

00377



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Centro de Investigaciones en Ecosistemas

**PATRONES DE LA VEGETACIÓN ARBUSTIVA Y ARBÓREA EN
UNA CUENCA HIDROGRÁFICA DE LOS VALLES CENTRALES DE
OAXACA**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(CIENCIAS AMBIENTALES)**

P R E S E N T A

YAAYE ARELLANES CANCINO

DIRECTOR DE TESIS: DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS



MÉXICO DF.

2004



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

**ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA**



POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS COORDINACIÓN

UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

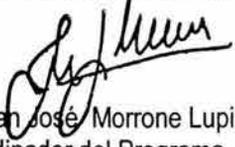
Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 19 de agosto del 2004, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del alumno(a) **Yaayé Arellanes Cancino**, con número de cuenta 93549019 con la tesis titulada: "**Patrones de la vegetación arbustiva y arbórea en una cuenca hidrográfica de los Valles Centrales de Oaxaca**", bajo la dirección del(a) **Dr. Miguel Martínez Ramos**.

Presidente:	Dr. Alfonso Valiente Banuet
Vocal:	Dra. Rosa Irma Trejo Vázquez
Secretario:	Dr. Miguel Martínez Ramos
Suplente:	Dr. Guillermo Ibarra Manriquez
Suplente:	Dra. Patricia Balvanera Levy

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a, 8 de septiembre del 2004


Dr. Juan José Morrone Lupi
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE: Yaayé Arellanes Cancino

FECHA: 20. septiembre. 2004

FIRMA: 

A cluster of five stylized teal leaves with detailed vein patterns, arranged in a circular pattern around the text.

Para mi Ná Chica

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Miguel Martínez Ramos por todo su apoyo y paciencia. Miguel es invaluable lo que he aprendido gracias a ti, no sólo académicamente, sino también por la gran persona que eres.

A los miembros del comité tutorial, Dra. Irma Trejo y Dr. Guillermo Ibarra y a los demás miembros del jurado, Dra. Patricia Balvanera y Dr. Alfonso Valiente.

Irma tu apoyo a sido el eje fundamental en la realización de esta tesis. Desde un principio me apoyaste en el desarrollo de los objetivos y fuiste una guía importante en la metodología utilizada en este trabajo. Te agradezco tus críticos comentarios para la realización de esta tesis y tu apoyo en todos los demás ámbitos.

Guillermo te agradezco mucho todo tu apoyo académico y en la realización de todos los trámites para la titulación. Tu entusiasmo y tiempo que me has brindado fueron fundamentales para el desarrollo de este trabajo.

Patty me apoyó no sólo en la revisión del manuscrito y en hacer sus críticos y acertados comentarios, sino que también me apoyó en el manejo del programa PC-Ord, en el análisis de los datos de los CCA y en el uso y manejo del programa Joule. Patty y Miguel mil gracias por su apoyo y por enseñarme una distinta imagen de la realidad que ha sido muy motivadora en los últimos años de mi vida.

Alfonso tus comentarios me permitieron reflexionar sobre la importancia del trabajo y verlo desde una panorámica distinta. Te agradezco mucho tus enseñanzas y por compartir conmigo tu pasión por la ecología.

Este trabajo no se hubiera realizado sin el apoyo del Laboratorio de Geoecología a cargo del Dr. Gerardo Bocco V. a quien le agradezco su ayuda. Agradezco especialmente al Mtro. Jesús Fuentes Junco quien me enseñó con mucho esmero el uso de programas de SIG y en el desarrollo de los MDT. Mil gracias Chucho. El laboratorio me adoptó durante una gran parte de mi estancia en Morelia. Le agradezco muchísimo su tiempo, apoyo y amistad a Erna, Manuel, Vicente, Alejandra y Camilo.

En campo fue fundamental el apoyo del Biól. Jorge Rodríguez. Mil gracias Jorge por todo tu apoyo, por ser tan amable y atento con mi persona. También me apoyó en

campo Abraham, Carlos Ramos, Noé y por supuesto el Dr. Martínez-Ramos, quien con mucho entusiasmo me buscó alojamiento y las mejores condiciones de trabajo en la comunidad de Santo Domingo Tomaltepec, me acompañó para solicitar los permisos de trabajo en las distintas comunidades, recorrió conmigo distintos sitios de muestreo y además me apoyó en medir plantas y en prensar muestras. Eres un gran maestro para mí.

Del Instituto de Biología el M. en C. Rafael Torres Colín y la Mtra. Verónica Juárez me ayudaron en determinar y separar el material botánico y conectarme con especialistas. Para la determinación de las plantas se contó con la amable ayuda del Maestro Mario Suosa, la Biól. Rosalinda Medina, el Dr. Gerardo Salazar, el Dr. José Luis Villaseñor, la Biól. María Teresa Germán, el Biól. Esteban Martínez, el Biól. Gabriel Flores F., la Biól. Leticia Torres Colín, el Dr. Fernando Chiang y el Sr. Francisco Ramos. En la Facultad de Ciencias conté con el apoyo de la M. en C. Susana Valencia Ávalos para la determinación de los encinos y de mis queridos maestros la Mtra. Rosa María Fonseca y el Biól. Ernesto Velásquez.

Del municipio de Santo Domingo Tomaltepec agradezco profundamente el apoyo al Lic. Carlos López Martínez y la Dra. Teresa Martínez García y a sus respectivas familias por brindarnos hospedaje y muchas atenciones más. Al Sr. Victor Mogel Bautista y familia por alimentarnos y atendernos tan amablemente, y al Sr. Nicolás Pérez Martínez y el Sr. Juan quienes fueron una guía fundamental y apoyo logístico en campo.

También agradecemos el apoyo de las autoridades municipales y de los comisariados de bienes comunales de Santo Domingo Tomaltepec, Tlalixtac de Cabrera y Santiago Ixtaltepec quienes nos permitieron trabajar en sus bosques y nos brindaron su apoyo. De la comunidad de Sto. Domingo Tomaltepec agradecemos el apoyo al Presidente Municipal, Sr. Luis Martínez García y al Síndico Sr. Luis López Gutiérrez.

Al CONACYT y a la DGEP agradezco mucho las becas que me proporcionaron para la realización de este trabajo.

Del CIEco agradezco mucho el apoyo al I.S.C. Heberto Ferreira en el uso y manejo de sistemas y a la L.S.C. Lizzetthe León por todo el apoyo brindado. A mis

amigos y compañeros del CIEco, especialmente a Gabriela Guerrero quien muy amablemente me dio hospedaje durante casi toda mi estancia en Morelia. Gracias por tu gran apoyo y el tiempo que me brindaste, entre recetas de cocina, salidas con amigos y muchas cosas gratas. También me dio asilo Rosaura, te agradezco mucho tus palabras y tu tiempo. A Miguel Salinas por su eterno apoyo y por enseñarme el uso, crakeo y manejo de programas de computadora. A Leonel, Mariana, Alejandra, Ileri, Leonor, Irene, Alejandro Flamenco y los que se me hayan olvidado, aunque convivimos poco no dejan de ser importantes. A la Dra. Julieta Benitez por todo su apoyo para la comprensión del GLIM.

A mis amados Padres y mis hermanas por su invaluable apoyo. Mi Papá siempre ha seguido de cerca mi desarrollo académico y siempre me ha motivado a seguir. La fuerza y el ejemplo de mi Mamá han sido fundamentales en mi vida. Mis hermanas Nimcy y Eliet me tuvieron paciencia para que les platicara mi trabajo y siempre me dieron su apoyo.

A mi familia política, mi querida Doña Malena por todo su cariño y comprensión. A mis cuñados Javier, Israel, Bernabé, Andrés, y sus respectivas familias, por todo su apoyo en estos últimos años.

A mi querido Tío Fernando Viveros García quien me apoyó con la impresión de la tesis.

A mis queridas amigas Amanda, Tete y Sandra por todo su entusiasmo y cariño que han sido muy importantes para mí.

Esta tesis también esta dedicada a Noé; su invaluable apoyo, paciencia y cariño han sido esenciales en esta etapa de mi vida. Noé no sólo me apoyo en la determinación de plantas, en la búsqueda de material bibliográfico, en la revisión de algunos capítulos, sino que también en la constante perseverancia de concluir esta etapa. Mil gracias mi Noa.

RESUMEN

Se analizaron la distribución, estructura y composición florística de comunidades de árboles y arbustos en una cuenca hidrográfica en función de gradientes de altitud, insolación, pendiente y exposición de terreno. La cuenca cubre un intervalo altitudinal de 1,600 a 3,000 m s.n.m. en 4,038 hectáreas. Los tipos de cobertura vegetal se obtuvieron a través de la interpretación de fotografías aéreas, mientras que la variación espacial de los factores físicos se calculó con sistemas de información geográfica (SIG). Con los mapas generados, se ubicaron 30 sitios contrastantes. En cada localidad se realizó un censo de árboles (DAP > 1 cm) en cinco transectos paralelos de 2 x 50 m (500 m²); los arbustos sólo se censaron en cinco rectángulos de 50 x 1 m (250 m²). En total, se reconocieron diez asociaciones vegetales y 154 especies pertenecientes a 44 familias. La exploración florística produjo un total de 217 especies pertenecientes a 56 familias. El análisis de ordenación (PCA) mostró que las comunidades vegetales varían de manera continua, aunque algunas como el bosque de *Abies* exhiben algún grado de discontinuidad espacial. El análisis de correspondencias canónico (CCA) mostró que la variación entre comunidades vegetales (45%) y entre las especies más frecuentes (26.2%) es asociable con gradientes de factores físicos. Modelos lineales generalizados (GLIM) incorporados a un SIG permitieron generar mapas potenciales de distribución de valores de cobertura de copas, área basal y riqueza de especies a nivel de toda la cuenca. En general, se encontró que el área basal y la cobertura de copas se pueden predecir con la altitud, exposición y pendiente de terreno. En contraste, no fue posible predecir la diversidad de especies. Se discute los posibles factores que influyen en estos resultados. Este trabajo resalta la importancia del análisis de la dimensión espacial como una importante herramienta en el análisis cuantitativo de la vegetación.

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	iii
RESUMEN	vii
INTRODUCCIÓN	1
I. ANTECEDENTES	3
1.1 ¿Qué es un patrón espacial de la vegetación?	3
1.2 Factores que influyen en la disposición espacial de la vegetación	4
1.2.1 Factores físicos	4
1.2.2 Heterogeneidad ambiental y estructura de la vegetación	6
1.3 Métodos estadísticos empleados en el análisis de patrones espaciales	9
1.4 Objetivos y Hipótesis	11
II. MATERIALES Y MÉTODOS	14
2.1 Zona de estudio	14
2.2 Factores del medio biótico y abiótico	16
2.2.1 Características físicas	16
2.2.2 Coberturas de terreno	17
2.3 Muestreo de la vegetación	19
2.3.1 Sitios de muestreo	19
2.3.2 Censos de vegetación	19
2.3.3 Colecta florística	23
2.4 Análisis estructural	24
2.4.1 Variables estructurales	24
2.4.2 Índice de Valor de importancia relativa	24
2.5 Diversidad y Riqueza	25
2.6 Similitud en la composición florística	25
2.7 Clasificación y ordenación de las comunidades vegetales	26
2.8 Análisis de la variación de las comunidades y especies vegetales en función del medio abiótico.	27
2.9 Modelo predictivo de la vegetación leñosa y de las especies más frecuentes	28
III. RESULTADOS	30
3.1 Variación del ambiente abiótico	30
3.2 Florística	35
3.3 Estructura de las comunidades	35

3.3.1 Asociaciones vegetales	35
3.3.2 Abundancia, área basal y cobertura de copas de árboles y arbustos en toda la cuenca	36
3.3.3 Índice de Valor de Importancia (IVI)	39
3.3.4 Estructura vertical	41
3.3.5 Riqueza y diversidad de especies	42
3.3.6 Niveles de daño en la vegetación por manejo	43
3.4 Relación entre comunidades vegetales	44
3.4.1 Similitud.	44
3.4.2 Análisis de Componentes Principales (PCA)	47
3.4.3 Clasificación de las localidades	49
3.5 Variación de atributos de las comunidades y especies con factores físicos	51
3.6 Modelaje	53
IV. DISCUSIÓN	67
4.1 Heterogeneidad del ambiente físico	67
4.2 Tipos de cobertura de la vegetación y su distribución en las cuencas	69
4.2.1 Clasificación de la cobertura vegetal	69
4.2.2 Distribución continua o discreta de la vegetación	70
4.3 Generalidades y particularidades de la flora encontrada	72
4.3.1 Diversidad florística	75
4.3.2 Distribución espacial de las especies	77
4.4 Estructura de las comunidades y su relación con variables físicas	78
4.5 Modelos de distribución de las comunidades y especies comunes	83
CONSIDERACIONES FINALES	86
VI. LITERATURA CITADA	88
V. ANEXOS	101
Anexo 1	101
Anexo 2	102
Anexo 3	109
Anexo 4	112
Anexo 5	123

INTRODUCCIÓN

La naturaleza sésil de las plantas terrestres las restringe a interactuar con plantas de su vecindario inmediato; como resultado, las interacciones más importantes entre las plantas son extremadamente locales (Crawley 1997). Así, el arreglo espacial de las plantas afecta su desempeño biológico (adecuación) y los atributos de las poblaciones y de las comunidades vegetales.

La abundancia de una especie en una localidad depende de numerosos factores biológicos y físicos (Legendre 1993, Dale 1999). Estos factores varían en su intensidad y frecuencia dependiendo de la heterogeneidad ambiental. El concepto de nicho ecológico establece que dentro de esta heterogeneidad ambiental existe un ámbito en el que los individuos de la especie pueden sobrevivir, crecer y reproducirse (Begon *et al.* 1995, Krebs 1994). Bajo este concepto, en un contexto espacial, una comunidad puede entenderse como un conjunto de especies con nichos ecológicos semejantes, pero no idénticos, que se superponen en algún grado a nivel local. Los atributos florísticos, estructurales y dinámicos, así como al productividad primaria, de las comunidades vegetales expresan las diferencias biológicas y ecológicas de las especies que las constituyen (Crawley 1997).

La organización espacial de las comunidades vegetales está determinada por diversos componentes intrínsecos y extrínsecos a las comunidades. Un componente fundamental extrínseco es el conformado por el complejo de factores físicos. La organización espacial del ambiente físico induce un arreglo espacial de las comunidades (Crawley 1997, Legendre y Fortin 1989) por lo que se considera que el medio físico juega un papel importante en los patrones de distribución de las comunidades vegetales (Grubb y Tanner 1976, Lieberman *et al.* 1996). A través de la descripción cuantitativa de los patrones es posible generar hipótesis sobre la relación entre la estructura de las comunidades y los factores físicos. En este contexto, el estudio de los patrones espaciales de las comunidades vegetales a

partir de la descripción y análisis de las relaciones espaciales de la vegetación y las características abióticas, permite generar hipótesis acerca de los procesos y los mecanismos que han conformado estos patrones.

El presente trabajo describe los patrones espaciales de la vegetación de una cuenca hidrográfica en los Valles Centrales de Oaxaca y analiza la relación entre la composición y estructura de las comunidades vegetales con la variación del ambiente físico. Esta tesis se dirigió a explorar los posibles factores físicos determinantes de los patrones espaciales de la vegetación arbustiva y arbórea. El estudio se realizó en uno de los estados con mayor diversidad biológica del país (Rzedowski 1978, Campos *et al.* 1992, Challenger 1998), dentro de una de las regiones más habitadas y con mayor impacto antrópico del estado de Oaxaca. Se eligió la cuenca del Río Veinte de los Valles Centrales de Oaxaca porque representa un sistema ideal para el estudio de patrones espaciales de comunidades vegetales debido a que en un ámbito de distancia relativamente corto (10 km) ocurre un amplio intervalo de altitud (de 1,600 a 3,000 m s.n.m.), con fuertes contrastes ambientales y con notables cambios de la vegetación.

Este estudio es parte de un proyecto general del laboratorio de ecología de poblaciones y comunidades tropicales del Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM, que pretende contribuir al conocimiento de los recursos naturales de tres municipios indígenas cuyos terrenos abarcan la totalidad de la cuenca de estudio. El proyecto desea desarrollar de un acervo de información biológica y cultural sobre los recursos bióticos de las comunidades zapotecas de Santo Domingo Tomaltepec, Tlalixtac de Cabrera y Santiaguito.

La tesis se estructura en cuatro secciones. En la primera se presentan los antecedentes sobre el tema de patrones espaciales de comunidades vegetales, sus determinantes ambientales y el modelaje de dichos patrones a través de sistemas de información geográfica. En la primera sección se presentan también las hipótesis y los objetivos del presente estudio.

La segunda sección describe los materiales y métodos usados en el estudio, incluyendo: el protocolo del muestreo de la vegetación, el procedimiento para desarrollar el sistema de información geográfica empleado, los análisis estadísticos y el modelo generado para predecir atributos de la vegetación de árboles y arbustos a partir de características físicas. En la tercera sección se presentan los resultados obtenidos y la última sección contiene la discusión.

I. ANTECEDENTES

1.1 ¿Qué es un patrón espacial de la vegetación?

La organización de las comunidades vegetales normalmente no es azarosa (Legendre y Fortin 1989, Legendre 1993) y muchas características fisonómicas, estructurales y de composición florística pueden ser predecibles. Cuando la disposición espacial presenta un nivel de predictibilidad cuantificable se le denomina patrón (Kershaw 1980, Dale 1999). La disposición espacial de las plantas terrestres se encuentra organizada en un amplio intervalo de escalas, desde el arreglo de los tipos de vegetación en grandes regiones hasta el nivel de individuos dentro de poblaciones locales. En los sistemas vegetales existen varias escalas de análisis de los patrones espaciales, que van desde el estudio de un grupo local de plantas hasta conjuntos de comunidades vegetales a nivel de paisajes (Dale 1999).

El estudio de los patrones espaciales en comunidades vegetales es una herramienta que puede ayudarnos a explorar procesos y mecanismos ecológicos que las organizan (Dale y MacIsaac 1989, Dale 1999). El arreglo espacial de las comunidades vegetales tiene un efecto sobre estos procesos y mecanismos y, en consecuencia, sobre la estructura espacial futura de las mismas.

1.2 Factores que influyen en la disposición espacial de la vegetación

Las limitantes abióticas, los factores bióticos, el régimen de disturbio e historias de usos del suelo se consideran entre los principales factores que determinan de la distribución de la vegetación (Borcard *et al.* 1992, Urban *et al.* 2000, Doležal y Šrůtel 2002).

1.2.1 Factores físicos

Dentro de las características abióticas se encuentran factores geográficos, climatológicos y edáficos. El factor geográfico describe y explica el aspecto de la superficie de la Tierra tales como la presencia de mares, ríos, cadenas montañosas. Este factor puede influir en la migración de una especie o limitar su distribución al interponerse como una barrera física. Por lo anterior, la geoforma de la tierra afecta la estructura y la composición de la vegetación ya que influye en la distribución espacio-temporal de la materia y la energía (Scatena 2002).

Los factores geográficos incluyen factores topográficos tales como la inclinación (o pendiente), la exposición de ladera (orientación) y la altitud; estos factores reflejan la interacción de las fuerzas orogénicas. La pendiente hace referencia al grado de inclinación del terreno y puede ser determinante del tipo de uso del suelo. Por ejemplo, se considera que los terrenos con una inclinación menor a los 3° son adecuados para tierras de cultivo debido a que se consideran de fácil acceso y permiten el arado. En algunos casos, los tipos de vegetación también están asociados a la pendiente. Por ejemplo, se ha encontrado que los bosques tropicales estacionalmente secos de México ocurren con mayor frecuencia sobre pendientes moderadas a pronunciadas (Trejo y Dirzo 1998). La acción mecánica de la pendiente influye en los contenidos de materia orgánica, la capacidad de almacenamiento de nutrientes (a través de la influencia del microclima), el contenido de agua en el suelo y la escorrentía (Roy y Singh 1994). Por lo anterior, la

pendiente del terreno es una variable que debe considerarse en los indicadores del grado de erosión del suelo de cubiertas vegetales, naturales o inducidas.

La exposición es la ubicación de un sitio en una ladera respecto a los puntos cardinales y, por ende, a la radiación solar. La cantidad de luz a la que está expuesta una ladera depende del ángulo de incidencia de la superficie de la tierra, de la estación del año, de la latitud, altitud y tipo de cubierta del terreno (Ezcurra 1996). Al comparar sitios ubicados en la misma cota altitudinal, en el hemisferio norte, los sitios orientados hacia el sur muestran una mayor insolación, o exposición a la radiación solar, con respecto a los sitios norte. Las laderas ubicadas hacia el norte y el oeste se consideran de "sombra" porque el tiempo de insolación que reciben es reducido y en algunos casos casi nulo, mientras que las laderas orientadas hacia el sur y este presentan una mayor exposición a la radiación solar. Por lo anterior, la exposición de ladera marca una relación entre la vegetación y la insolación. Dentro de una misma localidad y unidad geomorfológica, los sitios ubicados en las laderas sur presentan mayor demanda evaporativa y un menor contenido de agua en el suelo que los sitios expuestos hacia el norte. Esto implica para las plantas una menor disponibilidad de agua en los sitios expuestos hacia el sur y una mayor disponibilidad en los sitios expuestos hacia el norte (Galicia *et al.* 1995, Balvanera *et al.* 2002). También se ha cuantificado que el grado de inclinación de la pendiente y la orientación de las laderas influye en la cantidad de energía solar que recibe una localidad: a mayor pendiente menor radiación solar (Bonan 2002). Esta relación afecta el microclima y puede modificar la temperatura diurna y la humedad ambiental (Sarmiento 1972).

La altitud mide la distancia vertical entre un punto dado y una superficie de referencia. La diferencia entre la altitud de un sitio y otro genera cambios (gradientes) ambientales. En el caso de gradientes altitudinales de sistemas montañosos se presentan grandes variaciones de temperatura, humedad y precipitación fluvial en distancias horizontales relativamente cortas. Por lo anterior,

dentro de una misma región, variaciones en altitud generan cambios del clima. La temperatura media anual decrece con respecto a la altitud a razón de un coeficiente medio de $0.55^{\circ}/100$ metros de altitud (García 1988). En contraste, la precipitación y el coeficiente de nubosidad incrementan con la altitud (Stadmüller 1988). La precipitación y la altitud son dos de los factores más importantes en determinar la humedad de un sitio. En general, es bien conocido que la humedad es un factor que afecta la distribución y abundancia de las plantas en comunidades vegetales (Nichols *et al.* 1998, Sørensen y Tybirk 2001).

Con respecto al factor edáfico, se ha demostrado que la heterogeneidad del suelo es un factor importante que influye en la distribución de plantas a distintas escalas (Galicia *et al.* 1994, Clark 2002). El suelo le proporciona a las plantas un soporte físico, nutrimentos inorgánicos, agua y un adecuado ambiente al sistema de raíces (Raven 1992). La disponibilidad de agua además de relacionarse con la humedad de un sitio también se relaciona con la capacidad de infiltración de agua, el drenaje del suelo y la evaporación (Clark 2002). Las características de un suelo le permiten retener la cantidad de nutrimentos necesarios para que las plantas subsistan (Crawley 1997). El tipo de suelo se relaciona con la topografía, el patrón de movimiento del agua a través de la ladera y la composición florística (Johnston 1992). En un bosque tropical de la Guayana Francesa, Péliissier *et al.* (2002) encontraron que el factor más importante para explicar el patrón espacial local de las especies estudiadas es el drenaje del suelo.

1.2.2 Heterogeneidad ambiental y estructura de la vegetación

A lo largo de un gradiente espacial se presentan cambios en la intensidad de diferentes factores ambientales. Desde los estudios clásicos de Whittaker (1972, 1975) se ha mostrado que las especies vegetales se distribuyen de manera diferencial a través de gradientes de montaña, bajo la influencia de factores del

ambiente físicos (factores geográficos, climáticos y edáficos) y otros factores bióticos. Estos factores influyen en los límites de distribución altitudinal de una especie.

La distribución potencial de especies individuales está determinada por su respuesta fisiológica al gradiente. El establecimiento y desarrollo de cada especie depende de las condiciones ambientales prevalecientes, de sus requerimientos ambientales específicos (Begon *et al.* 1996, Krebs 1995, Crawley 1997) y de su capacidad dispersiva (Piñero 1976, Lieberman y Lieberman 1994, Doležal y Šrůtel 2002). Como consecuencia de la disgregación espacial de las especies, la estructura y la composición florística de las comunidades varían a través del gradiente. Por ejemplo, entre los cambios más notables de la vegetación arbórea de los trópicos al aumentar la altitud se encuentra la disminución de la estatura de los árboles (Howard 1969, Leigh 1975, Grubb y Tanner 1976, Grubb 1977, Tanner 1977, Cleef *et al.* 1984, Hamilton *et al.* 1995, Waide *et al.* 1998) y la disminución del tamaño promedio de las hojas (Kapos y Tanner 1985, Leal y Kappelle 1994, Velázquez-Rosas *et al.* 2002). También se ha visto que la riqueza taxonómica, de formas de vida y los tipos de vegetación tiende a disminuir con la altitud (Leigh 1975, Grubb y Tanner 1976, Whitmore 1984, Kappelle y Zamora 1995, Lieberman *et al.* 1996).

La heterogeneidad espacial del ambiente puede influir el nivel de diversidad de especies a través del número de hábitats disponibles por unidad de área (Crawley 1998). En un gradiente ambiental se distinguen dos componentes de la diversidad de especies, la diversidad dentro del hábitat o diversidad alfa (α) y la diversidad entre hábitats o diversidad beta (β) (MacArthur 1965). En zonas tropicales, a la escala de un paisaje, se ha visto que la diversidad local de especies disminuye al aumentar la altitud (Gentry 1988, Lieberman *et al.* 1996, Vázquez y Givnish 1998). En general, se ha mostrado que la riqueza y diversidad de árboles y

arbustos aumenta con el nivel de heterogeneidad geomorfológica (Burnett *et al.* 1998, Nichols *et al.* 1998).

La distribución diferencial de especies a lo largo de un gradiente da lugar a la ocurrencia de niveles importantes de diversidad beta (Whittaker 1972, 1975). La comprensión de la magnitud de los cambios ambientales a lo largo de los gradientes y la manera en la que están espacialmente arregladas las especies es esencial en la detección de los determinantes de la diversidad beta; esto también permite comprender los factores causales de la diversidad local y regional (Whittaker 1972, Ricklefs y Schluter 1993). La variación de la diversidad de especies de plantas en gradientes altitudinales dentro de los trópicos es algunas veces comparables a aquella que ocurre latitudinalmente entre los trópicos y las regiones templadas y frías (Gentry 1982, 1988; Boyle 1996). La variación de la diversidad de especies ha sido explicada a partir de diferentes factores, siendo la heterogeneidad ambiental el factor más común (p. ej. Whittaker 1972, Gentry 1982, 1988). Por ejemplo, Gentry (1982, 1988) propuso que la precipitación total anual puede explicar la variación de la diversidad de especies en el neotrópico (lo cual no se ha encontrado en todo el neotrópico). Otro estudio más específico, para un determinado tipo de vegetación, ha mostrado que la diversidad de los bosques secos tropicales estacionales de México está relacionada con la evapotranspiración potencial (Trejo y Dirzo 1988). Un estudio realizado en el bosque seco tropical de Chamela, Jalisco, mostró que la variación de la composición de especies entre sitios se relaciona con cambios en la insolación, altitud y pendiente del terreno. Por lo tanto, es claro que el nivel de diversidad de especies de un sitio depende varios factores, dependiendo de la escala de análisis. Por ejemplo, a nivel global, dentro de un amplio ámbito de variación latitudinal, de regiones frías a tropicales, el incremento de especies de árboles se ha correlacionado con la energía solar y la precipitación que recibe una región (Currie 1991, Wright *et al.* 1993). En contraste, a escalas espaciales más pequeñas, por ejemplo de dentro de una misma región, se ha visto que la relación

entre la diversidad de especies y la energía incidente es mucho menos marcada (Latham y Ricklefs 1993).

1.3 Métodos estadísticos empleados en el análisis de patrones espaciales

En general, en el análisis de los patrones espaciales de la vegetación en gradientes se han empleado métodos estadísticos de regresión simple y múltiple, métodos multivariados (ordenación, clasificación) y herramientas de Sistemas de Información Geográfica (SIG).

Los análisis de regresión permiten explorar posibles relaciones causales entre indicadores del desempeño de las especies (abundancia, área basal, cobertura de copas) y variables del ambiente. Para evaluar la respuesta de una especie o una comunidad a más de una variable ambiental se requiere del uso de modelos de regresión múltiple (Jongman *et al.* 1995). En estos modelos se explora la respuesta de una variable de la especie o de la comunidad (y) a partir de diferentes variables explicatorias ($x_1, x_2, x_3, etc.$), considerando funciones lineales y no lineales, según el caso. El modelo lineal generalizado (“generalized linear models” GLIM, por sus siglas en inglés) es un concepto unificado que incluye a todos los tipos de regresión lineal múltiple, correlación, análisis de varianza (ANDEVA) y análisis de covarianza (ANCOVA; Crawley 1993, 1997). Por ejemplo, Hawes *et al.* (2002) modelaron la abundancia y distribución de especies de coleópteros usando como las variables explicatorias los tipos de vegetación, la profundidad de la hojarasca y la densidad de una especie de hormigas (*Formica rufa*) de un bosque de Escocia. El resultado arrojó que la densidad de hormigas es el factor más importante para explicar la abundancia de los coleópteros en el sitio estudiado.

Dentro de los métodos multivariados, el análisis de componentes principales (PCA “principal component analysis”, por sus siglas en inglés) y los análisis de

correspondencia canónica (CCA “canonical correspondence analysis”) son de los métodos más utilizados para la interpretación de datos ecológicos (Borcard *et al.* 1992, Jongman *et al.* 1995). El PCA permite conocer una ordenación sencilla en un hiperespacio abstracto, mientras que el CCA es un análisis de tipo indirecto con ejes iterativos que se relacionan con variables ambientales concretos. El CCA se ha utilizado generalmente en estudios que relacionan la riqueza de especies, estructura y composición florística de un lugar con los factores ambientales de la zona (Scudeller *et al.* 2001, Balvanera *et al.* 2002, Jeanneret *et al.* 2003). Por ejemplo, a través de un CCA se encontró en un región fría que los principales cambios en la vegetación a lo largo de un gradiente están asociados con el patrón topográfico y con la cobertura de nieve (Doležal y Šrútel 2002).

El estudio de patrones espaciales de la vegetación ha sido facilitado por el desarrollo de modelos computarizados útiles en la simulación de dinámicas espaciales y de procesos ecológicos (Bocco 1991, Gimblett 2002). El modelaje es una importante herramienta para entender cómo funciona un sistema y puede facilitar predicciones de su desempeño bajo una variedad de condiciones (Borcard *et al.* 1992). Una de las ventajas del modelaje es que permite el desarrollo de hipótesis y la exploración de las mismas sobre fenómenos reales, reduciendo la inversión de tiempo y trabajo; además, las simulaciones son repetibles, no implican la perturbación del sistema natural y con frecuencia la información obtenida es más fácil de interpretar que aquella obtenida de un sistema real con bajo nivel de manipulación.

La tecnología a partir de los Sistemas de Información Geográfica (SIG) ha favorecido el desarrollo de los modelos del espacio físico proveyendo poderosas bases de datos para almacenar y retomar datos espacialmente referenciados (Bocco 1991, Gimblett 2002). Los SIGs basados en la técnica *raster* representan la información espacial como una rejilla de celdas y cada celda corresponde a una determinada área (Burrough 1998). Las celdas están espacialmente localizadas por

renglones y columnas y el tamaño de la celda depende de la resolución requerida. Debido a la complejidad de los ecosistemas se ha creado un gran interés en usar los SIGs para la simulación de procesos espaciales dinámicos, ya que proveen una excelente forma de capturar los datos del mundo real y posteriormente modelarlos. Los SIGs permiten hacer una valoración cuantitativa de diferentes características de un sitio, como son: uso de suelo y vegetación, de tipos de suelos, de geología y de clima, entre muchos otros. La compilación de información existente en un sitio a partir de un SIG es útil para evaluar la calidad de un sitio, para proveer información faltante a bajo costo y para proponer planificar los recursos con los que se cuenta (ver Metternicht 1999).

1.4 Objetivos y Hipótesis

La zona de estudio, la cuenca del Río Veinte, presenta una orografía accidentada y una importante heterogeneidad ambiental. La cuenca abarca un gradiente de altitud de 1,300 m (desde los 1,600 a los 3,000 m s.n.m.) en el cuál se desarrolla una amplia diversidad de comunidades vegetales, incluyendo matorrales en las zonas más bajas hasta bosques de *Abies* en los límites superiores. Un área importante de la cuenca ha estado sujeta a la actividad agrícola y a la extracción de recursos naturales desde épocas precolombinas (Martínez Gracida 1898) lo cuál ha influido de alguna manera en la estructura de las comunidades vegetales presentes en la cuenca. Aunque el presente trabajo sólo explora y analiza los posibles factores que la determinan la relación entre la composición y estructura de las comunidades vegetales y la variación del ambiente físico, también se hizo un intento de incluir en el análisis algunos factores del manejo. En particular, se evaluó la posible influencia de la extracción de leña en la estructura de las comunidades de arbustos y árboles.

Tomando como base el contexto anterior, el objetivo general del presente estudio es el de analizar la distribución espacial, así como la estructura y

composición, de comunidades de arbustos y árboles encontrados en una cuenca hidrográfica, evaluando la relación entre patrones espaciales de la vegetación y gradientes del ambiente abiótico.

Para abordar este objetivo se plantearon los siguientes objetivos particulares:

1. Caracterizar la variación de factores ambientales abióticos (altitud, exposición, pendiente e insolación) a través de la cuenca estudiada.
2. Reconocer tipos de cobertura de terreno y su distribución en la cuenca de estudio a través de fotointerpretación y verificación en campo.
3. Caracterizar cuantitativamente la composición florística y la estructura de las comunidades de arbustos y árboles.
4. Analizar la relación existente entre la composición y estructura de las comunidades y las variables del ambiente físico (altitud, pendiente del terreno, exposición e insolación).
5. Desarrollar un sistema de información geográfica que permita predecir la distribución espacial de los atributos de las comunidades en función de la altitud, pendiente, exposición e insolación.

A la escala del trabajo (escala de paisaje), se espera que la diversidad local de especies disminuya al aumentar la altitud, como se ha observado en otros estudios (Lieberman *et al.* 1996, Vázquez y Givnish 1998). Se espera que las especies vegetales muestren un recambio diferencial a través del gradiente de altitud, indicando la existencia en la cuenca de un nivel importante de diversidad beta. Por la topografía heterogénea de la cuenca se esperaría que la riqueza y diversidad de árboles y arbustos fuesen mayores que en otros sitios comparables en extensión, pero con una menor complejidad geomorfológica (Burnett *et al.* 1998, Nichols *et al.* 1998).

Debido a que la altitud, la exposición y la pendiente son factores que afectan la disponibilidad de recursos y determinan condiciones físicas importantes para el desempeño de las plantas, se espera que estas variables expliquen la variación espacial de las comunidades vegetales y de atributos de rendimiento (abundancia, área basal ó cobertura) de las especies individuales.

II. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1 Zona de estudio

La zona de estudio se localiza en la región de los Valles Centrales de Oaxaca, en la cuenca hidrográfica que forma parte de los municipios de Santo Domingo Tomaltepec y Tlaxiactac de Cabrera, y de la agencia municipal Santiago Ixtaltepec, Teotitlán del Valle (Figura 1).

Esta cuenca es un sistema claramente delimitado por su relieve (Campo Aranda 1992), que abarca un amplio gradiente altitudinal y agrupa distintas asociaciones vegetales. El área de estudio comprende 4,038.06 ha (40.4 km²) y tiene como afluente principal el Río Veinte que desemboca en el Río Salado (INEGI 2000). Se ubica geográficamente entre las coordenadas 17°02'15" y 17°07'25" latitud N y 96°33'18" y 96°40'25" longitud E (coordenadas métricas, 14Q753800 UTM 1887800 y 14Q763500 UTM 1895000) y tiene un gradiente altitudinal que va de los de 1,600 a los 2,950 m s.n.m.

La cuenca comprende distintos tipos de clima que van desde cálidos hasta templados, según los datos meteorológicos registrados por la Comisión Nacional de Agua en las distintas estaciones encontradas en la zona. Los datos más completos corresponden a la estación "Aeropuerto", ubicada a los 17°04'N y 96°43'E, al sureste de la cuenca de estudio y al sur de la ciudad de Oaxaca, a 1550 m s.n.m. La temperatura media anual de esta estación en los últimos 20 años es de 20.1°C y la precipitación es de 680 mm. La estación "Presa el Estudiante", cercana a las partes bajas de la cuenca, ubicada entre los 17°18'47"N y los 96°37'41"E, a 1550 m s.n.m., cuenta con 16 años de registros que indican una precipitación de 560 mm y una temperatura media anual de 20.3°C. En contraste, la estación "San Miguel Cuajimoloyas", ubicada a 3110 m.s.n.m., al este de la cuenca (coordenadas 17°06'N y 96°27'E), registra una precipitación promedio anual aproximada de 1,100 mm y

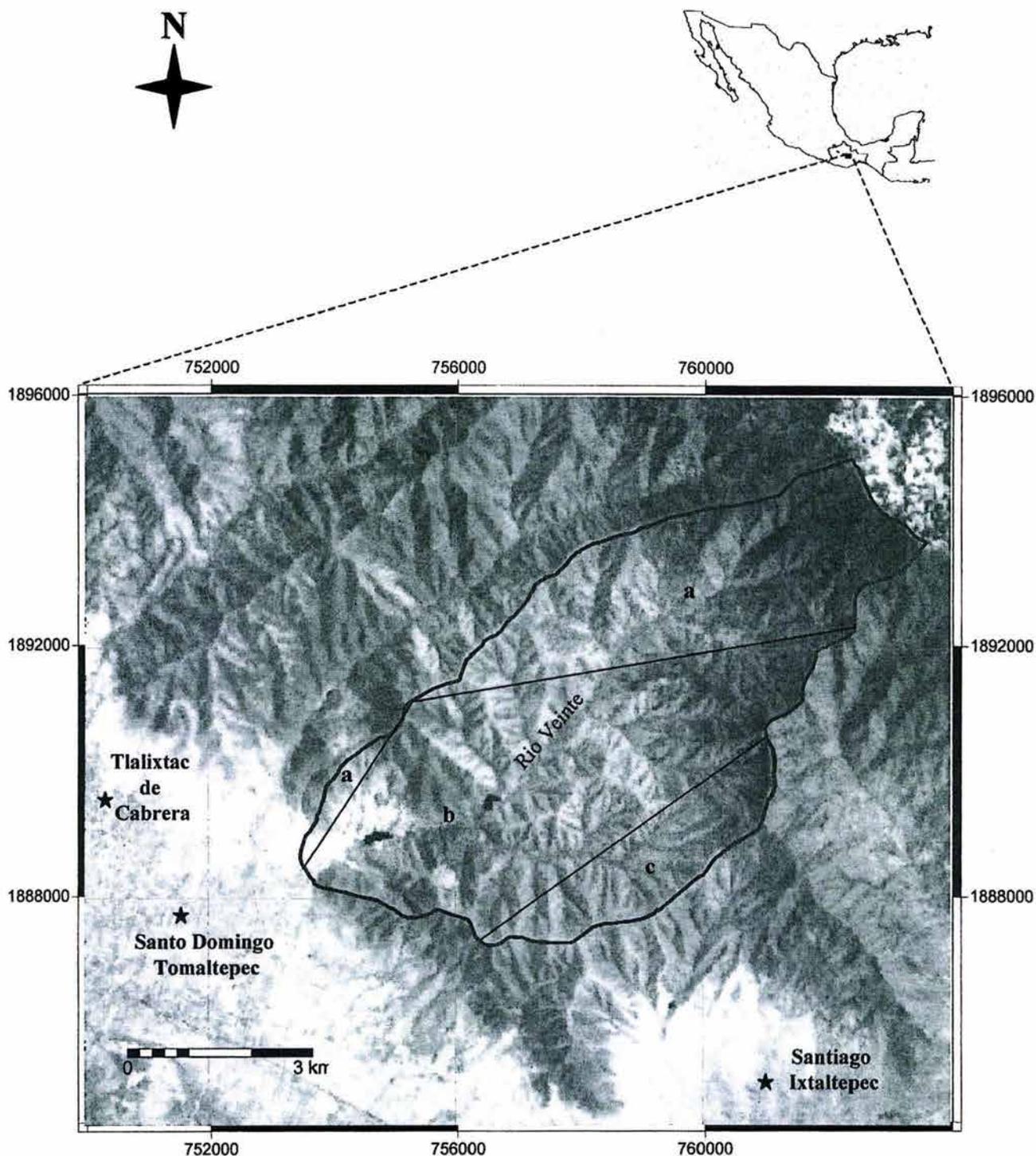


Figura 1. Localización de la zona de estudio. La cuenca pertenece a tres municipios: hacia el noreste y sureste se encuentran los terrenos de Tlalixtac de Cabrera (a), hacia el centro forma parte de Santo Domingo Tomaltepec (b), mientras que la parte suroeste es de Santiago Ixtaltepec (c). Los límites políticos de las localidades están delimitados con las líneas indicadas. Las estrellas indican la ubicación aproximada de los poblados. La imagen de satélite Landsat ETM julio 2000, es un compuesto con las bandas 2, 4 y 5.

una temperatura media anual de 9.62°C. En las partes bajas, la época de lluvia ocurre entre los meses de junio y septiembre, mientras que en “San Miguel Cuajimoloyas” este periodo se extiende desde mayo hasta octubre.

Para la zona de estudio se cuenta con escasa información geológica. La carta geológica 1:250,000 del INEGI (1984) indica que en el área de estudio se asienta sobre rocas metamórficas precámbricas. La carta de vegetación y uso de suelo del INEGI (1:250,000, 1985) indica que los tipos de vegetación encontrados en la cuenca de estudio son: pastizal inducido, selva baja caducifolia, bosque de encino y bosque de pino-encino. La vegetación nativa ha sido impactada por los habitantes de origen zapoteca, quienes viven allí desde épocas precolombinas (Martínez Gracida 1898). Hasta mediados del siglo pasado, casi toda la cuenca fue tierra de labor incluyendo las zonas altas (Nicolás Pérez, comunicación personal) y actualmente en algunas partes se extrae leña para autoconsumo y se obtiene una pequeña cantidad para venta local (INEGI 1997).

2.2 Factores del medio biótico y abiótico

2.2.1 Características físicas

Este estudio consideró como factores del medio abiótico a las variables morfométricas: exposición, altitud y pendiente, así como intercepción anual de la radiación total anual. Para cada localidad se obtuvieron estimaciones de este último factor a partir del programa *Joule* (Ezcurra 1996). Para determinar la radiación solar, este programa utiliza ecuaciones astronómicas estandarizadas para ubicar, en un punto específico del planeta, la posición del sol a diferentes horas del día durante todos los días del año. Este programa utiliza mediciones de localización geográfica (latitud y longitud hasta el nivel de segundos, exposición y pendiente).

Los mapas de las características físicas se obtuvieron a partir de la digitalización de la cuenca ubicada en el mapa topográfico de Tlalixtac de Cabrera E14D28, escala 1:50,000 (INEGI 2000) utilizando el programa *ILWIS 3.0* (Koolhoven

y Wind 2001). Los segmentos digitalizados de las curvas de nivel se interpolaron y se generó un modelo digital de terreno (MDT). El modelo tuvo una resolución 50 x 50 m, es decir de 2500 m². Los mapas consisten de píxeles ("grano" o escala de análisis). A partir del MDT se calcularon mapas de exposición, altitud y pendiente a partir de distintas rutinas incluidas en el programa. Por ejemplo, para obtener el mapa de pendientes en porcentajes se partió de las diferencias de la altura en la dirección X ("DX") y de la dirección Y ("DY"). Con este dato se aplicó la fórmula: $SLOPEPCT = 100 * HYP(DX, DY) / PIXSIZE(DEM)HYP$, donde HYP es una función interna de cálculo de mapas/tablas que hace referencia a la hipotenusa, PIXSIZE es el tamaño de pixel y DEM es el modelo digital de elevación, "Digital Elevation Model" por sus siglas en inglés. Aplicando esta fórmula a todos los puntos del mapa, se generó un mapa de pendientes en porcentajes (SLOPEPCT). Para convertir los porcentajes en grados (SLOPEDEG) se aplicó la fórmula: $SLOPEDEG = RADDEG ((ATAN (SLOPEPCT/100))$, donde RADDEG y ATAN son funciones internas de cálculo de mapas / tablas. ATAN permite que los valores resultantes sean radianes, mientras que RADDEG convierte radianes en grados; esta función es usada frecuentemente en combinación con funciones trigonométricas como seno o coseno. Cada uno de los mapas generados (altitud, pendiente, exposición) tiene una tabla o base de datos de respaldo que indica los valores de los píxeles presentes. Los mapas resultantes se reclasificaron eligiendo las leyendas más simples. Estas leyendas se obtuvieron después de realizar varios ensayos con diferentes clasificaciones de pendiente, exposición y altitud, agrupando clases y eligiendo no más de seis categorías con la finalidad de reducir variables en los mapas resultantes de combinar varios factores físicos.

