como epífitas o hemiepífitas en el estrato alto, seguramente muchas de estas diferencias se mantendrían.

Un rasgo sobresaliente observado en el sotobosque de la selva fue la presencia de aglomerados densos dominados por individuos de varias especies, sobre todo de los géneros *Acalypha* y *Croton* (Euphorbiaceae), y *Aphelandra*, *Jacobinia* y *Justicia* (Acanthaceae). Varios estudios que han abordado este aspecto en diversas comunidades han arrojado resultados divergentes. Por ejemplo, en ciertos casos estos aglomerados están asociados a una alta capacidad de reclutamiento de una o varias de las especies involucradas (Martineja-Adinet, 1993), mientras que en otros se les ha relacionado con eventos de disturbio que favorecen la propagación de dichas especies en las zonas afectadas (Watt, 1947; Huston, 1994). Para el caso de la comunidad estudiada, sería necesario examinar aspectos de la dinámica de la vegetación para determinar cuál de estas explicaciones es más probable.

Estas observaciones, además de acentuar el carácter aditivo de la riqueza por estrato en la determinación de la riqueza total de la comunidad, dejaron entrever cierta independencia en la composición de especies entre estratos. Otros estudios en comunidades semejantes han sugerido patrones similares en la estratificación de la riqueza (e.g. Gentry y Emmons, 1987). Sin embargo, la ausencia de información cuantitativa sobre el componente de la vegetación definido aquí como estrato bajo en la mayoría de los estudios desarrollados en selvas secas impidió realizar comparaciones directas.

La información presentada hasta aquí sobre la composición y la diversidad florística de la SBC de Cerro Verde, así como el esbozo de algunas ideas acerca del ambiente en que se desarrolla, coinciden en lo general con otras descripciones hechas previamente en estos sistemas. En particular, muchos de estos estudios indican que la heterogeneidad en el ambiente en el que se desarrolla la SBC favorece el establecimiento de numerosas especies con distintos requerimientos fisiológicos (Lott *et al.*, 1987; Bullock, 1988; Mooney *et al.*, 1995; Trejo, 1998; Búrquez *et al.*, 1999; Martínez-Yrizar *et al.*, 2000). Así, aunque la gran mayoría de los

integrantes de estas selvas muestran un comportamiento caducifolio (Rzedowski, 1978), en esta selva fue posible detectar especies que por medio de adaptaciones anatómicas y metabólicas (posiblemente incluso con un metabolismo tipo CAM) logran desarrollarse durante el periodo seco del año (*Bursera* spp., *Capparis incana*, *Ipomoea* sp. 03, *Pseudobombax ellipticum*). También se localizaron en esta selva otros elementos mejor representados en ambientes más húmedos que aprovechan sitios ambientalmente favorables para establecerse en la comunidad, como fue el caso de *Coccoloba barbadensis*, *Erythroxylum havanense* y *Ficus cotinifolia* (Rzedowski, 1978).

### 5.2.2 Estructura cuantitativa

El análisis de los atributos estructurales de la SBC establecida en el Cerro Verde mostró que fisonómicamente la comunidad está dominada por un reducido número de individuos de amplia cobertura y con  $DAP \geq 5$  cm. No obstante, en términos de densidad y número de tallos, los elementos por debajo de dicha categoría diamétrica representaron una porción importante en la conformación de la estructura comunitaria. De hecho, al no considerar esta porción prácticamente se elimina 90% de los componentes en la comunidad (ver Tabla 4.2). Esta observación es de singular importancia si se considera que en ésta y otras comunidades vegetales, el sotobosque contribuye de forma significativa a la riqueza total del sistema, al poseer un alto porcentaje de especies exclusivas (Gentry y Emmons, 1987; Meave, 1990).

La densidad promedio registrada en el estrato alto de la selva se ubicó por debajo de los valores reportados para otras comunidades vegetales estudiadas con procedimientos similares (área = 100 m<sup>2</sup>;  $DAP \geq 1$  cm) (Trejo, 1998). El valor de dicha variable también fue menor que el observado en la comunidad de SBC de los EVX de Nizanda (Pérez-García y Meave, en prensa), que a su vez fue considerablemente mayor que la densidad promedio de la VR (Lebrija-Trejos, 2001) (Tabla 5.2). No se pudieron realizar comparaciones directas con otras selvas secas de México debido a diferencias metodológicas en los criterios de inclusión y la forma o el área de las unidades de muestreo. Aun así, no hay duda de que la densidad promedio de la SBC del Cerro Verde se ubica dentro del intervalo reconocido para las comunidades vegetales del trópico seco (Gentry, 1995; Trejo, 1998).

Respecto al número de tallos, llamó la atención la presencia de un importante porcentaje de individuos policaulescentes dentro del conjunto de plantas con  $DAP \geq 1$  cm pero  $\leq 10$  cm (Tabla 4.2). La policaulescencia se ha relacionado de manera positiva con la altitud en los bosques mesófilos de montaña (Valencia y Jørgensen, 1992; Valencia, 1995). Sin embargo, en los bosques tropicales de tierras bajas esta característica ha sido reportada como un fenómeno frecuente entre los individuos sujetos de manera más o menos regular a cierto tipo de disturbio

**Tabla 5.2.** Atributos estructurales de diferentes tipos de vegetación tropical. P = precipitación total anual, T = temperatura media anual. Unidad de muestreo: parcela (m) o CCP = cuadrantes centrados en un punto. N = número de muestras. DAP indica el límite inferior considerado en las mediciones. TDF = tropical deciduous forest, BTC = bosque tropical caducifolio, BTS = bosque tropical subperennifolio, SDF = subtropical dry forest, TDF\* = tropical dry forest, TVDF = tropical very dry forest, EVX = enclaves de vegetación xerofítica, SBC = selva baja caducifolia, VR = vegetación ribereña.

Localidad / Clasificación	Clima P = mm, T = °C	Orientación	Altitud (m s.n.m.)	Unidad de muestreo	N	DAP (cm)	Densidad (ind. ha <sup>-1</sup> )	Área basal (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	Fuente
San Javier, Sonora. (28° 36' N, 109° 44' O)	-								Martínez-Yrizar <i>et al.</i> (2000).
San Juan I, TDF.		NE	1,000	50 x 2	16	≥ 3.0	1550	20.1	
San Juan II, TDF.		NE	900	CCP	22	≥ 3.0	2120	28.1	
Corrales, TDF.		NE	550	50 x 2	16	≥ 3.0	1425	26.7	
Mirador, TDF.		SE	800	50 x 2	16	≥ 3.0	1813	17.5	
Chamela, Jalisco. (19° 30' N, 105° 03' O)	P = 748 T = 24.9								Lott <i>et al.</i> (1987).
Lomeríos y Arroyos.									
Lomerío I, BTC.		-	-	50 x 2	10	≥ 2.5	3940	26.1	
Lomerío II, BTC.		-	-	50 x 2	10	≥ 2.5	5060	21.8	
Arroyos, BTS.		-	-	50 x 2	10	≥ 2.5	4520	52.4	
Parteaguas.									Martínez-Yrizar <i>et al.</i> (1996).
Alto, TDF.		N-S	150	80 x 40	1	≥ 3.18	2790	12.7	
Medio, TDF.		N-S	130	80 x 40	1	≥ 3.18	3221	17.3	
Bajo, TDF.		N-S	70	80 x 40	1	≥ 3.18	2104	19.8	
Colina, TDF.		S	90	50 x 20	1	≥ 3.0	2140	25.6	Martínez-Yrizar <i>et al.</i> (1992).
Álamos, Sonora. (27° 01' N, 108° 56' O)	P = 664 T = 23.8								Martínez-Yrizar <i>et al.</i> (2000).
Vara Blanca, TDF.		Planicie	-	CCP	16	≥ 3.0	1702	20.7	
Tempisque, TDF.		NO	500	CCP	29	≥ 3.0	1772	15.4	
La luna, TDF.		E	450	CCP	46	≥ 3.0	1900	40.4	