2.2.2 Coberturas de terreno

Para la caracterización de los diferentes tipos de cobertura del terreno se interpretaron fotografías aéreas escala 1:75,000 (INEGI 1995) de la zona de estudio. Se etiquetó cada cobertura del terreno de acuerdo con los distintos tonos, texturas y formas que se observaron en la cuenca. La calidad, escala y tipo de fotografía aérea,

así como la época del año influyen significativamente en la visibilidad de los elementos de los patrones de las formas de la tierra (Van Zuidam 1986), por lo que las fotografías se ampliaron en un 50% para favorecer su manipulación. Se realizó una salida de campo para verificar los tipos de cobertura del terreno y etiquetar los rodales; no fue posible verificar la fotointerpretación en su totalidad ya que no se tuvo permiso para acceder a los terrenos de la comunidad de Santiago Ixtaltepec (Figura 1c) y se contaba con un permiso para recorrer sólo parte de la zona norte de Tlalixtlac de Cabrera (Figura 1a). Los requisitos adecuados para una fotointerpretación son: interpretación en el laboratorio, verificación en campo y posteriormente reinterpretación de la foto. Por los motivos antes mencionados sólo algunos puntos fueron verificados en campo y posteriormente reinterpretados en la foto.

En el campo se utilizaron criterios florísticos, fisonómicos y de asociaciones para delimitar 11 tipos de coberturas del terreno: 1) *Pinus-Quercus* (BPQ) y 2) bosque de *Abies* (BA), 3) bosque de *Quercus* caducifolio abierto (BQca), 4) bosque de *Quercus* caducifolio cerrado (BQcc), 5) bosque de *Quercus* perenifolio (BQpn), 6) bosque de *Quercus Pinus* (BQP) y 7) bosque tropical caducifolio secundario (Btc), 8) matorral caducifolio perturbado (Ma), 9) cuerpos de agua (Ca), 10) cultivos (Cu) y 11) suelo sin vegetación aparente (SV). La clasificación de los tipos de vegetación se basó en Rzedowski (1978) y los tipos de vegetación se dividieron en asociaciones vegetales. Para evitar confusiones entre los dos términos antes mencionados, se utilizará el término asociación vegetal para referirse tanto a los tipos de vegetación como a las asociaciones. En el caso del bosque de *Quercus* se identificaron distintas asociaciones de acuerdo con características fisonómicas como apertura del dosel y fenología. Se consideró a un bosque cerrado cuando presentó una cobertura del dosel mayor al 60% y un bosque abierto con una cobertura menor del 20%. Los matorrales presentaron arbustos como la forma de crecimiento dominante y se incluyeron dentro del Btc por las características de la vegetación.

A partir de la información obtenida se generó un mapa de vegetación y uso del suelo. Este mapa (en formato *raster*) se combinó con los de exposición, altitud y

pendiente. Como resultado se obtuvo un mapa en el que cada pixel contiene los valores de las cuatro variables. Para cada asociación vegetal se elaboraron histogramas de la distribución de frecuencias de píxeles y se seleccionaron los píxeles más contrastantes en orientación (norte y sur), pendiente (más inclinadas, menos inclinadas) y altitud (las elevaciones más altas y más bajas dentro del área que abarcó cada asociación vegetal). En la base de datos se señalaron los píxeles más contrastantes para generar mapas de cada asociación vegetal con las localidades topográficamente más contrastantes. Esta metodología fue esencial para la selección y ubicación de los sitios de muestreo.

2.3 Muestreo de la vegetación

2.3.1 Sitios de muestreo

Los sitios se seleccionaron con base en los mapas generados para cada tipo de vegetación y se localizaron en campo con la ayuda de un geoposicionador (GPS, Figura 2). En la Tabla 1 se indican las características de los sitios seleccionados.

2.3.2 Censos de vegetación

Con algunas excepciones, en cada asociación vegetal se llevaron a cabo cuatro muestreos de 500 m², uno por cada localidad contrastante en elevación y exposición (alto-norte, alto-sur, bajo-norte y bajo-sur, respectivamente). Cada unidad de muestreo consistió de cinco transectos de 100 m² (50 x 2 m), los cuales se colocaron a lo largo de la pendiente con una separación de 10 m entre cada línea. En el bosque de *Abies* y en el matorral caducifolio perturbado se realizaron tres y dos muestreos, respectivamente, ya que estas asociaciones presentan coberturas con pequeños intervalos de altitud. A diferencia de lo anterior, en el bosque de *Quercus* caducifolio abierto se realizaron cinco muestreos debido a una gran heterogeneidad en la composición florística y en la estructura. En la Figura 3 se observa un ejemplo considerando la distribución del bosque de *Quercus* caducifolio abierto en el mapa de vegetación y uso del suelo con localidades contrastantes.

Tabla 1. Datos generales de los 30 sitios de muestreo ubicados en la cuenca del Río Veinte, Oaxaca. Los datos se encuentran ordenados de acuerdo con los distintos tipos de cobertura identificados. La clave del tipo de vegetación presenta dos letras al final que corresponden a: E=Elevado, B=Bajo, N=Norte y S=Sur. La clave del tipo de cobertura se encuentra en negritas.

Tipos de vegetación	Asociación vegetal	Clave	No. Sitio	Latitud (UTM)	Longitud (UTM)	Altitud (ms.n.m.)	Orientación / Pendiente(°)
Bosque de Coníferas	Bosque de <i>Abies</i>	BABS	26	762147	1894948	2700	S / 25-30
		BAN	24	762120	1894973	2700	N / 30
	Bosque de <i>Pinus Quercus</i>	BAES	4	763498	1893594	2890	SO 10° / 20-30
		BPQBN	17	756856	1887403	2050	N / 23-30
		BPQBS	29	759748	1890490	2100	S / 20-30
Bosque de <i>Quercus Quercus</i>	Bosque de <i>Quercus</i>	BPQEN	10	760897	1890954	2250	NO 20° / 30-35
		BPQES	23	760035	1894228	2400	S / 10-15
		BQPBN	12	758031	1888121	1900	N / 15
	Bosque de <i>Quercus Pinus</i>	BQPBS	13	760043	1889445	2100	SO 10° / 20-25
		BQPEN	18	755642	1888299	1950	N / 20-25
		BQPES	25	761257	1894480	2600	S / 25-35
		BQccBN	3	754845	1888728	1670	NO 10° / 30
	Bosque de <i>Quercus</i> caducifolio cerrado	BQccBS	20	757068	1889572	1750	SE 10° / 25-35
		BQccEN	21	758513	1889944	2000	N / 25
		BQccES	8	759246	1891517	2000	S / 15-30
BQcaBN		5	757655	1890245	1750	NO 20° / 25	
Bosque de <i>Quercus</i> caducifolio abierto	BQcaBS	11	757593	1888804	1770	S / 18	
	BQcaBS	6	757334	1890730	1840	S / 25	
	BQcaEN	30	756108	1891558	2100	N / 28-30	
	BQcaES	27	758769	1893405	2100	S / 24-35	
Bosque de <i>Quercus</i> perenifolio	BQpnBN	7	757355	1890097	1720	N / 30	
	BQpnBS	9	759073	1891410	1950	SO 20° / 20	
	BQpnEN	22	757946	1889889	1900	N / 24-40	
	BQpnES	28	760220	1890481	2200	S / 27-30	
Bosque tropical Caducifolio	Bosque tropical caducifolio perturbado	BtcBN	14	754037	1888206	1740	N / 6
		BtcEN	16	754873	1887940	1800	N / 20
		BtcS	15	754230	1890189	1850	SE 20° / 13
Matorral caducifolio perturbado	BtcBN	2	754636	1888820	1690	N / 20	
	MaS	1	754049	1889236	1650	S / 20	
	MaN	19	754049	1889664	1750	N / 28-35	

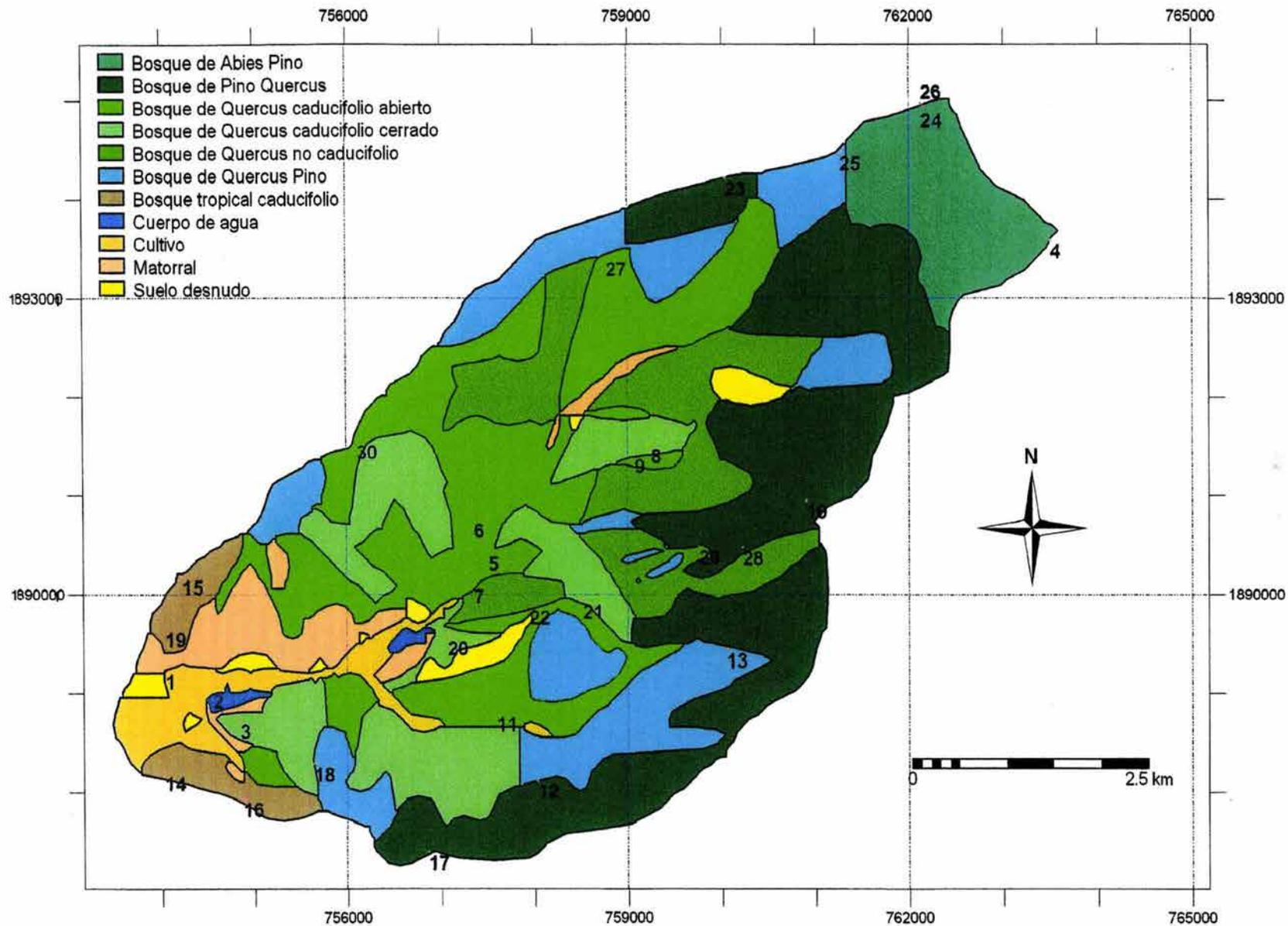


Figura 2. Distribución de la vegetación y uso de suelo en la cuenca del Río Veinte, Valles Centrales, Oaxaca. El número de sitio corresponde a los datos de la Tabla 1. Proyección UTM, cuadrícula UTM cada 3,000 m, Elipsoide de Clarke (1866).

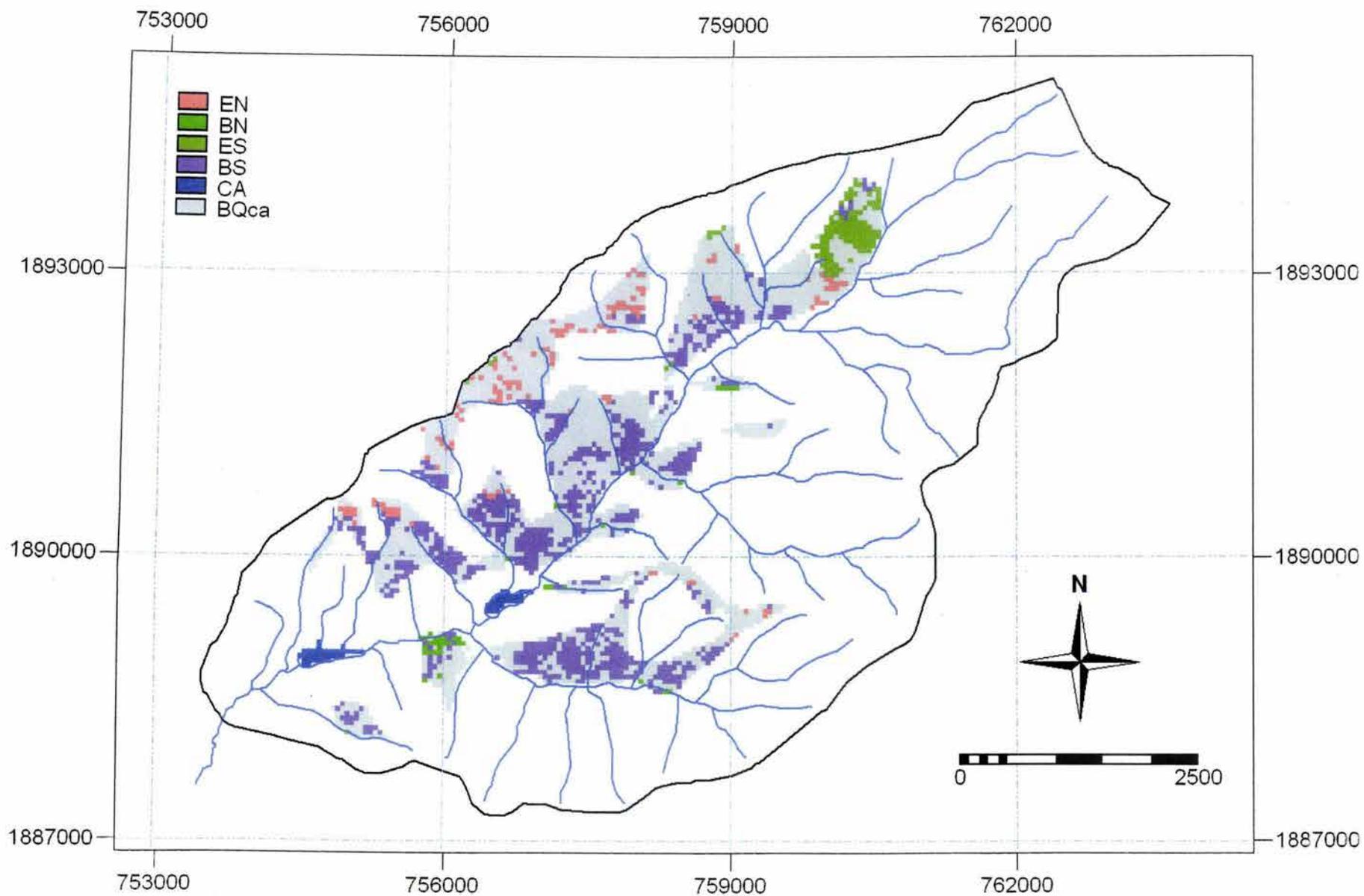


Figura 3. Distribución del Bosque de *Quercus caducifolia* abierto en la cuenca del Rio Veinte. Las zonas en gris oscuro indican el área total de esta asociación vegetal. EN= Elevado Norte, BN=Bajo Norte, ES=Elevado Sur, BS=Bajo Sur, CA=Cuerpo de Agua (presas). Proyección UTM, cuadrícula UTM cada 3,000 m, Elipsoide de Clarke 1866.

El muestreo incluyó a todos los árboles y arbustos. Se consideraron como árboles a las plantas leñosas con un tronco principal, ramificado o no por arriba suelo, con un DAP ≥ 1 cm a la altura del pecho (1.3 m). Se consideraron como arbustos a las plantas menores a 2 m de altura, con varios tallos leñosos emergiendo desde la base, sin un tronco principal. El muestreo incluyó todos los árboles en 500 m², y para los arbustos sólo 250 m² con cinco rectángulos de 50 x 1 m (250 m²). A todos los árboles y arbustos se les midió la altura y se anotó si presentaban algún daño físico de origen antrópico (talados, aserrados, etc.). La altura de los árboles se calculó con la ayuda de un poste de 3 m; para los árboles mayores se utilizó un telémetro (resolución de metros). En el caso de los árboles también se registró el DAP, mientras que a los arbustos se les midió la cobertura de la copa a partir de los dos diámetros perpendiculares (mayor y menor). También se midió la cobertura y altura de los agaves y cactáceas presentes en todos los transectos (500 m²).

Para el caso de los árboles se obtuvieron mediciones de cobertura de copa sólo en uno de los cinco transectos de 100 m² (50 x 2 m) por localidad de muestreo. La cobertura del resto de los árboles se estimó a partir de regresiones por especie entre la cobertura y el área basal de los árboles realmente medidos (ver Apéndice 1). En caso de que el número de individuos de una especie contara con menos de cinco valores de cobertura, ésta se calculó multiplicando el valor del área basal por un valor constante resultado de promediar el cociente de la cobertura/área basal de la comunidad de árboles censada. Para las especies que no tuvieron valores de cobertura se consideraron los valores de las regresiones de otras especies del mismo género, como es el caso de *Acaciella* sp. que se calculó a partir del valor de la regresión de *Acaciella angustissima*.

2.3.3 Colecta florística

En cada sitio de muestreo se obtuvieron ejemplares de los individuos censados aunque los especímenes se encontraran estériles. Con el fin de tener un listado lo más completo posible de las plantas leñosas presentes en la zona de estudio, se colectaron en los alrededores de cada uno de los sitios de muestreo individuos con

flores o frutos de las especies muestreadas y otras formas de crecimiento. Los ejemplares colectados se herborizaron siguiendo los métodos usuales (Lot y Chiang 1986) y se identificaron con el apoyo de especialistas del Instituto de Biología UNAM. Los ejemplares fueron depositados en el Herbario Nacional (MEXU).

2.4 Análisis estructural

2.4.1 Variables estructurales

En todos los sitios se calculó el área basal, la cobertura y la abundancia. A partir de la abundancia o número total de individuos por localidad (Matteucci y Colma 1982, Brower *et al.* 1990) se calculó la densidad en número de individuos por m². Con los valores de DAP se calculó el área basal (AB) de cada individuo utilizando la fórmula $AB = \pi r^2$, donde $r = DAP/2$. En el caso de árboles con más de un tallo, el área basal se calculó sumando los valores de área basal de cada uno de sus tallos. La cobertura de la copa o la proyección vertical de las partes aéreas de un árbol (Cob) se calculó a partir de la fórmula del área de una elipse con base en los diámetros perpendiculares, mayor (D_M) y menor (D_m) de la copa ($Cob = \pi (D_M/2)(D_m/2)$, Mueller-Dombois y Ellenberg 1974, Matteucci y Colma 1982). Para el cálculo de la frecuencia de ocurrencia (presencia/ausencia) de las especies en cada localidad, se dividió cada transecto de 100 m² en cinco unidades de 20 m², con un total 25 unidades muestrales para cada sitio.

2.4.2 Índice de Valor de importancia relativa

El índice de valor de importancia (IVI) de cada una de las especies en toda la cuenca y en cada localidad se obtuvo mediante la suma de la frecuencia relativa, la densidad relativa y la cobertura relativa de cada especie por localidad y para toda la cuenca (todas la localidades). A nivel de toda la cuenca, la frecuencia relativa se obtuvo considerando el número de localidades en que la especie "x" estaba presente respecto al número total de localidades (30). Aunque la suma total del IVI de las

especies por unidad de muestreo es 300%, para fines didácticos, estos se escalaron (dividiendo el IVI entre 3) para que esta suma fuese 100%.

2.5 Diversidad y Riqueza

Se calculó la diversidad de especies en cada uno de los sitios muestreados con el índice de Shannon-Weiner (H' ; Magurran 1988) usando el programa *EstimateS* (Colwell, 2000). A partir de este valor se calculó la diversidad máxima esperada de cada localidad ($H \text{ máx} = \ln S$, en donde $\ln =$ logaritmo natural y $S =$ número de especies) y la equitabilidad o distribución proporcional de individuos entre las especies ($E = H / H \text{ máx}$). Con el programa *EstimateS* también se estimó la riqueza real de especies dentro de cada localidad con los indicadores ACE (Abundance-Based Coverage Estimator, basado en abundancia de las especies), ICE (Incidence-Based Coverage Estimator, basado en datos de presencia/ausencia) y Bootstrap (basado en datos de presencia/ausencia), los cuáles son estimadores estadísticos no paramétricos de la riqueza de especies esperada para un número de individuos dado (Chazdon *et al.* 1998, Colwell 2000). Para una unidad de área dada, la riqueza de especies observada depende del número de individuos muestreados (i.e., tamaño de muestra). En general, los estimadores no paramétricos de la riqueza real de especies, eliminan este efecto de muestra con el fin de poder comparar asociaciones con tamaños de muestra distintos (Chazdon *et al.* 1998, Colwell, 2000). Los estimadores estadísticos se calcularon para cada localidad repitiendo la rutina de la estimación de riqueza real de especies 100 veces. Aunque los estimadores eliminan el efecto de muestra, también se realizó un análisis con una misma cuota de individuos de cada una de las localidades.

2.6 Similitud en la composición florística

Para cuantificar la similitud entre las asociaciones se utilizó el índice de Morisita. Este índice se basa en el índice de dominancia de Simpson y tiene la ventaja de estar poco sesgado por el tamaño de las muestras (Brower *et al.* 1990):

$$I_M = \frac{2 \sum x_i y_i}{(l_1 + l_2) N_1 N_2}$$

donde: x_i = número de individuos de la especie i en el sitio 1

y_i = número de individuos de la especie i en el sitio 2

N_1 = número total de individuos del sitio 1

N_2 = número total de individuos del sitio 2

l_1 = probabilidad de que dos individuos de la misma especie del sitio 1 sean elegidos al azar.

l_2 = probabilidad de que dos individuos de la misma especie del sitio 2 sean elegidos al azar. Esta probabilidad se calcula:

$$l_1 = \frac{\sum x_i (x_i - 1)}{N_1 (N_1 - 1)} \qquad l_2 = \frac{\sum y_i (y_i - 1)}{N_2 (N_2 - 1)}$$

$I_M = 1$, indica el máximo valor de similitud entre pares de sitios, por lo tanto, entre más especies sean compartidas el valor será más cercano a 1 y entre menos compartidas existan el valor será más cercano 0.

2.7 Clasificación y ordenación de las asociaciones vegetales

Para conocer evaluar la relación entre las asociaciones vegetales se llevaron acabo análisis multivariados. Para la ordenación se utilizó un análisis de componentes principales ("Principal Component Análisis", PCA por sus siglas en inglés). El PCA es un tipo de ordenación indirecto que organiza los elementos (en este caso, especies o localidades) en ejes que explican la máxima variación entre los atributos

de los elementos. Para este análisis se empleó una matriz de correlación entre atributos.

Para el método de clasificación se hizo un dendrograma basado en distancias euclidianas y el método de Ward's (Jongman *et al.* 1995). El propósito de los análisis de clasificación es definir grupos (en este caso de asociaciones y especies) basándose en sus similitudes. El método de Ward's es un método jerárquico, en donde grandes grupos están formados de grupos más pequeños y el procedimiento del análisis es por medio de la unión de grupos más que por la división de grupos (aglomerativo). Este método se distingue porque utiliza un análisis de varianza para evaluar las distancias entre los grupos e intenta minimizar la suma de cuadrados de entre dos grupos hipotéticos que pueden ser formados a cada paso. Ward's es un método eficiente con la limitante de que tiende a formar grupos de tamaño pequeño.

Estos análisis se realizaron utilizando los programas *PC-ORD for windows* (McCune y Mefford 1997) y *Statistica 6.1* (StatSoft Inc. 2003).

2.8 Análisis de la variación de las asociaciones y especies vegetales en función del medio abiótico.

El análisis de correspondencia canónica (Correspondence Canonic Análisis, CCA por sus siglas en inglés) se utilizó para identificar las variables que mejor explican la relación entre la composición y estructura de las asociaciones vegetales y la variación del ambiente físico. Asimismo se utilizó para conocer la relación entre las especies más frecuentes (que se encontraran en por lo menos ocho de distintas localidades) y los factores físicos. Este análisis se llevó a cabo usando el programa *PC-ORD for windows* (McCune y Mefford 1997). Para el análisis de las asociaciones, la primera matriz incluyó los atributos de las asociaciones vegetales, mientras que la segunda matriz contiene a las variables físicas. Dentro de las variables explicativas

se incluyó la proporción de árboles dañados con respecto al total de cada uno de los sitios. Para el análisis de las especies se utilizó como primera matriz los índices de valor de importancia (IVI) de las especies más frecuentes y como segunda los valores de altitud, pendiente e insolación de cada sitio.

En cada matriz se calculó el coeficiente de Pearson (r) para cada eje de ordenación. Este coeficiente expresa las relaciones lineales entre el resultado de la ordenación y las variables individuales utilizadas y por lo tanto permite conocer si los principales ejes de las dos matrices involucradas se encuentran correlacionados. Las características ambientales se representan por vectores. Cada vector determina un eje dentro del diagrama y la distribución de las asociaciones se explica en función a ese eje. La longitud del vector indica el total de la varianza explicada por la variable ambiental y en consecuencia la importancia de la misma (Ter Braak 1986, Jongman *et al.* 1995)

Para evaluar la significancia del valor del primer eje del CCA se hizo la prueba de permutación de Monte Carlo (con 100 permutaciones) basándose en la hipótesis nula (H_0 : No hay relaciones entre las matrices). Si en la prueba de Monte Carlo los valores obtenidos al azar producen valores más bajos que el del primer eje, el diagrama de ordenación se podría considerar adecuado para explicar una relación significativa entre las asociaciones vegetales y las características físicas.

2.9 Modelo predictivo de la vegetación leñosa y de las especies más frecuentes

La relación entre atributos de las asociaciones vegetales (abundancia total de individuos, área basal total, cobertura de copas total, riqueza de especies –índice ACE-, diversidad de especies -variables dependientes) y las variables abióticas (altitud, exposición, pendiente, insolación, daño -variables independientes), se evaluó a través de modelos lineales generalizados (“generalized lineal models”, GLIM, por sus siglas en inglés). Para cada atributo, se exploró el porcentaje de la

varianza entre localidades explicada por cada variable independiente y por la interacción entre ellas. El error de la variable dependiente fue en todos los casos del tipo normal con una función de unión lineal (Crawley 1993). Este análisis se llevó a cabo usando el programa estadístico DataDesk ver. 6.1 (1996). Cada modelo tiene la siguiente ecuación general:

$$Y = a + bx_1 + cx_2 + dx_3 + ex_1 * x_2 + fx_1 * x_3 + gx_2 * x_3 + hx_1 * x_2 * x_3$$

donde, Y es la variable dependiente que indica los valores de un atributo de la comunidad; a, b, c, \dots, h son los parámetros que miden el efecto de x_1, x_2, x_3 , que son las variables independientes, y la interacción entre éstas. Siguiendo un criterio de parsimonia, aquellas variables independientes (y sus interacciones) que no fueron significativas ($P < 0.05$) fueron removidas del modelo. El área basal y la cobertura se extrapolaron a 2500 m² (0.25 ha) con la finalidad de introducir posteriormente este valor a las predicciones de los mapas, en donde la unidad mínima (pixel) tiene este valor como área. Este análisis se realizó para árboles y arbustos en conjunto y sólo para árboles.

A través del programa ILWIS 3.0 se generó un mapa de área basal y otro de cobertura de copas para toda la cuenca resultando de la extrapolación de valores de estos atributos generados por los modelos GLIM para cada uno de los píxeles. Se consideraron sólo estos dos atributos ya que los valores de riqueza y diversidad de especies no variaron significativamente con ninguna de las variables físicas estudiadas.

La relación entre las especies más frecuentes de la cuenca a partir de su IVI, y las variables abióticas, altitud, insolación y pendiente también se evaluó a través del GLIM. Para este análisis se eligieron las especies con una frecuencia mínima de ocho localidades distintas.

III. RESULTADOS

3.1 Variación del ambiente abiótico

El mapa altimétrico indica que más del 35% de la cuenca se encuentra en el intervalo altitudinal que va de 1,700 a 1,900 m s.n.m. y una cuarta parte entre 1,900 a 2,100 m de altitud; el intervalo menos representado está entre 2,700 a 2,900 m s.n.m. (Figura 4). En cuanto a las pendientes, las áreas con pendientes suaves de entre 2 y 4 grados se encuentran poco representadas y se ubican en lugares usados como tierras de labor, las presas y la zona de inundación del Río Veinte (Figura 5). Las pendientes más pronunciadas (16 a 35 grados) presentan una amplia distribución a lo largo de toda la cuenca, ubicándose principalmente en las laderas de las partes altas de las montañas. Con respecto a la exposición de terreno (aspecto), casi un 70% del área de la cuenca estudiada se encuentra orientada hacia el sur y el oeste, mientras que el resto se orienta hacia el norte y el este (Figura 6). Los sitios sin exposición son zonas planas y están poco representadas. Los valores de las pendientes oscilan de planas (0 a 2 grados) a escarpadas (> 16 grados).

En la Tabla 2 se indican valores de insolación para las 30 localidades de muestreo. Es evidente que los sitios norte presentan una menor insolación que los sur. Así, los sitios que se encuentran expuestos hacia el norte presentan una insolación menor a 10 Mjoulés m^{-2} año⁻¹, mientras que los sitios con laderas hacia el sur tienen una insolación mayor a 12 Mjoulés m^{-2} año⁻¹. Los sitios que se encuentran expuestos hacia el norte presentan un intervalo más amplio entre sus valores de insolación (de 3.78 a 9.98 Mjoulés m^{-2} año⁻¹) que aquellos ubicados en el sur (12.06 a 15.07 Mjoulés m^{-2} año⁻¹). Los valores de la insolación cambian según la exposición y la pendiente del terreno.

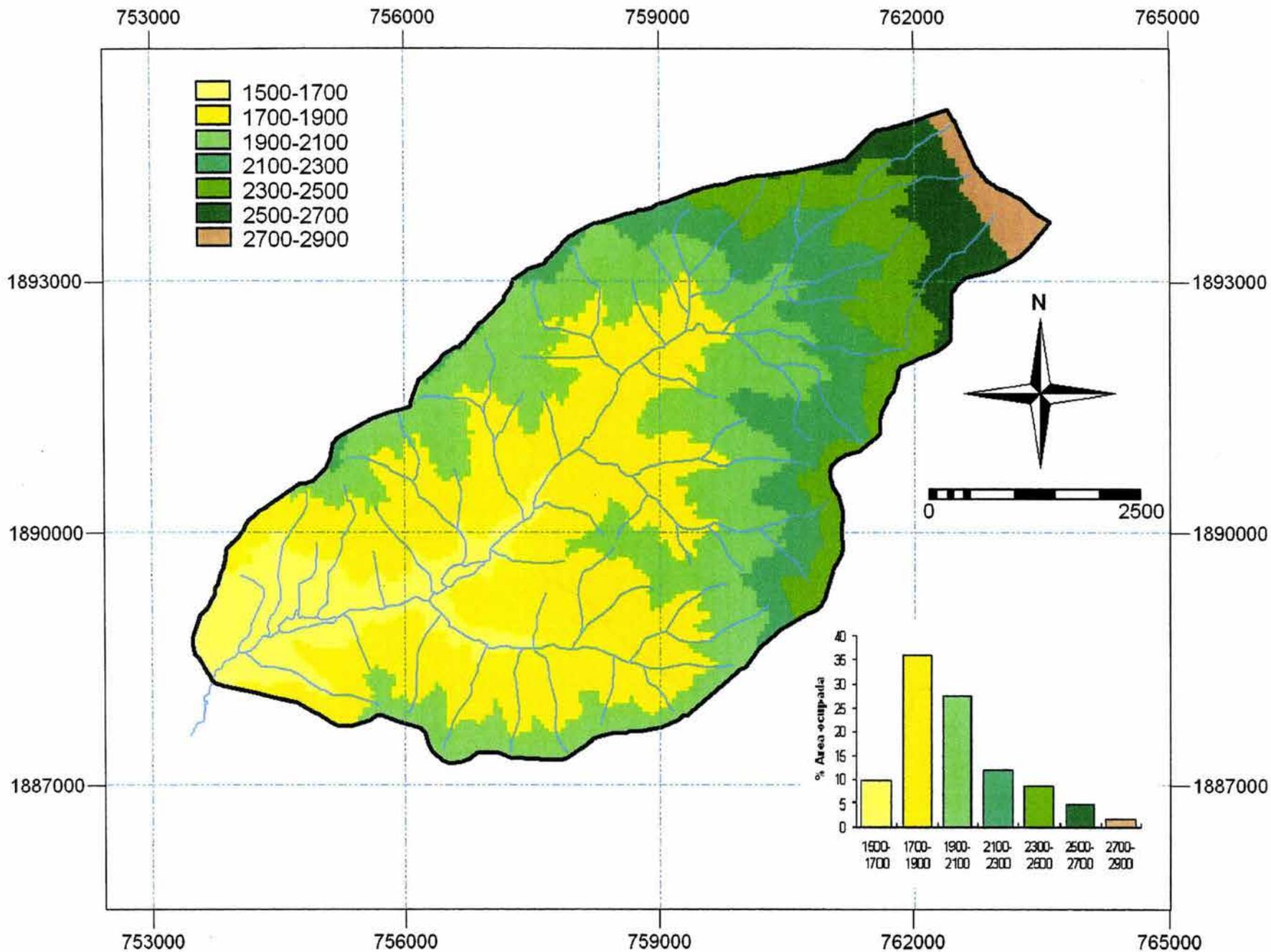


Figura 4. Mapa altimétrico de la cuenca del Río Veinte, Valles Centrales, Oaxaca. El histograma muestra el porcentaje de área ocupada por cada una de las categorías correspondientes. Proyección UTM, cuadrícula UTM cada 3,000 m, Elipsoide de Clarke 1866.

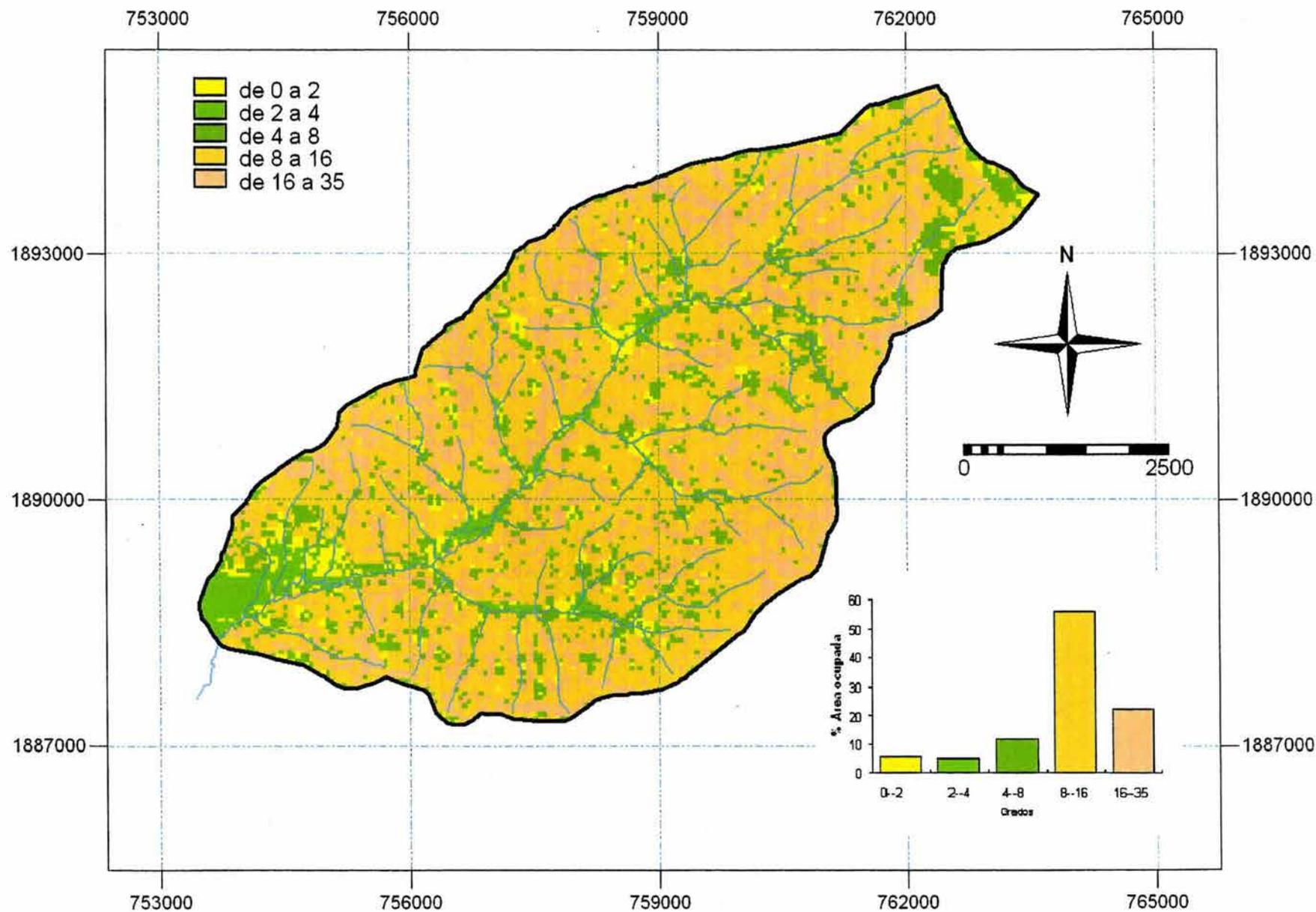


Figura 5. Distribución de las pendientes a lo largo de la cuenca del Río Veinte, Valles Centrales, Oaxaca. El histograma muestra el porcentaje de área ocupada por cada una de las categorías correspondientes. Proyección UTM, cuadrícula UTM cada 3,000 m, Elipsoide de Clarke (1866).

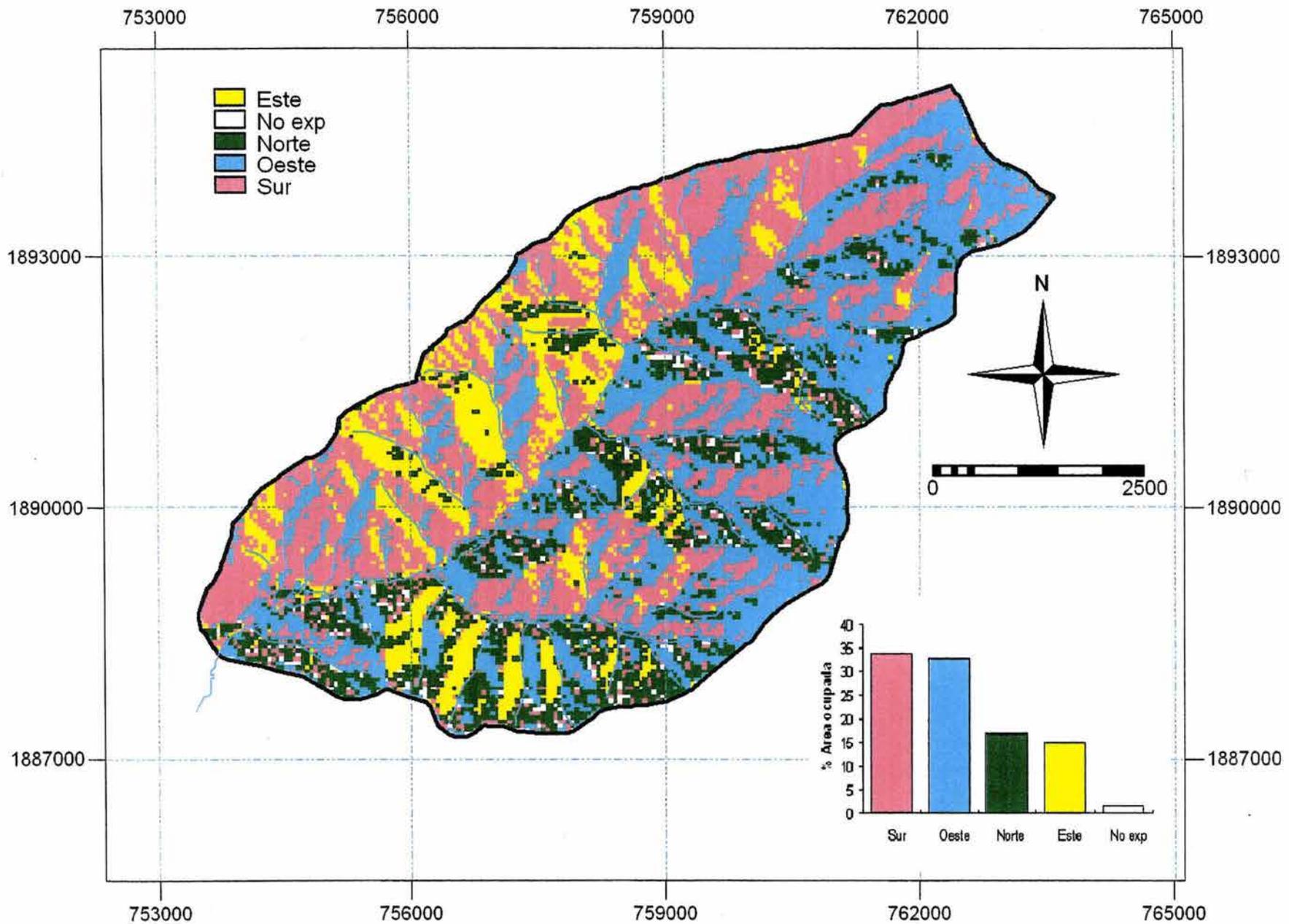


Figura 6. Distribución de la orientación a lo largo de la cuenca del Río Veinte, Valles Centrales, Oaxaca. El histograma muestra el porcentaje de área ocupada por cada una de las categorías correspondientes. Proyección UTM, cuadrícula UTM cada 3,000 m, Elipsoide de Clarke (1866).

Tabla 2. Valores de insolación de los 30 sitios muestreados en la cuenca del Río Veinte, Oaxaca.

TIPO DE VEGETACIÓN	ASOCIACIONES VEGETALES	CLAVE	No. de SITIO	INSOLACIÓN (Mjoules/m ² .día)
Bosque de coníferas	Bosque de <i>Abies</i>	BAEN	24	4.27
		BABS	26	14.85
		BAES	4	12.74
	Bosque de <i>Pinus Quercus</i>	BPQBN	17	5.06
		BPQEN	10	4.46
		BPQBS	29	14.7
		BPQES	23	13.16
Bosque de <i>Quercus</i>	Bosque de <i>Quercus Pinus</i>	BQPBN	12	7.99
		BQPEN	18	6.31
		BQPBS	13	12.69
		BQPES	25	15.07
	Bosque de <i>Quercus</i> caducifolio cerrado	BQccBN	3	5.44
		BQccEN	21	5.55
		BQccBS	20	14.11
	Bosque de <i>Quercus</i> caducifolio abierto	BQcaBN	5	6.03
		BQcaEN	30	4.54
		BQcaBS	6	14.7
	Bosque de <i>Quercus</i> perenifolio	BQpnBN	7	4.24
		BQpnEN	22	3.78
		BQpnBS	9	12.06
		BQpnES	28	14.94
	Bosque tropical Caducifolio	Bosque tropical caducifolio	BtcBN	14
BtcEN			16	6.8
BtcES			15	13.09
Matorral caducifolio perturbado		MaBN	2	6.8
		MaEN	19	4.03
		MaBS	1	14.2

En general, en los sitios sur se observa que la insolación tiende a aumentar a medida que aumenta la pendiente, mientras que en los sitios norte la insolación disminuye cuando la pendiente se acentúa (Figura 7).

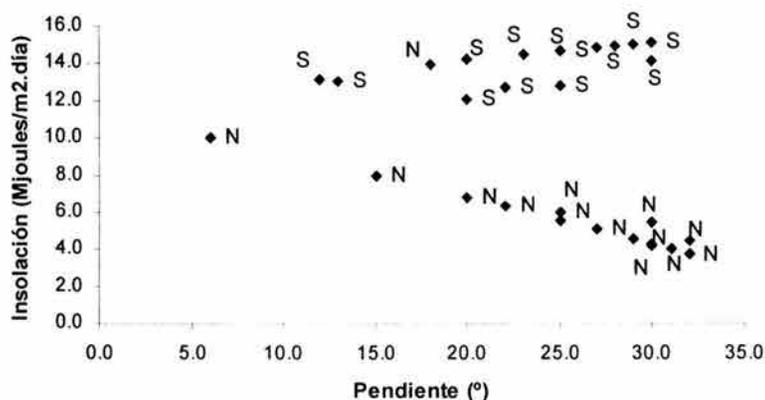


Figura 7. Valores de insolación estimados de acuerdo con la exposición y la pendiente de terreno, en los 30 localidades de estudio en la cuenca del Río Veinte, Valles Centrales, Oaxaca. La letra S indica que el sitio se orienta hacia el Sur, mientras que la N hacia el Norte.