**Tabla 5.2** Continúa.

Localidad / Clasificación	Clima P = mm, T = °C	Orientación	Altitud (m s.n.m.)	Unidad de muestreo	N	DAP (cm)	Densidad (ind. ha <sup>-1</sup> )	Área basal (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	Fuente
Cosalá, Sinaloa, SDF. (24° 30' N, 106° 45' O)	P = 900 T = 24.5	-	561	50 x 2	10	≥1.0	5170	62.1	Trejo, 1998.
Caleta, Michoacán, TDF*. (18° 07' N, 102° 52' O)	P = 1200 T = 24.5	-	97	50 x 2	10	≥1.0	7770	79.1	Trejo, 1998.
Tehuantepec, Oax., TVDF. (16° 21' N, 95° 24' O)	P = 920 T = 26.5	-	274	50 x 2	10	≥1.0	5320	32.3	Trejo, 1998.
Cerro Tuxpan, Gro., TDF*. (18° 24' N, 99° 29' O)	P = 1050 T = 22.9	-	1259	50 x 2	10	≥1.0	5770	52.7	Trejo, 1998.
Trinitaria, Chiapas, SDF. (16° 01' N, 92° 01' O)	P = 1000 T = 24.0	-	890	50 x 2	10	≥1.0	6260	46.5	Trejo, 1998.
Sayil, Yucatán, TDF*. (20° 10' N, 89° 38' O)	P = 932 T = 26.5	-	100	50 x 2	10	≥1.0	7290	36.7	Trejo, 1998.
Nizanda, Oaxaca. (16° 39' N, 95° 00' O)	P = 1000 T = 25.0								
EVX – SBC.		-	-	10 x 10	9	≥1.0	5510	31.9	Pérez-García, 2002.
VR.		-	-	20 x 5	26	≥1.0	2865	71.0	Lebrija-Trejos, 2001.
Cerro Verde, SBC.		-	-	10 x 10	30	≥1.0	4933	53.0	Este trabajo.
SBC, promedio.	-	-	-	50 x 20	200	≥1.0	5820	56.0	Trejo, 1998.

(Dunphy *et al.*, 2000). Esto último podría explicar satisfactoriamente la policaulescencia en la selva del Cerro Verde, ya que en otras comunidades afectadas constantemente por la acción del viento se han observado importantes modificaciones en la arquitectura de los individuos respecto al número de ramas, la cobertura y la forma de la copa; en conjunto, estos atributos de las plantas proporcionan protección a los meristemos de crecimiento contra las ráfagas del viento (Grace, 1981; Sternberg y Shoshany, 2001).

El área basal promedio ubicó a la selva por encima de la mayoría de las comunidades vegetales comparadas; solamente fue superada por la VR de Nizanda y por las SBC de Cosalá (Sinaloa) y Caleta (Michoacán) (Tabla 5.2). Esta variable también sobrepasó el límite superior del intervalo global propuesto para las selvas de la zona ecológica en la que se ubica Nizanda (17-40 m<sup>2</sup>) (Murphy y Lugo, 1995), e incluso se equiparó con los valores obtenidos para otras comunidades de bosques tropicales húmedos y subhúmedos en América (Meave y Kellman, 1994; Gentry, 1995; Valle-Doménech, 2000).

El comportamiento observado para esta variable, previamente reportado por Pérez-García (2002), había sido relacionado por dicho autor con la alta incidencia de este rasgo en la comunidad. Sin embargo, la información obtenida en este estudio contradice dicha hipótesis. Como se mencionó anteriormente, el conjunto de individuos que afectaron significativamente a la policaulescencia en la selva se circunscribió a las plantas con DAP  $\geq 1$  cm pero  $\leq 10$  cm. Este conjunto sólo aportó 15% del área basal en la selva. Por otro lado, en los 249 individuos con DAP  $\geq 10$  cm no se observó una policaulescencia marcada y éstos aportaron aproximadamente 85% del área basal total (ver Tabla 4.2). De aquí se puede concluir que el valor obtenido para el área basal no parece explicarse por el elevado número de tallos en la selva, sino por un reducido número de individuos de gran talla, tanto en diámetro como en altura, a los cuales corresponde la mayor parte de la biomasa en la comunidad. Un claro ejemplo de esto se pudo observar en los cuadros 3 y 17, donde un solo individuo de las especies *Beaucarnea recurvata* y *Jacaratia mexicana*, respectivamente, contribuyó con más de 70% del área basal registrada por cuadro.

En promedio, la cobertura total del dosel superó 400%. Además de ser consistente con el reportado para la SBC de Nizanda (Pérez-García *et al.*, 2001; Pérez-García, 2002), este valor indicó un fuerte solapamiento de las capas del follaje.

Las variables empleadas para evaluar la estatura de la comunidad (“altura promedio” y “10% superior”) tuvieron un comportamiento homogéneo entre los sitios (Tabla 4.3). De acuerdo con la variable “altura promedio”, la estatura de la comunidad se ubica en un intervalo (4.05  $\pm$  0.1) que no coincide ni con las observaciones hechas en campo de la selva, ni con los valores previamente reportados para este tipo de comunidades. Por otro lado, se ha observado que el uso de la variable “10% superior” en otras comunidades de SBC de Oaxaca ha

permitido hacer buenas aproximaciones de la altura real del dosel (Salas-Morales, 2002). Así, con base en esta variable, es posible concluir que la altura del dosel en la SBC del Cerro Verde se localiza alrededor de 9 m, valor que rebasa al reportado previamente para la SBC de Nizanda (Pérez-García *et al.*, 2001).

### 5.3 Conclusiones

La SBC del Cerro Verde es una comunidad diversa (194 especies/0.30 ha) que muestra importantes variaciones en la composición de especies entre los sitios donde se desarrolla. En ella no existe ninguna especie que domine de forma sobresaliente. Sin embargo, se pueden citar como elementos comunes de su flora a las especies *Bursera* spp., *Euphorbia schlechtendalii*, *Pilosocereus collinsii* y *Capparis verrucosa*.

Fisionómicamente, la comunidad está dominada por un reducido número de individuos de gran talla y amplia cobertura, cuya altura promedio oscila alrededor de 9 m. El estrato bajo es denso y contiene un elevado porcentaje de especies exclusivas. La cobertura del dosel supera 400%. El área basal promedio es de 53 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>.

Aunque la variación estructural y florística de la comunidad resultó ser mucho menor a la esperada inicialmente, ésta está asociada principalmente al eje altitudinal; en contraste, la orientación sólo afecta la composición florística en porciones específicas de la formación topográfica. Las partes bajas del sistema son las menos diversas; esta zona no presenta cambios importantes en la composición debidos a la orientación y muestra una elevada densidad de especies típicas de ambientes más húmedos. En esta fracción de la comunidad, la peculiaridad estructural más notable es la elevada proporción de individuos policaulescentes. La zona altitudinal intermedia del Cerro Verde es la más diversa. En ella se ubican los individuos más altos que registran los valores mayores de cobertura y de área basal. En esta zona la orientación produce fuertes modificaciones en la composición florística registrada por ladera. La fracción de la comunidad en donde se registran los valores más bajos para la estructura corresponde a las partes altas; aquí la orientación tiene un efecto menos evidente que en la franja intermedia del Cerro Verde.

El análisis del efecto de las variables topográficas sobre la heterogeneidad vegetacional del Cerro Verde hace una contribución importante al entendimiento general de las variación estructural y de la elevada diversidad florística de las comunidades vegetales de la región. Sin embargo, durante el estudio se hizo evidente que la comprensión de los factores que subyacen el grado de diferenciación florística de esta región es aún incompleta, en parte debido a la carencia de datos microambientales detallados para los distintos ambientes y a la falta de información sobre aspectos dinámicos de las comunidades vegetales que allí se asientan.

## LITERATURA CITADA

- Anónimo.** 1984a. Carta de efectos climáticos regionales mayo-octubre. Juchitán E15-10 D15-1, escala 1:250,000. Secretaría de Programación y Presupuesto, México, D.F.
- Anónimo.** 1984b. Carta de efectos climáticos regionales noviembre-abril. Juchitán E15-10 D15-1, escala 1:250,000. Secretaría de Programación y Presupuesto, México, D.F.
- Balvanera, P., Lott, E., Segura, G., Siebe, C. e Islas, A.** 2002. Patterns of  $\beta$ -diversity in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science* 13: 145-158.
- Beals, E. W.** 1969. Vegetational change along altitudinal gradients. *Science* 165: 981-985.
- Bell, G., Lechowics, M. J. y Waterway, M. J.** 2000. Environmental heterogeneity and species diversity of forest edge. *Journal of Ecology* 88: 67-87.
- Beniston, M.** 2000. Environmental change in mountains and uplands. Oxford University Press, Nueva York.
- Bongers, F.** 2001. Methods to assess tropical rain forest canopy structure: an overview. *Plant Ecology* 153: 263-277.
- Bullock, S. H.** 1988. Rasgos del ambiente físico y biológico de Chamela, Jalisco, México. *Folia Entomologica Mexicana* 77: 5-17.
- Bullock, S.H., Mooney, H.A. y Medina, E. (eds).** 1995. Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press, Cambridge.
- Búrquez, A., Martínez-Yrizar, A. Felger, R.S. y Yetman, D.** 1999. Vegetation and habitat diversity at the southern edge of the Sonoran desert. En: Robichaux, R.H. (ed). *Ecology of Sonoran desert plants and plant communities*. The University of Arizona Press, Tucson.
- Brown, J. H.** 2003. Macroecología. Fondo de Cultura Económica, México, D.F.
- Cantlon, J. E.** 1953. Vegetation and microclimates on north and south slopes of Cushtunk Mountain, New Jersey. *Ecological Monographs* 23: 241- 270.
- Campo, R.M.** 1962. Humboldt y la biología. En: Ensayos sobre Humboldt, Seminarios de historia de la filosofía en México. Dirección General de Publicaciones UNAM. México, D.F.
- Chelton, D. B., Freilich, M. H. y Esbensen, S. K.** Sin fecha. Satellite observations of the wind jets off Central America. Oregon State University. ([www.oce.orst.edu/po/research/windjets/index.html](http://www.oce.orst.edu/po/research/windjets/index.html))

- Cloudsley-Thompson, J. L. y Chadwick, M. J.** 1964. Life in deserts. Fouils, Londres.
- Cronquist, A.** 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press, Nueva York.
- Dahlgren, R. M. T., Clifford, H. T. y Yeo, P. F.** 1985. The families of the Monocotyledons: structure, evolution, and taxonomy. Springer-Verlag, Berlín.
- Daubenmire, R.** 1968. Plant communities. Harper and Row, Nueva York.
- Dodson, C. H. y Gentry, A. H.** 1992. Flórula de Capeira. Banco Nacional de Ecuador. Quito.
- Dunson, W. A. y Travis, J.** 1991. The role of abiotic factors in community organization. *The American Naturalist* 138: 1067- 1091.
- Dunphy, B. K., Murphy, P. G. y Lugo, A. E.** 2000. The tendency for trees to be multiple-stemmed in tropical and subtropical dry forests: Studies of Guanica forest, Puerto Rico. *Tropical Ecology* 41: 161-167.
- Durán, G. y Olmsted, I. C.** 1987. Listado florístico de la Reserva Sian Ka'an. Amigos de Sian Ka'an, Puerto Morelos.
- Fernández-Palacios, J. M.** 1992. Climatic responses of plant species on Tenerife, The Canary Islands. *Journal of Vegetation Science* 3: 595-602.
- García, E.** 1986. Apuntes de climatología. 5ª ed. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- García, E.** 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köeppen (Para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Editado por la autora. 4ª ed. Mexico, D.F.
- García-Oliva, F., Maass, J. M. y Galicia, L.** 1995 Rainstorm analysis and rainfall erosivity of a seasonal tropical region with a strong cyclonic influence in the Pacific Coast of Mexico. *Journal of Applied Meteorology* 34:2491-2498.
- Gentry, A. H.** 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. En: Hecht, M. K., Wallace, B. y Prance, G. T. (eds). *Evolutionary Biology*. pp. 1-84.
- Gentry, A. H.** 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75: 1-34.
- Gentry, A. H.** 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forest. En: Bullock, S. H., Mooney, H. A. y Medina, E. (eds). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press. Cambridge. pp. 146-194.