3.2 Florística

En las 30 localidades de estudio se registraron 4,827 individuos, incluidos en 154 especies y 44 familias (Apéndice 2). Las familias con más especies fueron: Asteraceae (36), Leguminosae (29), Fagaceae (14), Cactaceae (9), Pinaceae (9), Solanaceae (8) y Burseraceae (7). Las especies que se presentaron con mayor frecuencia en las localidades fueron: *Agave* sp. (63% del total de localidades), *Quercus magnoliifolia* (60%), *Eysenhardtia polystachya* (56.7%), *Quercus crassifolia* (46.7%) *Dodonaea viscosa* (46.7%) y *Calliandra grandiflora* (43.0%).

Los arbustos pertenecieron a 85 especies, los árboles a 58 y las suculentas, cactáceas y agaves a 11. En el Apéndice 2 se listan las especies registradas por localidad, indicando la forma de crecimiento de cada una.

Además de las plantas registradas en los transectos, se colectaron otras plantas vasculares de diferentes formas de crecimiento en cada localidad de estudio con el único fin de obtener un listado florístico más completo de la cuenca. En total, esta exploración florística produjo un total de 217 especies pertenecientes a 56 familias (Apéndice 2).

3.3 Estructura de las comunidades

3.3.1 Asociaciones vegetales

No existió una coincidencia total entre la distribución espacial de las asociaciones vegetales esperadas, según la fotointerpretación, y las observaciones de campo (ver Figura 2). Esto se debió a un problema de interpretación por la falta de una verificación y reinterpretación completa, en toda el área de la cuenca estudiada. Además la escala de la fotografía aérea fue muy pequeña y no permitió delimitar correctamente las asociaciones vegetales. La mayor incongruencia ocurrió en el bosque de *Quercus-Pinus* y *Pinus-Quercus*, ya que en lugares en los que se

esperaba encontrar a estos bosques existen otras asociaciones vegetales. Por ello, con excepción del bosque tropical caducifolio, para los análisis subsiguientes, las asociaciones vegetales se reclasificaron tomando en cuenta a las especies que se registraron como dominantes en los censos de vegetación (según el Índice de Valor de Importancia, IVI, ver más adelante, Tabla 3). De esta forma quedaron diez asociaciones, cuatro de ellas representadas por una sola localidad (bosques de *Quercus castanea*, *Q. crassifolia*, *Q. liebmanii*, *Q. glabrescens*) y el resto representadas por dos (bosques de *Abies*, *Pinus-Quercus* y matorral), cuatro (bosque tropical caducifolio), seis (bosque de *Quercus-Pinus*) y diez (bosque de *Q. magnoliifolia*) localidades. Los bosques mixtos de *Quercus-Pinus* se asignaron a localidades donde especies de estos géneros se encontraron dentro de los primeros cinco lugares de valor de importancia; el género más importante demarcó la dominancia y el nombre de la asociación. Tres localidades del bosque tropical caducifolio perturbado se ubicaron como bosque por la presencia de numerosos árboles aunque las especies más importante según el IVI fueron los arbustos *Desmodium orbiculare* y *Dodonaea viscosa*. A diferencia de lo anterior, en este mismo tipo de vegetación se incluyeron los matorrales, los cuales presentaron escasos árboles y los arbustos fueron las formas de crecimiento dominantes. A cada localidad reclasificada se les agregó al final de sus siglas la orientación y el intervalo altitudinal (E= elevado, B=bajo).

3.3.2 Abundancia, área basal y cobertura de copas de árboles y arbustos en toda la cuenca

Dentro y entre las asociaciones vegetales existió una notable heterogeneidad estructural (Tabla 3). El número de individuos por localidad fue muy variable, con un intervalo de 58 a 294 individuos en 500 m². La densidad más baja se encontró en el bosque de *Quercus-Pinus* (localidad 13) mientras que la más alta en el bosque de

Tabla 3. Valores estructurales de las comunidades de arbustos y árboles en 30 localidades de la cuenca del Río Veinte, Valles Centrales, Oaxaca. Se indican el valor de importancia relativa (VIR) de las especies más importantes y las alturas promedio (Alt Prom) y máxima (Alt Máx) correspondientes a cada localidad.

Asociación (fotointerpretación)	Asociación (datos campo)	Clave	Sitio	Den (ind/ 500 m ²)	Cob (500 m ²)	AB (500 m ²)	Especies más importantes	VIR %	Alt Prom	Alt Máx
Bosque de <i>Abies</i>	Bosque de <i>Abies</i>	BAN	24	148	930.9	2.94	<i>Abies</i> sp.	17.0	6.0	29.0
							<i>Myrsine juergensenii</i>	15.5	4.7	8.5
							<i>Litsea glaucescens</i>	13.8	3.6	6.5
Bosque de <i>Abies</i>	Bosque de <i>Abies</i>	BAS	4	254	859.1	2.51	<i>Abies</i> sp.	22.4	11.0	40.0
							<i>Ageratina</i> sp. 3	19.0	1.8	3.0
							<i>Quercus crassifolia</i>	9.6	3.3	9.0
Bosque de <i>Quercus</i> <i>Pinus</i>	Bosque de <i>Pinus</i> <i>Quercus</i>	BPQS	25	94	1173.7	2.04	<i>Pinus oocarpa</i> var. <i>trifoliata</i>	25.8	9.5	19.5
							<i>Arbutus xalapensis</i>	24.8	5.4	11.0
							<i>Quercus crassifolia</i>	15.6	6.6	12.5
Bosque de <i>Quercus</i> <i>Pinus</i>	Bosque de <i>Pinus</i> <i>Quercus</i>	BPQN	18	69	343.9	0.64	<i>Pinus lawsoni</i>	19.8	6.6	12.0
							<i>Arctostaphylos pungens</i>	17.6	1.5	2.5
							<i>Quercus magnoliifolia</i>	16.1	5.7	8.0
Bosque de <i>Abies</i>	Bosque de <i>Quercus</i> <i>castanea</i>	BQcas S	26	174	2026.7	3.67	<i>Quercus castanea</i>	16.9	6.6	25.0
							<i>Quercus rugosa</i>	12.6	8.0	20.0
							<i>Ageratina</i> sp. 5	11.0	5.3	10.0
Bosque de <i>Quercus</i> caducifolio abierto	Bosque de <i>Quercus</i> <i>crassifolia</i>	BQCraN	5	182	573.8	0.41	<i>Quercus crassifolia</i>	43.3	4.9	9.0
							<i>Quercus magnoliifolia</i>	35.3	3.9	9.0
							<i>Comarostaphylis polifolia</i>	8.2	2.8	7.0
Bosque tropical caducifolio	Bosque de <i>Quercus</i> <i>glabrescens</i>	BQGlaS	15	156	560.7	0.43	<i>Quercus glabrescens</i>	22.9	3.9	5.0
							<i>Bursera ariensis</i>	10.6	2.6	3.2
							<i>Mimosa lacerata</i>	7.88	1.2	1.8
Bosque de <i>Quercus</i> <i>Pinus</i>	Bosque de <i>Quercus</i> <i>liebmanii</i>	BQLieN	12	206	678.8	0.66	<i>Quercus liebmanii</i>	52.8	3.8	7.3
							<i>Quercus magnoliifolia</i>	6.3	4.4	8.5
							<i>Desmodium orbiculare</i>	6.3	1.8	3.2
Bosque de <i>Quercus</i> caducifolio cerrado	Bosque de <i>Quercus</i> <i>magnoliifolia</i>	BQmag BN	3	134	321.6	0.57	<i>Quercus magnoliifolia</i>	27.0	3.2	6.0
							<i>Quercus glaucooides</i>	15.3	2.8	4.0
							<i>Agave</i> sp.	11.1	0.4	0.6
Bosque de <i>Quercus</i> caducifolio abierto	Bosque de <i>Quercus</i> <i>magnoliifolia</i>	BQmag BN	6	167	558.3	0.72	<i>Quercus magnoliifolia</i>	56.2	4.3	6.0
							<i>Acaciella angustissima</i>	13.3	3.0	4.0
							<i>Calliandra grandiflora</i>	8.6	1.6	2.5
Bosque de <i>Quercus</i> perenifolio	Bosque de <i>Quercus</i> <i>magnoliifolia</i>	BQmag BN	7	203	577.2	0.65	<i>Quercus magnoliifolia</i>	50.6	3.6	6.5
							<i>Desmodium orbiculare</i>	8.2	2.3	3.0
							<i>Eysenhardtia polystachya</i>	7.3	3.3	5.0
Bosque de <i>Pinus</i> <i>Quercus</i>	Bosque de <i>Quercus</i> <i>magnoliifolia</i>	BQmag EN	17	205	404.5	0.47	<i>Quercus magnoliifolia</i>	52.1	3.6	6.5
							<i>Desmodium orbiculare</i>	14.3	1.9	3.5
							<i>Agave</i> sp.	13.2	0.4	1.3
Bosque de <i>Quercus</i> caducifolio cerrado	Bosque de <i>Quercus</i> <i>magnoliifolia</i>	BQmag BS	20	192	613.7	0.79	<i>Quercus magnoliifolia</i>	50.5	6.1	10.0
							<i>Desmodium orbiculare</i>	22.9	2.5	4.5
							<i>Perymenium discolor</i>	6.7	1.7	2.2
Bosque de <i>Quercus</i> caducifolio cerrado	Bosque de <i>Quercus</i> <i>magnoliifolia</i>	BQmag EN	21	294	658.5	0.73	<i>Quercus magnoliifolia</i>	68.3	3.9	8.0
							<i>Eysenhardtia polystachya</i>	8.1	3.4	5.0
							<i>Agave</i> sp.	5.9	0.6	1.1
Bosque de <i>Quercus</i> perenifolio	Bosque de <i>Quercus</i> <i>magnoliifolia</i>	BQmag EN	22	218	773.0	0.56	<i>Quercus magnoliifolia</i>	48.6	3.7	6.0
							<i>Comarostaphylis polifolia</i>	13.7	8.0	8.0
							<i>Agave</i> sp.	10.2	0.5	1.2
Bosque de <i>Quercus</i> caducifolio abierto	Bosque de <i>Quercus</i> <i>magnoliifolia</i>	BQmag	27	160	738.4	0.93	<i>Quercus magnoliifolia</i>	46.1	4.8	8.0
							<i>Arctostaphylos pungens</i>	15.8	2.2	3.5
							<i>Eysenhardtia polystachya</i>	7.4	2.5	5.0

Tabla 3. Continuación...

Asociación (fotointerpretación)	Asociación (datos campo)	Clave	Sitio	Den (ind/m ²)	Cob (m ²)	AB (m ²)	Especies más importantes	VIR %	Alt Prom	Alt Máx
Bosque de <i>Pinus</i> <i>Quercus</i>	Bosque de <i>Quercus</i> <i>magnoliifolia</i>	BQmag ES	29	131	644.8	0.87	<i>Quercus magnoliifolia</i>	41.3	5.1	11.0
							<i>Acaciella angustissima</i>	15.0	3.6	6.5
							<i>Eysenhardtia polystachya</i>	8.8	4.1	5.0
Bosque de <i>Quercus</i> caducifolio abierto	Bosque de <i>Quercus</i> <i>magnoliifolia</i>	BQmag EN	30	227	535.5	0.56	<i>Quercus magnoliifolia</i>	60.2	2.8	5.0
							<i>Quercus crassifolia</i>	13.7	2.5	4.0
							<i>Cercocarpus fothergilloides</i>	6.5	3.5	5.0
Bosque de <i>Quercus</i> perenifolio	Bosque de <i>Quercus</i> <i>Pinus</i>	BQPBS	9	93	1334.3	1.12	<i>Quercus crassifolia</i>	37.1	5.3	8.0
							<i>Comarostaphylis polifolia</i>	16.5	3.0	3.0
							<i>Quercus aff. crassifolia</i>	16.4	5.1	7.0
							<i>Pinus sp. 4</i>	14.6	7.1	12.0
Bosque de <i>Quercus</i> <i>Pinus</i>	Bosque de <i>Quercus</i> <i>Pinus</i>	BQPBS	13	58	727.28	1.05	<i>Quercus glabrescens</i>	41.5	6.9	10.0
							<i>Quercus castanea</i>	18.8	8.8	11.0
							<i>Quercus crassifolia</i>	12.3	6.9	10.0
							<i>Arbutus xalapensis</i>	10.6	7.1	11.0
							<i>Pinus lawsoni</i>	4.76	9.0	12.0
Bosque de <i>Quercus</i> Perenifolio	Bosque de <i>Quercus</i> <i>Pinus</i>	BQPES	28	81	1095.2	1.64	<i>Quercus crassifolia</i>	48.8	6.0	10.0
							<i>Pinus lawsoni</i>	15.5	12.9	15.0
							<i>Quercus castanea</i>	13.7	6.7	10.0
Bosque de <i>Pinus</i> <i>Quercus</i>	Bosque de <i>Quercus</i> <i>Pinus</i>	BQPN	10	92	1175.9	2.11	<i>Quercus crassifolia</i>	21.3	8.2	15.0
							<i>Quercus peduncularis</i>	17.8	4.4	11.0
							<i>Pinus lawsoni</i>	15.8	10.2	17.0
Bosque de <i>Pinus</i> <i>Quercus</i>	Bosque de <i>Quercus</i> <i>Pinus</i>	BQPES	23	145	2122.3	2.77	<i>Quercus obtusata</i>	33.2	6.8	16.0
							<i>Arbutus xalapensis</i>	22.6	5.7	13.0
							<i>Quercus castanea</i>	16.5	6.3	12.0
							<i>Quercus crassifolia</i>	6.6	5.6	11.0
							<i>Pinus oocarpa var. trifoliata</i>	5.9	9.7	15.0
Bosque de <i>Quercus</i> caducifolio cerrado	Bosque de <i>Quercus</i> <i>Pinus</i>	BQPBS	8	138	1018.2	1.37	<i>Quercus crassifolia</i>	58.9	4.0	12.0
							<i>Pinus lawsoni</i>	26.8	8.8	15.0
							<i>Comarostaphylis polifolia</i>	13.3	3.5	5.5
Bosque de <i>Quercus</i> caducifolio abierto	Bosque tropical caducifolio	BtcS	11	200	697.68	0.67	<i>Bursera ariensis</i>	16.6	3.2	3.3
							<i>Quercus glaucooides</i>	13.3	3.1	5.4
Bosque tropical caducifolio	Bosque tropical caducifolio	BtcBN	2	255	220.6	0.18	<i>Desmodium orbiculare</i>	11.3	2.0	3.4
							<i>Mimosa lacerata</i>	8.3	2.1	4.0
Bosque tropical caducifolio	Bosque tropical caducifolio	BtcBN	14	121	152.3	0.08	<i>Dodonaea viscosa</i>	7.1	1.8	3.0
							<i>Dodonaea viscosa</i>	22.4	2.1	4.5
Bosque tropical caducifolio	Bosque tropical caducifolio	BtcEN	16	212	642.8	0.65	<i>Eysenhardtia polystachya</i>	21.5	1.9	3.8
							<i>Rhus mollis</i>	11.7	1.6	2.5
							<i>Desmodium orbiculare</i>	16.2	2.0	3.5
Bosque tropical caducifolio	Bosque tropical caducifolio	BtcEN	16	212	642.8	0.65	<i>Quercus glaucooides</i>	10.3	4.9	8.0
							<i>Pistacia mexicana</i>	7.0	4.5	5.5
							<i>Quercus glaucooides</i>	10.3	4.9	8.0
Matorral	Matorral	MaS	1	79	161.2	0.15	<i>Acacia pennatula</i>	15.5	2.3	2.8
							<i>Waltheria indica</i>	14.4	1.1	1.6
							<i>Monnina xalapensis</i>	12.2	1.2	1.4
Matorral	Matorral	MaN	19	139	220.4	0.21	<i>Lippia graveolens</i>	23.8	1.1	1.3
							<i>Acacia pennatula</i>	20.0	1.8	2.5
							<i>Dalea sp.1</i>	10.6	1.2	2.0
Media				0.31	651.65	0.69				
Desviación estándar (D.E.)				0.11	476.34	0.91				
Coefficiente de Variación (C.V)				38.08	73.09	131.5				

Quercus magnoliifolia (localidad 21). Sólo los bosques mixtos de *Quercus-Pinus* y un matorral presentaron menos de 100 individuos. El área basal y la cobertura de copas presentaron niveles de variación entre localidades (indicado por el coeficiente de variación, CV) dos y cuatro veces mayores, respectivamente, que la densidad. El valor de área basal más alto se encontró en el bosque de *Abies* ($3.7 \text{ m}^2/500 \text{ m}^2$, en la localidad 26) y el más bajo en el bosque tropical caducifolio ($0.08 \text{ m}^2/500 \text{ m}^2$, en la localidad 14). El valor de cobertura de copas mayor se encontró en el bosque de *Pinus-Quercus* ($2,122 \text{ m}^2/500 \text{ m}^2$, en la localidad 23) y el menor en el bosque tropical caducifolio ($152.3 \text{ m}^2/500 \text{ m}^2$, en la localidad 14).

En un tercio del total de localidades, la especie más importante fue *Quercus magnoliifolia* (Tabla 3). Esta especie se encontró en más del 60% de las localidades y fue la de mayor dominancia en toda la cuenca, con los valores relativos más altos de área basal y cobertura (Figura 8). Uno de cada cuatro individuos registrados perteneció a esta especie. Otra especie de encino (*Q. crassifolia*) fue la segunda en abundancia y cobertura relativas dentro de toda la cuenca, aunque con menor distribución en la cuenca que *Q. magnoliifolia* (Figura 8).

3.3.3 Índice de Valor de Importancia (IVI)

En casi la mitad de las localidades existió una fuerte dominancia estructural ya que tres especies concentraron más del 50% del valor de importancia (Tabla 3). En el Apéndice 3 se muestran valores del IVI por especie en la cuenca y en el Apéndice 4 por localidades. En general, las especies mostraron una abundancia y cobertura relativamente menores que sus frecuencias (Figura 8). Las especies arbustivas tendieron a ser más frecuentes que las arbóreas pero estas últimas tuvieron un aporte mayor en cobertura y área basal en toda la cuenca (Figura 8). Una especie de *Agave* (no identificada) fue la especie más frecuente de mayor distribución en la cuenca.

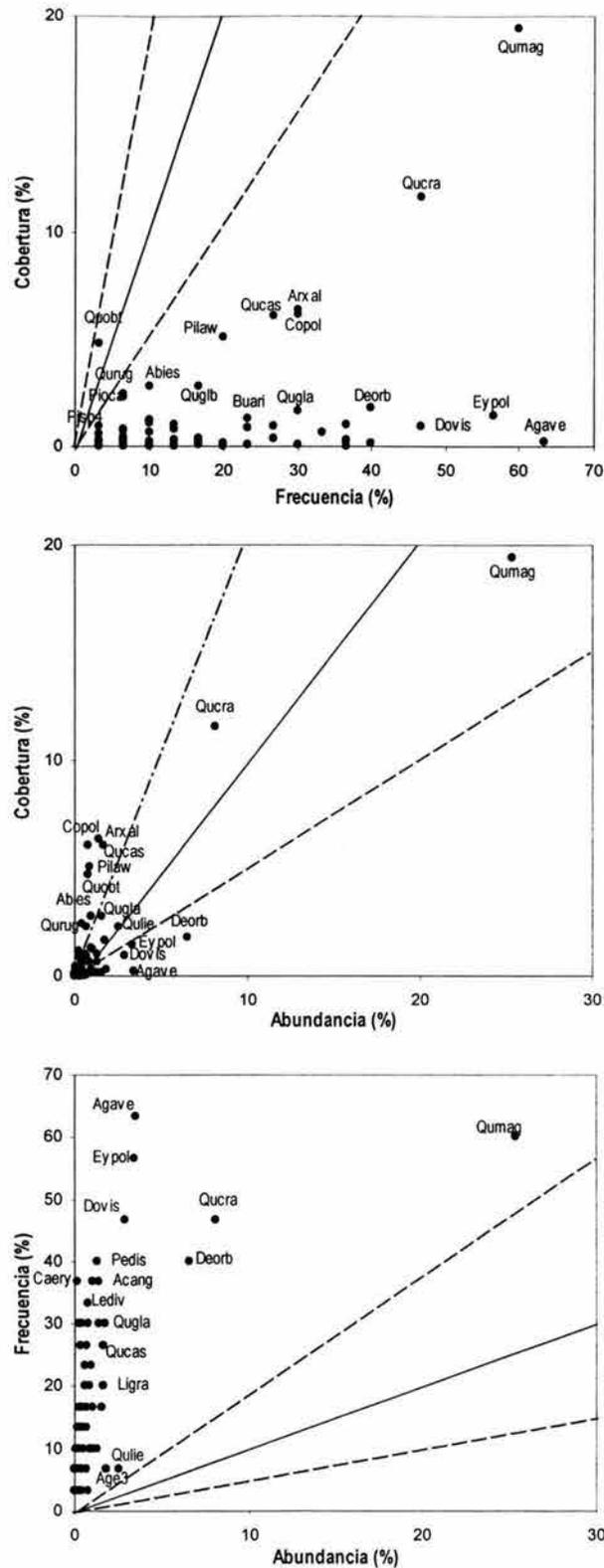


Figura 8. Relación entre atributos estructurales de especies de arbustos, árboles y plantas suculentas en la cuenca del Río Veinte, Valles Centrales, Oaxaca. a) Relación entre cobertura y frecuencia relativas, b) abundancia y cobertura relativa y c) frecuencia y abundancia relativa. Las dos primeras letras de los acrónimos indican el género y las tres siguientes la especie a excepción de Agave (sp.1) y Abies^a. Qumag= *Quercus magnoliifolia*^a, Qucra= *Q. crassifolia*^a, Qulie= *Q. liebmanii*^a, Qucas= *Q. castanea*^a, Quobt= *Q. obtusata*^a, Pilaw= *Pinus lawsoni*^a, Dovis= *Dodonaea viscosa*^b, Eypol= *Eysenhardtia polystachya*^a, Caery= *Calliandra eriophylla*^b, Copol= *Comarostaphylis polifolia*^a, Deorb= *Desmodium orbiculare*^b, Arxal= *Arbutus xalapensis*^a, Pedis= *Perymenium discolor*^b, Age3= *Ageratina* sp.^{3b}, Buari= *Bursera ariensis*^a, Pisp4= *Pinus* sp.^a, Pioca= *P. oocarpa* var. *trifoliata*^a, Lediv= *Leucaena diversifolia*^a, Acang= *Acaciella angustissima*^a, Caery= *Calliandra eriophylla*^b. ^aárboles, ^barbustos. Las líneas continuas indican una relación de igualdad entre las variables. Las líneas discontinuas indican umbrales en los que la variable y es un 50% mayor (línea superior) o 50% menor (línea inferior) que el valor de la variable x.

La Figura 8 muestra la relación entre los componentes estructurales del IVI de las especies. En esta figura se observa que las especies tienen diferente aportación de atributos al IVI. Especies arbóreas como, *Q. obtusata* (Fagaceae), *Q. rugosa*, *Pinus* sp. 4 (Pinaceae), *P. oocarpa* y *Abies* sp. mostraron una distribución restringida (es decir, una baja frecuencia de localidades < 10%) y abundancias globales bajas (< 3%) pero una cobertura de copas relativa mayor que su abundancia y frecuencia relativas. En contraste, *Agave* sp. (Agavaceae), *Dodonaea viscosa* (Sapindaceae), *Perymenium discolor* (Asteraceae), *Desmodium orbiculare* (Leguminosae) y *Eysenhardtia polystachya*, presentaron una amplia distribución (es decir una distribución > 40 % de las localidades) y una baja aportación a la cobertura de copas globales (< 3%). Para toda la cuenca sólo diez especies concentran casi la mitad los valores de los atributos.

3.3.4 Estructura vertical

En cuanto a la estructura vertical, los bosques de *Abies* y el de *Q. castanea* presentaron los individuos de mayor talla con un intervalo de altura entre 20 a 40 m (Tabla 3, Apéndice 3). Las observaciones y los datos de campo permitieron definir dos estratos en estos bosques, el arbustivo (entre 1 y 3 m de altura) con plantas de la familia Asteraceae como dominantes y el dosel alto con árboles de *Abies* y *Quercus*, con alturas mayores a los 20 m. También los bosques mixtos de *Pinus* y *Quercus* presentaron árboles que alcanzan hasta 20 m de altura; en estos bosques también se observaron dos estratos pero menos definidos, con un estrato arbóreo más diverso que los bosques de *Abies*. Los bosques dominados por alguna especie del género *Quercus*, con excepción del bosque de *Q. castanea*, estuvieron dominados por arbustos y árboles muy ramificados cerca de la base del tronco (Apéndice 3). En algunas asociaciones dominadas por *Quercus magnoliifolia*, esta especie se presentó como emergente alcanzando hasta 11 m de alto, aunque, la

mayoría de los individuos que componen estos bosques no alcanzaban más de 4 m. Las comunidades con individuos de menor estatura pertenecieron al bosque tropical caducifolio y al matorral. Los promedios de altura de este tipo de vegetación fueron los más bajos en la cuenca, con individuos emergentes con menos de 8 m. En estas comunidades, la mayoría de los individuos fueron arbustos poco ramificados y plantas herbáceas.

3.3.5 Riqueza y diversidad de especies

La riqueza de especies observada fue muy variable entre las asociaciones. En la Tabla 4 se muestran los valores de riqueza y diversidad de especies estimada para cada una de las 30 localidades de estudio. El bosque de *Quercus crassifolia* fue el menos rico con sólo cuatro especies (localidad 8), en contraste, los bosques tropicales caducifolios (localidades 16 y 2) fueron los que tuvieron los valores máximos con 33 y 41 especies, respectivamente. Entre las localidades se encontró una relación entre el número de especies y el número de individuos ($R^2= 0.18$, $F_{1,28}= 6.42$, $P < 0.01$).

La riqueza de especies real estimada y los índices no paramétricos (ACE, ICE y Boostrap, Tabla 4) fueron estadísticamente iguales a la riqueza observada (ACE, $R^2= 0.83$, $F_{1,28}= 150.13$, $P < 0.000001$; ICE, $R^2= 0.81$, $F_{1,28}= 131.14$, $P < 0.000001$; Boostrap, $R^2= 0.99$, $F_{1,28}= 6074.7$, $P < 0.000001$). Sin embargo, si se toma en cuenta un mismo número de individuos para todas las localidades (50, valor mínimo entre todas las localidades) se encontró que el número real de especies es entre 17 % (Boostrap) y 53% (ACE) mayor que la observada (Figura 9, Apéndice 5). Con esta cuota de individuos constante, el número real de especies estimado fue más variable en las localidades que tuvieron un número mayor de especies observado (Figura 9). Comparando la riqueza de especies estimado con base en 50 individuos, el bosque de tropical caducifolio fue el más rico en especies,

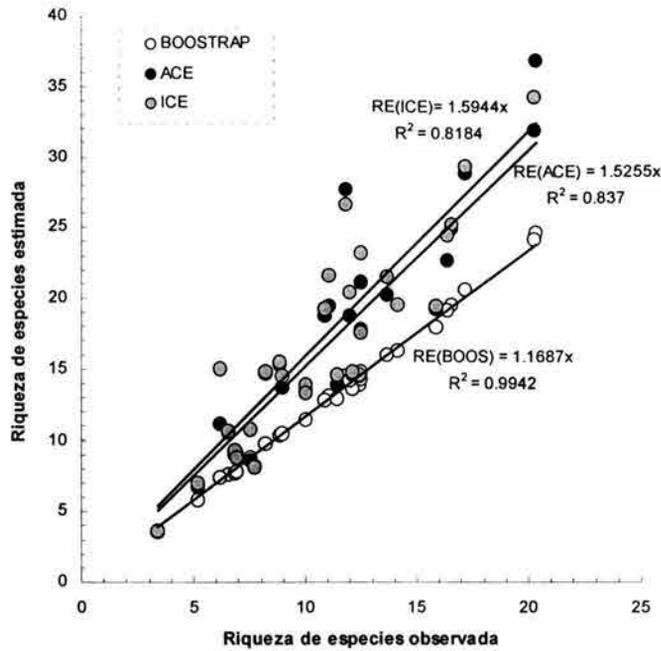


Figura 9. Datos de la riqueza de especies real estimada y la riqueza de especies observada tomando en cuenta un número constante de 50 individuos en cada uno de las localidades.

mientras que el bosque de *Q. crassifolia* fue el de menor riqueza, independientemente de los índices usados (Figura 10a). El bosque de *Abies* tuvo una riqueza real de especies notablemente mayor que la observada; su posición en sexto lugar de riqueza de especies observada asciende a la cuarta con los indicadores no paramétricos (Figura 10a).

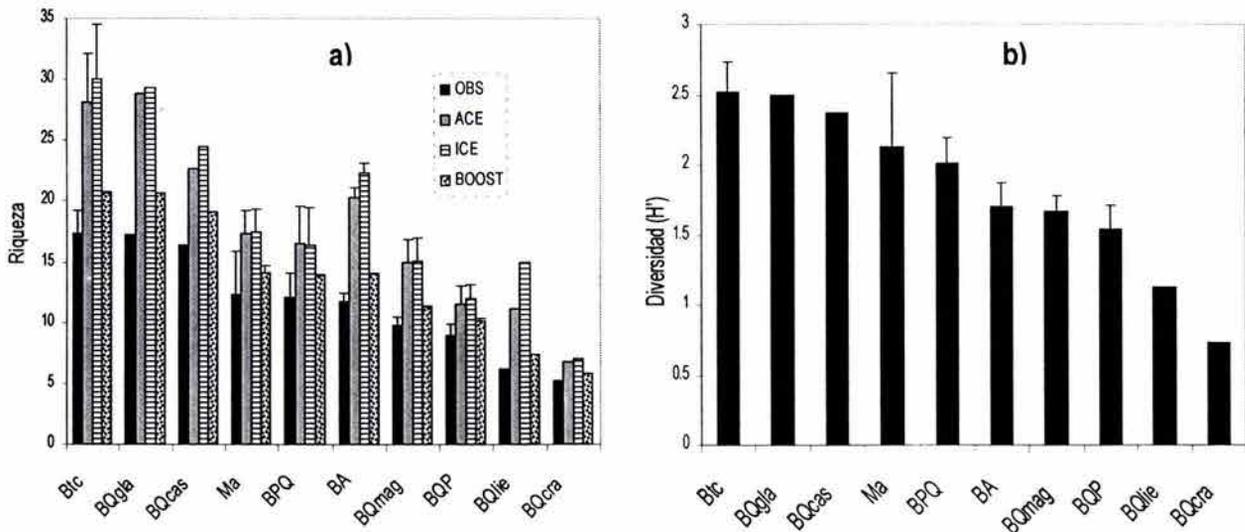


Figura 10. Riqueza y diversidad de especies estimados con el programa EstimateS a partir de una cuota de 50 individuos en cada uno de las localidades medidas en la cuenca del Río Veinte, Valles Centrales, Oaxaca. a) Promedio de riqueza de especies observada y real estimada en cada tipo de asociación, b) Promedio de diversidad de especies (H') observada en las asociaciones. En la leyenda de a): OBS = riqueza de especies observada, ACE, ICE y BOOT (Bootstrap) son los estimadores de la riqueza de especies real.

Los valores de diversidad de especies de acuerdo con el índice (H') fueron muy heterogéneos entre y dentro las asociaciones, con un amplio intervalo de variación (0.65 a 2.95 entre localidades, Tabla 4). La diversidad de especies varió independientemente de la asociación vegetal. Sin embargo, se observan dos tendencias: i) el 80% de las localidades que tuvieron como especie dominante a *Q. magnoliifolia* presentaron valores de diversidad bajos y valores de equitabilidad menores que 0.68. ii) el bosque tropical caducifolio, con tres sitios, presentó los valores de diversidad más elevados y los valores de equitabilidad fueron mayores que 0.79. El mínimo y el máximo valor de equitabilidad no correspondieron con el mayor y menor de la diversidad. Un ejemplo es el sitio 26, un bosque de *Q. castanea*, sitio con la equitabilidad más alta dentro de la cuenca y con un valor de diversidad de 2.68 (Tabla 4). La jerarquía de las asociaciones en términos de diversidad de especies fue la misma que considerando la riqueza real de especies utilizando una misma cuota de individuos (Figura 10b).

3.3.6 Niveles de daño en la vegetación por manejo

Casi todos los sitios presentaron algún grado de daño por manejo (Tabla 4). Sólo el bosque de *Abies* norte, el Bosque de *Q. castanea* y el bosque de *Quercus- Pinus* norte no presentaron algún indicio de daño. Los bosques de *Q. magnoliifolia* fueron los más perjudicados con un porcentaje de hasta 83% de los árboles afectados.

3.4 Relación entre comunidades vegetales

3.4.1 Similitud

El intervalo de variación del índice de Morisita entre las localidades fue de 0 hasta 0.98 (Tabla 5). Dentro de un mismo tipo de asociación, el bosque de *Pinus-Quercus* fue el único con una similitud nula. El bosque de *Pinus-Quercus* norte (localidad 18)

Tabla 4. Valores de diversidad y riqueza observada y real estimada en los 30 sitios muestreados de la cuenca del Río Veinte. No. de esp.= riqueza observada, D.E. =desviación estándar, H'=Índice de diversidad de Shannon-Weiner, H' max= diversidad máxima, E= equitabilidad, Manejo= porcentaje de individuos con daño por manejo. ACE, ICE y Bootstrap son estimadores estadísticos no paramétricos de la riqueza real de especies.

Asociación vegetal	No. Sitio	No. de esp.	Riqueza real estimada			H'±D.E.	H'max	E	Manejo
			ACE±D.E.	ICE±D.E.	Bootstrap±D.E.				
BAN	24	19	21.49±0.02	22±0.01	20.92±0.54	2.46±0.02	2.94	0.84	0
BAS	4	22	27.85±0.01	27.93±0.01	24.66±0.59	2.3±0.01	3.09	0.74	7.14
BPQS	25	9	8±0.01	8±0.15	8.13±0.08	1.9±0.01	2.20	0.86	1.09
BPQN	18	13	14.07±0.03	14.2±0.67	14.19±0.37	2.24±0.03	2.56	0.87	48.7
BQcasS	26	20	20.95±0.01	20.88±0.58	21.2±0.39	2.68±0.01	3.00	0.89	0
BQcraN	5	7	9.73±0.01	8.58±0.01	7.73±0.32	1.2±0.01	1.95	0.62	12.4
BQglaS	15	28	39.36±0.02	41.92±0.02	32.6±0.8	2.71±0.02	3.33	0.81	41.7
BQlieN	12	18	21.21±0.02	20.76±0.01	19.95±0.51	1.71±0.02	2.89	0.59	55.8
BQmagBN	3	22	25.53±0.01	25.01±0.96	24.31±0.52	2.65±0.01	3.09	0.86	26.1
BQmagBS	6	14	21.35±0.02	20.68±0.02	16.13±0.58	1.51±0.02	2.64	0.57	68.7
BQmagBN	7	21	26.96±0.02	26.78±0.01	23.77±0.59	1.88±0.02	3.04	0.62	65.5
BQmagEN	17	12	21.43±0.01	17.77±0.04	14.09±0.62	1.5±0.01	2.48	0.60	59.2
BQmagBS	20	15	27.9±0.02	25.67±0.03	17.69±0.64	1.59±0.02	2.71	0.59	83.7
BQmagEN	21	12	12.41±0.02	12.33±0.24	12.85±0.18	0.84±0.02	2.48	0.34	63.5
BQmagEN	22	16	25.9±0.02	25.11±0.02	18.7±0.56	1.3±0.02	2.77	0.47	74.6
BQmagES	27	17	19.48±0.02	22.92±0.01	19.4±0.62	1.83±0.02	2.83	0.65	71.7
BQmagES	29	17	20.15±0.03	20.49±0.01	19.28±0.54	1.92±0.03	2.83	0.68	36.6
BQmagEN	30	11	16.83±0.02	16.09±0.02	12.69±0.53	1.06±0.02	2.40	0.44	83.6
BQPBS	9	8	9.79±0.03	9.97±0.01	8.88±0.37	1.46±0.03	2.08	0.70	46.8
BQPBS	13	13	32.14±0.03	30.81±0.06	16.01±0.75	1.83±0.03	2.56	0.71	8.16
BQPES	28	9	10.47±0.03	13.42±0.03	10.49±0.33	1.34±0.03	2.20	0.61	31.2
BQPN	10	12	16.81±0.02	16.32±0.01	13.61±0.48	2.02±0.02	2.48	0.81	0
BQPES	23	14	18.1±0.02	18.63±0.01	15.83±0.55	2.01±0.02	2.64	0.76	7.63
BQPBS	8	4	4.5±0.01	5±0.01	4.36±0.19	0.65±0.01	1.39	0.47	27
BtcBN	14	16	19.84±0.02	19.79±0.01	18±0.53	2.22±0.02	2.77	0.80	3.33
BtcEN	16	33	39.49±0.02	39.2±0.01	36.85±0.68	2.92±0.02	3.50	0.84	15.3
BtcBN	2	41	50.54±0.02	52.87±1.42	46.89±0.85	2.95±0.02	3.71	0.79	7.32
BtcEN	11	26	29±0.01	30.65±0.01	28.83±0.63	2.74±0.01	3.26	0.84	39
MaS	1	14	17.94±0.02	17.84±1.02	15.57±0.56	2.29±0.02	2.64	0.87	6.25
MaN	19	15	15.01±0.02	15.05±0.53	15±0.35	2.05±0.02	2.71	0.76	3.85

Tabla 5. Valores de la similitud según el Índice de Morisita de las 30 localidades estudiadas en la cuenca del Río Veinte, Valles Centrales, Oaxaca. Las letras debajo de los sitios, en el primer renglón, indican la orientación (S = sur, N = norte) y en su caso el intervalo altitudinal (E = elevado, B = bajo). Los "0" indican celdas sin valor, mientras que los "0.00" indican valores < 0.001, omitidos por finalidades de espacio. El número de localidad y su asociación correspondiente son: 24 = BAN, 4 = BAS, 18 = BPQN, 25 = BPQS, 26 = BQCAS, 5 = BQCRA, 15 = BQGLAB, 12 = BQLIE, 3 = BQMAGBN, 7 = BQMAGBN, 6 = BQMAGBS, 20 = BQMAGBS, 17 = BQMAGEN, 21 = BQMAGEN, 22 = BQMAGEN, 30 = BQMAGEN, 27 = BQMAGEN, 29 = BQMAGES, 2 = BtcbN, 14 = BtcbN, 16 = BtcbN, 11 = BtcbS, 19 = MaN, 1 = MaS, 9 = BQPBS, 13 = BQPBS, 23 = BQPES, 28 = BQPES, 10 = BQPN, 8 = BQPBS.

No. SITIO	4	18	25	26	5	15	12	3	7	6	20	17	21	22	30	27	29	2	14	16	11	19	1	9	13	23	28	10	8	
24	0.68	0.00	0.12	0.42	0.14	0	0.00	0	0	0.00	0.00	0	0	0.00	0.03	0.01	0.02	0	0	0	0	0	0	0.20	0.07	0.07	0.20	0.16	0.2	
4	0	0.04	0.21	0.04	0	0	0	0	0	0.00	0	0	0	0	0.01	0.00	0.00	0.00	0	0	0.00	0	0.02	0.05	0.02	0.01	0.05	0.04	0.1	
18	0	0.10	0.21	0.03	0.02	0.21	0.03	0.02	0.21	0.23	0.23	0.24	0.21	0.23	0.23	0.49	0.28	0.02	0.00	0.09	0.09	0.05	0.00	0	0.15	0.15	0.17	0.13	0.14	0
25	0.15	0.24	0	0	0	0	0	0	0	0.00	0	0	0	0	0.05	0.01	0.03	0	0	0	0	0	0	0.34	0.19	0.48	0.36	0.35	0.3	
26	0	0	0	0	0	0	0	0	0.00	0	0	0.00	0	0	0.00	0.02	0.01	0	0	0.00	0	0	0	0.00	0.11	0.22	0.05	0.02	0	
5	0.06	0.06	0.35	0.02	0.71	0.65	0.67	0.69	0.71	0.80	0.70	0.72	0.07	0	0.16	0.05	0	0	0.16	0.05	0	0	0	0.63	0.19	0.14	0.74	0.39	0.7	
15	0.01	0.33	0.12	0.10	0.09	0.10	0.07	0.08	0.08	0.10	0.12	0.22	0.12	0.22	0.22	0.11	0.27	0.15	0.11	0	0.57	0	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0	
12	0.10	0.11	0.09	0.15	0.09	0.11	0.08	0.10	0.09	0.10	0.09	0.10	0.09	0.10	0.08	0.10	0.09	0.10	0.05	0.12	0.06	0.01	0	0.01	0.01	0.00	0.01	0.01	0	
3	0.58	0.50	0.50	0.59	0.40	0.49	0.43	0.51	0.53	0.28	0.29	0.36	0.34	0.07	0.01	0.02	0.04	0	0.05	0.01	0	0	0.05	0.01	0	0.05	0.01	0		
7	0.97	0.93	0.97	0.90	0.97	0.93	0.97	0.90	0.97	0.93	0.94	0.95	0.17	0.10	0.32	0.17	0.01	0.00	0.01	0.02	0.00	0.01	0.00	0.01	0.02	0.00	0.10	0.01	0	
6	0.86	0.89	0.93	0.96	0.94	0.91	0.97	0.11	0.10	0.22	0.10	0.22	0.10	0.22	0.10	0.22	0.10	0.02	0.00	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.10	0.01	0		
20	0.94	0.77	0.86	0.79	0.88	0.83	0.44	0.10	0.53	0.29	0.02	0	0.00	0.01	0	0.08	0.01	0	0.08	0.01	0	0	0.00	0.01	0	0.08	0.01	0		
17	0.85	0.93	0.87	0.91	0.89	0.27	0.16	0.35	0.18	0.01	0.00	0.01	0.03	0.01	0.03	0.01	0.09	0.01	0	0	0	0	0.00	0.01	0.03	0.01	0.09	0.01	0	
21	0.97	0.98	0.83	0.84	0.02	0.03	0.12	0.02	0.00	0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0	
22	0.98	0.89	0.89	0.09	0.02	0.20	0.05	0.01	0.00	0.01	0.01	0	0.10	0.01	0	0.10	0.01	0	0	0	0	0	0	0.00	0.01	0.01	0	0.10	0.01	0
30	0.87	0.71	0.02	0.04	0.13	0.02	0.00	0	0.14	0.05	0.03	0.25	0.08	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.14	0.05	0.03	0.25	0.08	0.2	
27	0.91	0.18	0.10	0.29	0.14	0.01	0	0.10	0.05	0.05	0.15	0.03	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.10	0.05	0.05	0.15	0.03	0		
29	0.13	0.16	0.24	0.13	0.02	0.07	0.04	0.04	0.17	0.05	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0.07	0.04	0.04	0.17	0.05	0.1	
2	0.40	0.87	0.64	0.14	0.11	0.00	0.01	0	0.00	0.01	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.00	0.01	0	0.00	0.01	0		
14	0.25	0.38	0.15	0.01	0.01	0.02	0.00	0.01	0.00	0.01	0.00	0.01	0.00	0.01	0.00	0.01	0.00	0.01	0.00	0.01	0.00	0.01	0.02	0.00	0.01	0.00	0.01	0.00	0	
16	0.70	0.10	0.02	0.00	0.01	0.00	0.01	0.00	0.01	0.00	0.01	0.00	0.01	0.00	0.01	0.00	0.01	0.00	0.01	0.00	0.01	0.00	0.01	0.00	0.01	0.00	0.01	0.00	0	
11	0.12	0.06	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.03	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.12	0.06	0.00	0.06	0.00	0.03	0	
19	0.55	0.00	0.00	0	0	0.00	0	0.00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.55	0.00	0.00	0	0.00	0		
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
9	0.28	0.21	0.88	0.53	0.8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.28	0.21	0.88	0.53	0.8	0.8		
13	0.32	0.35	0.54	0.3	0.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.32	0.35	0.54	0.3	0.3	0.3		
23	0.31	0.18	0.2	0.2	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.31	0.18	0.2	0.2	0.2	0.2		
28	0.58	1	0.58	1	0.58	1	0.58	1	0.58	1	0.58	1	0.58	1	0.58	1	0.58	1	0.58	1	0.58	1	0.58	1	0.58	1	0.58	1	0.58	1
10	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5

fue más semejante a los bosques de *Q. magnoliifolia* mientras que el bosque *Pinus-Quercus* sur compartió más especies con los bosques de *Quercus-Pinus*. A diferencia de lo anterior, las localidades de los demás tipos de vegetación son muy parecidos entre sí, es decir, fueron homogéneos en composición de especies. De las comunidades representadas por un solo sitio, el bosque de *Q. castanea* fue muy parecido a los bosques de *Abies*, sobre todo al bosque que se ubica en la ladera orientada hacia el norte. La comunidad dominada por *Q. glabrescens* compartió especies con el bosque de *Quercus-Pinus* de altitud baja y exposición sur. El bosque *Q. liebmanii* fue muy diferente a las demás asociaciones ya que tuvo valores de similitud muy bajos, desde 0 hasta 0.15 y sólo comparte algunas especies con los bosques de *Q. magnoliifolia*. La comunidad representada por más sitios, el bosque de *Q. magnoliifolia*, presentó los valores de similitud más altos entre localidades.