- Gentry, A. H. y Emmons, L. H.** 1987. Geographical variation in fertility, phenology, and composition of the understory of neotropical forests. *Biotropica* 19: 216-227.
- Givnish, T. J.** 1999. On the causes of gradients in tropical tree diversity. *Journal of Ecology* 87: 193-210.
- Grace, J.** 1981. Some effects of wind on plants. En: Grace, J., Ford, E. D. y Jarvis, P. G. 21<sup>st</sup> symposium of the British Ecological Society: Plants and their atmospheric environment. Blackwell Scientific Publication, Londres.
- Haslett, J. R.** 1997. Mountain ecology: organism responses to environmental change, an introduction. *Global Ecology and Biogeography Letters* 6: 3-6.
- Hayek, L. C. y Buzas, M. A.** 1997. Surveying natural populations. Columbia University Press, Nueva York.
- He, F. y Legendre, P.** 2002. Species diversity patterns derived from species-area models. *Ecology* 83: 1185-1198.
- Heaney, L. R.** 2001. Small mammal diversity along elevational gradients in the Philippines: an assessment of patterns and hypotheses. *Global Ecology and Biogeography* 10:15-39.
- Huggett, R. J.** 1995. *Geoecology: an evolutionary approach*. Routledge, Nueva York.
- Humboldt, A.** 1805. *Essai sur la géographie des plantes; accompagnée d'un tableau physique des régions équinoxiales*. Schoell et Compagnie, París.
- Huston, M. A.** 1994. *Biological diversity: the coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática).** 1981. Juchitán E15-10 D15-1. Escala 1:250,000. Carta topográfica. México, D.F.
- INEGI.** 1985. Santo Domingo E15 C64. Escala 1:50,000. Carta topográfica, México, D.F.
- INEGI.** 1988. Ciudad Ixtepec E15 C63. Escala 1:50,000. Carta topográfica. México, D.F.
- Jones, H. G.** 1983. *Plants and microclimate: a quantitative approach to environmental plant physiology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kitayama, K.** 1992. An altitudinal transect study of the vegetation on Mount Kinabalu, Borneo. *Vegetatio* 102: 149-171.
- Lebrija-Trejos, E.** 2001. Análisis estructural de la vegetación ribereña en la región de Nizanda, Oaxaca, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.

- Lieberman, M., Lieberman, D., Hartshorn, G. S. y Peralta, R.** 1985. Small-scale altitudinal variation in lowland wet tropical forest vegetation. *Journal of Ecology* 73: 505-516.
- Lieberman, D., Liberman, M., Peralta, R. y Hartshorn, G. S.** 1996. Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology* 84: 137-152.
- Lieffers, V. J. y Larkin-Lieffers, P. A.** 1987. Slope, aspect and slope position as factors controlling grassland communities in the coulees of the Oldman River, Alberta. *Canadian Journal of Botany* 65: 1371- 1378.
- Lott, E. J., Bullock, S. H. y Solís-Magallanes.** 1987. Floristic diversity and structure of upland and Arroyo forests of Coastal Jalisco. *Biotropica* 19: 228-235.
- Magurran, A. E.** 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press. Princeton.
- Martineja-Adinet, N. E.** 1993. Establecimiento y sobrevivencia de plántulas arbóreas en un bosque tropical decíduo de baja diversidad, dominado por una sola especie. Tesis de Doctorado en Ecología. Unidad Académica de los Ciclos Profesionales y de Grado del C.C.H. y Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Martínez-Yrizar, A., Sarukhán, J., Pérez-Jiménez, A., Rincón, E., Maass, J. M., Solís-Magallanes, A. y Cervantes, L.** 1992. Above-ground phytomass of a tropical deciduous forest on the coast of Jalisco, México. *Journal of Tropical Ecology* 8: 87-96.
- Martínez-Yrizar, A., Maass, J. M., Pérez-Jimenez, L. A. y Sarukhán, J.** 1996. Net primary productivity of a tropical deciduous forest ecosystem in western Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 12: 169-175.
- Martínez-Yrizar, A., Búrquez, A. y Maass, M.** 2000. Structure and functioning of tropical deciduous forest in Western Mexico. En: Robichaux, R.H. y Yetman, D.A. (eds). *The tropical deciduous forest of Alamos: Biodiversity of a threatened ecosystem in Mexico.* The University of Arizona Press, Tucson. pp. 19-35.
- Matteucci, S. D. y Colma, A.** 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. Organización de los Estados Americanos, Washington, D.C.
- Meave, J.** 1990. Estructura y composición de la selva alta perennifolia de los alrededores de Bonampak. Instituto Nacional de Antropología e Historia. México, D.F.
- Meave, J. y Kellman, M.** 1994. Maintenance of rain forest plant diversity in tropical riparian forest fragments: implications for species conservation during Pleistocene drought. *Journal of Biogeography* 21: 121-135.

- Meave, J. y Pérez-García, E. A.** 2000. Estudio de la diversidad florística de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca (Proyecto L085). Informe final inédito presentado a la CONABIO. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Medina, E.** 1995. Diversity of life forms of higher plants in neotropical dry forests. En: Bullock, S. H., Mooney, H. A. y Medina, E. (eds). Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 221-239.
- Milne, B. T.** 1997. Applications of fractal geometry in wildlife biology. En: Bissonette, J. A. (ed). Wildlife and landscape ecology: effects of pattern and scale. pp. 32-68.
- Miranda, F.** 1942. Estudios sobre la vegetación de México. III. Notas sobre la vegetación del Estado de Puebla. Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. Tomo XIII, 2: 417-459.
- Miranda, F., Hernández, E. X.** 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Boletín de la Sociedad Botánica de México 28: 29-179.
- Mooney, H. A., Bullock, S. H. y Medina, E.** 1995. Introducción. En: Bullock, S. H., Mooney, H. A. y Medina, E. (eds). Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 1-8.
- Mueller-Dombois, D. y Ellenberg, H.** 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley and Sons, Nueva York.
- Murphy, P. G. y Lugo, A. E.** 1995. Dry forests of Central American and the Caribbean. En: Bullock, S. H., Mooney, H. A. y Medina, E. (eds). Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 9-34.
- Olivero, A. M. e Hix, D. M.** 1998. Influence of aspect and stand age ground flora of southeastern Ohio forest ecosystems. Plant Ecology 139: 177- 187.
- Pérez-García, E. A.** 2002. Enclaves de vegetación xerofítica en regiones mésicas: caracterización, análisis de su diversidad florística e importancia en el mantenimiento de floras xerofíticas. Tesis de Maestría (Ecología Básica), Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Pérez-García, E. A. y Meave, J. A.** En prensa. Heterogeneity of xerophytic vegetation of limestone outcrops in a tropical deciduous forest region in southern México. Plant Ecology.
- Pérez-García, E. A., Meave, J. y Gallardo, C.** 2001. Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México. Acta Botanica Mexicana 56: 19-88.
- Pianka, E. R.** 1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. American Naturalist 100: 33-46.

- Pianka, E. R.** 1982. Evolutionary ecology. Harper and Row, Nueva York.
- Pianka, E. R.** 1994. Evolutionary ecology. 5<sup>a</sup> ed. Harper Collins College Publishers, Nueva York.
- Porta, J., López-Acevedo, M. y Roquero de Laburu, C.** 1999. Edafología para la agricultura y el medio ambiente. Ediciones Mundi-Prensa, Barcelona.
- Rahbek, C.** 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography* 18: 200-205.
- Reeder, W. G. y Riechert, S. E.** 1975. Vegetation change along an altitudinal gradient, Santa Cruz Island, Galapagos. *Biotropica* 7: 162-175.
- Richards, P. W.** 1996. The tropical rain forest: an ecological study. Cambridge University press, Cambridge.
- Ricklefs, R. E.** 1992. Ecology. 3<sup>a</sup> ed, Nueva York.
- Rodrigo-Álvarez, L.** 1994. Geografía general del Estado de Oaxaca. Carteles Editores, Oaxaca.
- Rzedowski, J.** 1978. Vegetación de México. Editorial Limusa, México, D.F.
- Rzedowski, J.** 1991. El endemismo en la flora fanerogámica Mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botanica Mexicana* 15: 47-64.
- Salas-Morales, S. H.** 2002. Relaciones entre la heterogeneidad ambiental y la variabilidad estructural de las selvas tropicales secas de la costa de Oaxaca, México. Tesis de Maestría (Biología Ambiental), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Schluter, D. y Ricklefs, R. E.** 1993. Species diversity: an introduction to the problem. En: Schluter, D. y Ricklefs, R. E. (eds). Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives. The University of Chicago Press, Chicago. pp. 1-25.
- Smith, R. L.** 1974. Ecology and field biology. 2<sup>a</sup> ed. Harper and Row, Nueva York.
- Southwood, T. R. E.** 1978. Ecological methods, with particular reference to the study of insect populations. Chapman and Hall, Londres.
- SPP (Secretaría de Programación y Presupuesto), INEGI.** 1984. Carta de efectos climáticos regionales mayo-octubre. Juchitán E 15-10 D 15-1. Escala 1: 250,000. México, D.F.
- StatSoft, Inc.** 1995. STATISTICA for Windows. Tulsa.