3.4.2 Análisis de Componentes Principales (PCA)

La suma de los dos primeros componentes (ejes) principales explicaron sólo el 19% de la varianza encontrada entre localidades (Figura 11). En el eje 1 (11.0%) las asociaciones se arreglaron con un grupo distintivo de tres localidades (bosques de *Abies* y de *Quercus castanea*) hacia el extremo derecho del eje, un conglomerado de muchas especies en el centro del mismo y una sola localidad hacia la parte izquierda del eje. El eje 2 (8.7%) separó a la mayoría de las localidades dominadas por *Q. magnoliifolia* de otras asociaciones dominadas por especies de este mismo género; los matorrales y los bosques tropicales caducifolios, así como el bosque de *Q. glabrescens* también se dividieron (Figura 11a).

Respecto a la ordenación de las especies, se observó un patrón muy semejante al de las asociaciones (Figura 11b). Hacia la parte central de los ejes de ordenamiento se observó una mayor aglomeración de especies y no fue posible distinguir una separación clara entre ellas. El grupo de *Pinus* sp. 1, *Ageratina* sp. 5,

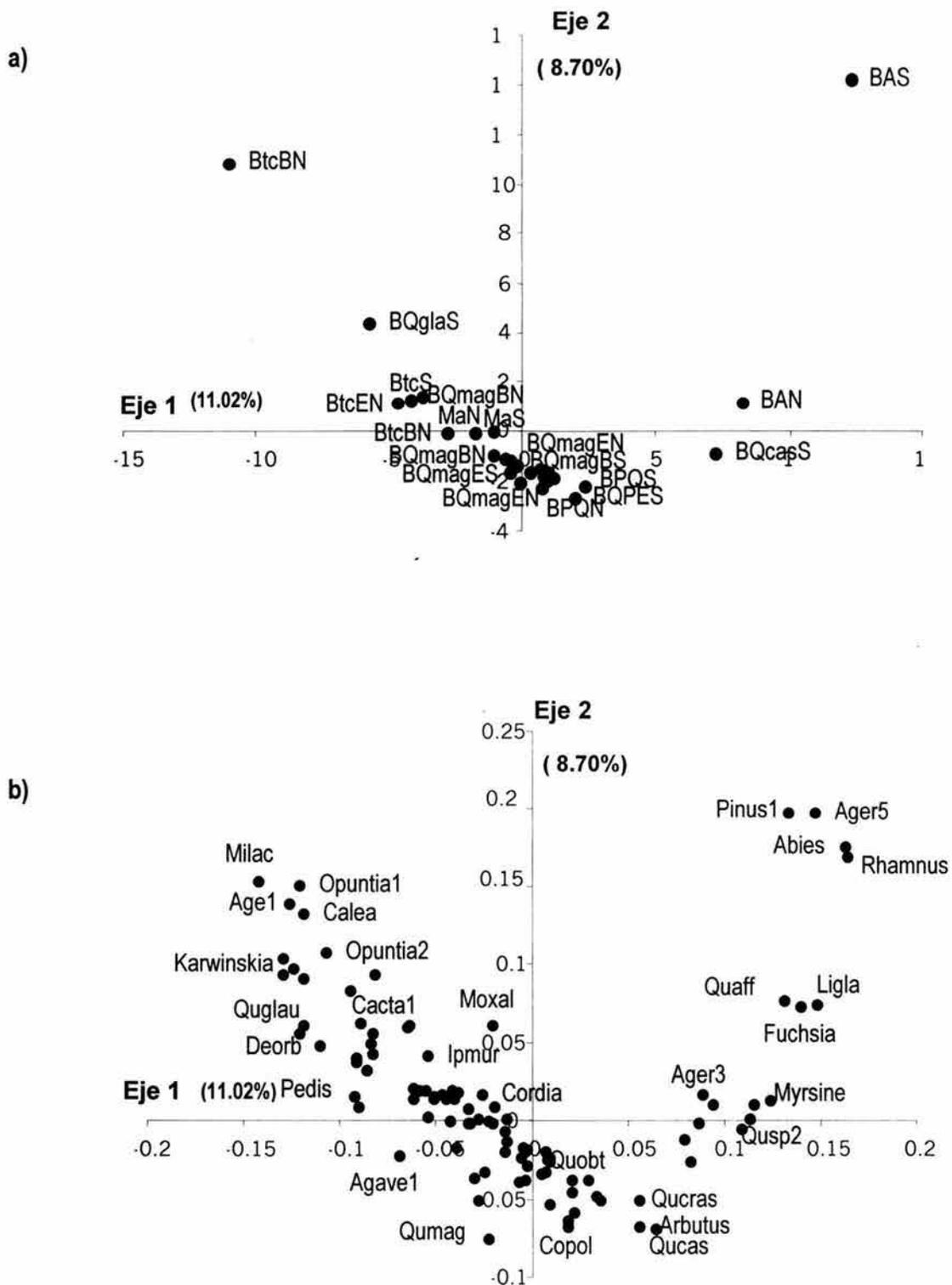


Figura 11. Análisis de componentes principales (PCA) de las asociaciones y especies censadas en la Cuenca del Río Veinte, Valles Centrales Oaxaca. a) Diagrama de la ordenación de las asociaciones. Las abreviaturas se indican en la Tabla 5. b) Diagrama del PCA a partir de las especies. Las dos primeras letras de los acrónimos indican el género y las siguientes la especie, a excepción de *Agave*, *Abies*, *Opuntia*, entre otras que tienen el nombre del género completo o abreviado. Qumag = *Quercus magnoliifolia*, Qucras = *Q. crassifolia*, Quaff = *Q. affinis*, Qucas = *Q. castanea*, Quobt = *Q. obtusata*, Milac = *Mimosa lacerata*, Copol = *Comarostaphylis polifolia*, Deorb = *Desmodium orbiculare*, Pedis = *Perymenium discolor*, Ligla = *Litsea glauscescens*, Ipmur = *Ipomoea murucoides*, Ager1 = *Ageratina* sp1., Cacta1 = Cactaceae sp. 1., Moxal = *Monnina xalapensis*.

Rhamnus sp. y *Abies* sp. corresponden al bosque de *Abies* sur, mientras que *Myrsine juergensenii*, *Fuchsia* sp., *Litsea glaucescens* corresponden al bosque de *Abies* norte y de *Quercus castanea*. Finalmente, *Mimosa lacerata*, *Ageratina* sp. 1 y varias especies cactáceas corresponden a bosque tropical caducifolio.

3.4.3 Clasificación de las localidades

La clasificación de las 30 localidades de estudio, basada en datos de presencia-ausencia de las especies, distinguió tres grupos con una distancia de unión euclidiana de 9 (Figura 12a). El primer grupo incluyó a todos los bosques mixtos de *Quercus* y *Pinus*, los bosques de *Q. crassifolia* y *Q. castanea* y de *Abies*; el segundo agrupa el 70% de los bosques de *Q. magnoliifolia* y el de *Q. liebmanii*, mientras que el tercero concentra un bosque tropical caducifolio, matorrales y a tres localidades dominadas por *Q. magnoliifolia*. El primer grupo reunió a las especies de áreas húmedas distribuidas en altitudes elevadas, mientras que el tercero incluyó a las localidades más secas, situados hacia las zonas más bajas.

La clasificación a partir de los datos de presencia-ausencia difirió notablemente de la clasificación obtenida con los valores del IVI. En el dendograma mostrado en la Figura 12b se observan cuatro grupos a una distancia de unión de 250, aproximadamente. Dentro del primero se encuentran casi todos los bosques de *Q. magnoliifolia*, grupo que claramente se separa de los demás a una distancia unión de 1050. El segundo agrupa a más del 60% de los bosques dominados por *Quercus-Pinus* y a la asociación de *Q. crassifolia*, mientras que en el tercero se encontró al resto de las asociaciones de *Quercus-Pinus*, los bosques de *Abies* y *Q. castanea* y un bosque de *Pinus-Quercus*. El cuarto grupo es muy heterogéneo, concentra a los matorrales, a los bosques tropicales caducifolios, a un bosque de *Q. magnoliifolia*, a un bosque de *Pinus-Quercus* y al bosque de *Q. liebmanii*, esta asociación es independiente de este grupo a una distancia de unión menor que 240.

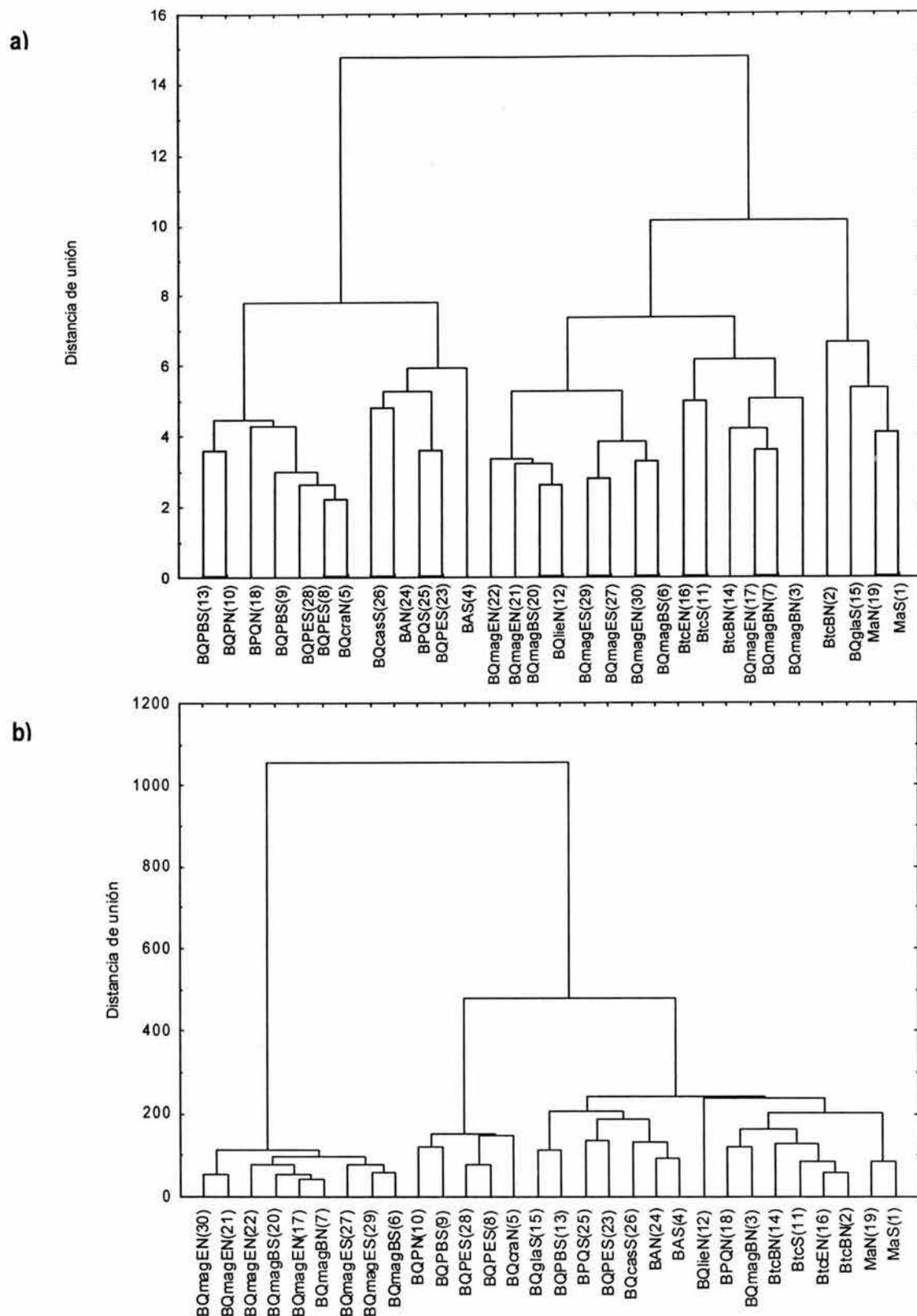


Figura 12. Clasificación de las 30 localidades de estudio en la cuenca del Río Veinte, Oaxaca, a través del método de Ward's considerando distancias euclidianas. a) Dendrograma basado en datos de presencia y ausencia de las especies; b) Dendrograma utilizando datos del IVI de las especies. Los acrónimos indican las asociaciones vegetales. Ma = Matorral, Btc = bosque tropical caducifolio, BQmag = bosque de *Quercus magnollifolia*, BA = bosque de *Abies*, BQcra = bosque de *Q. crassifolia*, BQP = bosque de *Quercus-Pinus*, BQlie = bosque de *Q. liebmanii*, BQgla = bosque de *Q. glabrescens*, BPQ = bosque de *Pinus-Quercus*, BQcas = bosque de *Quercus castanea*. La letra al final de las abreviaciones indica la orientación (N=norte, S=sur) y su ubicación dentro del intervalo altitudinal de cada asociación vegetal (B=baja, E=elevada).

3.5 Variación de atributos de las comunidades y especies con factores físicos

El primer (39.7%) y el segundo (1.8%) ejes del análisis de correspondencias canónicas (CCA) explicaron un 41.5% de la variación existente entre las localidades cuando se utilizaron los datos de los IVI de las especies (Figura 13). La altitud ($r = 0.86$) y la insolación ($r = 0.73$) fueron las variables que más se correlacionaron con el primer eje, mientras que el nivel de daño antrópico ($r = 0.633$) y la pendiente del terreno ($r = 0.45$) se correlacionaron con el segundo eje. Así, la altitud, la insolación y el daño explican diferencias en la distribución de las asociaciones vegetales a través de cuenca. Los bosques de *Abies* y *Q. castanea* se ubican a mayor elevación, mientras que los bosques tropicales y los matorrales a elevaciones bajas. Con respecto a la insolación, las asociaciones orientadas hacia el sur (con mayor insolación) con más de 2,000 m s.n.m. de altitud (localidades 4, 25, 26, 28, entre otros) difieren de los bosques de *Q. magnoliifolia* y el bosque de *Pinus-Quercus* encontrados en laderas orientadas hacia el norte (con menor insolación). La relación de las asociaciones y la insolación fue opuesta a aquella entre las asociaciones y el nivel de daño. De hecho, más de la mitad de las localidades con mas daño fueron bosques de *Q. magnoliifolia* orientados hacia en norte (de baja insolación).

La distribución de matorrales, bosques tropicales y el bosque de *Q. crassifolia* mostraron una tenue relación con las variables ambientales. La mayoría de las localidades con valores altos de área basal y de cobertura están muy relacionadas con una alta insolación y muestran una baja correlación con el nivel de daño. La riqueza de especies de las comunidades varía de manera inversa con la pendiente del terreno y la abundancia varía de manera inversa con la altitud y el nivel de insolación.

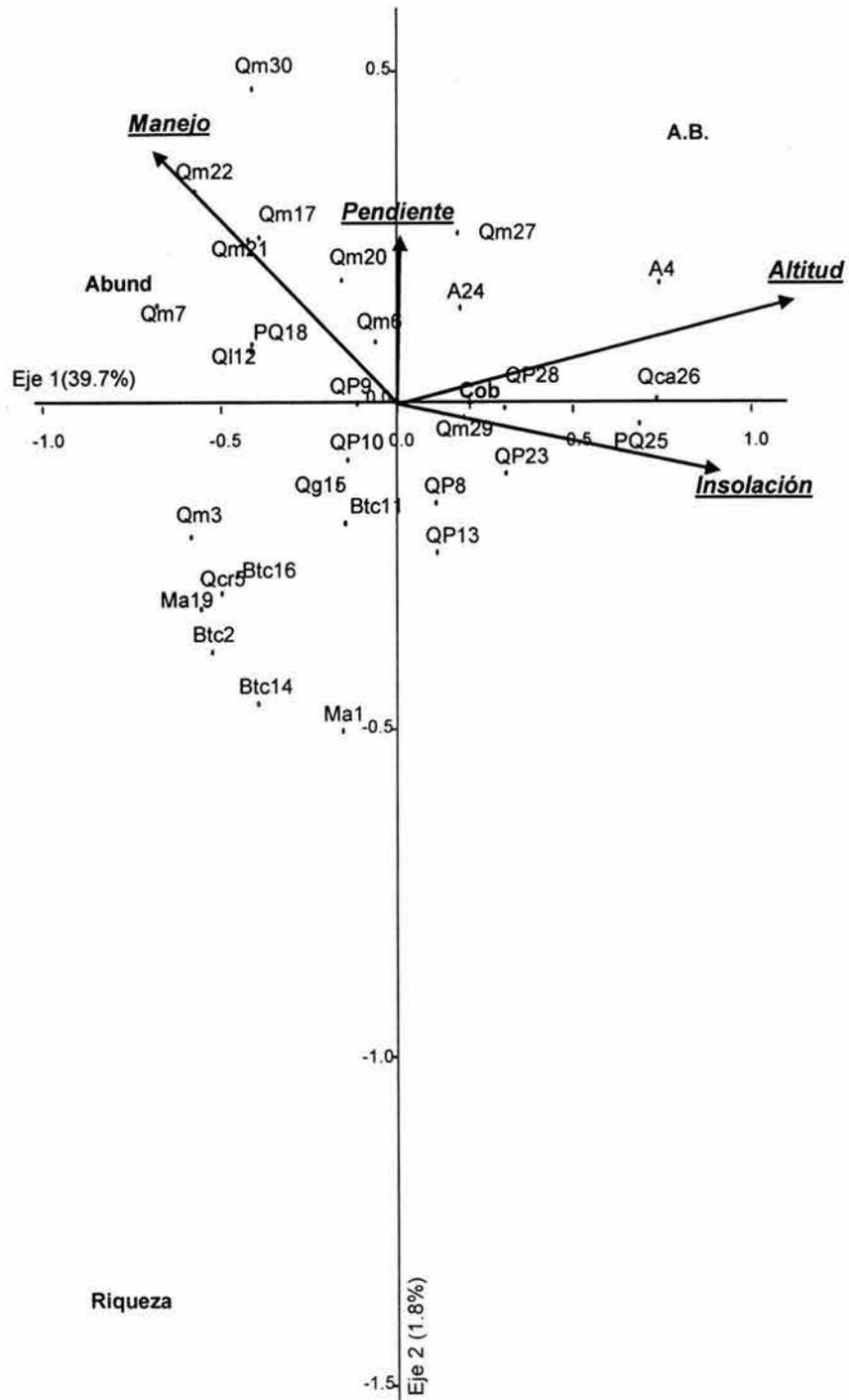


Figura 13. Ordenación por Correspondencia Canónicas (CCA) de las asociaciones leñosas encontradas en la cuenca del Río veinte de los valles centrales de Oaxaca. Las asociaciones vegetales se encuentran señaladas por puntos, los atributos estructurales se encuentran en negrillas y las variables ambientales están representadas por vectores (flechas). Para facilitar la interpretación de la figura se aumentó tres veces el tamaño de las flechas. La cercanía de las etiquetas de los atributos estructurales a los ejes de ordenación indica la importancia de estos atributos en la ordenación de las asociaciones. Qm = bosque de *Quercus magnoliifolia*, Qcr = *Q. crassifolia*, Ql = *Q. liebmanii*, Qca = *Q. castanea*, BQP = bosque de *Quercus-Pinus*, Ma = matorral, Btc = bosque tropical caducifolio, A = bosque de *Abies*, BPQ = Bosque de *Pinus-Quercus*.

La prueba de permutación de Monte Carlo indicó que la ordenación de localidades y su relación con las variables ambientales no se deben a un proceso azaroso.

Con respecto a la relación entre las especies y los factores físicos, los dos primeros ejes del CCA explicaron el 26.2% de la varianza (Figura 14). Al igual que para el análisis de las comunidades, la altitud ($r = 0.977$) y la insolación ($r = 0.387$) fueron las variables que más se correlacionaron con el primer eje, mientras que la pendiente ($r = 0.990$) se correlacionó más con el segundo. Especies como *Quercus magnoliifolia*, *Ceanothus coeruleus*, *Comarostaphylis polifolia* y *Agave* sp.1 estuvieron muy relacionadas con la pendiente; *Q. crassifolia*, *Arbutus xalapensis* *Q. castanea*, con la altitud e insolación, y *Arctostaphylos pungens* se encontró más relacionada con esta última variable. Otras especies (*Q. glaucooides*, *Perymenium discolor*, *Ageratina tomentella*, *Desmodium orbiculare* y *Rhus mollis*) mostraron baja respuesta a las variables ambientales analizadas. Para este análisis, la prueba de permutación de Monte Carlo también indicó que la ordenación de especies y su relación con las variables ambientales no fue aleatoria.

3.6 Modelaje

Los atributos de abundancia y riqueza de especies por localidad resultaron variables que no mostraron alguna relación con las variables físicas del ambiente analizadas, tomando en cuenta a árboles y arbustos en conjunto, o sólo incluyendo a los árboles. Por lo anterior, los atributos antes mencionados no se relacionaron con las variables físicas estudiadas.

El área basal cambió significativamente con la altitud ($F_{1,28} = 4.73$, $P < 0.04$), la pendiente ($F_{1,28} = 5.73$, $P < 0.025$), la insolación ($F_{1,28} = 6.62$, $P < 0.01$) y las interacciones por pares de variables ($F_{1,22} = 6.0$, $P < 0.03$) y entre las tres variables ($F_{1,22} = 7.3$, $P = 0.013$) según el modelo:

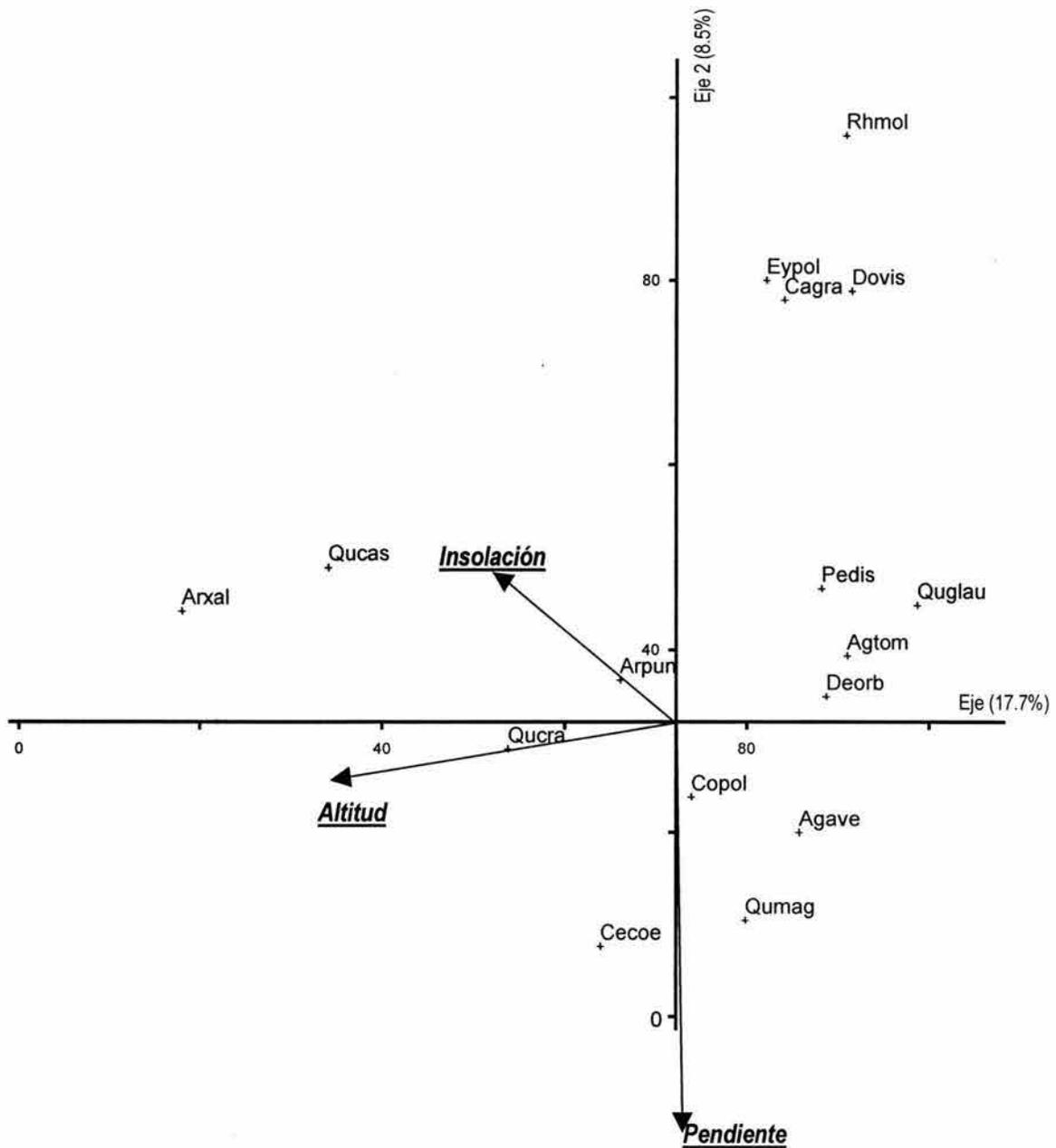


Figura 14. Ordenación por Correspondencia Canónicas (CCA) de las especies más frecuentes en la cuenca del Río Veinte de los valles centrales de Oaxaca. Las especies se encuentran señaladas por puntos y las variables ambientales están representadas por vectores (flechas). Para facilitar la interpretación de la figura el tamaño de las flechas se aumentó tres veces. Las líneas discontinuas señalan a los atributos estructurales de mayor influencia influyen en la ordenación de las especies. Qumag = *Quercus magnoliifolia*, Qucas = *Q. castanea*, Quglau=*Q. glaucoides*, Qucra= *Q. crassifolia*, Arxal= *Arbutus xalapensis*, Arpón = *Arctostaphylos pungens*, Copol = *Comarostaphylis polifolia*, Pedis = *Perymenium discolor*, Agtom = *Ageratina tomentella*, Cecoe = *Ceanothus coeruleus*, Deorb = *Desmodium orbiculare* Agave = *Agave* sp.1, Rhmol = *Rhus mollis*, Cagra = *Calliandra grandiflora*, Dovis = *Dodonaea viscosa*, Eypol = *Eysenhardtia polystachya*.

$$\text{Área basal} = 154.7 - 5.88 \times \text{pendiente} - 15.06 \times \text{insolación} - 0.085 \times \text{altitud} + 0.0033 \times \text{altitud} \times \text{pendiente} + 0.008 \times \text{altitud} \times \text{insolación} + 0.523 \times \text{pendiente} \times \text{insolación} - 0.0003 \times \text{pendiente} \times \text{altitud} \times \text{insolación}$$

A 1,600 m s.n.m. el área basal alcanza un valor máximo de casi 12 m²/0.25 ha, en pendiente suaves (5° a 7°) y baja insolación (1 a 5 Mjoulles/ m².año⁻¹, Figura 15a). El área basal aumentó con la altitud, pero sólo en sitios con elevada insolación y pendiente suave y en sitios de pendiente pronunciada y baja insolación (Figura 15b,c,d).

La cobertura de copas varió significativamente con respecto a la altitud ($F_{1,28} = 14.45$, $P < 0.0008$), la pendiente ($F_{1,28} = 6.65$, $P < 0.0159$) y la interacción entre estos factores. A medida que la altitud aumenta y la pendiente disminuye, la cobertura aumenta (Figura 16). El modelo obtenido en este caso fue:

$$\text{Cobertura de copas} = - 28150 + 851.8 \times \text{pendiente} + 16.84 \times \text{altitud} - 0.4634 \times \text{altitud} \times \text{pendiente}$$

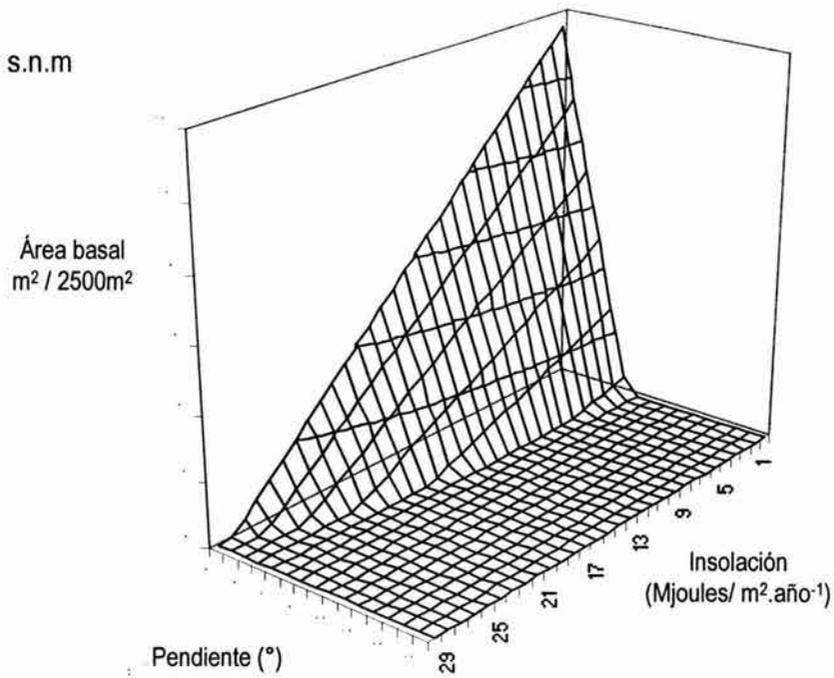
La diversidad de especies (H') y la equitabilidad variaron negativa y significativamente con el nivel de daño o manejo ($F_{1,28} = 9.20$, $P \leq 0.005$, $F_{1,28} = 24.73$, $P \leq 0.001$, respectivamente).

$$\text{Diversidad } (H') = 2.28 - 0.1065 \times \text{nivel de daño}$$

Los mapas resultantes de aplicar los modelos GLIM a través del programa *ILWIS 3.0.*, mostraron que la distribución espacial de los valores de área basal (Figura 17) y cobertura de copas (Figura 18) sigue estrechamente el gradiente de altitud (ver Figura 6). El modelo para calcular las áreas basales fue:

$$\text{Área basal (para ILWIS)} = -125.6 + 3.837 \times \text{pendiente} + 0.0705 \times \text{altitud} + 0.4474 \times \text{orientación} - 0.01567 \times \text{orientación} \times \text{pendiente} - 0.000246 \times \text{altitud} \times \text{orientación} - 0.002071 \times \text{pendiente} \times \text{altitud} + 0.000008635 \times \text{pendiente} \times \text{altura} \times \text{insolación}$$

a) 1600 m s.n.m



b) 2000 m s.n.m

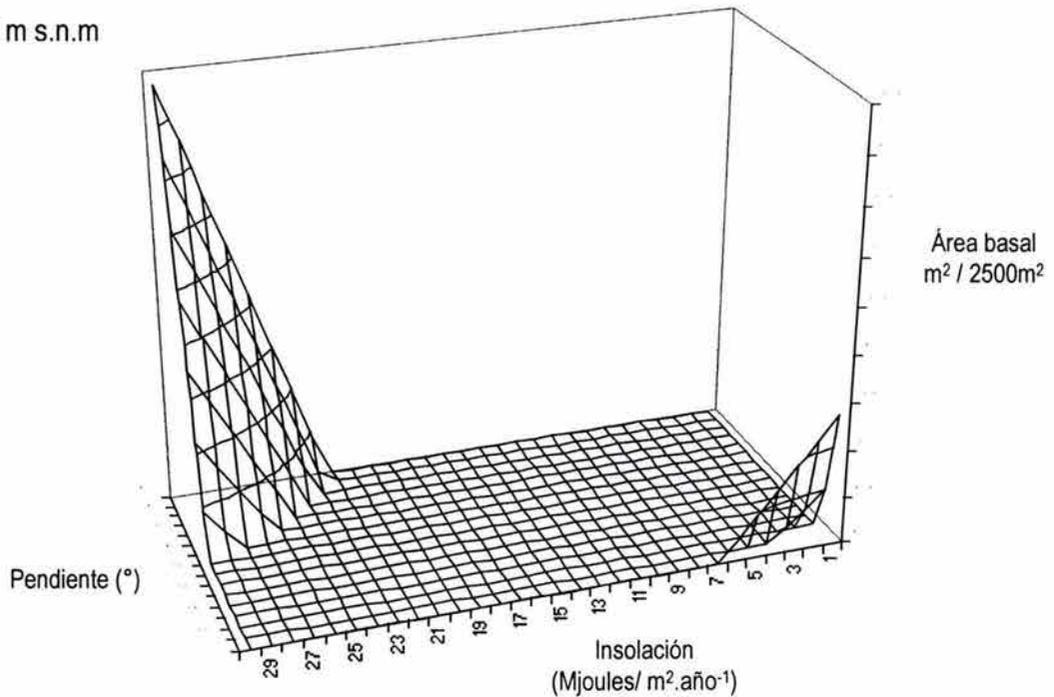
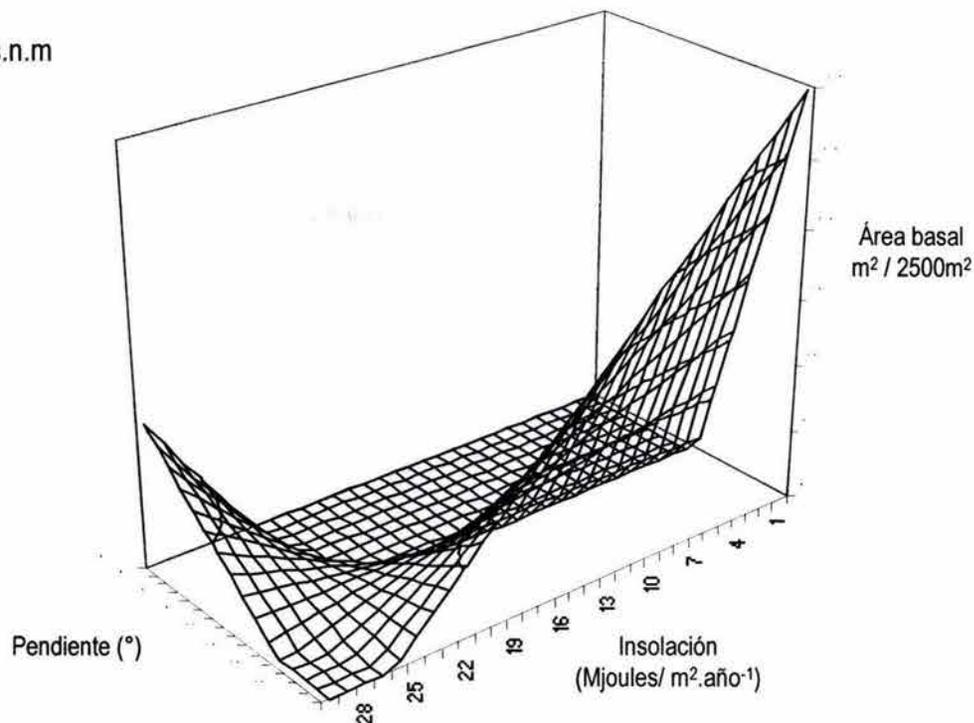


Figura 15. Variación del área basal de árboles y arbustos de la cuenca del Río Veinte, Valles Centrales, Oaxaca, como función de la insolación y pendiente del terreno a diferentes niveles de altitud. Las superficies de respuesta fueron generadas con modelos GLIM (ver texto para detalles). Altitudes: a) 1,600, b) 2,000, c) 2,500, d) 3,000 m s.n.m.

c) 2500 m s.n.m



d) 3000 m s.n.m

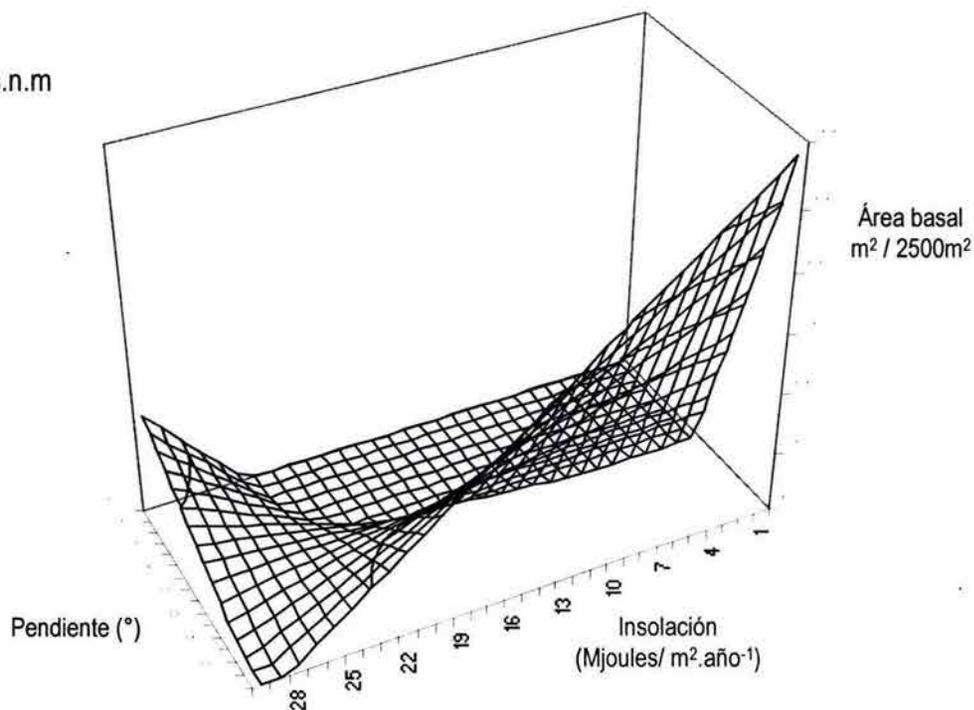


Figura 15, continuación. Variación del área basal de árboles y arbustos de la cuenca del Río Veinte, Valles Centrales, Oaxaca, como función de la insolación y pendiente del terreno a diferentes niveles de altitud. Las superficies de respuesta fueron generadas con modelos GLIM. c) 2,500, d) 3,000 m s.n.m.

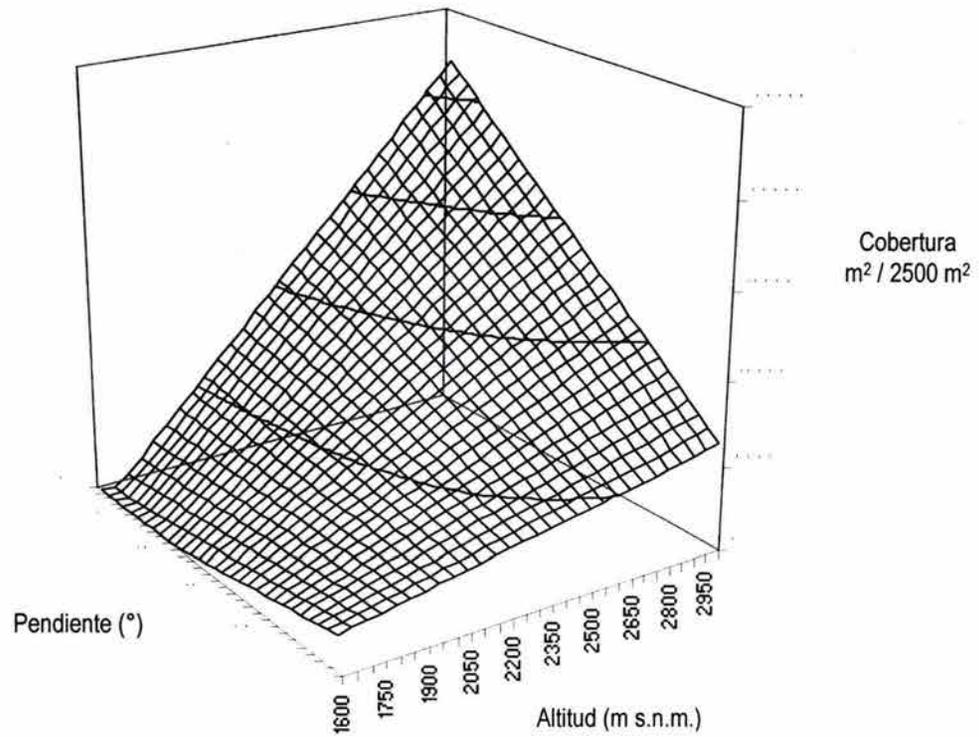


Figura 16. Variación de la cobertura de copas de árboles y arbustos de la cuenca del Río Veinte, Valles Centrales, Oaxaca, como función de la insolación y altitud La superficie de respuesta fue generada con un modelo GLIM (ver texto para detalles)

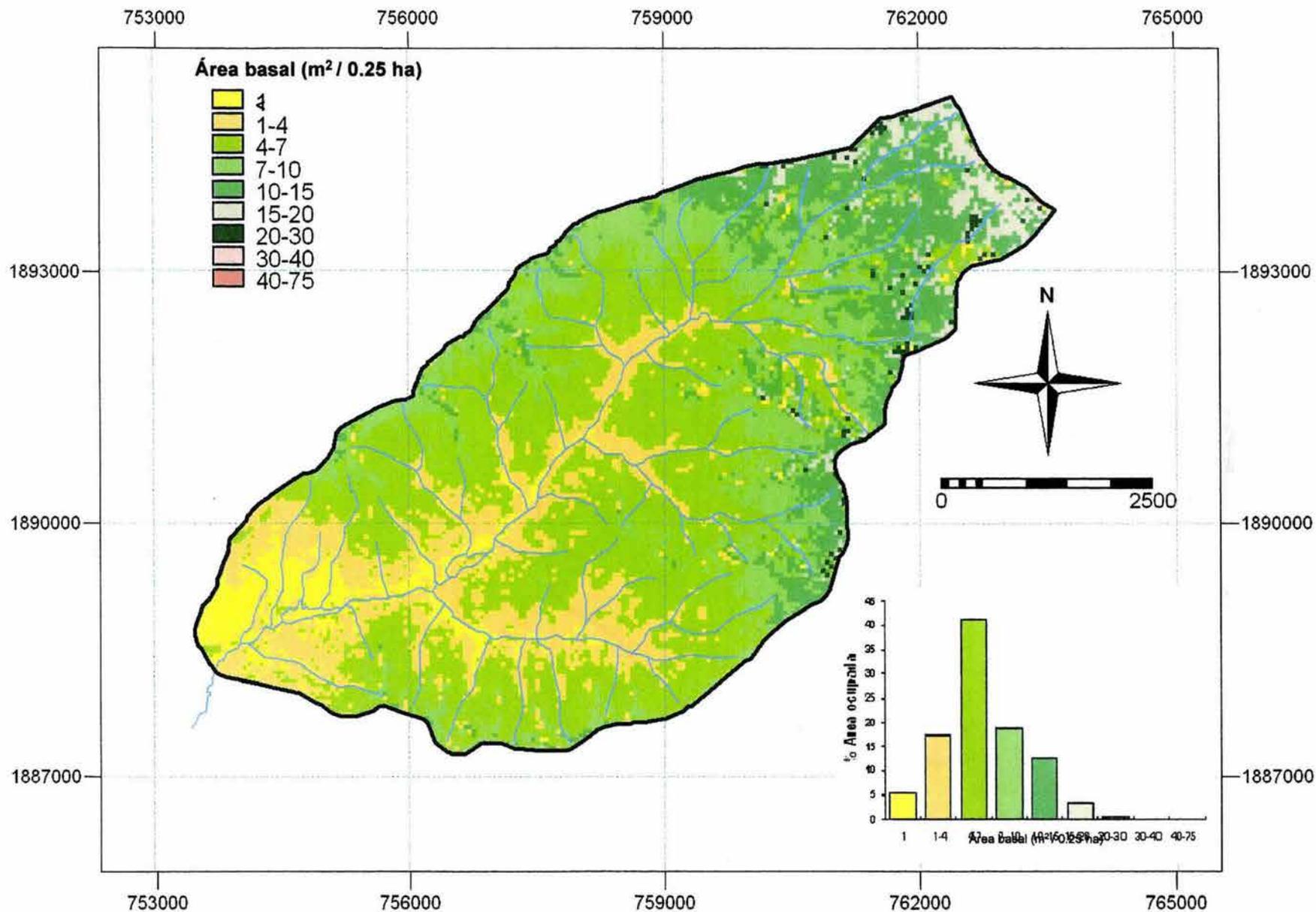


Figura 17. Modelo de la distribución del área basal en la microcuenca del Río Veinte, Valles, Centrales Oaxaca. Los valores de la leyenda y del histograma se encuentran por cada 2500 metros cuadrados. Proyección UTM, cuadrícula UTM cada 3,000 m, Elipsoide de Clarke 1866.