- Sternberg, M. y Shoshany, M.** 2001. Influence of slope aspect on Mediterranean woody formations: Comparison of semiarid and arid site in Israel. *Ecological Research* 16: 335- 345.
- Stewart, A. J. A., John, E. A. y Hutchings, M. J.** 2000. The world is heterogeneous: ecological consequences of living in a patchy environment. En: Stewart, A. J. A., John, E. A. y Hutchings, M. J. (eds). *The ecological consequences of environmental heterogeneity*. Blackwell Science, Cambridge. pp. 1- 7.
- Stoutjesdijk, P. H. y Barkman, J. J.** 1992. *Microclimate: vegetation and fauna*. Opulus Press, Uppsala.
- Tilman, D.** 1982. *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton.
- Tilman, D., y Pacala, S.** 1993. The maintenance of species richness in plant communities. En: Ricklefs, R. E. y Schluter, D. *Species diversity in ecological communities: Historical and geographical perspective*. The University of Chicago Press, Chicago. pp. 13-25.
- Trejo, I.** 1996. Características del medio físico de la selva baja caducifolia en México. *Investigaciones Geográficas. Boletín del Instituto de Geografía. Número Especial 4*: 95-110.
- Trejo, I.** 1998. Distribución y diversidad de selvas bajas de México: relaciones con el clima y el suelo. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Valencia, R. R.** 1995. Composition and structure of an Andean forest fragment in eastern Ecuador. En: Churchill, S. P., Balslev, H., Forero, M. y Lutein, J. L. *Biodiversity and conservation of neotropical forests*. The New York Botanical Garden Press, Nueva York. pp. 239-249.
- Valencia, R. y Jørgensen, P. M.** 1992. Composition and structure of a humid montane forest and the Pasochoa Volcano, Ecuador. *Nordic Journal of Botany* 12: 239-247.
- Valle-Doménech, J. A.** 2000. Análisis estructural de una hectárea de selva alta perennifolia en el Monumento Natural Yaxchilán (Chiapas) México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Vázquez-G., J. A. y Givnish, T.** 1998. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlán. *Journal of Ecology* 86: 999-1020.
- Walter, H.** 1973. *Vegetation of the Earth*. Springer-Verlag, Nueva York.
- Whitmore, T. C.** 1991. *An introduction to tropical rain forests*. Clarendon press, Oxford.

- Whitmore, T. C. y Burnham, C. P.** 1984. Tropical rain forests of the far east. Clarendon press, Oxford.
- Whittaker, R. H.** 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. Ecological Monographs 30: 279-338.
- Wilson, S. D.** 2000. Heterogeneity, diversity and scale in plant communities. En: Hutchings, M. J., John, E. A. y Stewart, A. J. A. (eds). The ecological consequences of environmental heterogeneity. Blackwell Science. Cambridge. pp. 53-69.
- Zar, J. H.** 1999. Biostatistical analysis. 4<sup>a</sup> ed. Prentice-Hall. Upper Saddle River.

## APÉNDICE

Listado florístico de las especies registradas en 30 cuadros de muestreo (0.3 ha) de SBC en el Cerro Verde, región de Nizanda, Oaxaca. Se muestra el grupo ambiental (*Na*, *Nb*, *Nc*, *Sa*, *Sb* y *Sc*) y el estrato (alto = ▲, bajo = ▼, alto + bajo = ◆) en el que se presenta cada especie. Colectores de los ejemplares de referencia: JAGC = José Alberto Gallardo Cruz, CGH = Claudia Gallardo Hernández, ELT = Edwin Lebrija Trejos, JM = Jorge Meave, EAPG = Eduardo A. Pérez García.

Familias, especies y colectas	Grupos ambientales					
	Na	Nb	Nc	Sa	Sb	Sc
<b>Magnoliopsida</b>						
<b>Acanthaceae</b>						
<i>Aphelandra scabra</i> (Vahl) Sm. ◆ CGH 2329, JM 1869	*	*	*	*	*	*
<i>Carlowrightia arizonica</i> A. Gray ▼ EAPG 1259					*	
<i>Jacobinia</i> sp. 01 ◆	*	*	*	*	*	*
<i>Justicia caudata</i> A. Gray ◆ CGH 2285, 2335	*	*	*	*	*	*
<i>Siphonoglossa sessilis</i> (Jacq.) D.N. Gibson ▼ JAGC 18				*		*
<b>Achatocarpaceae</b>						
<i>Achatocarpus nigricans</i> Triana ▲ JM 1806				*		
<b>Amaranthaceae</b>						
<i>Alternanthera mexicana</i> Moq. ▼ CGH 1649		*	*	*	*	
Amaranthaceae sp. 01 ▼	*			*	*	*
<i>Iresine</i> aff. <i>interrupta</i> Benth. ▼ EAPG 995		*	*			*
<i>Iresine calea</i> (Ibáñez) Standl. ▲ EAPG 1074		*				
<i>Lagrezia monosperma</i> (Rose) Standl. ◆ CGH 1637, 1651, 1700, 1689, EAPG 746, 820, 890	*	*	*	*	*	*
<b>Anacardiaceae</b>						
<i>Astronium graveolens</i> Jacq. ▼ JM 2417, 2437			*			
<i>Spondias purpurea</i> L. ▲ CGH 1601, 1985, EAPG 1054, 1678			*		*	*
<b>Annonaceae</b>						
<i>Annona squamosa</i> L. ◆ CGH 1452, 1498, JM 1817, 1877, EAPG 1156	*		*	*		*
<i>Malmea depressa</i> (Baill.) R. E. Fr. ▲ CGH 1450, 1625, JM 1812, 2283, EAPG 732, 867				*		

Familias, especies y colectas	Grupos ambientales					
	Na	Nb	Nc	Sa	Sb	Sc
<i>Sapranthus microcarpus</i> (Donn. Sm.) R. E. Fr. ♦ CGH 1669, JM 1820, EAPG 862, 905, 1150	*	*	*		*	*
<b>Apocynaceae</b>						
Apocynaceae sp. 02 ♦					*	
<i>Haplophyton cimidum</i> A. DC. ▼ CGH 1678, 1847, 2262, 2323, JM 1783, 2292, EAPG 1236				*		
<i>Mesechites trifida</i> (Jacq.) Müll. Arg. ▼ EAPG 2035	*					
<i>Plumeria rubra</i> L. f. <i>acutifolia</i> (Poir.) Woodson ♦ CGH 1527, 1565, JM 1793, 2150	*	*	*	*	*	*
<i>Stemmadenia eubracteata</i> Woodson ♦ JAGC 07, CGH 1912, EAPG 1482		*	*			*
<i>Stemmadenia obovata</i> (Hook. et Arn.) K. Schum. ▲ CGH 1461, 1568, 1922, EAPG 739, 1134, 1177	*				*	*
<i>Thevetia plumeriifolia</i> Benth. ♦ CGH 1557, EAPG 856	*	*		*	*	*
<b>Asclepiadaceae</b>						
Asclepiadaceae sp. 08 ▼						*
<i>Marsdenia coulteri</i> Hemsl. ♦ CGH 1596, JM 1914, EAPG 829, 853, 970, 1107, 1137, 1724		*	*			
<b>Asteraceae</b>						
Asteraceae sp. 01 ▲		*				*
Asteraceae sp. 02 ♦	*	*		*	*	*
Asteraceae sp. 10 ▲			*			
Asteraceae sp. 12 ▲					*	
Asteraceae sp. 13 ▼			*			
Asteraceae sp. 21 ♦						*
Asteraceae sp. 22 ▼		*	*			
Asteraceae sp. 23 ▼				*		
Asteraceae sp. 24 ♦		*		*	*	*
Asteraceae sp. 25 ▲		*				
Asteraceae sp. 26 ♦		*				
<i>Bidens squarrosa</i> Kunth ▼ EAPG 1364, 1570, 1667						*
<i>Chromolaena collina</i> (DC.) R. M. King et H. Rob. ▲ JM 2379, EAPG 1356		*				
<i>Chromolaena odorata</i> (L.) R. M. King et H. Rob. ▼ EAPG 921		*				
<i>Lasianthaea fruticosa</i> (L.) K. M. Becker var. <i>fruticosa</i> ♦ JM 1824, 1868	*	*	*	*	*	*
<i>Perymenium</i> aff. <i>grande</i> Hemsl. ▼ JM 2364				*		
<i>Pittocaulon velatum</i> (Greenm.) H. Rob. et Brettel var. <i>tzimolense</i> (T. M. Barkley) B. L. Clark ▲ CGH 1477, EAPG 1385			*			

Familias, especies y colectas	Grupos ambientales					
	Na	Nb	Nc	Sa	Sb	Sc
<i>Roldana eriophylla</i> (Greenm.) H. Rob. et Brettel ♦ CGH 1487, EAPG 959		*				
<i>Sinclairia andrieuxii</i> (DC.) H. Rob. et Brettel ♦ CGH 1598		*				
<i>Verbesina crocata</i> (Cav.) Less. ♦ JM 2362			*			
<b>Bignoniaceae</b>						
<i>Adenocalymma inundatum</i> C. Mart. ex DC. ▼ CGH 1647, JM 1760, 2327, EAPG 1103		*	*			
<i>Arrabidaea costaricensis</i> (Kränzl.) A. H. Gentry ♦ CGH 1599, 1600, 1614, 2352, EAPG 761, 812, 1175			*		*	
<i>Arrabidaea floribunda</i> (Kunth) Loes. ♦ CGH 1555, 1618, 2341, 2351, JM 1832	*	*		*	*	
Bignoniaceae sp. 14 ▼		*				
Bignoniaceae sp. 06 ♦		*				
<i>Tabebuia impetiginosa</i> (Mart. ex DC.) Standl. ♦ CGH 2356, EAPG 734		*				
<b>Bombacaceae</b>						
<i>Pseudobombax ellipticum</i> (Kunth) Dugand ▲ CGH 1980, EAPG 1029	*	*	*			*
<b>Boraginaceae</b>						
<i>Cordia inermis</i> (Mill.) I. M. Johnst. ♦ CGH 1584, EAPG 1480			*	*	*	*
<b>Burseraceae</b>						
<i>Bursera</i> spp. ♦	*	*	*	*	*	*
<b>Buxaceae</b>						
<i>Buxus bartlettii</i> Standl. ▲ JM 2375			*			
<b>Cactaceae</b>						
<i>Acanthocereus horridus</i> Britton et Rose ▼ JM 1876			*		*	*
<i>Neobuxbaumia scoparia</i> (Poselg.) Backeb ▲ CGH 1591		*			*	*
<i>Pachycereus pecten-aboriginum</i> (A. Berger) Britton et Rose ♦ EAPG 1441			*	*	*	*
<i>Pilosocereus collinsii</i> (Britton et Rose) Byles et G. D. Rowley ♦ CGH 1590, EAPG 1319	*	*	*	*	*	*
<b>Capparaceae</b>						
<i>Capparis incana</i> Kunth ♦ CGH 1466, 1686, EAPG 1090, 1104, 1120	*			*	*	*
<i>Capparis indica</i> (L.) Druce ♦ CGH 1540, JM 2294, EAPG 1067			*	*		*

Familias, especies y colectas	Grupos ambientales					
	Na	Nb	Nc	Sa	Sb	Sc
<i>Capparis lundellii</i> Standl. ◆ EAPG 1812			*			
<i>Capparis verrucosa</i> Jacq. ◆ EAPG 1042, 1072, 1465	*	*	*	*	*	*
<i>Forchhammeria pallida</i> Liebm. ▲ EAPG 874, 875, 888, 1379, 1472	*					
<i>Morisonia americana</i> L. ◆ JM 1754, EAPG 1358	*		*	*	*	*
<b>Caricaceae</b>						
<i>Jacaratia mexicana</i> A. DC. ▲ EAPG 819, 845, 969, 971	*		*	*	*	*
<b>Celasteraceae</b>						
Celasteraceae sp. 03 ◆	*	*	*			
<b>Combretaceae</b>						
<i>Bucida macrostachya</i> Standl. ◆ CGH 1434	*				*	
<b>Convolvulaceae</b>						
<i>Ipomoea</i> sp. 03 ▲					*	
<b>Desconocida</b>						
Desconocida sp. 67 ▲					*	
Desconocida sp. 77 ▲	*	*	*		*	*
Desconocida sp. 78 ▲		*				
<b>Erythroxyllaceae</b>						
<i>Erythroxyllum havanense</i> Jacq. ◆ EAPG 1109, 1466	*			*	*	
<b>Euphorbiaceae</b>						
<i>Acalypha diversifolia</i> var. <i>diversifolia</i> ◆ JAGC 20	*	*	*		*	*
<i>Acalypha</i> sp. 05 ▼	*					
<i>Acalypha</i> sp. 06 ◆	*		*		*	
<i>Acalypha</i> sp. 07 ▼	*	*	*	*		*
<i>Acalypha</i> sp. 08 ◆	*	*			*	*
<i>Acalypha</i> sp. 09 ◆	*	*	*	*	*	*
<i>Cnidocolus megacanthus</i> Breckon ◆ CGH 1521	*	*	*	*	*	
<i>Croton fragilis</i> Kunth ◆ CGH 1890			*	*		*
<i>Croton niveus</i> Jacq. ◆ CGH 1544, JM 1785, 1836, EAPG 728, 731, 1159				*	*	
<i>Croton pseudoniveus</i> Lundell ▲ CGH 1872		*	*	*	*	
<i>Euphorbia schlechtendalii</i> Boiss. ◆ EAPG 1411	*	*	*	*	*	*