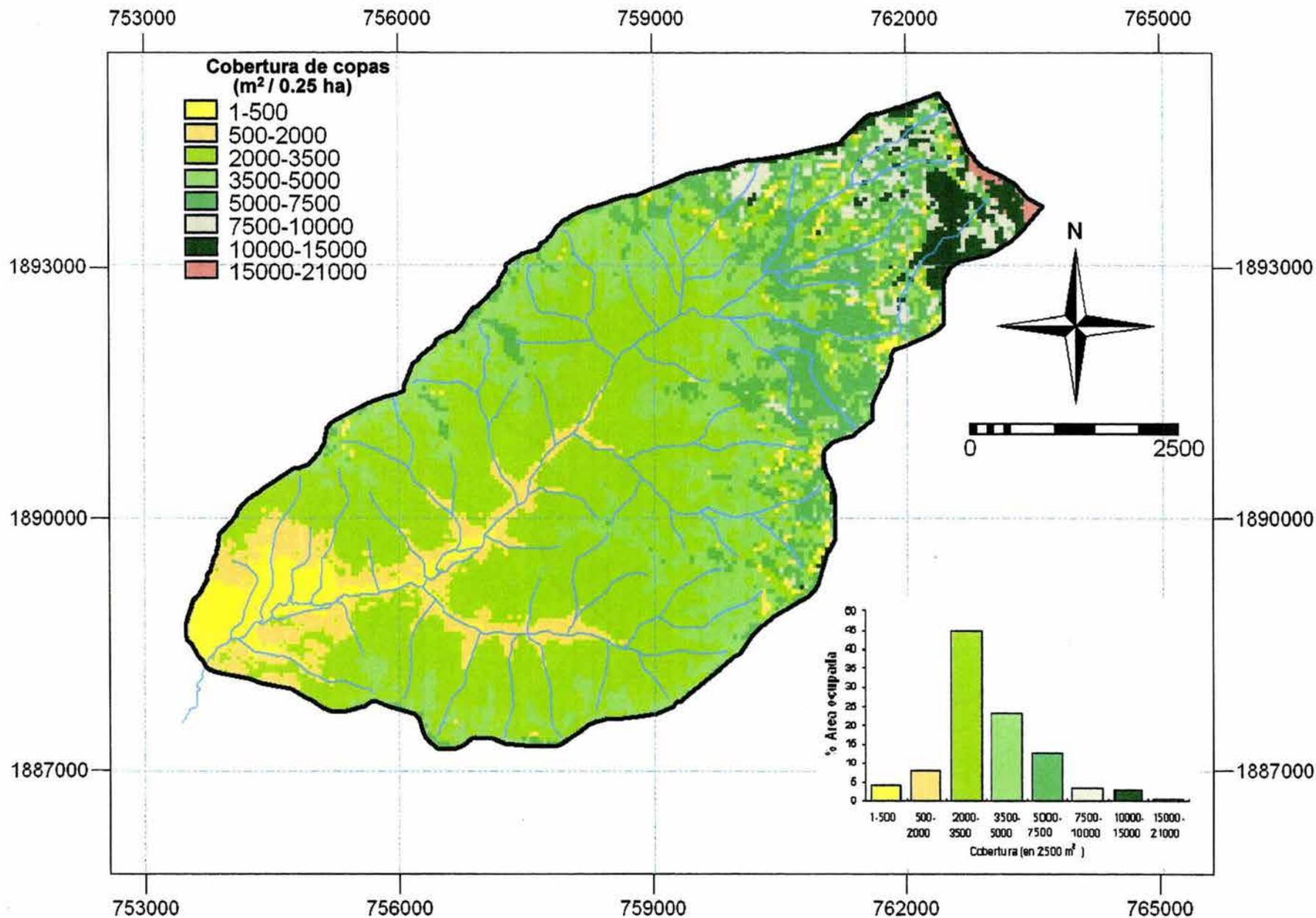


Figura 18. Modelo de la distribución de la cobertura en la microcuenca del Río Veinte, Valles Centrales, Oaxaca. Los valores de la leyenda y del histograma se encuentran por cada 2500 metros cuadrados.

El modelo predice que más del 60% del área de la cuenca presenta valores de área basal de entre 1 a 7 m²/0.25 ha (4 a 28 m² por hectárea). El área basal estimado a altitudes entre los 2,500 y 2,700 m s.n.m. varió entre 20 a 30 m²/0.25 ha, equivalente a 80 y 120 m² por hectárea. Estos valores se predicen para áreas reducidas, localizadas por encima de los 2,100 m s.n.m. Llama la atención una pequeña área después de los 2,500 m s.n.m., ubicada al noreste de la cuenca, donde se predice un área basal por debajo de los 10 m²/0.25 ha (Figura 17). Esta zona presenta una pendiente de 0° a 8° contrasta con el resto de los sitios a esa altitud cuyas pendientes son mayores que 8° (ver Figura 5).

Para calcular la cobertura de copas se utilizó el mismo modelo antes descrito para coberturas. El modelo predice que el 80% del área de la cuenca presenta valores de cobertura de copas que van de 1 a 5,000 m²/0.25 ha (equivalente a 4 a 20,000 m² por hectárea). Los valores más altos de cobertura se estiman para las zonas después de los 2,500 m s.n.m. Cerca del límite superior de la cuenca, en los 2,900 m s.n.m., la cobertura alcanza valores muy altos entre 15,000 y 21,000 m² (donde ocurren los bosques de *Abies*, Figura 18).

Los resultados del modelo de área basal coinciden en un 66% con los datos obtenidos en campo, es decir, 20 de los 30 sitios muestreados concuerdan con los datos del modelo (Tabla 6). Los sitios que difieren con el modelo no corresponden a un determinado tipo de vegetación. Casi todos los sitios que difieren del modelo se ubican arriba de los 1,950 m s.n.m. y los valores estimados son menores entre de 2 a 66% con respecto a los valores observados. Únicamente el sitio 23, un bosque de *Quercus*, presentó un valor 97% mayor que el esperado por el modelo. En cuanto a la cobertura, el 50% de los valores estimados por el modelo coinciden con aquellos obtenidos en el campo. En este caso, nueve de los valores predichos fueron menores y seis fueron mayores con respecto a los valores observados, sin que esto esté relacionado con la posición de las localidades en el gradiente de altitud.

Tabla 6. Comparación de los valores del área basal y la cobertura obtenidos a partir de la modelación con GLIM y los datos obtenidos en campo. Los sitios muestrados (500 m²) están extrapolados a un área de 2500 m² para comparar los valores con el modelo. Ma = Matorral, Btc = bosque tropical caducifolio, BQmag = bosque de *Quercus magnollifolia*, BA = bosque de *Abies*, BQcra = bosque de *Q. crassifolia*, BQP = bosque de *Quercus-Pinus*, BQlie = bosque de *Q. liebmanii*, BQgla = bosque de *Q. glabrescens*, BPQ = bosque de *Pinus-Quercus*, BQcas = *Quercus castanea*. Al final de las abreviaciones se indica con una letra la orientación (N = norte, S = sur) y la ubicación dentro del intervalo altitudinal de cada asociación vegetal (B=baja, E=elevada).

No. de Sitio	Clave	Altitud (m s.n.m.)	Area basal (m ²) observado	Area basal (m ²) del modelo	Cobertura (m ²) observado	Cobertura (m ²) del modelo
1	MaS	1650	0.75	0.1-1	806	500-2000
2	BtcBN	1690	0.90	1-4	1103	2000-3500
3	BQmag	1670	2.85	4-7	1608	2000-3500
4	BAS	2890	12.55	10-15	4295	15000-21000
5	BQcraN	1750	2.05	1-4	2869	2000-3500
6	BQmag	1840	3.60	4-7	2791	2000-3500
7	BQmag	1720	3.25	1-4	2886	500-2000
8	BQPBS	2000	6.85	10-15	5091	3500-5000
9	BQPBS	1950	5.60	4-7	6671	3500-5000
10	BQPN	2250	10.55	10-15	6671	3500-5000
11	BtcS	1770	3.35	1-4	3488	2000-3500
12	BQlieN	1900	3.30	4-7	3394	2000-3500
13	BQPBS	2100	5.25	7-10	3636	3500-5000
14	BtcBN	1740	0.40	1-4	761	500-2000
15	BQglaS	1850	2.15	1-4	2803	2000-3500
16	BtcEN	1800	3.25	1-4	3214	2000-3500
17	BQmag	2050	2.35	7-10	2022	2000-3500
18	BPQN	1950	3.20	4-7	1719	3500-5000
19	MaN	1750	1.05	1-4	1102	500-2000
20	BQmag	1750	3.95	1-4	3068	2000-3500
21	BQmag	2000	3.65	4-7	3292	3500-5000
22	BQmag	1900	2.80	1-4	3865	3500-5000
23	BQPES	2400	13.85	7-10	10611	7500-10000
24	BAN	2700	14.70	15-20	4654	7500-10000
25	BPQS	2600	10.20	20-30	5868	7500-10000
26	BQcas	2700	18.35	15-20	10133	5000-7500
27	BQmag	2100	4.65	7-10	3692	5000-7500
28	BQPES	2200	8.20	7-10	5476	5000-7500
29	BQmag	2100	4.35	4-7	3224	5000-7500
30	BQmag	2100	2.80	7-10	2677	2000-3500

Con respecto a los modelos predictivos de las especies arbóreas y arbustivas más frecuentes de la cuenca con las variables abióticas, nueve especies cambiaron significativamente con las variables físicas altitud, pendiente e insolación (Tabla 7). Algunas especies están relacionadas con una o dos variables y otras especies con las interacciones que hay entre las variables. Con la finalidad de conocer cómo serían los modelos para estimar los IVI a partir de atributos de las especies más frecuentes de la cuenca en tres casos se aceptó un valor de significancia (P) ≤ 0.08 (dos en *Quercus glaucooides* y uno en *Arctostaphyllum pungens*).

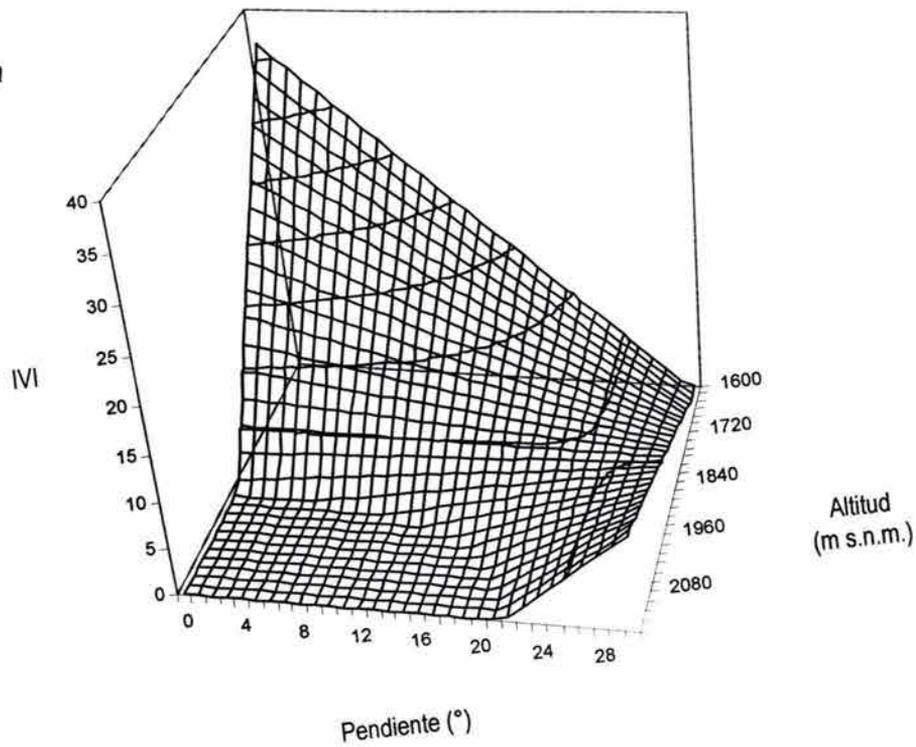
El índice de valor de importancia (IVI) de *Dodonaea viscosa*, *Eysenhardtia polystachya*, *Quercus glaucooides* cambia significativamente con la pendiente y la altitud. Dentro del intervalo altitudinal de las dos primeras especies, el IVI es mayor en sitios con pendientes y altitudes bajas (Figura 19a, b); en el caso de *Eysenhardtia polystachya* se observa un máximo en los sitios más altos y con mayor pendiente.

Perymenium discolor presenta valores positivos para la altitud, insolación y la pendiente (Tabla 7), por lo que se esperaría que esta especie presentara un IVI mayor en sitios con altos valores de estas variables. Sin embargo, algunas de las interacciones entre las variables son negativas e influyen en el modelo final. En la parte más baja del intervalo altitudinal de *P. discolor* (Figura 20a), el modelo muestra una distribución bimodal de los valores altos de IVI en las zonas con valores contrastantes de insolación y pendiente. A 2,100 m s.n.m. el IVI es muy elevado, principalmente en zonas con baja insolación y terreno someros.

Tabla 7. Modelos GLIM generados en la evaluación de la relación existente entre atributos de las especies y factores abióticos en la cuenca del Río Veinte, Valles Centrales, Oaxaca. Agave=*Agave* sp. 1, Cagra=*Calliandra grandiflora*, Dovis=*Dodonaea viscosa*, Eypol =*Eysenhardtia polystachya*, Pedis=*Perymenium discolor*, Quglau=*Quercus. glaucoides*, Qumag= *Q. magnoliifolia*, Rhmol=*Rhus mollis*, Arpun=*Arctostaphylos pungens*. a=constante, Alt = altitud, Pend = pendiente, Ins = insolación. Las letras entre paréntesis hacen referencia a los parámetros estadísticos. N.S.=No significativo.

Modelo	Agave	Cagra	Dovis	Eypol	Pedis	Quglau	Qumag	Rhmol	Arpun
a (F)	34.9	17.3	38.6	41.5	310.08	1755.7	61.96	26.26	23.36
g.l.	1.17	1.8	1,10	1,8	1,5	1,1	1,16	1,9	1,2
a (P)	<0.0001	0.0042	0.0001	0.0002	0.0001	0.015	0.0001	0.0006	0.04
a (coef.)	25.16	39.47	674.8	641.9	-162.3	4722	-125.8	33.59	-149
a (coef. er)	5.04	8.42	229	199	38.71	439.6	57.02	5.26	14.5
Alt (F)			7.52	6.97	26.8	111.46			
Alt (P)	Ns	Ns	0.02	0.03	0.004	0.06	Ns	Ns	Ns
Alt (coef.)			-0.352	-0.333	0.108	-2.63			
Alt (coef. er)			0.12	0.126	0.02	0.24			
Pend (F)		13.62	6.35	8.67	8.49	81.39	15.8	25.63	Ns
Pend (P)	Ns	0.007	0.03	0.019	0.0333	0.0703	0.0011	0.0007	Ns
Pend (coef.)		-1.169	-21.9	-24.52	3.97	-156.5	9	-1.07	
Pend (coef. er)		0.29	-8.68	-8.33	1.36	17.34	2.26	0.21	
Ins (F)	7.2				19.18	285.23			
Ins (P)	0.0157	Ns	Ns	Ns	0.007	0.037	Ns	Ns	Ns
Ins (coef.)	-1.307				6.2	-1078			
Ins (coef. er)	0.37				1.42	63.82			
Alt*Pend (F)			5.71	7.86	14.66	78.06			
Alt*Pend (P)	Ns	Ns	0.038	0.023	0.012	0.072	Ns	Ns	Ns
Alt*Pend (coef.)			0.011	0.013	-0.0028	0.087			
Alt*Pend (coef. er)			0.005	0.0046	0.0007	0.01			
Alt*Ins (F)					46.99	285.9			10.87
Alt*Ins (P)	Ns	Ns	Ns	Ns	0.001	0.038	Ns	Ns	0.08
Alt*Ins (coef.)					-0.0048	0.612			-0.042
Alt*Ins (coef. er)					0.0007	0.036			0.013
Pend*Ins (F)					26.48	274.27			10.87
Pend*Ins (P)	Ns	Ns	Ns	Ns	0.004	0.038	Ns	Ns	0.08*
Pend*Ins (coef.)					0.1231	40.88			2.13
Pend*Ins (coef. er)					0.024	2.47			0.45
Alt*Pend*Ins (F)						274.21			
Alt*Pend*Ins (P)	Ns	Ns	Ns	Ns	Ns	0.038	Ns	Ns	Ns
Alt*Pend*Ins (coef.)						-0.023			
Alt*Pend*Ins (coef. er)						0.0014			

a) *Eysenhardtia polystachya*



b) *Dodonaea viscosa*

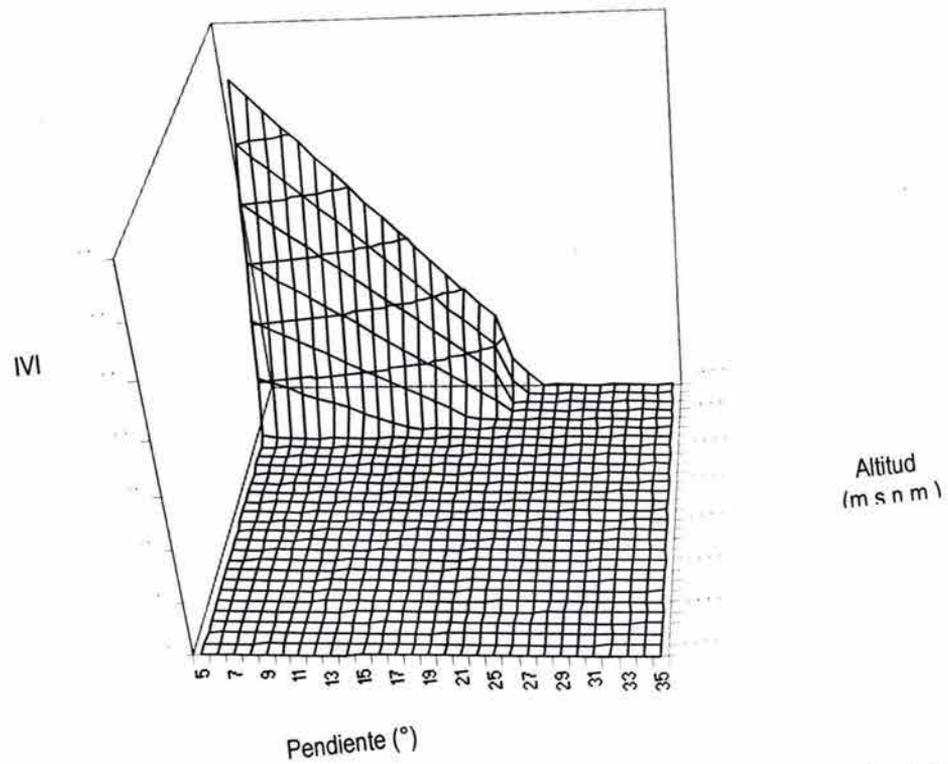
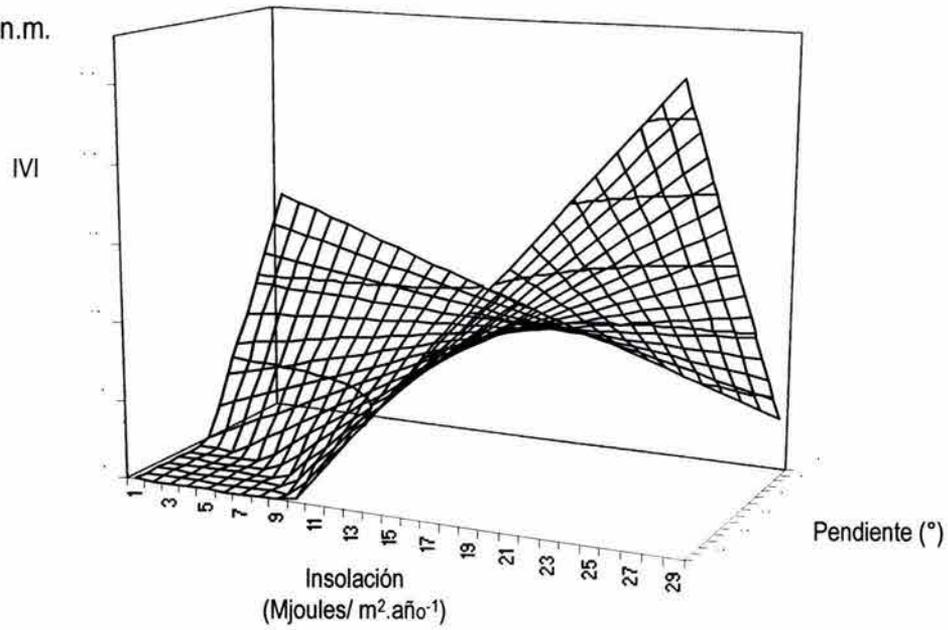


Figura 19. Variación del índice de valor de importancia (IVI) como función de la altitud y la pendiente del terreno de a) *Eysenhardtia polystachya* y b) *Dodonaea viscosa*, en la cuenca del Río Veinte, Valles Centrales, Oaxaca. La superficie de respuesta fue generada con un modelo GLIM (ver texto para detalles)

a) 1700 m s.n.m.



b) 2100 m s.n.m.

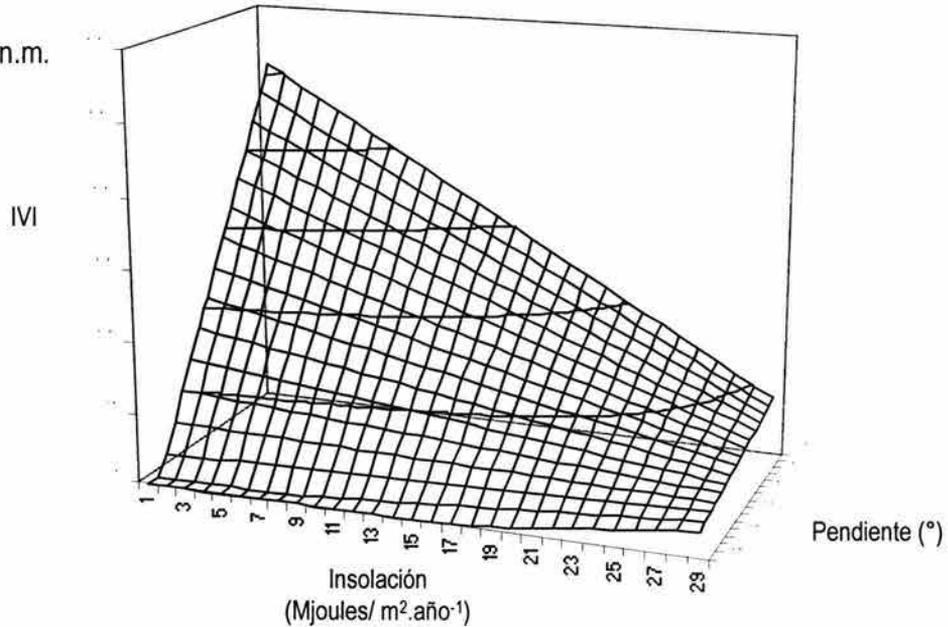


Figura 20. Variación del índice de valor de importancia (IVI) de *Perymenium discolor* como función de la insolación y la pendiente del terreno a diferentes altitudes en la cuenca del Río Veinte, Valles Centrales, Oaxaca (GLIM). Altitudes en m.s.n.m.; a) 1,700, b) 2,100. Las superficies de respuesta fueron generadas modelos GLIM (ver texto para detalles).

IV. DISCUSIÓN

4.1 Heterogeneidad del ambiente físico

En la cuenca del Río Veinte de los Valles Centrales de Oaxaca se presenta un relieve complejo y un gradiente altitudinal amplio con notables variaciones en pendiente y exposición de ladera. Estas variables son factores ecológicos que de manera directa o indirecta afectan el desempeño de las plantas (p. ej., O'Loughlin 1986, Balvanera *et al.* 2002). Se sabe que cambios en altitud se traducen en variaciones en la temperatura y humedad del ambiente, así como de la precipitación. Particularmente, en la cuenca de estudio, en los sitios con una altitud de 1,600 m s.n.m. la temperatura media anual es de 20.3° C y en los sitios más altos (ca. 3,000 m s.n.m.) de 9.6° C, lo cual significa un gradiente de 11.3 °C en tan sólo 10 km de distancia. Las partes más bajas reciben una precipitación de ca. 550 mm de lluvia al año y las más altas el doble de esta cantidad.

Por otro lado, condiciones contrastantes de pendiente y exposición contribuyen a generar una amplia variación en la insolación anual estimada (García 1988). Así, a una misma altitud, sitios expuestos hacia el sur reciben mayor insolación, experimentan mayor demanda evaporativa y, en consecuencia, pueden presentar un menor contenido de agua en el suelo que los sitios expuestos hacia el norte (Pritchett 1990, Galicia *et al.* 1995, Balvanera 2002). Se reconoce que la pendiente afecta grados de erosión, infiltración de agua en el suelo y el nivel de escorrentía de agua superficial, lo que influye en el nivel de agua y nutrientes minerales del suelo disponibles para el crecimiento vegetal (Siebe *et al.* 1996a, Stone *et al.* 1985). La variación y combinación de todos estos factores en la cuenca genera una amplia gama de posibles hábitats contrastantes para el desarrollo de las plantas.

El método usado en el presente trabajo, para explorar la relación entre la cobertura vegetal y la variación de los factores físicos, trató de abarcar esta variación ambiental y analizarla utilizando un sistema de información geográfica. Previamente al muestreo de la vegetación, se desarrolló un mapa que integró

valores de altitud, pendiente y exposición (escala 1:50,000) y una delimitación de posibles tipos de cobertura vegetal a través de la interpretación fotográfica (escala 1:75,000). Este procedimiento es semejante al utilizado para evaluar la biodiversidad tomando en cuenta la heterogeneidad ambiental en el método conocido como "BioRap" (Hutchison y Nix 1997). En este método, la consideración de la topografía del sitio y datos climáticos son fundamentales en la evaluación rápida de la biodiversidad.

Con respecto al método utilizado para conocer la influencia de la heterogeneidad ambiental sobre las asociaciones vegetales de la cuenca, el presente estudio permitió caracterizar algunos factores físicos que influyen en la distribución de la vegetación. Así, fue posible ubicar localidades con valores contrastantes en orientación (norte y sur), pendiente (terrenos inclinados vs. someros) y altitud (elevaciones altas y bajas) dentro de cada asociación vegetal reconocidas en la fotointerpretación. Sin embargo, debido a que la fotointerpretación no se verificó en su totalidad (ver discusión más adelante), la precisión para delimitar espacialmente los tipos de cobertura vegetal fue del 73% (ocho de treinta sitios fueron incorrectamente clasificados). La escala (1:75,000) de la fotografía limitó una interpretación más cercana a la realidad.

Variables del clima (precipitación, temperatura) y suelo (p. ej., textura, profundidad, composición química) no fueron considerados en el presente estudio. Este tipo de factores se han mencionado como determinantes importantes de la variación de la vegetación a nivel de paisaje (Clark 2002). Por ejemplo, en un estudio realizado en el Pico de Orizaba, Reyes (2000) reconoció los principales factores físicos del ambiente determinantes de la distribución de *Abies hieckelii* en ese sistema volcánico, entre los que destacaron la altitud, pendiente, exposición de ladera, geología, suelos, clima, temperatura y precipitación. La carencia de información climatológica y de suelos impidió evaluar estos factores de manera directa en el presente estudio.

4.2 Tipos de cobertura de la vegetación y su distribución en las cuencas

4.2.1 Clasificación de la cobertura vegetal

Se emplearon varios criterios de clasificación de la vegetación considerando la notable diversidad de comunidades vegetales presente en la cuenca del Río Veinte. Al inicio de este estudio, la clasificación de los tipos de cobertura se basó en criterios florísticos, fisonómicos y de asociación vegetal. Esta clasificación se modificó considerando que: i) la fotointerpretación en el laboratorio se basó en fotografías obtenidas en un solo momento de tiempo (del mes de diciembre de 1995, final del periodo de lluvias), lo que no permitió comparar los cambios de textura de la cobertura debido al carácter caducifolio de algunas comunidades vegetales presentes en la cuenca (p. ej. ciertos encinares); ii) se realizó un recorrido en campo para verificar la fotointerpretación que no incluyó la totalidad de la superficie estudiada; iii) algunas características fisonómicas de la vegetación no fueron posible de reconocer en el campo al momento de hacer la verificación (llevado a cabo en época de lluvias), como fue, en particular, el carácter caducifolio de la vegetación (ver Tabla 2).

Otro aspecto que no fue posible considerar en la delimitación por fotointerpretación de las asociaciones vegetales fue la actividad de extracción de leña que se realiza en algunos bosques de encino. Por ejemplo, las áreas que con la fotointerpretación se clasificaron originalmente como cubiertas caducifolias en realidad correspondían a cubiertas perennes con alto nivel de extracción de leña; en otros casos, algunas áreas clasificadas con coberturas de pinos, en realidad correspondieron a bosques de encino, con árboles grandes favorecidos por el aclareo producidos por la extracción de leña. Finalmente, en la clasificación de comunidades vegetales fue difícil diferenciar la vegetación secundaria que presentaba algún tipo de uso.

Por lo anterior, para la clasificación final de la cobertura de vegetación se empleó la información obtenida de los muestreos de las comunidades de arbustos y árboles. La clasificación final se basó en tomar el criterio de la dominancia de

especies para definir asociaciones. Este criterio es uno de los más ampliamente empleados en ecología de comunidades, particularmente por ecólogos norteamericanos y británicos (Beard 1980, Whittaker 1980). Aunque algunos autores han definido asociaciones a tipos de comunidades caracterizadas por las especies dominantes, otros (p. ej., Braun-Blanquet) han incorporado a este criterio atributos de la vegetación (tales como aspectos fisonómicos) y/o de composición florística (Beard 1980). Según Whittaker (1980), la dominancia de especies como un criterio de clasificación de la vegetación permite la identificación fácil de comunidades vegetales con especies de clara notoriedad en la estructura de la comunidad. Sin embargo, esta clasificación está limitada por el intervalo de distribución espacial de las especies dominantes y, como discuten Whittaker (1980) y González Medrano (2003), puede ser poco útil para explorar relaciones entre atributos de las comunidades vegetales y el complejo ambiental que las afectan

4.2.2 Distribución continua o discreta de la vegetación

En general, la distribución espacial de la vegetación en la cuenca del Río Veinte no es discreta y se encuentra distribuida en gradientes. El gradiente altitudinal muestra una alternancia de las asociaciones vegetales desde las comunidades más xéricas y de menor talla en las partes bajas (matorrales y bosques tropicales) hasta las más húmedas y de mayor talla en los sitios con altitudes por arriba de los 2,500 m s.n.m. (bosque de coníferas con especies de *Pinus* y *Abies*). El análisis de componentes principales (PCA, *cf.* Figura 11) mostró que algunas asociaciones exhiben algún grado de discontinuidad espacial, como ocurrió con el bosque de *Abies* y el bosque tropical caducifolio. En bosques montanos se ha encontrado que los árboles de coníferas tienden a agregarse hacia altitudes elevadas (Callaway 1998, Doležal y Šrútel 2002). Según Doležal y Šrútel (2002) los patrones agregados pueden ser explicados por aspectos tales como la presencia de una fuerte heterogeneidad topográfica y microclimática, una pobre dispersión de semillas de las especies y una fuerte afinidad de las especies por hábitats específicos de baja ocurrencia espacial.

Son numerosos los modelos que describen el arreglo de especies en gradientes ambientales (Whittaker 1972, 1975, Austin y Smith 1989, Shipley y Kelly 1987, Kimmins 1997). Desde hace muchos años existe un debate en entre el concepto del "continuum" o "gradiente" (Crawley 1997, Whittaker 1975, Austin y Smith 1989) y el concepto de "unidad de comunidad" ó "parches" (Shipley y Kelly 1987). El primero se basa en la hipótesis "individualista" de la distribución espacial de las especies (Whittaker 1975). Esta hipótesis establece que las especies tienen respuestas independientes y diferenciales a un mismo gradiente ambiental. Por ello, esta visión propone que los conjuntos o agrupamientos de las especies, si existen, tienden a cambiar gradualmente en el espacio, sin límites de separación definidos entre las comunidades.

El segundo concepto sugiere que las especies se remplazaran a través del gradiente en forma de grupos. En este caso, las combinaciones repetibles de especies se puede deber a que éstas tienen respuestas semejantes a un mosaico ambiental, de manera que un grupo de especies pueden desarrollarse exitosamente en una fase de este mosaico pero no en otras y viceversa para otros grupos. Una diferenciación de las especies en grupos puede darse también por las interacciones bióticas. Por ejemplo, grupos de especies pueden excluirse competitivamente dentro de un intervalo del gradiente ambiental pero coexistir dentro de otra parte del gradiente (Crawley 1997). En general, se considera que el concepto de continuum ofrece una visión más realista de los patrones de vegetación (Crawley 1997, Dale 1999). En un estudio de estructura y composición florística a lo largo de un gradiente altitudinal en Costa Rica se encontró que la composición de especies arbóreas varía de manera continua con la altitud y no hay evidencias de discontinuidades o de zonas florísticamente discretas (Lieberman *et al.* 1996). Otros trabajos han documentado que la distribución de las plantas ocurre en parches o gradientes (Legendre y Fortín 1989, Legendre 1993) y que la distribución de las especies podría deberse a factores tales como la interacción competitiva entre las especies, disturbios e historias biogeográficas y de perturbación (Borcard *et al.* 1992, Urban *et al.* 2000).

Para el caso del presente estudio, el arreglo espacial de las comunidades vegetales presentes en la cuenca del Río Veinte es explicado parcialmente por los dos conceptos anteriores. Posiblemente el concepto de unidad sistemática tipificada (Kimmins 1997), que combina ambas visiones, es el modelo conceptual que mejor describe la distribución de la vegetación de la cuenca de estudio. Este modelo reconoce que la distribución de las especies es continua y también subraya que las interacciones entre conjuntos de especies pueden llevar a discontinuidades relativas. Este modelo ha sido usado como base para desarrollar sistemas de clasificación de la vegetación (González Medrano 2003).

4.3 Generalidades y particularidades de la flora encontrada

En toda la cuenca, los árboles dominantes fueron del género *Quercus*. La riqueza de especies de este género (14 especies en total; ver Apéndice 2) fue mayor que aquella encontrada en Ixtlán de Juárez (12 especies; Yáñez y Valdez 1993), municipio de la sierra norte de Oaxaca. Esta localidad se encuentra relativamente cercana a la parte más alta de la cuenca de estudio y es semejante en intervalo altitudinal pero con un área mayor (548.6 km²) a la considerada en este trabajo (40.4 km²). Según Yáñez y Valdez (1993) los terrenos comunales de Ixtlán de Juárez se caracterizan por albergar un gran número de especies de *Quercus* dentro de Oaxaca, que es uno de los estados del país con mayor diversidad de encinos (González 1993). Se esperaría que la riqueza de encinos en la cuenca del Río Veinte fuese aún mayor a la registrada en este estudio considerando que no se llevó a cabo una colecta totalmente exhaustiva de los árboles en las zonas más altas de la cuenca. Así, la riqueza real de especies esperada (según los indicadores no paramétricos del programa Estimates) para el bosque de *Abies*, que es una de las asociaciones que se encuentra en las partes más altas de la cuenca, fue considerablemente mayor que la riqueza de especies observada (Figura 10a). En todo caso, el presente estudio identifica a la cuenca del Río Veinte como una localidad de importancia florística en términos de la notable riqueza de especies del género *Quercus*.

La especie más importante en la cuenca del Río Veinte, según el índice de valor de importancia, fue *Quercus magnoliifolia*. De hecho, uno de cada cuatro individuos censados en todos los 30 sitios de estudio pertenecieron a esta especie. *Q. magnoliifolia* se encontró en las localidades con los valores de diversidad más bajos dentro de la cuenca y en los cuáles se lleva a cabo la extracción de leña para autoconsumo y venta local (Nicolás López, comunicación personal). Florística y estructuralmente los bosques dominados por *Q. magnoliifolia* fueron los más parecidos entre sí en toda la cuenca (Tabla 6) y fueron más parecidos por su estructura y composición florística al bosque tropical caducifolio y a los matorrales esclerófilos (*cf.* Figura 12) que a la vegetación que se desarrolla en las zonas más altas, como son el bosque de *Abies* y el bosque de *Pinus-Quercus*.

Con respecto a los arbustos, la familia con el mayor número de especies en toda la cuenca fue la Asteraceae. Esta familia, al igual que la Fagaceae, se encuentra distribuida ampliamente en toda la cuenca, principalmente por debajo de los 2,500 m s.n.m. Se ha visto que algunas especies de las Asteraceae son favorecidas por la perturbación de los ambientes naturales; además, algunas especies forman parte de los elementos abundantes en las primeras etapas sucesionales de comunidades vegetales y es común verlas dominando los medios arvenses y ruderales (Rzedowski 1978, Villaseñor y Espinosa 1999).

Las plantas suculentas fueron muy frecuentes y diversas en la cuenca. Por ejemplo, una especie del género *Agave* presentó la mayor frecuencia en la cuenca en prácticamente todos los sitios estudiados. Esta forma de crecimiento se localizó principalmente en sitios por debajo de los 2,000 m s.n.m.

Algunos géneros de especies encontradas en la cuenca como *Comarostaphylis*, *Arbutus*, *Dodonaea*, *Rhus*, *Garrya*, *Ceanothus*, *Amelanchier*, *Cercocarpus*, *Acacia*, *Baccharis*, *Ipomoea*, *Fraxinus*, *Karwinskia* y *Satureja* se comparten con la flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Valiente-Banuet *et al.* 1998, 2000). Parte de esta flora forma parte del llamado matorral esclerófilo perennifolio o Mexical (vegetación esclerófila siempre verde con árboles y arbustos de baja estatura que se desarrolla en un clima tropical de lluvias en verano;

Valiente-Banuet *et al.* 1998). Los estudios ecológicos del Valle de Tehuacán sugieren que la presencia de este tipo de vegetación permite comprender la biogeografía de la vegetación de esta zona, ya que diversos géneros del chaparral son representados en la flora del terciario y en muchos casos las plantas que actualmente viven son muy similares a los fósiles encontrados en el Valle (Valiente-Banuet *et al.* 1998). Tal semejanza permite asociar a la vegetación esclerófila actual con la vegetación esclerófila Madro-Terciaria propuesta por Alxelrod (1958). Esta flora ocupó un cinturón sub-húmedo de vegetación mundial en gran parte de la región de Norte America-Eurasia a mediados del Eoceno (Valiente-Banuet *et al.* 1998). El Mexical actualmente se distribuye en regiones secas de las cadenas montañosas, producidas por la sombra orográfica, incluyendo la Sierra Madre Oriental y occidental, el Eje Neovolcánico, así como las montañas de Oaxaca (Valiente-Banuet *et al.* 1998). Por lo anterior, parte de la flora encontrada en la cuenca del Río Veinte, además de considerarse como flora importante del Mexical, constituye un relictos de la Geoflora Madro-Terciaria.

El inventario florístico desarrollado en este trabajo para la cuenca del Río Veinte también incluye una especie no identificada del género *Conzattia* (Leguminosae). Este género es endémico del territorio mexicano, con una distribución restringida y está citado en pocos estudios florísticos (Sousa y Delgado 1998, Sousa *et al.* 2001, 2003).

Del material botánico colectado, el 37.8% (58 ejemplares) de las plantas censadas y/o colectadas en las 30 localidades se determinaron a nivel de género, 61.7% (95 ejemplares) a nivel de especie y sólo un ejemplar quedó sin determinar (0.06%). El listado florístico obtenido, evidencia la falta de trabajo florístico para esta parte del estado de Oaxaca. Según M. Sousa (comunicación personal), la investigación botánica se ha realizado principalmente hacia el Cerro de San Felipe y hacia la Sierra Norte pero es escasa en la zona del presente estudio. La mayoría de las colectas de herbario existentes fueron obtenidas al principio del siglo pasado por el maestro Cassiano Conzatti. En este contexto, el presente trabajo es un aporte importante al conocimiento de la flora de los Valles Centrales de Oaxaca. El

muestreo utilizado en este trabajo permitió conocer parte de la flora de árboles, arbustos y plantas suculentas, pero debido al listado florístico parcial con el que se cuenta se requiere realizar mayor trabajo botánico en el área de estudio.

4.3.1 Diversidad florística

En la cuenca de estudio se encontró una notable diversidad de especies a nivel global de la cuenca (diversidad gama) y entre hábitats (diversidad beta) pero relativamente baja a nivel de las localidades de muestreo (diversidad alfa). En el área de estudio de 40.4 km², la diversidad gama de árboles y arbustos (número de especies en una superficie total de muestreo de 1.5 ha, considerando individuos con DAP \geq 1 cm) fue de 154 especies. Sin embargo, el número promedio de especies a nivel local sólo varió entre 10 y 29 especies en áreas de 500 m², es decir, entre el 6 y 19% de la riqueza total obtenida para toda la cuenca. Estos porcentajes bajos indican la existencia de un nivel importante de diversidad beta. La similitud florística entre sitios varió entre 3 y el 100%, presentando la mayoría de los sitios (> 50%) porcentajes de similitud florística menores que el 30%. En parte, los altos valores de recambio florístico se debieron a la existencia de muchas especies de baja ocurrencia espacial (especies raras). Con las especies raras aumenta la diversidad beta porque se reduce la posibilidad de encontrar las mismas especies en diferentes sitios (Whittaker 1972, Boyle 1996, Crawley 1997). En la cuenca del Río Veinte, un poco más del 30% de los sitios muestreados mostraron una alta similitud florística (Tabla 6) y aquellos con cobertura de bosque de encino (conservados o con manejo) fueron los que compartieron hasta un 97% de las especies.

Como punto de referencia del nivel de diversidad gama encontrado en la cuenca del Río Veinte puede tomarse a la encontrada en la vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, región con una extensión de 10,000 km². Allí, ocurren cerca de 2,700 especies de plantas vasculares (Dávila *et al.* 1993) en 29 asociaciones vegetales diferentes (Valiente-Banuet *et al.* 2000). Considerando que, en general, la riqueza de especies se acumula de manera potencial al aumentar el área de muestreo (relación base de la llamada “curva especies-área”; Rosenzweig 1995), se

puede inferir la semejanza existente entre la diversidad gama de la cuenca del Río Veinte y la del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. El área de la cuenca del Río Veinte es equivalente al 0.4% de aquella del Valle de Tehuacán-Cuicatlán y la riqueza total de especies registrada en la cuenca del Río Veinte representa el 0.5% ($154 \times 100 / 2,700$) del total de especies registrado en el Valle Tehuacán-Cuicatlán. Este simple cálculo sugiere que diversidad gama sería semejante a aquella del Valle de Tehuacán-Cuicatlán si la riqueza de especies aumentase proporcionalmente al aumentar el área de un sitio. Sin embargo, se desconoce cual es tipo de trayectoria que sigue la curva de especies-área en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán lo cuál hace difícil una comparación llana. Lo que sí es claro, sin embargo, es que en ambos sistemas los altos niveles de heterogeneidad orográfica y ambiental, así como la historia biogeográfica son factores determinantes de la diversidad gama. El parentesco de la vegetación presente en las dos regiones se refleja por el hecho de que las asociaciones vegetales de selva baja espinosa, bosque de encino, bosque de pino-encino y de matorral esclerófilo perennifolio (Mexical) ocurren tanto en la cuenca del Río Veinte como en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

El matorral esclerófilo perennifolio presente de la cuenca del Río Veinte, a diferencia de aquel presente en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, ha estado sometido a disturbios antrópicos. Estos disturbios se reflejan en la escasa cobertura vegetal de este matorral en la cuenca y en la actividad extractiva de recursos naturales y de labranza en el área de distribución de este tipo de asociación. Los matorrales de la cuenca del Río Veinte se encuentran muy cerca de la población de Santo Domingo Tomaltepec y se localizan sobre terrenos con pendiente suave, lo cuál favorece el acceso y el desarrollo de cultivos. No obstante esta situación de disturbio humano, los matorrales del Río Veinte comparten aún muchos elementos florísticos con los matorrales del Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Flores-Hernández *et al.* 1999, Valiente-Banuet 2000). Como ya se mencionó anteriormente, tal situación le da a los matorrales encontrados en el presente estudio un valor florístico muy importante dado que representarían un relicto de la vegetación de la llamada Geoflora Madro-Terciaria (Valiente-Banuet 2000).

Resulta difícil hacer comparaciones de la diversidad gama encontrada en la cuenca del Río Veinte con otras regiones. Los estudios de comunidades vegetales en los Valles Centrales de Oaxaca son escasos y virtualmente no existen otros realizados al nivel de cuencas, con una extensión y heterogeneidad ambiental comparables a las del presente trabajo. Aunque el nivel de diversidad gama de la cuenca de estudio es relativamente baja para uno los estados con mayor diversidad de plantas del país, este estudio ha permitido remarcar la importante relación entre la heterogeneidad ambiental y la diversidad florística a diferentes escalas espaciales. Además, este trabajo ilustra la gran importancia florística y biogeográfica de la vegetación presente en la Sierra de Juárez y los Valles Centrales de Oaxaca.

4.3.2 Distribución espacial de las especies

Dentro del intervalo altitudinal que comprende la cuenca de estudio (de 1,650 a 3,000 m s.n.m.) las especies abarcaron intervalos de distribución contrastantes. Por ejemplo, la especie *Monnina xalapensis* se encontró ampliamente distribuida en la cuenca, desde los sitios más bajos y cálidos (1,650 m s.n.m.) hasta los más altos y templados (2,890 m), mientras que otras especies como *Abies* sp. y *Rhamnus serrata* se ubicaron únicamente en el extremo de mayor altitud (2,890 m s.n.m.). Entre los factores determinantes de la distribución espacial de las especies se encuentran: i) el ámbito de tolerancia fisiológica de las especies, ii) el nivel de heterogeneidad ambiental y iii) la capacidad de la dispersión de las especies (Schluter y Ricklefs 1993). Claramente, para algunas especies el notable cambio en temperatura que existe a través del gradiente de altitud de la cuenca juega un papel importante para su distribución. Este puede ser el caso, por ejemplo, de las especies de matorral, las cuales se encuentran acotadas a climas cálidos y secos, sin ocurrencia de heladas.