Familias, especies y colectas	Grupos ambientales					
	Na	Nb	Nc	Sa	Sb	Sc
<i>Euphorbia segoviensis</i> (Klotzsch et Garcke) Boiss. ▼ EAPG 1959			*			
<i>Hippomane mancinella</i> L. ♦ CGH 1532, 1640, JM 1940, EAPG 722	*	*	*		*	*
<i>Jatropha alamanii</i> Müll. Arg. ♦ CGH 1542		*	*	*		
<i>Manihot oaxacana</i> D.J. Rogers et Appan ▲ CGH 1432, JM 2485				*		*
<i>Pedilanthus calcaratus</i> Schlect. ♦ EAPG 1380		*			*	
<i>Pedilanthus tithymaloides</i> (L.) Poit subsp. <i>tithymaloides</i> ♦ CGH 1509, 1597	*		*		*	
<i>Sapium appendiculatum</i> (Müll. Arg.) Pax et K. Hoffm. ♦ EAPG 1742					*	
<b>Flacourtiaceae</b>						
<i>Casearia nitida</i> (L.) Jacq. ♦ JM 1803, 1841, EAPG 1474	*	*	*	*	*	*
<b>Hernandiaceae</b>						
<i>Gyrocarpus mocinoi</i> Espejo ♦ CGH 1643, EAPG 967	*	*	*	*	*	*
<b>Julianaceae</b>						
<i>Amphipterygium adstringens</i> (Schltdl.) Standl. ▲ CGH 1482, 1516, JM 1774, EAPG 1313					*	
<b>Leguminosae</b>						
<i>Acacia picachensis</i> Brandegee ♦ CGH 1512, EAPG 725, 884, 1151, 1204	*	*		*	*	*
<i>Acacia tenuifolia</i> (L.) Willd. ▲ JM 1828			*			
<i>Aeschynomene</i> spp. ♦	*	*		*	*	*
<i>Apoplanesia paniculata</i> C. Presl ♦ CGH 1536, EAPG 1359	*	*		*	*	*
<i>Bauhinia cookii</i> Rose ♦ EAPG 2226		*	*			
<i>Bauhinia seleriana</i> Harms ♦ CGH 1534, 1616, 1881, JM 1941		*			*	
<i>Caesalpinia platyloba</i> S. Watson ▲ CGH 1502, 1545, EAPG 1775, 1886				*		
<i>Coursetia</i> sp. 03 ♦		*	*		*	*
<i>Erythrina lanata</i> Rose ♦ CGH 1572, 1706, JM 1770, EAPG 846	*		*	*		*
<i>Havardia campylacantha</i> (L. Rico et M. Sousa) Barneby et J. W. Grimes ▲ CGH 1868, EAPG 1155				*	*	*
Leguminosae sp. 14 ♦		*	*			*
Leguminosae sp. 17 ▼				*		
<i>Lonchocarpus emarginatus</i> Pittier ♦ CGH 1529, 1638, JM 1888, 1896, EAPG 811, 1369	*			*	*	

Familias, especies y colectas	Grupos ambientales					
	Na	Nb	Nc	Sa	Sb	Sc
<i>Lonchocarpus lanceolatus</i> Benth. ♦ EAPG 834, 835, 1721, ELT 40				*	*	
<i>Lonchocarpus longipedicellatus</i> Pittier ♦ EAPG 1809	*	*	*		*	*
<i>Lonchocarpus</i> sp. 03 ♦	*	*		*		*
<i>Lonchocarpus</i> sp. 05 ♦			*		*	*
<i>Lonchocarpus torresiorum</i> M. Sousa ♦ EAPG 1600		*	*			*
<i>Lysiloma divaricatum</i> (Jacq.) J. F. Macbr ♦ CGH 1484, EAPG 757, 1241, 1571	*	*	*	*	*	*
<i>Machaerium pittieri</i> Macbr. ♦ EAPG 1815			*			
<i>Mimosa goldmanii</i> B. L. Rob. ▲ CGH 2283, EAPG 753, 1306, 1327		*				
<i>Piptadenia flava</i> (Spreng. ex DC.) Benth. ▲ CGH 1879						*
<i>Senna atomaria</i> (L.) H. S. Irwin et Barneby ▲ CGH 1424, JM 1781, 2280, EAPG 758, 801, 989	*			*		
<i>Senna fruticosa</i> (Mill.) H. S. Irwin et Barneby ▼ CGH 1503, 1882, EAPG 807					*	
<i>Senna holwayana</i> (Rose) H. S. Irwin et Barneby ♦ EAPG 899, 1657					*	*
<i>Senna pallida</i> (Vahl) H. S. Irwin et Barneby ▼ EAPG 1842		*	*			
<i>Zapoteca portoricensis</i> (Jacq.) H.M. Hern. ♦ JAGC 21 <sup>1</sup>		*	*			*
<b>Malpighiaceae</b>						
<i>Bunchosia strigosa</i> Schlttl. ♦ JM 1834, 1929	*	*	*	*	*	
<i>Heteropterys cotinifolia</i> A. Juss. ♦ CGH 1567, JM 1908, 1911	*		*			
<i>Heteropterys laurifolia</i> (L.) A. Juss. ▲ EAPG 1076, 1110	*					*
<i>Hiraea reclinata</i> Jacq. ▼ CGH 1996, JM 2129, EAPG 1479		*				
<i>Malpighia emarginata</i> Sessé et Moc. ex D. C. ♦ JM 2136	*			*	*	*
<i>Malpighia glabra</i> L. ♦ CGH 1664, EAPG 793	*	*	*			
<i>Malpighia mexicana</i> A. Juss. ♦ JAGC 19	*	*		*	*	*
<b>Malvaceae</b>						
<i>Bakeridesia integerrima</i> (Hook. f.) D. M. Bates ♦ EAPG 2046	*	*	*			*
<i>Hibiscus kochii</i> Fryxell ♦ EAPG 762, 771, 827, 879, 1174	*	*		*	*	*
Malvaceae sp. 01 ♦			*	*	*	*
Malvaceae sp. 06 ▼			*		*	
Malvaceae sp. 13 ▼	*	*	*			