Para especies con el mismo ámbito de distribución de altitud existen otros factores que determinan su ámbito de distribución espacial. Por ejemplo, por arriba de los 2,800 m s.n.m el bosque de *Abies* se encontró preferentemente en las

laderas con orientación norte (p. ej., sitio 24) mientras que el bosque *Quercus castanea* se encontró preferentemente en las laderas de orientación sur (p. ej., sitio 26). Esto sugiere que un factor determinante de la distribución de *Abies* en la cuenca de estudio es la humedad, puesto que los sitios orientados hacia el norte son más húmedos que aquellos orientados hacia el sur. En la Sierra de Manantlán, Jalisco, varias especies de *Abies* ocurren en zonas con alta incidencia de nubes, lo cual permite el desarrollo de estas especies en laderas con orientación suroeste (Figueroa y Moreno 1993). Otro estudio indica que los factores físicos importantes en la distribución de *Abies hickelii* son el tipo de suelo, la precipitación y el clima y que esta especie tiene una tendencia a localizarse en las laderas con exposición norte (Reyes 2000). Sin embargo, Jiménez (2004) encontró, en un sitio cercano a la cuenca de estudio (en Santa María Yavesia, Sierra Norte, Oaxaca), que la presencia de *A. hickelii* no se limita por la exposición de ladera y la pendiente de terreno. Globalmente, considerando los trabajos anteriores y la información obtenida en el presente estudio, a distribución y desarrollo de *Abies* en la cuenca de estudio se restringe a sitios con bajo nivel térmico, de alta humedad y suelos profundos.

4.4 Estructura de las comunidades y su relación con variables físicas

Según el análisis de CCA, las especies y asociaciones vegetales más comunes en la cuenca mostraron respuestas diferenciales a los factores físicos analizados (cf. Figuras 13 y 14). Whittaker (1975) sugirió que los factores climáticos y del suelo son los determinantes primarios del cambio en la composición de especies y estructura de comunidades vegetales a lo largo de gradientes de altitud en montañas sin perturbación. Un ejemplo de esta relación se encontró con la distribución de especies arbóreas de los bosques de coníferas en el parque nacional *Sequoia*, California; en este caso la temperatura y el nivel de precipitación de lluvia fueron determinantes primarios de la distribución de las especies en el gradiente altitudinal (Urban *et al.* 2000). En otro caso, a largo de un gradiente altitudinal de 1,115 a 1,750 m. s.n.m., desde los bosques montanos hasta las comunidades arbustivas y alpinas en el Monte Velky Gálpel, Eslovaquia, se encontró que gran parte de los

cambios observados en la vegetación arbórea estuvieron asociados con el patrón topográfico de la zona y la cobertura de nieve (Doležal y Šrútel 2002).

La altitud es una variable cuyo cambio puede producir modificaciones de varios factores ambientales asociados, lo que limita su completo entendimiento en los patrones de la vegetación. Por ejemplo, en este estudio se observó que el área basal y la cobertura están relacionadas positivamente con la altitud, es decir, en las zonas altas de la cuenca la vegetación muestra los valores máximos de área basal y cobertura (Figura 13). Este resultado es semejante a lo observado en los bosques montanos tropicales en los que al aumentar la altitud aumenta el área basal de la comunidad de árboles (Leigh 1975, Grubb 1977, Lieberman *et al.* 1996, Williams-Linera *et al.* 1996). Sin embargo, a diferencia de los bosque montanos tropicales en los ocurre una disminución en el tamaño de árboles al aumentar la altitud, en la cuenca de estudio los árboles más altos (de *Abies* sp.) se localizaron en el límite altitudinal superior.

El contraste anterior puede deberse a que los bosques montanos tropicales están sujetos a la frecuente presencia de nubes, un factor ambiental que comparten estos bosques y que acarrea múltiples efectos ecológicos: i) almacenamiento periódico de agua, ii) suelos saturados y limitada respiración de raíces, iii) bajas temperaturas de las hojas y fotosíntesis reducida, asociadas con bajos niveles de radiación solar y bajas temperaturas del aire, iv) limitación de nutrientes, v) exposición a fuertes vientos (Grubb y Tanner 1969) y vi) la presencia de concentraciones elevadas de compuestos fenolíticos en suelos húmedos, los cuales interfieren negativamente en procesos metabólicos (Bruijnzeel y Veneklaas 1998). Esta complejidad queda ilustrada por el trabajo de Bruijnzeel y Veneklaas (1998) cuyo título "Climatic conditions and tropical montane forest productivity: the fog has not lifted yet" enfatiza este punto. Posiblemente, al aumentar la altitud la intensidad de los factores asociados con la nubosidad, se hace mayor imponiendo límites importantes al crecimiento de los árboles. En contraste, la presencia de nubes en la cuenca del Río Veinte dista mucho de un factor ambiental preponderante, aún en las partes más altas de la cuenca.

Con respecto a las especies más frecuentes dentro de la cuenca, la distribución espacial de éstas estuvo más relacionada con cambios en la pendiente del terreno. Existen muchas evidencias que la distribución espacial de las especies vegetales se asocia a variaciones en la topografía del terreno. En la selva de Yaxchilán, Chiapas, se encontró que variaciones topográficas de pequeña escala (en un área de 1 ha y variación altitudinal menor a 30 m) explican en gran medida la distribución espacial de varias especies (Valle 2000). La influencia de las variaciones topográficas de pequeña escala en la distribución de especies en bosques tropicales húmedos también se ha documentado en otros trabajos (Condit *et al.* 1999, Hubbell *et al.* 1999). A la escala de varias decenas de kilómetros, en la misma región existen diferentes unidades de paisaje que varían en profundidad, capacidad de retención de agua del suelo y el contenido nutrimentos y materia orgánica, lo cual afecta diferencialmente la distribución de las especies de árboles y lianas que se desarrollan en este lugar (Siebe *et al.* 1996b, Ibarra-Manriquez y Martínez-Ramos 2001). En otra selva de Chiapas, en Chajul también se encontró que el arreglo espacial de las poblaciones de árboles se encuentra influido por el nivel de variación de factores relacionados con la topografía, la calidad del suelo y el régimen de perturbación del dosel (Salinas 2002).

En el Piste de San Elie, Guayana Francesa, se encontró que el drenaje del suelo es el principal factor que estructura el patrón espacial de muchas especies de árboles (Pélissier *et al.* 2002). Es evidente que las propiedades de los suelos tales como la textura, temperatura, pH y contenidos de nutrientes, humedad y material parental influyen de manera importante en el crecimiento y desarrollo de las plantas (Pritchett 1990). Aunque en este estudio no se cuantificaron estas variaciones, los trabajos antes mencionados permiten dilucidar que la pendiente del terreno es una variable que puede determinar características del suelo, el drenaje del agua y el contenido de materia orgánica, las cuáles influyen de manera directa en la distribución de las especies en un sitio dependiendo de los requerimientos de cada una de ellas.

Al nivel de la escala de paisaje, la diversidad local de especies disminuye al aumentar la altitud en zonas tropicales (Gentry 1988, Lieberman *et al.* 1996, Vázquez y Givnish 1998). En la cuenca de estudio, sin embargo, no se encontró una clara relación entre la riqueza y diversidad de especies locales con la exposición y pendiente del terreno ni con la altitud. La comunidad más diversa en la cuenca, el bosque tropical caducifolio, se ubica en las zonas más bajas, pero las asociaciones vegetales menos diversas no están ubicadas en el límite altitudinal superior. De hecho, tomando en cuenta los valores de riqueza real (estimada para una misma cuota de individuos en todas las localidades), el bosque de *Abies*, la comunidad de mayor altitud, es uno de los más diversos ya que ocupa el cuarto lugar en la riqueza real de especies (Figura 10).

En otros estudios se ha mencionado que a escalas espaciales locales la relación entre la diversidad de especies y la energía incidente es generalmente laxa o inexistente (Latham y Ricklefs 1993). Una explicación de ello es que la heterogeneidad del paisaje tiene un mayor efecto (que la variación ambiental local) sobre la variación en la diversidad de especies debido, por ejemplo, a la especialización de hábitat de las especies (Wright *et al.* 1993, Dauber *et al.* 2003). Así, a grandes escalas biogeográficas, que abarcan zonas latitudinales de frías a tropicales, el incremento de especies de árboles se ha correlacionado de manera clara con la energía solar y la precipitación que recibe una región (Currie 1991, Wright *et al.* 1993).

Con base en los estudios antes mencionados, parece ser que son más evidentes los patrones de la diversidad de especies relacionados con los factores abióticos a niveles biogeográficos amplios que a nivel de un paisaje, como el de la cuenca estudiada. Hasta la fecha, para muchos sistemas ecológicos, no se han identificado convincentemente las limitantes y las disyuntivas fisiológicas que explican la diversidad local de especies (Tilman y Pacala 1993) aunque existen muchas hipótesis propuestas (Chesson y Case 1986, Wright 2002). La persistencia local de especies es afectada por factores abióticos que modulan la adecuación de las plantas y que imponen límites a su desarrollo (Shmida y Wilson 1985, Ricklefs y

Schulter 1993, Tilman y Pacala 1993). Por lo tanto, el número de especies que existen en un hábitat dado depende del efecto neto de factores favorables y limitantes. Teóricamente, la riqueza de especies presente en una región depende del balance entre las tasas de especiación, extinción, inmigración y emigración de especies (MacArthur y Wilson 1967). Según Tilman y Pacala (1993) para comprender las causas de los patrones en la diversidad de especies se requiere unir los modelos de persistencia de especies con aquellos de la extinción de especies.

A la escala de la cuenca de estudio (40.4 km²) se esperaría que la tasa de inmigración de especies juegue un papel relativamente menor en definir la riqueza local de plantas. En teoría, no deberían existir limitantes importantes al movimiento de semillas de las especies a través de toda esta área. Por ejemplo, en tiempos de cientos o miles de años, es probable que algunas semillas anemócoras de las coníferas, que ocupan la parte superior de la cuenca, se hayan dispersado a las partes bajas y que algunas semillas zoócoras de los árboles de *Bursera*, que ocupan las partes bajas y medias de la cuenca, se hayan dispersado a las partes altas de la misma. Es más probable que la riqueza local de especies dependa de los mecanismos que determinan la persistencia de las especies en función de su especialización de hábitat. Tal especialización puede ser marcada entre las especies de origen tropical (p. ej., *Bursera* sp., *Ipomoea murucoides*, *Cedrela odorata*) y aquellas de origen Neártico (p. ej., *Pinus* sp., *Quercus* sp., *Abies* sp.).

Otro factor que puede estar afectando la variación de la riqueza y diversidad de especies entre diferentes localidades de la cuenca estudiada es la actividad humana. Como se reportó, esta cuenca ha sido habitada desde épocas precolombinas y se han llevado a cabo actividades agrícolas, sobre todo en el valle, y de extracción de leña, sobre todo en los bosques de encino.

Dos de los métodos más utilizados para llevar a cabo censos rápidos de vegetación son el propuesto por Gentry (Gentry 1982) y el llamado "BioRaps" (Hutchinson y Nix 1997). En ambos casos, se utilizan transectos rectangulares que detectan muchas más especies que áreas de censo circulares o cuadradas

(Crawley 1997). Los BioRaps constituyen un método que permite de manera rápida conocer la riqueza de todas las especies de un sitio; sin embargo, se limita al estrato arbóreo. En cuanto al método de Gentry (0.1 ha), éste ha sido ampliamente utilizado en diferentes tipos de vegetación y se considera como uno de los mejores para conocer de manera rápida una aproximación de la riqueza vegetal, con la limitante que no se obtiene información detallada sobre la estructura de las comunidades porque no se toma en cuenta la cobertura de copas (Boyle 1996). El presente estudio empleó un método (cinco rectángulos paralelos de 2 x 50 m por localidad) diferente a los anteriores con el fin de tener un balance entre la rapidez de muestreo y una caracterización más detallada de la estructura de las comunidades de árboles y arbustos en el contexto de analizar la relación de esta estructura con la heterogeneidad ambiental. Este tamaño de muestra también se ha utilizado para describir las asociaciones vegetales del Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Valiente-Banuet 2000). En general, si comparamos los valores de la riqueza real de especies (estimada) con la riqueza observada en la cuenca de estudio, es evidente que el tamaño de muestra fue adecuado para conocer la riqueza local de especies y por consiguiente la estructura de árboles y arbustos de la mayoría de las asociaciones vegetales. Sin embargo, sería conveniente ajustar el tamaño del muestreo por localidad/asociación vegetal realizando curvas de especies área (Crawley 1997).

4.5 Modelos de distribución de las comunidades y especies comunes

A nivel de las asociaciones vegetales, en la cuenca de estudio fue posible generar modelos de atributos de las comunidades a partir de las variables físicas estudiadas. La distribución espacial de los valores de área basal (Figura 17) y cobertura de copas por unidad de 500 m² (Figura 18) fue significativamente explicada por la variación en altitud. Esta relación permitió generar mapas (a partir de los modelos GLIM y el programa *ILWIS 3.0.*) de los valores de área basal y cobertura a través de toda la cuenca. Se ha mencionado que para los bosques montanos estos atributos aumentan con la altitud (Leigh 1975, Grubb 1977,

Lieberman *et al.* 1996, Williams-Linera *et al.* 1996). La altitud, como se mencionó anteriormente, es una variable multifactorial que tiene una influencia directa sobre factores ecológicos causales, como son la temperatura y la precipitación, y por lo tanto sobre de los patrones estructurales de distribución y abundancia de las especies (Austin 1980). Sin embargo, los modelos mostraron una baja predictibilidad para algunos sitios ubicados por arriba de los 2,500 m s.n.m. donde los valores de los atributos aumentan desmesuradamente, sobre todo en el modelo de cobertura. El número de factores que explican la variación observada en los atributos influye en la precisión del modelo. En el modelo del área basal se utilizaron tres variables con un alto porcentaje de explicación de la variación observada entre localidades. En contraste, el modelo de cobertura, con menor porcentaje de explicación de la variación observada entre localidades, sólo incluyó dos variables explicativas (la exposición del terreno no fue significativamente importante). Es posible que la inclusión de variables del suelo (características físicas y/o químicas relevantes) pudiera aumentar la precisión de los modelos generados.

Con respecto a la modelación de la distribución y abundancia de las especies, la altitud, la pendiente del terreno y la insolación tuvieron diferentes niveles de explicación de la variación observada en el valor de importancia de las especies. Al igual que para el caso de los atributos de las comunidades, los valores predichos por los modelos para el valor de importancia de algunas especies fueron muy elevados para ciertas partes de la cuenca. Por ejemplo, *Perymenium discolor* presentó valores exagerados, por arriba del 50% de IVI a los 2100 m s.n.m. (*cf.* Figura 20).

Se ha mencionado que el nivel de variación en los atributos estructurales de una especie depende de la escala de análisis (i.e., cambios en el nivel de resolución, tamaño del cuadrante, celda o píxel) afectando la precisión de las predicciones. Por ello, las variables que son buenas predictoras a una escala pueden no serlo en otras (Legendre 1993). Es posible que un aumento en el número de muestras en las diferentes asociaciones vegetales pudiese favorecer la

precisión general de los modelos desarrollados. Además la verificación en campo de los modelos obtenidos permitiría una retroalimentación del modelo lo que favorecería las predicciones.

El modelo generado para caracterizar la variación de la diversidad de especies en la cuenca fue el menos preciso y es necesario considerar otras variables ambientales en la búsqueda de factores explicativos. En general, encontramos que los atributos que expresan la biomasa de las comunidades y especies (área basal y cobertura) se pueden predecir de mejor manera con la altitud, exposición y pendiente de terreno. En contraste, la riqueza y diversidad de especies en un área puede depender de un complejo de factores ambientales (bióticos y abióticos) y biogeográficos que se encuentran interrelacionados. Por ejemplo, para las diversas comunidades tropicales se propone que los factores bióticos (p. ej., patógenos, parásitos, depredadores y mutualistas), no considerados en este estudio, tienen un papel relevante en determinar la diversidad local de especies (Legendre 1993, Ricklefs y Schluter 1993).

Aún con las limitantes de los modelos obtenidos es evidente que la integración de métodos estadísticos y los sistemas de información geográfica son poderosas herramientas que permiten evaluar los patrones de distribución de especies plantas en relación con la estructura del paisaje (Kalkhan y Stohlgren 2000). Los modelos generados a través de distintos métodos estadísticos aportan interpretaciones complementarias sobre los patrones de la vegetación observables en un paisaje (Cairns 2001). En el presente estudio, se llevó a cabo por separado los análisis estadísticos (GLIM) y la proyección espacial (SIG). Actualmente existen programas que conjuntan estas herramientas. El programa GRASP ("generalized regression analysis and spatial prediction") presenta un procedimiento semejante al utilizado en el presente estudio. Por un lado, utiliza modelos de regresión que determinan las relaciones estadísticas entre los atributos de las especies (respuesta) y las variables ambientales (predictores). Por el otro, a partir de los patrones espaciales de las generadas por el predictor se obtiene la respuesta en el espacio geográfico (Lehmann 2002).

CONSIDERACIONES FINALES

La información actual sobre la estructura de la vegetación y la distribución de la flora de los Valles Centrales es escasa, lo que sugiere que es necesario realizar más estudios de una zona de los estados más diversos del País. El mayor conocimiento de la vegetación de la zona favorecería el aprecio de la vegetación y se reflejaría en los programas de manejo de las comunidades indígenas de la zona.

Parte de la flora encontrada entre las zonas con mayor disturbio antrópico se relacionó con la geoflora del terciario. Aunque no fue uno de los objetivos del presente estudio conocer las relaciones biogeográficas de la zona estudiada, es evidente que se requiere explorar más esta parte para comprender los factores que influyen en la distribución de este tipo de vegetación la cual se ha mantenido aún con la constante presión antrópica. También es importante destacar la importante riqueza de especies de encinos presente en la cuenca del Río Veinte.

Llama la atención los valores contrastantes de diversidad beta, ya que el gradiente ambiental delimitó la distribución de algunas asociaciones vegetales, como el bosque de *Abies*, mientras que otras, como los bosques de *Quercus* no presentaron una clara preferencia por alguno de los factores físicos cuantificados. Posiblemente la distribución de las asociaciones de *Quercus* se debe a un conjunto de factores entre los que se encuentran la tolerancia de valores contrastantes de exposición de ladera y pendientes (dentro de un intervalo altitudinal) y factores externos como es el manejo por parte de las comunidades campesinas. En contraste, la distribución de *Abies* en la cuenca de estudio se puede asociar más específicamente con la altitud. Es evidente que la altitud fue un factor determinante en la distribución de las especies ya que se relaciona con un gradiente térmico, de humedad, de suelo y de factores bióticos, entre otros. Por lo anterior, este factor fue muy importante en la generación de los modelos espaciales.

El presente estudio remarca la importancia del análisis de la dimensión espacial como una herramienta importante en el análisis cuantitativo de la vegetación que facilita la comprensión de patrones espaciales de la vegetación y las especies en el contexto del medio abiótico. El potencial aplicado de la predicción de las asociaciones, su área basal y cobertura puede ser usado como base por las comunidades indígenas locales para el uso de sus recursos naturales con los que cuentan.

LITERATURA CITADA

- Alxelrod D. I. 1958. Evolution of the Madro-Tertiary Geoflora. *Botanical Review* 24:433-509
- Austin, M. P. 1980. Searching for a model for use in vegetation analysis. *Vegetatio* 42: 11-21.
- Austin, M. P. y Smith, T. M. 1989. A new model for the continuum concept. *Vegetatio*, 83:35-47.
- Balvanera, P., Lott, E., Segura, G., Siebe, C. e Islas A. 2002. Patterns of β -diversity in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science* 13: 145-158.
- Beard, J. S. 1980. The physiognomic approach. En: *Classification of plant communities* (ed. Whittaker, R. H.) pp. 35-64.
- Begon, M.E., Harper, J. L. y Townsend, C. R. 1995. *Ecology Individuals, populations and communities*. Tercera edición. Blackwell Science, Oxford
- Bocco, G., Palacio J. L., y Valenzuela, C. R. 1991. Integración de la percepción remota y los sistemas de información geográfica. *Ciencia y desarrollo* 97: 79-88
- Bonan, G. B. 2002. *Ecological Climatology, concept and applications*. Cambridge.Reino Unido, 677 pp.
- Borcard, D., Legendre, P. y Drapeau, P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73: 1045-1055
- Boyle, B. L. 1996. *Changes on Altitudinal and Latitudinal Gradients in Neotropical Montane Forests*. Tesis Doctoral, Washington University, St. Louis Missouri.
- Brower, J. E., Zar, J. H. y von Ende, C. N. 1990. *Field and Laboratory Methods for General Ecology*. Wm. C. Brown Publishers, Dubuque.
- Bruijnzeel, L. A. y Veneklaas, E. J. 1998. Climatic conditions and tropical montane forest productivity: the fog has not lifted yet. *Ecology*, 79: 3-9.
- Burnett, M., August, P., Brown, J. y Killingbeck, K. 1998. The influence of geomorphological heterogeneity on biodiversity, I. A patch-scale perspective. *Conservation Biology* 12: 363- 370.

- Burrough, P. A. 1998. *Principles of geographical information systems*. University of Oxford, Oxford.
- Burnett, M. R., August, P. V., Brown Jr., J. H. y Killinberg, K. T. 1998. The influence of geomorphological heterogeneity on diversity. I. A patch-scale perspective. *Conservation biology* 12: 363-370.
- Cale, G. W., Henebry M. G. y Yeakley, A. 1989. Inferring process from patterns in natural communities: Can we understand what we see? *Biosciences* 39: 600-605.
- Callaway, J. 1998. Competition and facilitation on elevation gradient in subalpine forests of the northern Rocky mountains, USA. *Oikos* 82: 561- 573.
- Cairs, D. M. 2001. A comparison of methods for predicting vegetation type. *Plant Ecology* 156: 3 –18.
- Campo Aranda, D. F. 1992. *Procesos del ciclo hidrológico*. Universidad Autónoma de San Luis Potosí. San Luis Potosí.
- Challenger, A. 1998. *Utilización y Conservación de los Ecosistemas Terrestres de México. Pasado, Presente y Futuro*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Universidad Nacional Autónoma de México y Agrupación Sierra Madre, S. C., México D. F.
- Chazdon, R.L., Colwell, R. K., Denslow, J. S. y Guariguata, M. R. 1998. Statistical methods for estimating species richness of woody regeneration in primary and secondary rain forest of northeastern Costa Rica. En: *Forest biodiversity research, monitoring and modeling, conceptual background and old world case studies* (eds. Dallmeien, F. y Comisek, J. A.). pp. 285 -309. Man and Biosphere series, UNESCO, Nueva York.
- Chesson, P. L. y Case, T. J. 1986. Overview: nonequilibrium community theories: chance, variability, history, and coexistence. En: *Community ecology* (eds. Diamond, J. M. y Case T. J.) pp. 229-239. Harper y Row, Nueva York.
- Clark, D. B. 2002. Los factores edáficos y la distribución de las plantas. En: *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. (eds. Guariguata, M. R. y Kattan, G.H.). pp193-222. San José, Costa Rica.

- Cleef, A. M., Rangel, O., Van der Hammen, T. y Jaramillo, R. 1984. La vegetación de las selvas del transecto Buritaca. *Ecoandes* 2: 267-406.
- Colwell, R. K. 2000. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 6.0b. User's Guide and application published at: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- Condit, R., Ashton, P.S., Manokaran, N., Lafrankie, J. V., Hubbell S. P. y Foster, R. B. 1999. Dynamic of the forest communities at Pasoh and Barro Colorado: comparing two 50-ha plots. *Philosophical Transactions* 354:1721-1897.
- Crawley, M. J. 1993. *Glim for ecologist*. Blackwell, Oxford, Reino Unido.
- Crawley, M. J. 1997. *Plant Ecology*. Blackwell, Cambridge. Reino Unido.
- Currie, D. J. 1991. Energy and large patterns of animal –and plant- species richness. *The American Naturalist* 137: 27- 49.
- Curtis, J. T. y McIntosh, R. P. 1951. An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. *Ecology*, 32: 476-496.
- Dale, M. R. T. 1999. *Spatial pattern analysis in Plant Ecology*. Cambridge studies in Ecology, Reino Unido.
- Dale, M. R. T. y Maclsaac, D. A. 1989. New methods for the analysis of spatial pattern in vegetation. *Journal of Ecology* 77: 78-91.
- Datadesk. 1996. Datadesk, version 6.1 for windows. www.datadesk.com.
- Dauber, J. Hirsch, M. Simmering, D. Waldhardt, R., Otte, A. y Wolters, V. 2003. Landscape structure as an indicator of biodiversity: matrix effects on species richness. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 98: 321-329.
- Dávila, A. P., Villaseñor, R. J. L. Medina, L. R., Ramirez, R. A., Salinas, T. A., Sánchez-Ken, J. y Tenorio, L. P. 1993. Listados florísticos de México. X. Flora del Valle de Tehuacan-Cuicatlán. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Doležal, J. y M. Šrůtel. 2002. Altitudinal changes in composition and structure of mountain-temperate vegetation: a case study from the Western Carpathians. *Plant Ecology* 158: 201-221.

- Ezcurra, E. 1996. *Joule ver. 2.0*. Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F.
- Figueroa Rangel, B. L. y Moreno Gómez, S. 1993. Estructura y sucesión en poblaciones de *Abies religiosa* y *Abies religiosa* var. *emarginata* de la Sierra de Manantlán, Jalisco. *Agrociencia* 2: 49-61
- Flores-Hernández, N., Valiente-Banuet, A., Dávila, P. y Villaseñor, J. L. 1999. La vegetación esclerófila perennifolia del Valle de Tehuacan, Puebla y sus similitudes con la vegetación esclerófila de climas mediterráneos. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 64:41-55.
- Galicia, L., García Oliva, F. y Blanco, J. L. 1995. Efecto de la estructura jerárquica del relieve en la distribución de las características físicas de los suelos en una cuenca tropical estacional mexicana. *Investigaciones Geográficas Boletín*, número especial 3: 53-75.
- García, E. 1988. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. Talleres de Offset Larios, S.A. México, 217 pp.
- Gentry, A. H. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. En: *Evolutionary Biology* (eds. M. K. Hecht, B. Wallace y G. T. Prance). V.15, Plenum Pr., Nueva York.
- 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.
- Gimblett, H. R. 2002. Integrating geographic information systems and agent-based technologies for modeling simulating social and ecological phenomena. En: *Integrating geographic information systems and agent-based modeling techniques for simulating social and ecological processes* (ed. H. R., Gimblett). pp. 1-20. Oxford University Press. Nueva York.
- González, R. 1993. La diversidad de los encinos mexicanos. *Revista de la sociedad mexicana de historia natural* 44: 125-142.

- González Medrano, F. 2003. *Las comunidades vegetales de México*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología. México D.F.
- Grubb, P. J. 1977. Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: with special reference to mineral nutrition. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 8: 83-107.
- Grubb, P. J. y Tanner, E. V. J. 1976. The montane forests and soils of Jamaica: a reassessment. *Journal of the Arnold Arboretum*, 57: 313-368.
- Hamilton, L. S., Juvik, J. O. y Scatena, F. N. 1995. The Puerto Rico tropical cloud forest symposium: Introduction and workshop synthesis. En: *Tropical Montane Cloud Forests* (eds. Hamilton, L. S., J. O. Juvik y F. N. Scatena). pp. 1-23. Springer-Verlag, Nueva York.
- Hawes, C., Stewart, A. J. A. y Evans, H. F. 2002. The impact of wood ants (*Formica rufa*) on the distribution and abundance of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in a Scots pine plantation. *Oecologia* 131: 612- 619.
- Hooghiemstra, H., Van der Hammen, T. y Cleef, A. 2002. Paleoecología de la flora boscosa. En: *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. (eds. Guariata, M. R. y Kattan, G.H.). pp 43-58. San José, Costa Rica.
- Howard, R. A. 1969. The ecology of an elfin forest in Puerto Rico, 8. Studies of stem growth and form, and of leaf structure. *Journal of the Arnold Arboretum* 50: 225 -267.
- Hubbell, S. P., Foster, R. B., Obrien, S. T., Harms, K. E., Condit, R., Wechsler, B., Wright, S. J. y deLao, S. L. 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science* 283: 554-557.
- Hutchinson, M. y Nix, H. 1997. *BIORAP: rapid assessment of biodiversity*. The Australian National University. <http://inccres.anu.edu.au/biorap/index.html>
- Ibarra-Manríquez, G. y M. Martínez-Ramos. 2002. Landscape variation of liana communities in a Neotropical rain forest. *Plant Ecology* 160: 91-112

- INEGI [Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática].1984. Carta geológica. 1:250,000. Oaxaca E14-9. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Aguascalientes.
- INEGI. 1985. Carta de uso de suelo y vegetación 1:250,000. Oaxaca E14-9. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Aguascalientes.
- INEGI. 1991. Carta topográfica. 1: 250,000. Oaxaca E14-9. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Aguascalientes.
- INEGI. 1997. Producción forestal de Oaxaca. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Aguascalientes.
- INEGI. 2000. Carta topográfica 1:50,000. Tlaxiaco de Cabrera E14D28. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Aguascalientes.
- Jeanneret, Ph., Shüpbach, B., y Luka, H. 2003. Quantifying the impact of landscape and habitat features on biodiversity in cultivated landscapes. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 98: 311-320.
- Jiménez R., J. L. 2004. Valle, J. A. 2000. *Estructura del bosque de Abies hickelii Flous et Gauseen en la comunidad de Santa María Yavesia, Distrito de Ixtlán, Oaxaca, México*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 74 pp.
- Johnson, M. H. 1992. Soil vegetation relationship in a tabonuco forest community in the Luquillo Mountains of Puerto Rico. *Journal of Tropical Ecology* 8: 253-263.
- Jongman, R.H.G., ter Braak, C. J. F. y Van tongeren, O. F. R. eds .1995. *Data Analysis in community and landscape ecology*. Cambridge University Press. Reino Unido.
- Kalkhan, M. A. y Stohlgren, T. J. 2000. Using multi-scale sampling and spatial cross-correlation to investigate patterns of plant species richness. *Environmental Monitoring and Assessment* 64: 591-605.
- Kapos V. y Tanner, E. V. J. 1985. Water relations of Jamaican upper montane rain forest trees. *Ecology* 66:241-250.

- Kappelle, M. y Zamora, N. 1995. Changes in woody species richness along an altitudinal gradient in Talamancan montane *Quercus* forest, Costa Rica. En: *Biodiversity and conservation of neotropical forests* (eds. Churchill, S. P., H. Balslev, E. Forero y Lutein, J. L.). pp. 135-148. The New York Botanical Garden Press. Nueva York.
- Kershaw, K. A. 1980. Quantitative and dynamic plant ecology. Edward Arnold publ. Ontario, Canada.
- Kimmins, J. P. 1997. *Forest Ecology: A foundation for sustainable management*. Segunda edición. Prentice Hall, Nueva Jersey.
- Koolhoven W. y Wind, J. 2003. *ILWIS, the integrated land and water information system. 3.2 Academic*. International Institute for aerospace survey and earth sciences (ITC), Holanda
- Krebs, C. J. 1995. *Ecology*. Harper Collins College Publishers, Nueva York..
- Latham, R. E y Ricklefs, R. E. 1993. Global patterns of tree species richness in moist forests: energy-diversity theory not account for variation in species richness. *Oikos* 67: 325- 333
- Leal, M. E. y Kappelle, M. 1994. Leaf anatomy of secondary montane *Quercus* forest in Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 42: 473-478.
- Legendre P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or a new paradigm?. *Ecology* 74:1659-1673.
- Legendre, P y Fortín, M. 1989. Spatial patter and ecological analysis. *Vegetatio* 80: 107-138.
- Lehmann, A., McC. Overton, J. y Leathwick, J. R. 2002. GRASP: Generalized Regression Analysis and Spatial Prediction. *Ecological Modelling* 157:189-207.
- Leigh, G. L. 1975. Structure and climate in tropical rain forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6: 67-86.
- Lieberman, M. y Lieberman, D. 1994. Patterns of density and dispersion of forest tree. En: *La Selva: Ecology and Nature History of a Neotropical Rain Forest*.

- (eds. McDade L. A., K. S. Bawa, H. A. Hespenheide y G. S. Hartshorn). pp. 106-119. The University of Chicago Press, USA.
- Lieberman, D., M. Lieberman, R. Peralta y Hartshorn, G. 1996. Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology* 84: 137-152.
- Lot, A. y Chiang, F. (compiladores). 1986. Manual de Herbario, Administración y Manejo de Colecciones Técnicas de Recolección y Preparación de Ejemplares Botánicos. Trillas, México, D. F.
- MacArthur, R. H. 1965. Patterns of species diversity. *Biological Reviews* 40: 510-533.
- MacArthur, R. H. y Wilson, E. O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princenton University Press.
- McCune, B. y Mefford, M. J. 1997. *PC-ORD for windows, Multivariate Analysis of Ecological Data versión 3.17*. MjM Software, Oregon.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princenton University Press, Princenton, Nueva Jersey.
- Mateucci, S. D. y Colma, A. 1982. *Metodología para el Estudio de la Vegetación*. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Washington, D.C.
- Martínez Gracida, M. 1898. *Haciendas, Ranchos y Pueblos del Estado de Oaxaca*. Imprenta del Gobierno del Estado de Oaxaca. Oaxaca, Oax.
- Metternicht, G. 1999. Planificación regional del uso de la tierra y el agua. *Revista latinoamericana sobre tecnologías y sistemas de información especial integrada* 4: 22-31.
- Mueller-Dombois, D. y Ellenberg, H. 1974. *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. Wiley, Nueva York.
- Nichols, W.F. Killingbeck, K. T. y August, P. V. 1998. The influence of geomorphological heterogeneity on biodiversity, II. A landscape perspective. *Conservation Biology* 12: 371- 379.

- Nixon, K. C. 1998. El género *Quercus* en México. En: *Diversidad Biológica de México: orígenes y distribución* (eds. Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa). pp. 435 – 448, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- O'Loughlin, E. M. 1986. Prediction of surface saturation zones on natural catchments by topographic analysis. *Water Resources Res.* 22: 794-804.
- Pélissier, R., Dray, S. y Sabatier, D. 2002. Within-plot relationships between tree species occurrences and hydrological soil constraints: an example in French Guiana investigated through canonical correlation analysis. *Plant Ecology* 162: 143-156.
- Piñero, D. 1976. La distribución de las plantas en el espacio y su importancia en los estudios de ecología vegetal. *Biología* 1-4:19-25.
- Pritchett, W. L. 1990. *Suelos Forestales*. Limusa Noriega. México D.F.
- Ramírez-García, P., López-Blanco, J. y Ocaña, D. 1997. Mangrove vegetation assessment in the Santiago River Mouth, Mexico, by means of supervised classification using Landsat TM imagery. *Forest Ecology and Management*, 105: 217-229.
- Raven, P. of H., Evert, R. F., Eichhorn, S. E. 1992. *Biology of plants*. Worth publishers. Nueva York.
- Reyes C., M. del P. 2000. *Estructura y distribución del bosque de Abies en la cuenca superior del Río Jamapa, Veracruz*. Tesis de licenciatura. Facultad de Filosofía y Letras, UNAM, México.
- Ricklefs, R. E. y Schluter, D. 1993. Species diversity: regional and historical influences. En: *Species diversity in ecological communities: Historical and geographical perspectives* (eds. Ricklefs, R. E. y Schluter, D.), pp. 350-363. University of Chicago Press, Chicago.
- Roy, S. y Singh, J. S. 1994. Consequences of habitat heterogeneity for availability of nutrients in a dry tropical forest. *Journal of Ecology* 82: 503-509.
- Rosenzweig, M. L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge, Gran Bretaña.

- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México D.F.
- Rzedowski, J. 1998. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. En: *Diversidad Biológica de México: orígenes y distribución* (eds. Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa). pp.129-145, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Salinas, M. A. 2002. *Aspectos ecológicos de patrones espaciales de árboles tropicales, caracteres de historia natural y tipo de hábitat en una selva húmeda neotropical (Chajul Chiapas, México)*. Tesis de licenciatura. Facultad de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolas de Hidalgo. 93 pp.
- Sarmiento, G. 1972. Ecological and floristic convergences between seasonal plant formations in tropical and subtropical South America. *Journal of Ecology* 60:367-410.
- Scatena, F. N. 2002. El bosque tropical desde una perspectiva jerárquica. En: *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. (eds. Guariata, M. R. y Kattan, G.H.). pp 23-42. San José, Costa Rica.
- Schluter, D. y Ricklefs, R. E. 1993. Convergence and regional component of species diversity. En: *Species diversity in ecological communities: Historical and geographical perspectives*. (eds. Ricklefs, R. E. y Schluter, D.) pp. 215-219. University of Chicago Press, Chicago.
- Scudeller, V. V., Martins, F. R. y Shepherd, G. J. 2001. Distribution and abundance of arboreal species in the Atlantic ombrophilous dense forest in Southeastern Brazil. *Plant Ecology* 152: 185–199.
- Shiple, B. y Kelly, P. A. 1987. The individualistic and community-unit concept as falsifiable hypotheses. *Vegetatio* 69: 47-55.
- Shmida, A. y Wilson, M. V. 1985. Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography* 12:1- 20.
- Siebe, C. Jahn, R. y Stahr, K. 1996a. *Manual para la descripción y evaluación de suelos en el campo*. Publ. Especial 4. Sociedad Mexicana de la Ciencia del Suelo, A. C. Chapingo, México.

- Siebe, C., Martínez, M. Segura, G., Rodríguez, J. y Sánchez S. 1996b. Soil and vegetation patterns in the tropical rainforest at Chajul, southeast Mexico. En: *Proceedings of the international congress on soils of tropical forest ecosystems. 3rd. conference on forest soils.* (ed. Simorangkir, D.) pp. 40-58. Mulawarman University Press, Samarida.
- Sørensen, M. M. y Tybirk. Vegetation analysis along a successional gradient from heath to oak forest. *Nordic Journal of Botany* 20: 537-546.
- Sousa, M. y Delgado, A. 1998. Leguminosas mexicana: fitogeografía, endemismo y orígenes. En: *Diversidad Biológica de México: orígenes y distribución* (eds. Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa). pp. 449 – 500, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Sousa, M., Ricker, M. y Hernández, H. 2001. Tree species of family Leguminosae in México. *Harvard paper in botany*, 6: 339-365.
- Sousa, M., Ricker, M. y Hernández, H. 2003. An index for the tree species of the family Leguminosae in México. *Harvard paper in botany*, 7: 381-398.
- Stadtmüller, T. 1987. *Los Bosques Nublados en el Trópico Húmedo*. Universidad de las Naciones Unidas. San José, Costa Rica.
- StatSoft, Inc. 2003. STATISTICA (data analysis software system), version 6. www.statsoft.com.
- Stone, J. R., Gilliam, J. W., Cassel, D. K., Daniels R. B., Nelson, L. A. y Kleis H. J. 1985. Effect of soil erosion and landscape position on the productivity of Piedmont soils. *Soil Science Society American Journal* 49: 987-991.
- Tanner, E. V. J. 1977. Four montane rain forest of Jamaica: A quantitative characterization of the floristics, the soils and the foliar mineral levels, and a discussion of the interrelations. *Journal of Ecology* 65: 883-918.
- Ter Braak, C. J. F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67:1167-1179.
- Tilman, D. y Pacala, S. 1993. The maintenance of species richness in plant communities. En: *Species diversity in ecological communities: Historical and*

- geographical perspectives*. (eds. Ricklefs, R. E. y Schluter, D.) pp. 13-26. University of Chicago Press, Chicago.
- Trejo, I. y Dirzo R. 2002. Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity and Conservation* 11: 2063-2048.
- Urban, D. L., Carol, M., Patrick, N. H. y Stephenson, N.L. 2000. Forest gradient response in Sierran landscapes: the physical template. *Landscape Ecology* 15: 603-620.
- Valiente-Banuet, A., Casas, A., Alcántara, A., Dávila, P., Flores-Hernández, N., Del Coro, M., Villaseñor, J. L. y Ortega, J. 2000. La vegetación del Valle de Tehuacán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 67: 24-74.
- Valle, J. A. 2000. *Análisis estructural de una hectárea de selva alta perennifolia en el monumento natural Yaxchilan (Chiapas), México*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 99 pp.
- Van Zuidam, R. A. 1986. *Aerial photointerpretation in terrain analysis and geomorphologic mapping*. Smith Publishers. Holanda.
- Vázquez G., J. A. y T. J. Givnish. 1998. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlán. *Journal of Ecology* 86: 999-1020.
- Velázquez-Rosas N., J. Meave y S. Vázquez-Santana. 2002. Elevation variation of leaf traits of montane rain forest tree species at La Chinantla, Southern Mexico. *Biotropica* 24: 534-546.
- Villaseñor, J. L. y Espinosa, F. J. 1998. *Catálogo de Malezas de México*. Universidad Nacional Autónoma de México y Fondo de Cultura Económica. México, D.F. 449 pp.
- Waide, R. B., J. K. Zimmerman y Scatena, F. N. 1998. Controls of primary productivity: lessons from the Luquillo mountains in Puerto Rico. *Ecology* 79: 31-37.
- Whittaker, R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213- 251.

- Whittaker, R.H. 1975. *Communities and ecosystems*. 2nd edition. Macmillan, New York.
- Whittaker, R.H. 1980. Approaches to classifying vegetation. En: *Classification of plant communities* (ed. Whittaker, R. H.) pp. 65-80.
- Whitmore, T. C. 1984 *Tropical Rain Forests of the Far East*. Clarendon Press, Oxford.
- Wright, D. H., Currie, D. J., y Maurer, B. A. 1993. Energy supply and patterns of species richness on local and regional scales. En: *Species diversity in ecological communities: Historical and geographical perspectives*. (eds. Ricklefs, R. E. y Schluter, D.) pp. 66-74. University of Chicago Press, Chicago.
- Wright, S. J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130: 1-14.
- Wiens, J. A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3: 385-397.
- Williams-Linera, G., Pérez-García, I. y Tolomé, J. 1996. El bosque mesófilo de montaña y un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México. *La Ciencia y el Hombre* 23: 149-161.
- Yañez, L. y Valdéz, J. I. 1993. *Los encinos de la comunidad de Ixtlán de Juárez, Oaxaca*. Técnica Informática aplicada, S. A. de C.V. Oaxaca.

Apéndice 1. Modelos de regresión utilizados en la estimación de las coberturas de copas (Cob) de árboles a partir de valores de área basal (AB), basados en información obtenida en de 30 localidades de la cuenca del Río Veinte, Valles Centrales, Oaxaca. El modelo empleado fue de la forma $Cob = a + b (AB)$, donde a = ordenada al origen y b = pendiente de la recta de regresión.

Núm	Especie	R ² ajustada	a	b	F	g.l.	p	N
1	<i>Abies</i> sp.	0.8	2.58± 8.33	0.0141± 0.0032	19.15	1,10	0.001385	12
2	<i>Acacia pennatula</i>	0.98	1.1367± 0.3658	0.0687± 0.0034	416.46	1	0.000001	8
3	<i>Acaciella angustissima</i>	0.8851	0.6082± 0.2007	0.1701± 0.0153	124.28	1,15	0.000001	17
4	<i>Ageratina</i> sp.	0.99	4.1± 0.2	0.036± 0.000487	5721.6	1,1	0.00842	3
5	<i>Aralia</i> sp.	0.8876	2.788± 0.187	0.1482± 0.23292	40.5	1,4	0.00312	6
6	<i>Arbutus xalapensis</i>	0.714	1.64± 2.53	0.0941± 0.0151	38.5	1,14	0.00002	16
7	<i>Bursera ariensis</i>	0.919	0.23± 0.146	0.1753± 0.1829	91.87	1,7	0.00003	9
8	<i>Bursera bipinnata</i>	0.808	2.36± 2.15	0.0422± 0.009	17.87	1,3	0.0242	5
9	<i>Bursera</i> sp.	0.86	0.56± 0.29	0.0417± 0.008	25.71	1,3	0.0148	5
10	<i>Cercocarpus fothergilloides</i>	0.73	1.61± 1.1	0.072± 0.013	30.45	1,10	0.00028	12
11	<i>Comarostaphylis polifolia</i>	0.99	-1.75± 0.7	0.54± 0.02	363.98	1,1	0.0334	3
12	<i>Eysenhardtia polystachya</i>	0.74	0.44± 0.1	0.07± 0.008	67.66	1,23	0.000001	24
13a	<i>murucoides</i>	0.96	1.47± 0.86	0.04± 0.004	89.08	1,2	0.0114	4
14	<i>Leucaena diversifolia</i>	0.71	-0.4± 1	0.519± 0.09	30.88	1,11	0.0001	13
15	<i>Myrsine juergensenii</i>	0.86	0.88± 0.64	0.22± 0.022	94.91	1,14	0.0000001	16
16	<i>Pinus lawsoni</i>	0.76	7.73± 3.92	0.03± 0.004	40.42	1,11	0.00005	13
17	<i>Pinus oaxacana</i>	0.97	2.87± 0.99	0.007± 0.00058	172.26	1,3	0.00096	5
18	<i>Pinus oocarpa</i> var. <i>trifoliata</i>	0.98	0.51± 1.38	0.045± 0.0017	693.31	1,10	0.0000001	12
19	<i>Quercus affinis</i>	0.97	0.42± 0.3	0.128± 0.0099	165.43	1,3	0.00101	5
20	<i>Quercus castanea</i>	0.96	0.37± 0.74	0.07± 0.004	275.57	1,8	0.0000001	10
21	<i>Quercus crassifolia</i>	0.704	2.6± 0.39	0.05± 0.003	248.48	1,103	0.0000001	105
22	<i>Quercus glabrescens</i>	0.73	1.52± 1.06	0.06± 0.009	43.21	1,4	0.0001	16
23	<i>Quercus liebmanii</i>	0.76	0.65± 0.35	0.079± 0.007	126.74	1,38	0.0000001	40
24	<i>Quercus magnoliifolia</i>	0.73	1.09± 0.154	0.048± 0.001	621.92	1,229	0.0000001	231
25	<i>Quercus peduncularis</i>	0.806	0.81± 3.97	0.0936± 0.2	21.86	1,4	0.00948	6
26	<i>Quercus</i> sp.1	0.999	3.87± 0.22	0.011± 0.000006	3.59E+06	1,1	0.00034	3

Apéndice 2. Listado florístico de la vegetación arbustiva, arbórea y plantas suculentas presente en la cuenca del Río Veinte, Distrito Centro, Oaxaca. FC= forma de crecimiento sólo para las especies medidas en las localidades de muestreo. S = suculenta, B = arbusto, A = Árbol.