Familias, especies y colectas	Grupos ambientales					
	Na	Nb	Nc	Sa	Sb	Sc
<b>Meliaceae</b>						
<i>Cedrela salvadorensis</i> Standl. ♦ CGH 1907, JM 1822, EAPG 1294	*	*		*	*	
<b>Moraceae</b>						
<i>Ficus cotinifolia</i> Kunth ▲ JM 1858		*	*	*		
<b>Myrtaceae</b>						
<i>Eugenia</i> aff. <i>salamensis</i> Donn. Sm. ♦ CGH 2314	*		*			
Myrtaceae sp. 03 ♦	*	*				
Myrtaceae sp. 05▲			*			
<b>Nyctaginaceae</b>						
<i>Grajalesia fasciculata</i> (Standl.) Miranda ▲ EAPG 1044	*					
Nyctaginaceae sp. 07 ♦	*	*	*			*
Nyctaginaceae sp. 08 ▲					*	*
<i>Pisonia aculeata</i> L. ▲ CGH 1537, 1602, JM 1944, EAPG 855, 1489					*	
<b>Phytolacaceae</b>						
<i>Petiveria alliacea</i> L. ▼ JM 1813, EAPG 1353	*					
<b>Polygonaceae</b>						
<i>Coccoloba barbadensis</i> Jacq. ▼ EAPG 1355	*					
<i>Coccoloba liebmannii</i> Lindau ♦ CGH 1972, 2164, 2350, EAPG 1361	*				*	
<b>Portulacaceae</b>						
<i>Portulaca oleracea</i> L. ▼ EAPG 1331				*		
<i>Talinum triangulare</i> (Jacq.) Willd. ▼ CGH 1446, 1583, JM 1823, EAPG 1123				*		
<b>Rhamnaceae</b>						
<i>Karwinskia humboldtiana</i> (Roem. et Schult. ) Zucc ▲ CGH 2344	*					
<i>Krugiodendron ferreum</i> (Vahl) Urb. ▲ CGH 1523, 1978, 1994, JM 2156. 2305, EAPG 1338		*	*			
Rhamnaceae sp. 02 ♦	*			*	*	
<b>Rubiaceae</b>						
<i>Hamelia patens</i> Jacq. ▲ EAPG 2018						*
<i>Randia cinerea</i> (Fernald) Standl. ♦ JAGC 6			*			

Familias, especies y colectas	Grupos ambientales					
	Na	Nb	Nc	Sa	Sb	Sc
<i>Randia obcordata</i> S. Watson ◆ EAPG 1173	*					
<i>Randia</i> sp. 06 ▼						*
<i>Randia thurberi</i> S. Watson ◆ JM 1905, EAPG 787		*		*	*	*
Rubiaceae sp. 04 ▼	*					
Rubiaceae sp 13 ▼			*			
<b>Rutaceae</b>						
<i>Amyris</i> aff. <i>sylvatica</i> Jacq. ▲ JM 1763, 1819		*	*			
<i>Esenbeckia collina</i> Brandegee ◆ CGH 1440, JM 1839, EAPG 836, 837, 887	*			*	*	
<i>Pilocarpus racemosus</i> Vahl var. <i>racemosus</i> ◆ EAPG 838, 984, 726, 1735	*		*	*		
Rutaceae sp. 02 ▲					*	
<i>Xanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg. ▲ ELT 24	*		*			
<b>Sapindaceae</b>						
Sapindaceae sp. 04 n ◆		*				*
Sapindaceae sp. 07 ▼	*					
<i>Serjania triquetra</i> Radlk. ◆ CGH 1573, JM 1890, 1932, EAPG 818		*	*			
<i>Thouinia villosa</i> DC. ◆ JM 2138	*	*	*		*	*
<b>Sapotaceae</b>						
<i>Sideroxylon obtusifolium</i> (Roem. et Schult.) T. D. Penn. subsp. <i>buxifolium</i> (Roem. et Schult.) T. D. Penn. ▲ CGH 1444, 1989, ELT 10, JM 1800, 2290, EAPG 1112	*				*	
<i>Sideroxylon stenospermum</i> (Standl.) T. D. Penn. ▲ CGH 1566, EAPG 1768	*	*	*			*
<b>Simaroubaceae</b>						
<i>Castela retusa</i> Liebm. ▲ JM 2371						*
<i>Recchia connaroides</i> (Loes. et Soler) ◆	*	*	*	*	*	*
<b>Solanaceae</b>						
<i>Capsicum annum</i> L. var. <i>grabriusculum</i> (Dunal) Heiser et Pickersgill ◆ CGH 1869, JM 1837, 2350, EAPG 920				*	*	*
<i>Lycianthes lenta</i> (Cav.) Bitter ▼ CGH 1904, EAPG 2260						*
<i>Nicotiana plumbaginifolia</i> Viv. ▼ CGH 1970	*					
<i>Physalis arborescens</i> L. ◆ CGH 1580, 2325, JM 1831, EAPG 738, 760, 839, 1105, 1546		*			*	*

Familias, especies y colectas	Grupos ambientales					
	Na	Nb	Nc	Sa	Sb	Sc
<i>Solanum americanum</i> Mill. ▼ EAPG 991						*
<i>Solanum glaucescens</i> Zucc. ▲ CGH 1464, 1562, 1876, JM 1925, 1945, EAPG 1149					*	
<b>Sterculiaceae</b>						
<i>Ayenia glabra</i> S. Watson ▼ CGH 1585					*	
<b>Theophrastaceae</b>						
<i>Jacquinia macrocarpa</i> Cav. ◆ EAPG 1883	*	*	*		*	*
<b>Tiliaceae</b>						
<i>Heliocarpus</i> sp. 01 ▼					*	
<i>Luehea</i> sp. 01 ▲	*		*			
Tiliaceae sp. 02 ▼						*
<i>Triumfetta</i> sp. 02 ◆			*		*	*
<b>Urticaceae</b>						
Urticaceae sp. 02 ◆		*	*	*	*	
Urticaceae sp. 03 ▼				*		
<b>Zygophyllaceae</b>						
<i>Guaiacum coulteri</i> A. Gray ▲ CGH 1553, EAPG 1031		*		*	*	*
<b>Liliopsida</b>						
<b>Agavaceae</b>						
<i>Agave angustifolia</i> Haw. ◆ EAPG 945, 1623	*	*	*	*	*	*
<i>Yucca</i> sp. nov ined ▲			*			
<b>Araceae</b>						
<i>Anthurium nizandense</i> Matuda ▼ CGH 1425, JM 1756, EAPG 1386			*			
<i>Philodendron hederaceum</i> (Jacq.) Schott ▼ CGH 1924	*					
<b>Bromeliaceae</b>						
<i>Bromelia palmeri</i> Mez ▼ CGH 1463, 1488, 1513				*		
<i>Hechtia rosea</i> E. Morren ex Baker ▼ JM 1906, EAPG 721, 1227, 1293	*			*	*	
<b>Commelinaceae</b>						
<i>Commelina rufipes</i> Seub. var. <i>glabrata</i> (D. R. Hunt.) Faden et D. R. Hunt ▼ CGH 1496, JM 1855, EAPG 1312, 1553				*		

Familias, especies y colectas	Grupos ambientales					
	Na	Nb	Nc	Sa	Sb	Sc
<b>Nolinaceae</b>						
<i>Beaucarnea recurvata</i> Lem. ▲ JM 1923		*				
<b>Poaceae</b>						
<i>Lasiacis grisebachii</i> (Nash) Hitchc. var. <i>grisebachii</i> ▼ JM 1782, 1897, EAPG 865	*	*		*	*	*

ESTA TESIS NO SALE  
DE LA BIBLIOTECA