FAMILIA/ Especie	Sitios	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	FC		
ACANTHACEAE																																		
<i>Justicia</i> sp.								*																										
AGAVACEAE																																		
<i>Agave</i> sp. 1		*	*				*	*		*	*	*	*	*	*		*	*			*	*	*	*				*		*	*		S	
<i>Agave</i> sp. 2												*																					S	
<i>Manfreda pringlei</i> Rose																																		
<i>Manfreda</i> sp.																																		
AMARANTHACEA																																		
<i>Iresine diffusa</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.				*																														B
ANACARDIACEAE																																		
<i>Pistacia mexicana</i> Kunth		*										*				*	*				*													A
<i>Pseudosmodium multifolium</i> Rose		*												*		*	*																	B
<i>Rhus mollis</i> Kunth		*				*	*					*		*		*	*			*	*	*	*											B
<i>Rhus terebinthifolia</i> Schldl.												*																						B
ARALIACEAE																																		
<i>Aralia humilis</i> Cav.		*										*				*																		A
<i>Aralia</i> sp.		*																																A
<i>Oreopanax xalapensis</i> (Kunth) Decne. & Planch																									*		*							A
ASPLENIACEAE																																		
<i>Asplenium hallbergii</i> Michael & Beitel																																		
<i>Asplenium monanthes</i> L.																																		
ASTERACEAE																																		
<i>Acourtia reticulata</i> (Lag. Ex. D. Don) Reveal & R.M. King var. <i>reticulata</i>			*																															B
<i>Ageratina areolaris</i> (DC.) Gage										*																								B
<i>Ageratina collodes</i> R. M. King & H. Rob.							*											*																B
<i>Ageratina espinosarum</i> (A. Gray) R.M. Kim & H. Rub. var. <i>espinosarum</i>		*	*														*			*														B
<i>Ageratina liebmannii</i> (Sch. Bip ex Matt) R.M. King & H. Rob.		*	*											*	*		*			*														B
<i>Ageratina</i> sp. 1						*																												B
<i>Ageratina</i> sp. 2																									*									A
<i>Ageratina</i> sp. 3				*																					*									B
<i>Ageratina</i> sp. 4																									*									B
<i>Ageratina</i> sp. 5				*																							*							A
<i>Ageratina tomentella</i> (Schrad.) R.M. King & H. Rob.		*	*									*				*	*	*	*	*	*	*	*				*		*				B	
<i>Alloispermum</i> sp.																											*							B
<i>Archibaccharis serratifolia</i> (Kunth) S.F. Blake							*									*											*							B
<i>Baccharis heterophylla</i> Kunth																								*										B
<i>Baccharis mexicana</i> Cuatrec.																							*											B
<i>Baccharis pteronioides</i> DC.																																		
<i>Baccharis</i> sp.														*																				B

Apéndice 1. Continuación.....

FAMILIA/ Especie	Sítios	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	FC		
<i>Bartlettina</i> sp.					*																											B		
<i>Bidens ostruthioides</i> (DC.) Sch. Bip.																	*															B		
<i>Bidens</i> sp.																																		
<i>Brickellia</i> sp.		*																															B	
<i>Brickellia veronicifolia</i> (Kunth) A. Gray		*	*													*				*													B	
<i>Calea</i> sp.																	*																B	
<i>Calea ternifolia</i> Kunth		*		*				*							*	*	*	*															B	
<i>Gymnosperma glutinosum</i> (Spreng.) Less		*													*																		B	
<i>Otopappus</i> sp.			*																														B	
<i>Perymenium discolor</i> Schrad			*	*				*				*	*		*		*	*			*		*					*	*				B	
<i>Roldana barba-johannis</i> (DC.) H. Rob. & Brettell																										*							B	
<i>Roldana mexicana</i> (Hemsl.) H. Rob. & Brettell					*																												B	
<i>Roldana oaxacana</i> (Hemsl.) H. Rob. & Brettell																								*	*		*						B	
<i>Rumfordia floribunda</i> DC. var. <i>australis</i> R.W. Sanders																											*						B	
<i>Telanthophora uspantanensis</i> (J.M. Coult)																								*									B	
<i>Verbesina sericea</i> Kunth & Bouché			*	*																														B
<i>Verbesina</i> sp. 1																								*										B
<i>Verbesina</i> sp. 2														*																				B
<i>Verbesina</i> sp. 3			*																															B
<i>Viguiera eriophora</i> subsp. <i>eriophora</i> Greenm.																*																		B
<i>Zinnia peruviana</i> (L.) L.																																		
BETULACEAE																																		
<i>Alnus acuminata</i> Kunth																											*							A
BIGNONIACEAE																																		
<i>Tecoma stans</i> (L.) Juss. ex Kunth												*																						A
BOMBACACEAE																																		
<i>Ceiba aescullifolia</i> (Kunth) Britten & Baker f.																																		
BORAGINACEAE																																		
<i>Cordia curassavica</i> (Jacq.) Roem. & Schult.		*	*																															B
<i>Tournefortia</i> sp.																	*																	B
BUDDLEJACEAE																																		
<i>Buddleja cordata</i> Kunth																																		
<i>Buddleja parviflora</i> Kunth																														*				A
<i>Buddleja</i> sp.																									*									A
BURSERACEAE																																		
<i>Bursera</i> aff. <i>glabrifolia</i> (Kunth) Engl.												*																						A
<i>Bursera ariensis</i> (Kunth) McVaugh & Rzed.			*		*	*					*			*	*	*																		A
<i>Bursera bipinnata</i> (Kunth) Engl.		*									*				*					*														A
<i>Bursera galeottiana</i> Engl.																																		

Apéndice 2. Continuación.....

FAMILIA/ Especie	Sítios	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	FC			
<i>Bursera glabrifolia</i> (Kunth) Engl.		*														*																A			
<i>Bursera</i> sp. 1																*				*												A			
<i>Bursera</i> sp. 2																																			
CACTACEAE																																			
<i>Cactaceae</i> sp. 1																*																	S		
<i>Cactaceae</i> sp. 2																				*													S		
<i>Cactaceae</i> sp. 3																*																	S		
<i>Mamillaria</i> sp.																	*		*														S		
<i>Opuntia</i> sp. 1				*								*					*	*	*	*		*						*		*			S		
<i>Opuntia</i> sp. 2			*	*											*	*	*				*													S	
<i>Opuntia</i> sp. 3			*																		*													S	
<i>Opuntia</i> sp. 4			*	*																														S	
<i>Opuntia</i> sp. 5															*																			S	
CAMPANULACEAE																																			
<i>Lobelia laxiflora</i> Kunth																																			
CAPRIFOLIACEAE																																			
<i>Lonicera</i> sp.					*																													B	
CELASTRACEAE																																			
<i>Wimmeria persicifolia</i> Raldk.												*					*																	A	
COMMELINACEAE																																			
<i>Commelina erecta</i> L.																																			
<i>Tradescantia commelinoides</i> Schult. & Schult. f.																																			
CONVOLVULACEAE																																			
<i>Ipomoea murucoides</i> Roem. & Schult.		*	*	*												*																		A	
<i>Ipomoea wolcottiana</i> Rose																																			
CORNACEAE																																			
<i>Cornus disciflora</i> DC.																										*								A	
ERICACEAE																																			
<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth									*	*				*										*	*	*	*		*	*	*	*		A	
<i>Arctostaphylos pungens</i> Kunth					*			*	*	*				*					*								*	*	*	*	*			B	
<i>Comarostaphylis polifolia</i> (Kunth) Zucc. ex Klotzsch					*		*	*	*	*				*				*	*			*					*	*	*	*	*			A	
EUPHORBIACEAE																																			
<i>Acalypha phleoides</i> Cav.																																			
<i>Cnidoscolus</i> sp.																*																		B	
<i>Croton ciliatoglandulosus</i> Steud.																																			
<i>Croton</i> sp.			*																																A
FAGACEAE																																			
<i>Quercus aff. crassifolia</i>									*															*											A
<i>Quercus affinis</i> Scheidw.				*																							*							A	

Apéndice 2. Continuación.....

FAMILIA/ Especie	Sitios	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	FC		
<i>Quercus candicans</i> Née		*									*																					A		
<i>Quercus castanea</i> Née														*				*	*					*		*	*	*	*	*		A		
<i>Quercus conzatti</i> Trel.																			*													A		
<i>Quercus crassifolia</i> Humb. & Bonpl.					*	*	*	*	*	*	*			*										*	*	*		*	*	*	*		A	
<i>Quercus glabrescens</i> Benth.								*		*	*		*		*																		A	
<i>Quercus glaucoides</i> M. Martens & Galeotti		*	*			*	*				*	*		*		*		*			*												A	
<i>Quercus liebmanii</i> Oerst. ex Trel.													*									*											A	
<i>Quercus magnoliifolia</i> Née		*	*		*	*	*				*	*			*	*	*	*			*	*	*					*	*	*	*		A	
<i>Quercus obtusata</i> Bonpl.																								*									A	
<i>Quercus peduncularis</i> Née											*																						A	
<i>Quercus rugosa</i> Née																									*	*	*						A	
<i>Quercus</i> sp. 1																								*	*	*							A	
<i>Quercus</i> sp. 2																								*	*	*							A	
FLACOURTIACEAE																																		
<i>Xylosma flexuosa</i> (Kunth) Hemsl			*																														A	
<i>Xylosma</i> sp.			*																														A	
GARRYACEAE																																		
<i>Garrya laurifolia</i> Hartw. ex Benth.					*																												A	
GERANIACEAE																																		
<i>Geranium deltoideum</i> Rydb.																																		
INDETERMINADA																																		
Indeterminada sp.								*				*					*																B	
LABIATAE																																		
<i>Salvia pubescens</i> Benth.																																		
<i>Satureja macrostema</i> (Benth.) Briq.																									*									B
<i>Satureja mexicana</i> (Benth.) Briq.													*																					B
<i>Stachis coccinea</i> Jacq.																																		
LAURACEAE																																		
<i>Litsea glauscescens</i> Kunth					*																				*		*						A	
LEGUMINOSAE																																		
<i>Acacia farnesiana</i> (L.) Willd.																																		
<i>Acacia pennatula</i> (Schltdl. & Cham.) Benth.		*	*			*					*			*	*					*										*	*		A	
<i>Acaciella angustissima</i> (Mill.) Britton & Rose						*	*				*	*		*		*						*		*				*		*	*		A	
<i>Acaciella</i> sp.																																	A	
<i>Brogniartia</i> sp. 1			*																														B	
<i>Brogniartia</i> sp. 2							*											*															B	
<i>Calliandra</i> sp.		*	*									*		*		*							*										B	
<i>Calliandra grandiflora</i> (L'Hér.) Benth.		*	*			*	*			*	*	*	*	*		*				*		*					*		*	*			B	
<i>Calliandra eriophylla</i> Benth.								*						*																			B	

Apéndice 2. Continuación.....

FAMILIA/ Especie	Sitios	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	FC		
<i>Canavalia villosa</i> Benth.																																		
<i>Chamaecrista glandulosa</i> (L.) Greene																																		
<i>Cologeton hirta</i> (M. Martens & Galeotti) Rose																																		
<i>Conzattia</i> sp.													*																				B	
<i>Coursetia</i> sp.																						*											B	
<i>Dalea</i> sp.		*	*												*					*			*										B	
<i>Desmodium conzattii</i> Greenm.													*											*					*				B	
<i>Desmodium orbiculare</i> Schldl.		*			*	*	*					*	*			*	*			*	*	*	*				*	*	*				B	
<i>Diphysa suberosa</i> S. Watson															*																		B	
<i>Eysenhardtia platycarpa</i> Pennell et Safford																*																	A	
<i>Eysenhardtia polystachya</i> (Ortega) Sarg.		*	*			*	*					*	*		*	*	*	*			*	*	*				*	*	*	*	*		A	
<i>Indigofera densiflora</i> M. Martens & Galeotti																											*	*	*	*			B	
<i>Indigofera lespedezioides</i> Kunth																																		
<i>Leucaena diversifolia</i> (Schldl.) Benth.					*	*	*						*				*			*	*	*							*	*			A	
<i>Lisyloma</i> sp.					*																												A	
<i>Mimosa albida</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.			*																														B	
<i>Mimosa lacerata</i> Rose		*	*												*																			B
<i>Nissolia microptera</i> Polr																																		
<i>Senna holwayana</i> (Rose) H.S. Irwin & Barneby																																		
<i>Stylosanthes</i> sp.																																		
LILIACEAE																																		
<i>Maianthemum amoenum</i> (H.L. Wendl.) La Frankie																																		
LOMARIOPSIDACEAE																																		
<i>Elaphoglossum pringlei</i> (Davenport) Christensen																																		
LORANTHACEAE																																		
<i>Phoradendron brachystachyum</i> (DC.) Nutt.																																		
MALPIGHIACEAE																																		
<i>Bunchosia montana</i> A. Juss.																																		
<i>Gaudichaudia albida</i> Schldl. & Cham.																																		
<i>Malpighia mexicana</i> A. Juss.												*																						A
<i>Malpighia ovata</i> Rose															*																			A
MELIACEAE																																		
<i>Cedrela salvadorensis</i> Standl.																																		
MYRSINACEAE																																		
<i>Myrsine juergensenii</i> (Mez) Ricketson & Pipoly				*																				*		*								A
OLEACEAE																																		
<i>Forestiera racemosa</i> S. Watson																																		
<i>Fraxinus</i> sp. 1		*																																B
<i>Fraxinus</i> sp. 2		*																																B

Apéndice 2. Continuación.....

FAMILIA/ Especie	Sitios	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	FC			
ONAGRACEAE																																			
<i>Fuchsia microphylla</i> Kunth					*						*														*		*							B	
ORCHIDACEAE																																			
<i>Blétia</i> sp.																																			
<i>Dichromanthus aurantiacus</i> (Llave & Lex) Salazar & Soto Arenas																																			
PINACEAE																																			
<i>Abies</i> sp.					*																				*	*								A	
<i>Pinus lawsoni</i> Roezl ex G. Gordon & Glendinning									*		*			*					*										*	*				A A	
<i>Pinus oaxacana</i> Mirov											*													*	*	*								A A	
<i>Pinus oocarpa</i> Schiede ex Schtdl. var. <i>trifoliata</i> Martinez																								*		*									A
<i>Pinus</i> sp. 1																																			
<i>Pinus</i> sp. 2					*																														A
<i>Pinus</i> sp. 3					*																														A
<i>Pinus</i> sp. 4									*																										A
<i>Pinus teocote</i> Schtdl. & Cham.																																			
PIPERACEAE																																			
<i>Peperomia galeoides</i> Kunth																																			
POACEAE																																			
<i>Heteropogon contortus</i> (L.) P. Beauv. ex Roem. & Schult.																																			
<i>Rhynchelitrium repens</i>																																			
POLYGALACEAE																																			
<i>Monnina xalapensis</i> Kunth		*	*		*																														B
POLYPODIACEAE																																			
<i>Phlebodium araneosum</i> (Martens & Galleotti) Michael & Beitel																																			
<i>Phlebodium areolatum</i> (Humb. & Bompl. ex Willd.) J. Sm																																			
<i>Polypodium plebeium</i> Schtdl. & Cham																																			
PTERIDACEAE																																			
<i>Adiantum andicola</i> Liebmann																																			
<i>Astrolepis crassifolia</i> (Houlston & T. Moore) D.M. Benham & Windham																																			
<i>Cheiloplecton rigidum</i> (Sw.) Fee var. <i>rigidum</i>																																			
<i>Pellaea ovata</i> (Desv.) Weatherby																																			
<i>Cheilanthes</i> sp. 1																																			
<i>Cheilanthes</i> sp. 2																																			
<i>Cheilanthes</i> sp. 3																																			
RHAMNACEAE																																			
<i>Ceanothus coeruleus</i> Lag.											*		*	*					*		*	*	*	*	*		*								B
<i>Colubrina macrocarpa</i> (Cav.) G. Don												*	*							*	*	*	*	*	*										B
<i>Karwinskia humboldtiana</i> (Willd. ex Roem. & Schult.) Zucc.		*					*				*					*	*																		B
<i>Rhamnus serrata</i> Willd. ex Roem. & Schult.					*																				*										B

Apéndice 2. Continuación.....

FAMILIA/ Especie	Sítios	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	FC			
ROSACEAE																																			
<i>Amelanchier denticulata</i> (Kunth) K. Koch		*										*					*											*					B		
<i>Cercocarpus fothersgilloides</i> Kunth													*				*				*	*	*					*				*	A		
<i>Prunus capuli</i> Cav.																								*		*							B		
<i>Rubus adenotrichus</i> Schtdl.					*																												B		
RUBIACEAE																																			
<i>Bouvardia ternifolia</i> (Cav.) Schtdl.																																			
<i>Psychotria</i> sp.																												*					B		
RUTACEAE																																			
<i>Zanthoxylum foliolosum</i> Donn. Sm.																																			
<i>Zanthoxylum limoncello</i> Planch. & Oerst. ex Triana & Planch.																																			
<i>Zanthoxylum mollissimum</i> (Engl.) P. Wilson																																			
SALICACEAE																																			
<i>Salix bonplandiana</i> Kunth																																			
SAPINDACEAE																																			
<i>Dodonaea viscosa</i> Jacq		*	*			*	*					*	*		*	*	*			*	*	*						*		*				B	
SCROPHULARIACEAE																																			
<i>Russelia sarmentosa</i> Jacq																																			
<i>Waltheria indica</i> (Kunth) A. Gray		*	*																																B
SELLAGINELLACEAE																																			
<i>Selaginella lepidophylla</i> (Hooker & Greville) Spring																																			
<i>Selaginella pallescens</i> (Presl) Spring																																			
SOLANACEAE																																			
<i>Cestrum</i> sp. 1																												*						B	
<i>Cestrum</i> sp. 2				*																															B
<i>Lycianthes</i> sp.																																			
<i>Solanum appendiculatum</i> Dunal																																			
<i>Solanum dumetorum</i> Roem. & Schult.																																			
<i>Solanum pubigerum</i> Dunal				*																															B
<i>Solanum</i> sp.				*																															B
SYMPLOCACEAE																																			
<i>Symplocos</i> sp.				*																															B
TILIACEAE																																			
<i>Hellicarpus</i> sp.																					*														B
VERBENACEAE																																			
<i>Bouchea prismatica</i> var. <i>brevirostra</i> Grenzeb.																																			
<i>Lantana achyranthifolia</i> Desf.																																			
<i>Lantana camara</i> L.																	*																		B
<i>Lippia graveolans</i> Kunth		*	*									*				*	*				*														B
<i>Stachytarpheta acuminata</i> A. DC.		*																																	B

Apéndice 3. Índice de valor de Importancia (IVI) y características estructurales por especie en la cuenca. Ab= abundancia, Ab%= abun. porcentual, Cob=Cobertura, Cob%=Cob. porcentual, Fre= Frecuencia, Fre %= Fre porcentual, IVI %= para 100, A=altura en m., DAP= diámetro a la altura del pecho en cm, para árboles, T=núm. de tallos máximo.

No.	Especie	Ab	Ab %	Cob (m ²)	Cob %	Fre	Fre %	IVI	IVI %	A min-max	A prom	DAP min-max	DAP Prom	T
1	<i>Quercus magnoliifolia</i>	1227	25.42	4382.36	19.44	18	3.63	48.49	16.16	0.5 - 11	4.1	0.7 - 16.5	4.5	13
2	<i>Quercus crassifolia</i>	392	8.12	2613.85	11.60	14	2.82	22.54	7.51	42005	4.99	1 - 71.5	6.5	9
3	<i>Desmodium orbiculare</i>	318	6.59	403.43	1.79	12	2.42	10.80	3.60	0.4 - 3.5	2.3			
4	<i>Arbutus xalapensis</i>	68	1.41	1428.39	6.34	9	1.81	9.56	3.19	41275	5.98	1 - 46	9.6	4
5	<i>Quercus castanea</i>	82	1.70	1370.48	6.08	8	1.61	9.39	3.13	0.5 - 25	5.98	1 - 85.8	8.2	6
6	<i>Comarostaphylis polifolia</i>	38	0.79	1375.54	6.10	9	1.81	8.70	2.90	1.3 - 14	3.69			
7	<i>Eysenhardtia polystachya</i>	164	3.40	322.21	1.43	17	3.43	8.25	2.75	0.6 - 5	2.6	0.42 - 17	2.9	5
8	<i>Agave sp. 1</i>	168	3.48	53.40	0.24	19	3.83	7.55	2.52	0.1 - 1.2	0.43			
9	<i>Pinus lawsoni</i>	44	0.91	1136.96	5.04	6	1.21	7.17	2.39	42736	9.71	0.64 - 56	12.6	8
10	<i>Dodonaea viscosa</i>	142	2.94	207.00	0.92	14	2.82	6.68	2.23	38108	2.17			
11	<i>Quercus obtusata</i>	38	0.79	1068.42	4.74	1	0.20	5.73	1.91	2.5 - 16	6.77	1.3 - 28.4	8.7	8
12	<i>Quercus glabrescens</i>	76	1.57	623.47	2.77	5	1.01	5.35	1.78	38322	4.88	1 - 28.4	5.8	9
13	<i>Quercus liebmanii</i>	125	2.59	509.20	2.26	2	0.40	5.25	1.75	1.3 - 7.3	3.8	11.0 - 19	4.5	5
14	<i>Quercus glaucooides</i>	86	1.78	370.33	1.64	9	1.81	5.24	1.75	1.2 - 8	3.47	1 - 29	6.4	12
15	<i>Acaciella angustissima</i>	66	1.37	231.10	1.03	11	2.22	4.61	1.54	1.2 - 6.5	2.83	1 - 22	3.5	6
16	<i>Abies sp.</i>	47	0.97	626.68	2.78	3	0.60	4.36	1.45	14611	9.14	1.8 - 105	23.3	1
17	<i>Perymenium discolor</i>	62	1.28	39.26	0.17	12	2.42	3.88	1.29	38047	1.74			
18	<i>Bursera ariensis</i>	45	0.93	285.90	1.27	7	1.41	3.61	1.20	1.2 - 3.3	2.7	1 - 25.3	4.2	4
19	<i>Rhus mollis</i>	49	1.02	67.97	0.30	11	2.22	3.53	1.18	1 - 3.1	1.81			
20	<i>Leucaena diversifolia</i>	40	0.83	152.27	0.68	10	2.02	3.52	1.17	38139	2.8	1 - 9.5	3.8	9
21	<i>Ageratina tomentella</i>	51	1.06	48.90	0.22	11	2.22	3.49	1.16	38078	1.66			
22	<i>Pinus oocarpa var. trifoliata</i>	33	0.68	509.91	2.26	2	0.40	3.35	1.12	1.4 - 19.5	9.55	1.2 - 57.3	10.2	2
23	<i>Quercus rugosa</i>	22	0.46	544.68	2.42	2	0.40	3.28	1.09	1.5 - 20	7.77	1.3 - 62.4	8.7	5
24	<i>Acacia pennatula</i>	34	0.70	207.80	0.92	8	1.61	3.24	1.08	0.4 - 2.5	2	1.0 - 25	5.4	6
25	<i>Lippia graveolens</i>	79	1.64	34.88	0.15	6	1.21	3.00	1.00	1 - 1.3	1.2			
26	<i>Myrsine juergensenii</i>	52	1.08	268.07	1.19	3	0.60	2.87	0.96	1 - 8.5	4.58	1 - 12.6	3.5	2
27	<i>Cercocarpus fothergilloides</i>	28	0.58	184.60	0.82	7	1.41	2.81	0.94	38140	3.64	1.0 - 13.5	5.7	7
28	<i>Ageratina sp. 3</i>	91	1.89	63.12	0.28	2	0.40	2.57	0.86	38047	1.74			
29	<i>Arctostaphylos pungens</i>	63	1.31	144.30	0.64	3	0.60	2.55	0.85	38261	2.22			
30	<i>Pinus oaxacana</i>	32	0.66	227.63	1.01	4	0.81	2.48	0.83	1 - 22.5	8.85	1.6 - 63	14.5	3
31	<i>Calliandra eriophylla</i>	7	0.15	7.31	0.03	11	2.22	2.40	0.80	1 - 1.8	1.27			
32	<i>Ceanothus coeruleus</i>	23	0.48	19.55	0.09	9	1.81	2.38	0.79	38047	1.61			
33	<i>Calliandra grandiflora</i>	53	1.10	42.60	0.19	5	1.01	2.30	0.77	38139	1.8			
34	<i>Opuntia sp. 1</i>	16	0.33	77.78	0.35	8	1.61	2.29	0.76	0.13 - 1.3	0.6			
35	<i>Archibaccharis serratifolia</i>	12	0.25	23.20	0.10	9	1.81	2.17	0.72	1.2 - 3.5	2.2	2.7 - 5.4		
36	<i>Litsea glaucescens</i>	44	0.91	138.53	0.61	3	0.60	2.13	0.71	1.5 - 7.5	3.51	1 - 38.2	3.9	3
37	<i>Calea temifolia</i>	28	0.58	16.78	0.07	7	1.41	2.07	0.69	38018	1.27			
38	<i>Quercus sp. 1</i>	14	0.29	260.21	1.15	3	0.60	2.05	0.68	2.5 - 23	11.4	5 - 81.16	20	2
39	<i>Bursera bipinnata</i>	19	0.39	170.92	0.76	4	0.81	1.96	0.65	0.8 - 5	2.9	0.3 - 19.1	6.3	7
40	<i>Quercus sp. 2</i>	11	0.23	236.19	1.05	3	0.60	1.88	0.63	2.5 - 23	11.9	3.3 - 87.53	25	2
41	<i>Opuntia sp. 2</i>	29	0.60	5.25	0.02	6	1.21	1.83	0.61	0.1 - 1.25	0.55			
42	<i>Mimosa lacerata</i>	50	1.04	30.98	0.14	3	0.60	1.78	0.59	38078	1.8			
43	<i>Dalea sp. 1</i>	32	0.66	18.26	0.08	5	1.01	1.75	0.58	38018	1.21			
44	<i>Pistacia mexicana</i>	15	0.31	87.13	0.39	5	1.01	1.71	0.57	2.1 - 5.5	3.52	0.7 - 11.6	2.9	6
45	<i>Ageratina sp. 5</i>	23	0.48	159.95	0.71	2	0.40	1.59	0.53	38261	5.2	3 - 17.51	6.2	5
46	<i>Ageratina liebmannii</i>	23	0.48	21.99	0.10	5	1.01	1.58	0.53	1.2 - 3	1.63			
47	<i>Amelanchier denticulata</i>	23	0.48	64.16	0.28	4	0.81	1.57	0.52	1 - 3.1	1.84			
48	<i>Quercus aff. crassifolia</i>	18	0.37	172.34	0.76	2	0.40	1.54	0.51	1.6 - 7	4.96	1 - 41.5	5.3	8
49	<i>Fuchsia microphylla</i>	25	0.52	20.73	0.09	4	0.81	1.42	0.47	38047	1.86			
50	<i>Pinus sp. 4</i>	11	0.23	206.82	0.92	1	0.20	1.35	0.45	38322	7.1	0.95 - 58.8	14.81	1

Apéndice 3. Continuación

No.	Especie	N	N%	Cob t	Cob %	Fre	Fre %	IVI	IVI%	Amin-max	A prom	DAPmin-max	DAP Prom	T
51	<i>Ipomoea murucoides</i>	11	0.23	68.90	0.31	4	0.81	1.34	0.45	2.3 - 4.5	3.75	2 - 15.6	5.1	7
52	<i>Karwinskia humboldtiana</i>	11	0.23	8.03	0.04	5	1.01	1.27	0.42	1 - 2.7	1.79			
53	<i>Quercus peduncularis</i>	21	0.44	132.85	0.59	1	0.20	1.23	0.41	38292	4.36	1.5 - 23.8	6.9	10
54	<i>Monnina xalapensis</i>	25	0.52	16.88	0.07	3	0.60	1.20	0.40	0.2 - 3.3	1.46			
55	<i>Quercus affinis</i>	21	0.44	78.37	0.35	2	0.40	1.19	0.40	1.5 - 10	4.14	1.1 - 15	4.1	2
56	<i>Brickellia veronicifolia</i>	12	0.25	10.15	0.05	4	0.81	1.10	0.37	1 - 2.5	1.31			
57	<i>Roldana mexicana</i>	37	0.77	20.61	0.09	1	0.20	1.06	0.35	1.25 - 2.5	1.61			
58	<i>Roldana oaxacana</i>	20	0.41	5.58	0.02	3	0.60	1.04	0.35	43831	2.37			
59	<i>Ageratina espinosarum</i> var. <i>espinosarum</i>	9	0.19	7.78	0.03	4	0.81	1.03	0.34	38018	1.27			
60	<i>Pseudosmodingium multifolium</i>	10	0.21	48.14	0.21	3	0.60	1.03	0.34	1.25 - 5.5	2.76			
61	<i>Mamillaria</i>	4	0.08	93.33	0.41	2	0.40	0.90	0.30	0.1 - 0.9	0.49			
62	<i>Acaciella</i> sp. 1	11	0.23	10.38	0.05	3	0.60	0.88	0.29	1.3 - 5	2.45	1.0 - 4.2	1.6	4
63	<i>Ageratina</i> sp. 2	16	0.33	69.84	0.31	1	0.20	0.84	0.28	1.5 - 5	3.01	1 - 4.5	2.8	2
64	<i>Bursera glabrifolia</i>	5	0.10	75.40	0.33	2	0.40	0.84	0.28	1.25 - 4	2.51	1.0 - 12	7.8	3
65	<i>Colubrina macrocarpa</i>	7	0.15	12.37	0.05	3	0.60	0.80	0.27	0.5 - 6	2.2			
66	<i>Garrya lauriflora</i>	8	0.17	39.42	0.17	2	0.40	0.74	0.25	1.2 - 9	2.71	1 - 12.5	3.02	2
67	<i>Waltheria indica</i>	14	0.29	11.10	0.05	2	0.40	0.74	0.25	1 - 1.6	1.14			
68	<i>Bursera</i> sp.	12	0.25	14.22	0.06	2	0.40	0.71	0.24	1.2 - 4	2.06	0.32 - 10	2.6	3
69	<i>Aralia humilis</i>	3	0.06	8.69	0.04	3	0.60	0.71	0.24	1.25 - 2.7	1.98	1 - 4	2.1	2
70	<i>Desmodium konzattii</i>	4	0.08	3.42	0.02	3	0.60	0.70	0.23	1 - 2.1	1.35			
71	<i>Quercus candicans</i>	7	0.15	33.59	0.15	2	0.40	0.70	0.23	38322	2.86	1 - 8.2	3.4	3
72	<i>Rhamnus serrata</i>	12	0.25	4.69	0.02	2	0.40	0.67	0.22	38047	2.06			
73	<i>Wimmeria persicifolia</i>	7	0.15	21.93	0.10	2	0.40	0.65	0.22	2 - 5.5	3.21			
74	<i>Agave</i> sp. 2	20	0.41	6.00	0.03	1	0.20	0.64	0.21	0.2 - 1.7	0.58			
75	<i>Cordia curassavica</i>	9	0.19	10.64	0.05	2	0.40	0.64	0.21	38018	1.45			
76	<i>Calliandra</i> sp.	10	0.21	4.42	0.02	2	0.40	0.63	0.21	38047	1.7			
77	<i>Cestrum</i> sp. 2	16	0.33	17.22	0.08	1	0.20	0.61	0.20	38047	1.98			
78	<i>Verbesina sericea</i>	8	0.17	3.71	0.02	2	0.40	0.59	0.20	1 - 2.2	1.38			
79	<i>Solanum pubigerum</i>	15	0.31	15.14	0.07	1	0.20	0.58	0.19	1 - 4.5	1.93			
80	<i>Symplocos</i> sp.	3	0.06	67.14	0.30	1	0.20	0.56	0.19	2 - 2.5	2.17			
81	<i>Salvia pubescens</i>	5	0.10	10.60	0.05	2	0.40	0.55	0.18	1.2 - 3	2.23			
82	<i>Quercus konzattii</i>	11	0.23	24.52	0.11	1	0.20	0.54	0.18	2.5 - 6	4.38	1.8 - 15	6.2	6
83	<i>Rumfordia floribunda</i> var. <i>australis</i>	14	0.29	9.20	0.04	1	0.20	0.53	0.18	1.3 - 3.9	1.96			
84	<i>Oreopanax xalapensis</i>	3	0.06	14.63	0.06	2	0.40	0.53	0.18	3.5 - 16	9.5	3.3 - 12.1	8.48	1
85	<i>Calea</i> sp.	2	0.04	16.14	0.07	2	0.40	0.52	0.17	3.1 - 4	3.55			
86	<i>Prunus capuli</i>	4	0.08	2.62	0.01	2	0.40	0.50	0.17	1.1 - 1.8	1.3			
87	<i>Ageratina collodes</i>	4	0.08	1.44	0.01	2	0.40	0.49	0.16	1 - 1.2	1.1			
88	<i>Eysenhardtia platycarpa</i>	10	0.21	14.77	0.07	1	0.20	0.47	0.16	1.5 - 4.5	3.07	1.9 - 4.9	3.3	3
89	<i>Gymnosperma glutinosum</i>	3	0.06	1.91	0.01	2	0.40	0.47	0.16	1.5	1.5			
90	<i>Senna holwayana</i>	3	0.06	1.39	0.01	2	0.40	0.47	0.16	2 - 2.5	2.17			
91	<i>Brogniartia</i> sp. 2	3	0.06	0.65	0.00	2	0.40	0.47	0.16	1.2 - 1.8	1.5			
92	<i>Psychotria</i> sp.	6	0.12	29.42	0.13	1	0.20	0.46	0.15	1.8 - 3.5	2.28			
93	<i>Bartlettina</i> sp.	9	0.19	14.84	0.07	1	0.20	0.45	0.15	1.7 - 2.5	2.03			
94	<i>Opuntia</i> sp. 5	2	0.04	0.87	0.00	2	0.40	0.45	0.15	1 - 2.5	1.75			
95	<i>Mimosa albida</i>	8	0.17	3.16	0.01	1	0.20	0.38	0.13	1.2 - 1.75	1.44			
96	<i>Alloispermum</i> sp.	7	0.15	6.64	0.03	1	0.20	0.38	0.13	38047	1.71			
97	<i>Stachytarpheta acuminata</i>	7	0.15	2.25	0.01	1	0.20	0.36	0.12	1.25 - 2.5	1.77			
98	<i>Solanum</i> sp. 1	6	0.12	4.86	0.02	1	0.20	0.35	0.12	38048	2.67			
99	<i>Roldana barba-johannis</i>	6	0.12	2.22	0.01	1	0.20	0.34	0.11	1.1 - 18	4.2			
100	<i>Cornus disciflora</i>	3	0.06	15.52	0.07	1	0.20	0.33	0.11	5 - 8.5	6.67	2.6 - 8.44	6.27	2
101	<i>Opuntia</i> sp. 3	5	0.10	5.26	0.02	1	0.20	0.33	0.11	0.2 - 0.5	0.39			
102	<i>Satureja mexicana</i>	4	0.08	8.62	0.04	1	0.20	0.32	0.11	38078	2			

Apéndice 3. Continuación

No.	Especie	N	N%	Cob t	Cob %	Fre	Fre %	IVI	IVI%	Amin-max	A prom	DAPmin-max	DAP Prom	T
103	<i>Ageratina</i> sp. 4	5	0.10	3.04	0.01	1	0.20	0.32	0.11	1.2 - 1.9	1.56			
104	<i>Tecoma stans</i>	4	0.08	7.38	0.03	1	0.20	0.32	0.11	2.2 - 3.5	2.93	1.1 - 3.4	1.95	2
105	<i>Satureja macrostema</i>	5	0.10	2.25	0.01	1	0.20	0.32	0.11	1 - 1.5	1.34			
106	<i>Lisyloma</i> sp.	4	0.08	5.95	0.03	1	0.20	0.31	0.10	38047	1.94	3.2 - 21	7	2
107	<i>Coursetia</i> sp.	2	0.04	13.67	0.06	1	0.20	0.30	0.10	1.5	1.5			
108	<i>Alnus acuminata</i>	2	0.04	12.88	0.06	1	0.20	0.30	0.10	2.4 - 7	4.7	6.68 - 13	7.5	2
109	<i>Rhus terebinthifolia</i>	3	0.06	6.86	0.03	1	0.20	0.29	0.10	1.2 - 2.1	1.7			
110	<i>Aralia</i> sp.	4	0.08	1.38	0.01	1	0.20	0.29	0.10	1.25 - 2.5	2.19	1 - 1.5	1.3	1
111	<i>Pinus</i> sp. 3	1	0.02	15.36	0.07	1	0.20	0.29	0.10	8	8	20.5	20.5	1
112	<i>Brogniartia</i> sp. 1	4	0.08	0.68	0.00	1	0.20	0.29	0.10	1.25 - 2	1.44			
113	<i>Tournefortia</i> sp.	2	0.04	9.99	0.04	1	0.20	0.29	0.10	1.2 - 3	2.1			
114	<i>Cnidoscylus</i> sp.	3	0.06	3.60	0.02	1	0.20	0.28	0.09	38078	2.83	1 - 38.3	6.9	8
115	<i>Croton</i> sp.	3	0.06	3.00	0.01	1	0.20	0.28	0.09	1.3 - 4.5	2.93	2.1 - 8.1	6.03	2
116	<i>Iresine diffusa</i>	3	0.06	1.21	0.01	1	0.20	0.27	0.09	1.25 - 3	2			
117	<i>Otopappus</i> sp.	3	0.06	1.20	0.01	1	0.20	0.27	0.09	1.1 - 2.5	1.6			
118	<i>Verbesina</i> sp. 1	3	0.06	0.73	0.00	1	0.20	0.27	0.09	1.1 - 1.8	1.5			
119	<i>Viguiera eriophora</i> subsp. <i>eriophora</i>	1	0.02	9.42	0.04	1	0.20	0.26	0.09	3	3			
120	<i>Baccharis heterophylla</i>	1	0.02	8.48	0.04	1	0.20	0.26	0.09	4.5	4.5			
121	<i>Zanthoxylum limoncello</i>	1	0.02	6.14	0.03	1	0.20	0.25	0.08	4.4	4.4	5.2	5.2	1
122	<i>Ageratina</i> sp. 1	2	0.04	1.30	0.01	1	0.20	0.25	0.08	38018	1.5			
123	<i>Fraxinus</i> sp. 2	2	0.04	1.27	0.01	1	0.20	0.25	0.08	1.3 - 1.6	1.45			
124	<i>Telanthophora uspantanensis</i>	2	0.04	1.07	0.00	1	0.20	0.25	0.08	1.5 - 1.6	1.55			
125	<i>Cestrum</i> sp. 1	2	0.04	0.93	0.00	1	0.20	0.25	0.08	1.1 - 1.5	1.3			
126	<i>Baccharis mexicana</i>	2	0.04	0.79	0.00	1	0.20	0.25	0.08	1 - 1.8	1.4			
127	<i>Opuntia</i> sp. 4	2	0.04	0.20	0.00	1	0.20	0.24	0.08	0.8 - 0.9	0.85			
128	<i>Cactaceae flor amarilla</i>	2	0.04	0.14	0.00	1	0.20	0.24	0.08	0.5 - 0.7	0.6			
129	<i>Acourtia reticulata</i>	2	0.04	0.09	0.00	1	0.20	0.24	0.08	1.25 - 2	1.63			
130	<i>Bursera aff. glabrifolia</i>	2	0.04	0.07	0.00	1	0.20	0.24	0.08	38108	3	1 - 18.8	9.9	1
131	<i>Malpighia ovata</i>	1	0.02	4.70	0.02	1	0.20	0.24	0.08	3	3	1.4 - 2.5	2.4	5
132	<i>Buddleja parviflora</i>	1	0.02	4.34	0.02	1	0.20	0.24	0.08	3.3	3.3	2.7 - 5.4	4.3	5
133	<i>Xylosma</i> sp.	1	0.02	2.86	0.01	1	0.20	0.24	0.08	6	6	6.1	6.1	1
134	<i>Lonicera</i> sp.	1	0.02	2.54	0.01	1	0.20	0.23	0.08	3	3			
135	<i>Malpighia mexicana</i>	1	0.02	2.20	0.01	1	0.20	0.23	0.08	3	3	2 - 2.6	2.3	3
136	<i>Rubus adenotrichus</i>	1	0.02	1.73	0.01	1	0.20	0.23	0.08	1.75	1.75			
137	<i>Indigofera densiflora</i>	1	0.02	1.32	0.01	1	0.20	0.23	0.08	1.1	1.1			
138	<i>Cactaceae columnar</i>	1	0.02	1.13	0.01	1	0.20	0.23	0.08	4.5	4.5			
139	<i>Verbesina</i> sp. 3	1	0.02	1.10	0.00	1	0.20	0.23	0.08	3	3			
140	<i>Diphysa suberosa</i>	1	0.02	1.02	0.00	1	0.20	0.23	0.08	2.5	2.5			
141	<i>Pinus</i> sp. 2	1	0.02	0.57	0.00	1	0.20	0.22	0.07	8	8	1.3	1.3	1
142	<i>Ageratina areolaris</i>	1	0.02	0.55	0.00	1	0.20	0.22	0.07	1.5	1.5			
143	<i>Brickellia</i> sp.	1	0.02	0.51	0.00	1	0.20	0.22	0.07	1.3	1.3			
144	<i>Baccharis</i> sp.	1	0.02	0.42	0.00	1	0.20	0.22	0.07	1.8	1.8			
145	<i>Indeterminada 1</i>	1	0.02	0.35	0.00	1	0.20	0.22	0.07	2.5	2.5			
146	<i>Heliocarpus</i> sp.	1	0.02	0.33	0.00	1	0.20	0.22	0.07	1.5	1.5			
147	<i>Fraxinus</i> sp. 1	1	0.02	0.24	0.00	1	0.20	0.22	0.07	2.1	2.1			
148	<i>Conzattia</i> sp.	1	0.02	0.16	0.00	1	0.20	0.22	0.07	1.78	1.78			
149	<i>Justicia</i> sp.	1	0.02	0.16	0.00	1	0.20	0.22	0.07	1.3	1.3			
150	<i>Verbesina</i> sp. 2	1	0.02	0.16	0.00	1	0.20	0.22	0.07	1.67	1.67			
151	<i>Lantana camara</i>	1	0.02	0.14	0.00	1	0.20	0.22	0.07	1.5	1.5			
152	<i>Buddleja</i> sp.	1	0.02	0.13	0.00	1	0.20	0.22	0.07	1.5	1.5	1	1	1
153	<i>Bidens</i> sp.	1	0.02	0.08	0.00	1	0.20	0.22	0.07	1	1			
154	<i>Cactaceae visnaga</i>	1	0.02	0.01	0.00	1	0.20	0.22	0.07	0.6	0.6			

Apéndice 4. Índices de Valor de Importancia (IVI) de cada una de las 30 localidades medidas en la cuenca del Río Veinte, Valles Centrales, Oaxaca.

No. Sitio	Especie	Ab	Ab%	Cob	Cob%	Fre	Fre%	IVI	IVI%
1	<i>Acacia pennatula</i>	7	8.9	55.9	34.7	5	10	53.5	17.8
	<i>Waltheria indica</i>	13	16.5	9.0	5.6	9	18	40.0	13.3
	<i>Monnina xalapensis</i>	15	19.0	10.5	6.5	5	10	35.5	11.8
	<i>Lippia graveolens</i>	12	15.2	7.0	4.3	6	12	31.5	10.5
	<i>Bursera bipinnata</i>	4	5.1	26.7	16.5	4	8	29.6	9.9
	<i>Ipomoea murucoides</i>	4	5.1	25.8	16.0	4	8	29.1	9.7
	<i>Cordia curassavica</i>	7	8.9	9.7	6.0	5	10	24.9	8.3
	<i>Dalea sp. 1</i>	8	10.1	7.7	4.8	3	6	20.9	7.0
	<i>Brickellia veronicifolia</i>	4	5.1	5.6	3.5	4	8	16.5	5.5
	<i>Bursera glabrifolia</i>	1	1.3	1.6	1.0	1	2	4.3	1.4
	<i>Calea ternifolia</i>	1	1.3	0.7	0.4	1	2	3.7	1.2
	<i>Gymnosperma glutinosum</i>	1	1.3	0.6	0.4	1	2	3.6	1.2
	<i>Brickellia sp.</i>	1	1.3	0.5	0.3	1	2	3.6	1.2
	<i>Ageratina espinosarum var. espinosarum</i>	1	1.3	0.1	0.1	1	2	3.3	1.1
		79	100.0	161.2	100.0	50	100	300.0	100.0
2	<i>Desmodium orbiculare</i>	65	25.5	41.3	18.7	15	10.49	54.7	18.2
	<i>Mimosa lacerata</i>	19	7.5	20.2	9.2	12	8.392	25.0	8.3
	<i>Dodonaea viscosa</i>	26	10.2	7.5	3.4	11	7.91	21.3	7.1
	<i>Eysenhardtia polystachya</i>	14	5.5	19.6	8.9	8	5.594	20.0	6.7
	<i>Quercus glaucooides</i>	6	2.4	28.9	13.1	6	4.196	19.6	6.5
	<i>Ageratina tomentella</i>	18	7.1	9.1	4.1	12	8.392	19.6	6.5
	<i>Agave sp. 1</i>	9	3.5	4.3	2.0	8	5.594	11.1	3.7
	<i>Rhus mollis</i>	7	2.7	8.2	3.7	6	4.5	10.7	3.6
	<i>Calliandra grandiflora</i>	6	2.4	8.9	4.0	5	3.497	9.9	3.3
	<i>Amelanchier denticulata</i>	5	2.0	9.3	4.2	4	2.9	9.0	3.0
	<i>Monnina xalapensis</i>	6	2.4	4.9	2.2	5	3.529	8.1	2.7
	<i>Perymenium discolor</i>	7	2.7	5.8	2.7	3	2.098	7.5	2.5
	<i>Verbesina sericea</i>	6	2.4	2.7	1.2	4	2.9	6.4	2.1
	<i>Acacia pennatula</i>	4	1.6	3.5	1.6	4	2.91	6.0	2.0
	<i>Stachytarpheta acuminata</i>	7	2.7	2.2	1.0	3	2.098	5.9	2.0
	<i>Quercus candicans</i>	6	2.4	0.9	0.4	4	2.797	5.6	1.9
	<i>Lippia graveolens</i>	4	1.6	1.7	0.8	4	2.97	5.1	1.7
	<i>Karwinskia humboldtiana</i>	3	1.2	4.6	2.1	1	0.699	4.0	1.3
	<i>Zanthoxylum limoncello</i>	1	0.4	6.1	2.8	1	0.699	3.9	1.3
	<i>Ipomoea murucoides</i>	2	0.8	3.1	1.4	2	1.9	3.6	1.2
	<i>Aralia sp.</i>	4	1.6	1.4	0.6	1	0.699	2.9	1.0
	<i>Pseudosmodium multifolium</i>	2	0.8	2.8	1.3	1	0.699	2.7	0.9
	<i>Cordia curassavica</i>	2	0.8	1.0	0.4	2	1.93	2.6	0.9
	<i>Ageratina liebmanni</i>	2	0.8	2.5	1.1	1	0.699	2.6	0.9
	<i>Calea sp.</i>	1	0.4	2.9	1.3	1	0.699	2.4	0.8
	<i>Otopappus sp.</i>	3	1.2	1.2	0.5	1	0.72	2.4	0.8
	<i>Xylosma sp.</i>	1	0.4	2.9	1.3	1	0.699	2.4	0.8
	<i>Pistacia mexicana</i>	1	0.4	2.5	1.2	1	0.699	2.2	0.7
	<i>Fraxinus sp. 2</i>	2	0.8	1.3	0.6	1	0.699	2.1	0.7
<i>Waltheria indica</i>	1	0.4	2.1	1.0	1	0.699	2.1	0.7	
<i>Brickellia veronicifolia</i>	2	0.8	0.6	0.3	1	0.699	1.8	0.6	
<i>Quercus magnoliifolia</i>	1	0.4	1.4	0.6	1	0.699	1.7	0.6	
<i>Dalea sp. 1</i>	2	0.8	0.5	0.2	1	0.699	1.7	0.6	
<i>Opuntia sp. 2</i>	2	0.8	0.4	0.2	1	0.699	1.7	0.6	

Apéndice 4. Continuación...

No. Sitio	Especie	Ab	Ab%	Cob	Cob%	Fre	Fre%	IVI	IVI%
	<i>Verbesina</i> sp. 3	1	0.4	1.1	0.5	1	0.699	1.6	0.5
	<i>Opuntia</i> sp. 4	2	0.8	0.2	0.1	1	0.699	1.6	0.5
	<i>Aralia humilis</i>	1	0.4	0.8	0.4	1	0.699	1.5	0.5
	<i>Opuntia</i> sp. 5	1	0.4	0.8	0.4	1	0.699	1.5	0.5
	<i>Calliandra</i> sp.	1	0.4	0.6	0.3	1	0.699	1.3	0.4
	<i>Ageratina espinosarum</i> var. <i>espinosarum</i>	1	0.4	0.3	0.1	1	0.699	1.2	0.4
	<i>Fraxinus</i> sp.1	1	0.4	0.2	0.1	1	0.699	1.2	0.4
		255	100.0	220.6	100.0	143	100	300.0	100.0
3									
	<i>Quercus magnoliifolia</i>	24	17.9	166.1	51.6	10	11.49	81.0	27.0
	<i>Quercus glaucoides</i>	15	11.2	74.9	23.3	10	11.49	46.0	15.3
	<i>Agave</i> sp. 1	21	15.7	8.9	2.8	13	14.94	33.4	11.1
	<i>Dodonaea viscosa</i>	10	7.5	20.5	6.4	10	11.49	25.3	8.4
	<i>Mimosa lacerata</i>	10	7.5	2.2	0.7	4	5.747	13.9	4.6
	<i>Mimosa albida</i>	8	6.0	3.2	1.0	4	4.598	11.5	3.8
	<i>Calliandra</i> sp.	5	3.7	2.7	0.8	4	4.598	9.2	3.1
	<i>Ageratina liebmannii</i>	5	3.7	6.1	1.9	3	3.448	9.1	3.0
	<i>Calliandra grandiflora</i>	5	3.7	2.3	0.7	4	4.598	9.0	3.0
	<i>Calea tenuifolia</i>	4	3.0	6.6	2.0	2	2.299	7.3	2.4
	<i>Opuntia</i> sp.1	4	3.0	1.2	0.4	3	3.448	6.8	2.3
	<i>Croton</i> sp.	3	2.2	3.0	0.9	3	3.448	6.6	2.2
	<i>Ipomoea murucoides</i>	1	0.7	14.9	4.6	1	1.149	6.5	2.2
	<i>Brogniartia</i> sp.1	4	3.0	0.7	0.2	2	2.299	5.5	1.8
	<i>Perymenium discolor</i>	3	2.2	3.0	0.9	2	2.299	5.5	1.8
	<i>Opuntia</i> sp. 2	2	1.5	1.5	0.5	2	2.299	4.3	1.4
	<i>Bursera ariensis</i>	2	1.5	1.0	0.3	2	2.299	4.1	1.4
	<i>Verbesina sericea</i>	2	1.5	1.0	0.3	2	2.299	4.1	1.4
	<i>Acourtia reticulata</i>	2	1.5	0.1	0.0	1	1.149	2.7	0.9
	<i>Eysenhardtia polystachya</i>	1	0.7	1.0	0.3	1	1.149	2.2	0.7
	<i>Ageratina tomentella</i>	1	0.7	0.5	0.2	1	1.149	2.1	0.7
	<i>Calliandra</i> sp.	1	0.7	0.4	0.1	1	1.149	2.0	0.7
	<i>Opuntia</i> sp. 5	1	0.7	0.1	0.0	1	1.149	1.9	0.6
		134	100.0	321.6	100.0	87	100	300.0	100.0
4									
	<i>Abies</i> sp.	31	12.2	354.3	41.2	17	13.82	67.3	22.4
	<i>Ageratina</i> sp. 3	85	33.5	62.3	7.2	20	16.26	57.0	19.0
	<i>Quercus crassifolia</i>	6	2.4	206.3	24.0	3	2.439	28.8	9.6
	<i>Roldana mexicana</i>	37	14.6	20.6	2.4	14	11.38	28.3	9.4
	<i>Solanum pubigerum</i>	15	5.9	15.1	1.8	11	8.943	16.6	5.5
	<i>Litsea glauscesens</i>	9	3.5	36.4	4.2	8	6.504	14.3	4.8
	<i>Cestrum</i> sp. 2	16	6.3	17.2	2.0	7	5.691	14.0	4.7
	<i>Symplocos</i> sp.	3	1.2	67.1	7.8	2	1.626	10.6	3.5
	<i>Quercus affinis</i>	6	2.4	21.5	2.5	6	4.878	9.7	3.2
	<i>Bartlettina</i> sp.	9	3.5	14.8	1.7	5	4.065	9.3	3.1
	<i>Fuchsia microphylla</i>	8	3.1	4.1	0.5	7	5.691	9.3	3.1
	<i>Rhamnus serrata</i>	9	3.5	3.5	0.4	5	4.065	8.0	2.7
	<i>Solanum</i> sp.1	6	2.4	4.9	0.6	5	4.065	7.0	2.3
	<i>Monnina xalapensis</i>	4	1.6	1.4	0.2	4	3.252	5.0	1.7
	<i>Pinus</i> sp. 3	1	0.4	15.4	1.8	1	0.813	3.0	1.0
	<i>Iresine diffusa</i>	3	1.2	1.2	0.1	2	1.626	2.9	1.0
	<i>Ageratina</i> sp. 5	1	0.4	5.3	0.6	1	0.813	1.8	0.6

Apéndice 4. Continuación...

No. Sitio	Especie	Ab	Ab%	Cob	Cob%	Fre	Fre%	IVI	IVI%
4	<i>Lonicera</i> sp.	1	0.4	2.5	0.3	1	0.813	1.5	0.5
	<i>Myrsine juergensenii</i>	1	0.4	2.1	0.2	1	0.813	1.5	0.5
	<i>Rubus adenotrichus</i>	1	0.4	1.7	0.2	1	0.813	1.4	0.5
	<i>Pinus</i> sp. 2	1	0.4	0.6	0.1	1	0.813	1.3	0.4
	<i>Garrya lauriflora</i>	1	0.4	0.5	0.1	1	0.813	1.3	0.4
		254	100.0	859.1	100.0	123	100	300.0	100.0
5	<i>Quercus crassifolia</i>	75	41.2	324.3	56.5	21	32.31	130.0	43.3
	<i>Quercus magnoliifolia</i>	79	43.4	173.0	30.1	21	32.31	105.9	35.3
	<i>Comarostaphylis polifolia</i>	11	6.0	36.7	6.4	8	12.31	24.7	8.2
	<i>Desmodium orbiculare</i>	10	5.5	31.5	5.5	8	12.31	23.3	7.8
	<i>Lisyloma</i> sp.	4	2.2	6.0	1.0	4	6.154	9.4	3.1
	<i>Arctostaphylos pungens</i>	2	1.1	1.4	0.2	2	3.077	4.4	1.5
	<i>Leucaena diversifolia</i>	1	0.5	1.0	0.2	1	1.538	2.3	0.8
			182	100.0	573.8	100.0	65	100	300.0
6	<i>Quercus magnoliifolia</i>	99	59.3	448.9	80.4	20	28.99	168.7	56.2
	<i>Acaciella angustissima</i>	20	12.0	42.4	7.6	14	20.29	39.9	13.3
	<i>Calliandra grandiflora</i>	14	8.4	8.4	1.5	11	15.94	25.8	8.6
	<i>Dodonaea viscosa</i>	8	4.8	14.6	2.6	6	8.696	16.1	5.4
	<i>Desmodium orbiculare</i>	10	6.0	12.5	2.2	4	5.797	14.0	4.7
	<i>Quercus glaucooides</i>	3	1.8	9.0	1.6	2	2.899	6.3	2.1
	<i>Leucaena diversifolia</i>	4	2.4	10.3	1.8	1	1.449	5.7	1.9
	<i>Eysenhardtia polystachya</i>	2	1.2	4.3	0.8	2	2.899	4.9	1.6
	<i>Ageratina</i> sp. 1	2	1.2	1.3	0.2	2	2.899	4.3	1.4
	<i>Quercus crassifolia</i>	1	0.6	3.6	0.6	1	1.449	2.7	0.9
	<i>Acacia pennatula</i>	1	0.6	2.2	0.4	1	1.449	2.4	0.8
	<i>Bursera ariensis</i>	1	0.6	0.5	0.1	1	1.449	2.1	0.7
	<i>Rhus mollis</i>	1	0.6	0.2	0.0	1	1.449	2.1	0.7
	<i>Agave</i> sp. 1	1	0.6	0.1	0.0	1	1.449	2.1	0.7
			167	100.0	558.3	100.0	69	100	300.0
7									0.0
	<i>Quercus magnoliifolia</i>	108	53.2	426.9	74.0	25	24.51	151.7	50.6
	<i>Desmodium orbiculare</i>	20	9.9	22.9	4.0	11	10.78	24.6	8.2
	<i>Eysenhardtia polystachya</i>	11	5.4	37.8	6.6	10	9.804	21.8	7.3
	<i>Quercus glaucooides</i>	10	4.9	32.1	5.6	9	8.824	19.3	6.4
	<i>Agave</i> sp. 1	13	6.4	4.5	0.8	9	8.824	16.0	5.3
	<i>Acaciella angustissima</i>	7	3.4	8.8	1.5	5	4.902	9.9	3.3
	<i>Archibaccharis serratifolia</i>	5	2.5	9.8	1.7	5	4.902	9.1	3.0
	<i>Leucaena diversifolia</i>	5	2.5	5.0	0.9	5	4.902	8.2	2.7
	<i>Dodonaea viscosa</i>	4	2.0	14.4	2.5	3	2.941	7.4	2.5
	<i>Perymenium discolor</i>	3	1.5	1.8	0.3	3	2.941	4.7	1.6
	<i>Karwinskia humboldtiana</i>	3	1.5	1.6	0.3	3	2.941	4.7	1.6
	<i>Bursera ariensis</i>	2	1.0	1.6	0.3	2	1.961	3.2	1.1
	<i>Calea ternifolia</i>	2	1.0	1.2	0.2	2	1.961	3.2	1.1
	<i>Rhus mollis</i>	2	1.0	0.8	0.1	2	1.961	3.1	1.0
	<i>Brogniartia</i> sp. 2	2	1.0	0.6	0.1	2	1.961	3.0	1.0
	<i>Quercus glabrescens</i>	1	0.5	3.9	0.7	1	0.98	2.1	0.7
	<i>Calliandra grandiflora</i>	1	0.5	1.6	0.3	1	0.98	1.8	0.6
	<i>Comarostaphylis polifolia</i>	1	0.5	0.9	0.2	1	0.98	1.6	0.5
	<i>Ageratina collodes</i>	1	0.5	0.4	0.1	1	0.98	1.5	0.5
<i>Indeterminada 1</i>	1	0.5	0.4	0.1	1	0.98	1.5	0.5	

Apéndice 4. Continuación...

No. Sitio	Especie	Ab	Ab%	Cob	Cob%	Fre	Fre%	IVI	IVI%
7	<i>Justicia sp.</i>	1	0.5	0.2	0.0	1	0.98	1.5	0.5
		203	100.0	577.3	100.0	102	100	300.0	100.0
8	<i>Quercus crassifolia</i>	111	80.4	437.4	43.0	24	53.33	176.7	58.9
	<i>Pinus lawsoni</i>	15	10.9	458.3	45.0	11	24.44	80.3	26.8
	<i>Comarostaphylis polifolia</i>	11	8.0	121.1	11.9	9	20	39.9	13.3
	<i>Arctostaphylos pungens</i>	1	0.7	1.4	0.1	1	2.222	3.1	1.0
		138	100.0	1018.20	100.0	45	100	300.0	100.0
9	<i>Quercus crassifolia</i>	46	49.5	361.8	27.1	17	34.69	111.3	37.1
	<i>Comarostaphylis polifolia</i>	3	3.2	534.9	40.1	3	6.122	49.4	16.5
	<i>Quercus aff. crassifolia</i>	17	18.3	167.2	12.5	9	18.37	49.2	16.4
	<i>Pinus sp. 4</i>	11	11.8	206.8	15.5	8	16.33	43.7	14.6
	<i>Arctostaphylos pungens</i>	11	11.8	49.4	3.7	7	14.29	29.8	9.9
	<i>Arbutus xalapensis</i>	2	2.2	8.3	0.6	2	4.082	6.9	2.3
	<i>Agave sp. 1</i>	2	2.2	0.5	0.0	2	4.082	6.3	2.1
	<i>Calliandra eriophylla</i>	1	1.1	5.3	0.4	1	2.041	3.5	1.2
		93	100.0	1334.25	100.0	49	100	300.0	100.0
10	<i>Quercus crassifolia</i>	22	23.9	225.7	19.2	14	20.9	64.0	21.3
	<i>Quercus peduncularis</i>	21	22.8	132.8	11.3	13	19.4	53.5	17.8
	<i>Pinus lawsoni</i>	13	14.1	216.8	18.4	10	14.93	47.5	15.8
	<i>Quercus glabrescens</i>	13	14.1	94.4	8.0	9	13.43	35.6	11.9
	<i>Comarostaphylis polifolia</i>	4	4.3	349.1	29.7	4	5.97	40.0	13.3
	<i>Pinus oaxacana</i>	7	7.6	88.5	7.5	6	8.955	24.1	8.0
	<i>Ceanothus coeruleus</i>	6	6.5	8.4	0.7	5	7.463	14.7	4.9
	<i>Arbutus xalapensis</i>	2	2.2	23.5	2.0	2	2.985	7.2	2.4
	<i>Quercus candicans</i>	1	1.1	32.7	2.8	1	1.493	5.4	1.8
	<i>Fuchsia microphylla</i>	1	1.1	3.3	0.3	1	1.493	2.9	1.0
	<i>Ageratina areolaris</i>	1	1.1	0.5	0.0	1	1.493	2.6	0.9
	<i>Agave sp. 1</i>	1	1.1	0.1	0.0	1	1.493	2.6	0.9
		92	100.0	1175.96	100.0	67	100	300.0	100.0
	11	<i>Bursera ariensis</i>	24	12.0	192.7	27.6	14	10.45	50.1
<i>Quercus glaucoides</i>		28	14.0	109.6	15.7	14	10.45	40.1	13.4
<i>Desmodium orbiculare</i>		29	14.5	41.9	6.0	18	13.43	33.9	11.3
<i>Dodonaea viscosa</i>		18	9.0	37.8	5.4	14	10.45	24.9	8.3
<i>Bursera bipinnata</i>		7	3.5	94.9	13.6	7	5.224	22.3	7.4
<i>Eysenhardtia polystachya</i>		14	7.0	23.7	3.4	11	8.209	18.6	6.2
<i>Agave sp. 2</i>		20	10.0	6.0	0.9	5	3.731	14.6	4.9
<i>Acaciella angustissima</i>		4	2.0	70.5	10.1	3	2.239	14.3	4.8
<i>Amelanchier denticulata</i>		9	4.5	24.4	3.5	6	4.478	12.5	4.2
<i>Wimmeria persicifolia</i>		6	3.0	18.8	2.7	5	3.731	9.4	3.1
<i>Perymenium discolor</i>		6	3.0	3.4	0.5	5	3.731	7.2	2.4
<i>Acacia pennatula</i>		4	2.0	14.0	2.0	4	2.985	7.0	2.3
<i>Quercus glabrescens</i>		4	2.0	21.1	3.0	2	1.493	6.5	2.2
<i>Tecoma stans</i>		4	2.0	7.4	1.1	4	2.985	6.0	2.0
<i>Salvia pubescens</i>		4	2.0	5.2	0.7	4	2.985	5.7	1.9
<i>Rhus terebinthifolia</i>		3	1.5	6.9	1.0	3	2.239	4.7	1.6
<i>Lippia graveolens</i>		3	1.5	1.6	0.2	3	2.239	4.0	1.3
<i>Agave sp. 1</i>		2	1.0	1.2	0.2	2	1.493	2.7	0.9
<i>Karwinskia humboldtiana</i>		2	1.0	0.5	0.1	2	1.493	2.6	0.9

Apéndice 4. Continuación...

No. Sitio	Especie	Ab	Ab%	Cob	Cob%	Fre	Fre%	IVI	IVI%
11	<i>Bursera aff. glabrifolia</i>	2	1.0	0.1	0.0	2	1.493	2.5	0.8
	<i>Calliandra grandiflora</i>	1	0.5	4.7	0.7	1	0.746	1.9	0.6
	<i>Opuntia sp. 1</i>	2	1.0	0.8	0.1	1	0.746	1.9	0.6
	<i>Pistacia mexicana</i>	1	0.5	4.1	0.6	1	0.746	1.8	0.6
	<i>Aralia humilis</i>	1	0.5	3.2	0.5	1	0.746	1.7	0.6
	<i>Malpighia mexicana</i>	1	0.5	2.2	0.3	1	0.746	1.6	0.5
	<i>Quercus magnoliifolia</i>	1	0.5	1.1	0.2	1	0.746	1.4	0.5
		200	100.0	697.7	100.0	134	100	300.0	100.0
12	<i>Quercus liebmanii</i>	120	58.3	495.9	73.1	23	27.06	158.4	52.8
	<i>Quercus magnoliifolia</i>	9	4.4	51.5	7.6	6	7.059	19.0	6.3
	<i>Desmodium orbiculare</i>	14	6.8	17.6	2.6	8	9.412	18.8	6.3
	<i>Agave sp. 1</i>	16	7.8	4.2	0.6	8	9.412	17.8	5.9
	<i>Perymenium discolor</i>	8	3.9	6.8	1.0	7	8.235	13.1	4.4
	<i>Cercocarpus fothergilloides</i>	5	2.4	28.1	4.1	4	4.706	11.3	3.8
	<i>Eysenhardtia polystachya</i>	5	2.4	9.0	1.3	5	5.882	9.6	3.2
	<i>Ageratina tomentella</i>	4	1.9	4.8	0.7	4	4.706	7.4	2.5
	<i>Colubrina macrocarpa</i>	4	1.9	3.4	0.5	4	4.706	7.1	2.4
	<i>Satureja mexicana</i>	4	1.9	8.6	1.3	3	3.529	6.7	2.2
	<i>Rhus mollis</i>	3	1.5	9.6	1.4	3	3.529	6.4	2.1
	<i>Leucaena diversifolia</i>	3	1.5	24.4	3.6	1	1.176	6.2	2.1
	<i>Ceanothus coeruleus</i>	3	1.5	3.6	0.5	2	2.353	4.3	1.4
	<i>Leucaena diversifolia</i>	2	1.0	2.7	0.4	1	1.176	2.6	0.9
	<i>Calliandra grandiflora</i>	1	0.5	3.1	0.5	1	1.176	2.1	0.7
	<i>Quercus liebmanii</i>	1	0.5	2.2	0.3	1	1.176	2.0	0.7
	<i>Acaciella angustissima</i>	1	0.5	1.7	0.3	1	1.176	1.9	0.6
	<i>Dodonaea viscosa</i>	1	0.5	1.4	0.2	1	1.176	1.9	0.6
	<i>Conzattia sp.</i>	1	0.5	0.2	0.0	1	1.176	1.7	0.6
	<i>Acaciella sp. 1</i>	1	0.5	0.1	0.0	1	1.176	1.7	0.6
		206	100.0	678.8	100.0	85	100	300.0	100.0
13	<i>Quercus glabrescens</i>	25	43.1	323.3	44.5	17	36.96	124.5	41.5
	<i>Quercus castanea</i>	9	15.5	172.1	23.7	8	17.39	56.6	18.9
	<i>Quercus crassifolia</i>	8	13.8	91.0	12.5	5	10.87	37.2	12.4
	<i>Arbutus xalapensis</i>	5	8.6	90.6	12.5	5	10.87	31.9	10.6
	<i>Pinus lawsoni</i>	2	3.4	47.3	6.5	2	4.348	14.3	4.8
	<i>Agave sp. 1</i>	2	3.4	1.0	0.1	2	4.348	7.9	2.6
	<i>Arctostaphylos pungens</i>	1	1.7	0.7	0.1	1	2.174	4.0	1.3
	<i>Baccharis sp.</i>	1	1.7	0.4	0.1	1	2.174	4.0	1.3
	<i>Desmodium conzattii</i>	1	1.7	0.4	0.1	1	2.174	3.9	1.3
	<i>Calliandra sp.</i>	1	1.7	0.2	0.0	1	2.174	3.9	1.3
	<i>Verbesina sp. 2</i>	1	1.7	0.2	0.0	1	2.174	3.9	1.3
	<i>Ceanothus coeruleus</i>	1	1.7	0.1	0.0	1	2.174	3.9	1.3
	<i>Calliandra grandiflora</i>	1	1.7	0.1	0.0	1	2.174	3.9	1.3
			58	100.0	727.3	100.0	46	100	300.0
14	<i>Dodonaea viscosa</i>	30	24.8	34.3	22.5	17	19.77	67.1	22.4
	<i>Eysenhardtia polystachya</i>	26	21.5	38.9	25.5	15	17.44	64.5	21.5
	<i>Rhus mollis</i>	15	12.4	18.7	12.3	9	10.47	35.2	11.7
	<i>Calliandra grandiflora</i>	14	11.6	7.8	5.1	12	13.95	30.7	10.2
	<i>Pseudosmodium multifolium</i>	6	5.0	19.5	12.8	5	5.814	23.5	7.8
	<i>Opuntia sp. 3</i>	5	4.1	5.3	3.5	5	5.814	13.4	4.5

Apéndice 4. Continuación...

No. Sitio	Especie	Ab	Ab%	Cob	Cob%	Fre	Fre%	IVI	IVI%
14	<i>Calliandra eriophylla</i>	6	5.0	2.0	1.3	5	5.814	12.1	4.0
	<i>Agave sp. 1</i>	5	4.1	1.1	0.7	5	5.814	10.7	3.6
	<i>Acaciella angustissima</i>	1	0.8	11.9	7.8	1	1.163	9.8	3.3
	<i>Opuntia sp. 2</i>	4	3.3	1.4	0.9	3	3.488	7.7	2.6
	<i>Quercus glaucooides</i>	1	0.8	7.2	4.7	1	1.163	6.7	2.2
	<i>Perymenium discolor</i>	3	2.5	0.7	0.5	3	3.488	6.5	2.2
	<i>Gymnosperma glutinosum</i>	2	1.7	1.3	0.9	2	2.326	4.9	1.6
	<i>Acacia pennatula</i>	1	0.8	1.4	0.9	1	1.163	2.9	1.0
	<i>Bursera ariensis</i>	1	0.8	0.5	0.4	1	1.163	2.4	0.8
	<i>Calea ternifolia</i>	1	0.8	0.2	0.2	1	1.163	2.1	0.7
		121	100.0	152.3	100.0	86	100	300.0	100.0
15	<i>Quercus glabrescens</i>	33	21.2	180.8	32.2	16	15.38	68.8	22.9
	<i>Bursera ariensis</i>	12	7.7	82.7	14.7	10	9.615	32.1	10.7
	<i>Mimosa lacerata</i>	21	13.5	8.6	1.5	9	8.654	23.7	7.9
	<i>Calea ternifolia</i>	16	10.3	6.6	1.2	9	8.654	20.1	6.7
	<i>Dodonaea viscosa</i>	10	6.4	38.7	6.9	7	6.731	20.0	6.7
	<i>Ageratina liebmanni</i>	14	9.0	12.7	2.3	9	8.654	19.9	6.6
	<i>Bursera glabrifolia</i>	4	2.6	73.8	13.2	4	3.846	19.6	6.5
	<i>Eysenhardtia polystachya</i>	5	3.2	38.6	6.9	4	3.846	13.9	4.6
	<i>Ipomoea murucoides</i>	4	2.6	25.1	4.5	3	2.885	9.9	3.3
	<i>Quercus magnoliifolia</i>	5	3.2	17.3	3.1	3	2.885	9.2	3.1
	<i>Acacia pennatula</i>	4	2.6	12.9	2.3	3	2.885	7.7	2.6
	<i>Lippia graveolens</i>	4	2.6	1.8	0.3	4	3.846	6.7	2.2
	<i>Cnidosculus sp.</i>	3	1.9	3.6	0.6	3	2.885	5.5	1.8
	<i>Bursera bipinnata</i>	2	1.3	10.3	1.8	2	1.923	5.0	1.7
	<i>Tournefortia sp.</i>	2	1.3	10.0	1.8	2	1.923	5.0	1.7
	<i>Opuntia sp. 2</i>	3	1.9	0.5	0.1	3	2.885	4.9	1.6
	<i>Pistacia mexicana</i>	2	1.3	4.5	0.8	2	1.923	4.0	1.3
	<i>Calea sp.</i>	1	0.6	13.2	2.4	1	0.962	4.0	1.3
	<i>Viguiera eriophora subsp. eriophora</i>	1	0.6	9.4	1.7	1	0.962	3.3	1.1
	<i>Malpighia ovata</i>	1	0.6	4.7	0.8	1	0.962	2.4	0.8
	<i>Dalea sp.1</i>	2	1.3	0.3	0.1	1	0.962	2.3	0.8
	<i>Cactaceae columnar</i>	1	0.6	1.1	0.2	1	0.962	1.8	0.6
	<i>Senna holwayana</i>	1	0.6	1.0	0.2	1	0.962	1.8	0.6
	<i>Brickellia veronicifolia</i>	1	0.6	1.0	0.2	1	0.962	1.8	0.6
	<i>Diphysa suberosa</i>	1	0.6	1.0	0.2	1	0.962	1.8	0.6
	<i>Calliandra sp.</i>	1	0.6	0.3	0.0	1	0.962	1.7	0.6
	<i>Karwinskia humboldtiana</i>	1	0.6	0.2	0.0	1	0.962	1.6	0.5
<i>Cactaceae visnaga</i>	1	0.6	0.0	0.0	1	0.962	1.6	0.5	
		156	100.0	560.8	100.0	104	100	300.0	100.0
16	<i>Desmodium orbiculare</i>	50	23.6	54.9	8.5	23	16.55	48.7	16.2
	<i>Quercus glaucooides</i>	19	9.0	94.3	14.7	10	7.194	30.8	10.3
	<i>Pistacia mexicana</i>	9	4.2	74.7	11.6	7	5.036	20.9	7.0
	<i>Quercus magnoliifolia</i>	11	5.2	68.1	10.6	6	4.317	20.1	6.7
	<i>Eysenhardtia polystachya</i>	14	6.6	30.8	4.8	10	7.194	18.6	6.2
	<i>Mamillaria</i>	1	0.5	93.3	14.5	1	0.719	15.7	5.2
	<i>Rhus mollis</i>	13	6.1	14.0	2.2	9	6.475	14.8	4.9
	<i>Cercocarpus fothergilloides</i>	6	2.8	57.0	8.9	4	2.878	14.6	4.9
	<i>Ageratina tomentella</i>	12	5.7	9.5	1.5	8	5.755	12.9	4.3
	<i>Dodonaea viscosa</i>	10	4.7	5.7	0.9	8	5.755	11.4	3.8

Apéndice 4. Continuación...

No. Sitio	Especie	Ab	Ab%	Cob	Cob%	Fre	Fre%	IVI	IVI%
16	<i>Leucaena diversifolia</i>	5	2.4	33.5	5.2	4	2.878	10.4	3.5
	<i>Perymenium discolor</i>	10	4.7	6.4	1.0	5	3.597	9.3	3.1
	<i>Opuntia</i> sp. 2	8	3.8	0.8	0.1	7	5.036	8.9	3.0
	<i>Amelanchier denticulata</i>	5	2.4	23.5	3.7	4	2.878	8.9	3.0
	<i>Agave</i> sp. 1	6	2.8	2.2	0.3	6	4.317	7.5	2.5
	<i>Pseudosmodium multifolium</i>	2	0.9	25.9	4.0	2	1.439	6.4	2.1
	<i>Archibaccharis serratifolia</i>	4	1.9	9.8	1.5	4	2.878	6.3	2.1
	<i>Bursera ariensis</i>	3	1.4	6.9	1.1	3	2.158	4.7	1.6
	<i>Calea ternifolia</i>	3	1.4	1.3	0.2	3	2.158	3.8	1.3
	<i>Opuntia</i> sp.1	4	1.9	0.1	0.0	2	1.439	3.3	1.1
	<i>Bursera</i> sp.	2	0.9	5.3	0.8	2	1.439	3.2	1.1
	<i>Karwinskia humboldtiana</i>	2	0.9	1.1	0.2	2	1.439	2.5	0.8
	<i>Acaciella angustissima</i>	1	0.5	7.2	1.1	1	0.719	2.3	0.8
	<i>Salvia pubescens</i>	1	0.5	5.4	0.8	1	0.719	2.0	0.7
	<i>Aralia humilis</i>	1	0.5	4.6	0.7	1	0.719	1.9	0.6
	<i>Lippia graveolens</i>	2	0.9	1.3	0.2	1	0.719	1.9	0.6
	<i>Ageratina espinosarum</i> var. <i>espinosarum</i>	2	0.9	0.9	0.1	1	0.719	1.8	0.6
	<i>Senna holwayana</i>	2	0.9	0.4	0.1	1	0.719	1.7	0.6
	<i>Wimmeria persicifolia</i>	1	0.5	3.1	0.5	1	0.719	1.7	0.6
	<i>Ageratina liebmannii</i>	1	0.5	0.5	0.1	1	0.719	1.3	0.4
<i>Lantana camara</i>	1	0.5	0.1	0.0	1	0.719	1.2	0.4	
<i>Bidens</i> sp.	1	0.5	0.1	0.0	1	0.719	1.2	0.4	
		212	100.0	642.8	100.0	139	100	300.0	100.0
17	<i>Quercus magnoliifolia</i>	101	49.3	316.3	78.2	24	28.92	156.4	52.1
	<i>Desmodium orbiculare</i>	30	14.6	41.5	10.3	15	18.07	43.0	14.3
	<i>Agave</i> sp. 1	34	16.6	5.4	1.3	18	21.69	39.6	13.2
	<i>Eysenhardtia polystachya</i>	26	12.7	35.0	8.6	13	15.66	37.0	12.3
	<i>Perymenium discolor</i>	5	2.4	3.3	0.8	4	4.819	8.1	2.7
	<i>Quercus castanea</i>	2	1.0	2.1	0.5	2	2.41	3.9	1.3
	<i>Calliandra grandiflora</i>	2	1.0	0.3	0.1	2	2.41	3.5	1.2
	<i>Rhus mollis</i>	1	0.5	0.3	0.1	1	1.205	1.8	0.6
	<i>Calea ternifolia</i>	1	0.5	0.2	0.1	1	1.205	1.8	0.6
	<i>Opuntia</i> sp.1	1	0.5	0.1	0.0	1	1.205	1.7	0.6
	<i>Brogniartia</i> sp.2	1	0.5	0.1	0.0	1	1.205	1.7	0.6
	<i>Comarostaphylis polifolia</i>	1	0.5	0.0	0.0	1	1.205	1.7	0.6
			205	100.0	404.5	100.0	83	100	300.0
18	<i>Pinus lawsoni</i>	6	8.7	143.8	41.8	5	8.772	59.3	19.8
	<i>Arctostaphylos pungens</i>	17	24.6	23.9	7.0	12	21.05	52.7	17.6
	<i>Quercus magnoliifolia</i>	7	10.1	88.9	25.8	7	12.28	48.3	16.1
	<i>Quercus castanea</i>	8	11.6	41.9	12.2	8	14.04	37.8	12.6
	<i>Quercus conzattii</i>	11	15.9	24.5	7.1	8	14.04	37.1	12.4
	<i>Comarostaphylis polifolia</i>	5	7.2	9.0	2.6	5	8.772	18.6	6.2
	<i>Ageratina collodes</i>	3	4.3	1.0	0.3	3	5.263	9.9	3.3
	<i>Quercus glaucoides</i>	2	2.9	8.3	2.4	2	3.509	8.8	2.9
	<i>Ceanothus coeruleus</i>	3	4.3	2.2	0.6	2	3.509	8.5	2.8
	<i>Mamilaria</i>	3	4.3	0.0	0.0	2	3.509	7.9	2.6
	<i>Cactaceae flor amarilla</i>	2	2.9	0.1	0.0	1	1.754	4.7	1.6
	<i>Ageratina tomentella</i>	1	1.4	0.2	0.0	1	1.754	3.3	1.1
	<i>Opuntia</i> sp.1	1	1.4	0.0	0.0	1	1.754	3.2	1.1

Apéndice 4. Continuación...

No. Sitio	Especie	Ab	Ab%	Cob	Cob%	Fre	Fre%	IVI	IVI%
18		69	100.0	343.9	100.0	57	100	300.0	100.0
19									
	<i>Lippia graveolens</i>	54	38.8	21.5	9.7	18	22.78	71.4	23.8
	<i>Acacia pennatula</i>	8	5.8	105.6	47.9	5	6.329	60.0	20.0
	<i>Dalea sp. 1</i>	19	13.7	9.6	4.3	11	13.92	31.9	10.6
	<i>Bursera bipinnata</i>	6	4.3	39.1	17.7	5	6.329	28.4	9.5
	<i>Dodonaea viscosa</i>	11	7.9	11.2	5.1	8	10.13	23.1	7.7
	<i>Bursera sp.</i>	10	7.2	8.9	4.0	7	8.861	20.1	6.7
	<i>Opuntia sp. 2</i>	10	7.2	0.5	0.2	5	6.329	13.8	4.6
	<i>Ageratina espinosarum var. espinosarum</i>	5	3.6	6.5	2.9	5	6.329	12.9	4.3
	<i>Brickellia veronicifolia</i>	5	3.6	2.9	1.3	5	6.329	11.2	3.7
	<i>Ageratina tomentella</i>	4	2.9	9.3	4.2	3	3.797	10.9	3.6
	<i>Pistacia mexicana</i>	2	1.4	1.2	0.5	2	2.532	4.5	1.5
	<i>Agave sp. 1</i>	2	1.4	0.1	0.0	2	2.532	4.0	1.3
	<i>Rhus mollis</i>	1	0.7	3.7	1.7	1	1.266	3.7	1.2
	<i>Heliocarpus sp.</i>	1	0.7	0.3	0.1	1	1.266	2.1	0.7
	<i>Ageratina liebmannii</i>	1	0.7	0.2	0.1	1	1.266	2.1	0.7
		139	100.0	220.4	100.0	79	100	300.0	100.0
20									
	<i>Quercus magnoliifolia</i>	87	45.3	470.7	76.7	25	29.41	151.4	50.5
	<i>Desmodium orbiculare</i>	56	29.2	91.9	15.0	21	24.71	68.8	22.9
	<i>Perymenium discolor</i>	12	6.3	4.8	0.8	11	12.94	20.0	6.7
	<i>Agave sp. 1</i>	11	5.7	2.5	0.4	7	8.235	14.4	4.8
	<i>Eysenhardtia polystachya</i>	7	3.6	16.4	2.7	4	4.706	11.0	3.7
	<i>Dodonaea viscosa</i>	7	3.6	4.1	0.7	5	5.882	10.2	3.4
	<i>Ceanothus coeruleus</i>	3	1.6	3.0	0.5	3	3.529	5.6	1.9
	<i>Quercus glaucoides</i>	2	1.0	6.1	1.0	2	2.353	4.4	1.5
	<i>Cercocarpus fothergilloides</i>	1	0.5	6.1	1.0	1	1.176	2.7	0.9
	<i>Leucaena diversifolia</i>	1	0.5	3.8	0.6	1	1.176	2.3	0.8
	<i>Calliandra grandiflora</i>	1	0.5	1.5	0.2	1	1.176	1.9	0.6
	<i>Colubrina macrocarpa</i>	1	0.5	1.4	0.2	1	1.176	1.9	0.6
	<i>Ageratina tomentella</i>	1	0.5	0.8	0.1	1	1.176	1.8	0.6
	<i>Rhus mollis</i>	1	0.5	0.4	0.1	1	1.176	1.8	0.6
	<i>Opuntia sp. 1</i>	1	0.5	0.3	0.1	1	1.176	1.7	0.6
		192	100.0	613.7	100.0	85	100	300.0	100.0
21									
	<i>Quercus magnoliifolia</i>	242	82.3	567.6	86.2	24	36.36	204.9	68.3
	<i>Eysenhardtia polystachya</i>	14	4.8	19.0	2.9	11	16.67	24.3	8.1
	<i>Agave sp. 1</i>	9	3.1	5.7	0.9	9	13.64	17.6	5.9
	<i>Ageratina tomentella</i>	4	1.4	12.3	1.9	4	6.061	9.3	3.1
	<i>Rhus mollis</i>	4	1.4	6.2	0.9	4	6.061	8.4	2.8
	<i>Acaciella sp. 1</i>	5	1.7	1.6	0.2	4	6.061	8.0	2.7
	<i>Acaciella angustissima</i>	5	1.7	5.5	0.8	3	4.545	7.1	2.4
	<i>Coursetia sp.</i>	2	0.7	13.7	2.1	2	3.03	5.8	1.9
	<i>Quercus liebmannii</i>	4	1.4	11.1	1.7	1	1.515	4.6	1.5
	<i>Cercocarpus fothergilloides</i>	2	0.7	14.9	2.3	1	1.515	4.5	1.5
	<i>Leucaena diversifolia</i>	2	0.7	0.7	0.1	2	3.03	3.8	1.3
	<i>Dodonaea viscosa</i>	1	0.3	0.2	0.0	1	1.515	1.9	0.6
		294	100.0	658.5	100.0	66	100	300.0	100.0
22									
	<i>Quercus magnoliifolia</i>	147	67.4	362.3	46.9	23	31.51	145.8	48.6

Apéndice 4. Continuación...

No. Sitio	Especie	Ab	Ab%	Cob	Cob%	Fre	Fre%	IVI	IVI%
22	<i>Comarostaphylis polifolia</i>	1	0.5	302.6	39.1	1	1.37	41.0	13.7
	<i>Agave sp. 1</i>	23	10.6	7.6	1.0	14	19.18	30.7	10.2
	<i>Leucaena diversifolia</i>	10	4.6	36.3	4.7	8	10.96	20.2	6.7
	<i>Desmodium orbiculare</i>	14	6.4	16.1	2.1	5	6.849	15.4	5.1
	<i>Cercocarpus fothergilloides</i>	5	2.3	21.2	2.7	4	5.479	10.5	3.5
	<i>Acaciella sp. 1</i>	5	2.3	8.7	1.1	5	6.849	10.3	3.4
	<i>Colubrina macrocarpa</i>	2	0.9	7.6	1.0	2	2.74	4.6	1.5
	<i>Baccharis mexicana</i>	2	0.9	0.8	0.1	2	2.74	3.8	1.3
	<i>Perymenium discolor</i>	2	0.9	0.6	0.1	2	2.74	3.7	1.2
	<i>Ageratina tomentella</i>	2	0.9	0.3	0.0	2	2.74	3.7	1.2
	<i>Rhus mollis</i>	1	0.5	5.9	0.8	1	1.37	2.6	0.9
	<i>Eysenhardtia polystachya</i>	1	0.5	1.7	0.2	1	1.37	2.0	0.7
	<i>Ceanothus coeruleus</i>	1	0.5	0.8	0.1	1	1.37	1.9	0.6
	<i>Calliandra sp.</i>	1	0.5	0.3	0.0	1	1.37	1.9	0.6
	<i>Dalea sp. 1</i>	1	0.5	0.1	0.0	1	1.37	1.8	0.6
			218	100.0	773.0	100.0	73	100	300.0
23	<i>Quercus obtusata</i>	38	26.2	1068.41	50.3	17	22.97	99.5	33.2
	<i>Arbutus xalapensis</i>	29	20.0	584.6	27.5	15	20.27	67.8	22.6
	<i>Quercus castanea</i>	31	21.4	222.7	10.5	13	17.57	49.4	16.5
	<i>Quercus crassifolia</i>	13	9.0	55.1	2.6	6	8.108	19.7	6.6
	<i>Pinus oocarpa var. trifoliata</i>	11	7.6	102.6	4.8	4	5.405	17.8	5.9
	<i>Pinus oaxacana</i>	6	4.1	66.7	3.1	5	6.757	14.0	4.7
	<i>Satureja macrostema</i>	5	3.4	2.3	0.1	3	4.054	7.6	2.5
	<i>Verbesina sp. 1</i>	3	2.1	0.7	0.0	3	4.054	6.2	2.1
	<i>Roldana oaxacana</i>	2	1.4	1.2	0.1	2	2.703	4.1	1.4
	<i>Acaciella angustissima</i>	2	1.4	1.0	0.0	1	1.351	2.8	0.9
	<i>Baccharis heterophylla</i>	1	0.7	8.5	0.4	1	1.351	2.4	0.8
	<i>Quercus aff. crassifolia</i>	1	0.7	5.1	0.2	1	1.351	2.3	0.8
	<i>Prunus capuli</i>	1	0.7	1.5	0.1	1	1.351	2.1	0.7
	<i>Desmodium conzattii</i>	1	0.7	1.2	0.1	1	1.351	2.1	0.7
	<i>Prunus capuli</i>	1	0.7	0.7	0.0	1	1.351	2.1	0.7
			145	100.0	2122.33	100.0	74	100	300.0
24	<i>Abies sp.</i>	15	10.1	272.3	29.3	11	11.58	51.0	17.0
	<i>Myrsine juergensenii</i>	28	18.9	150.1	16.1	11	11.58	46.6	15.5
	<i>Litsea glaucescens</i>	26	17.6	65.7	7.1	16	16.84	41.5	13.8
	<i>Quercus crassifolia</i>	12	8.1	126.7	13.6	9	9.474	31.2	10.4
	<i>Ageratina sp. 2</i>	16	10.8	69.8	7.5	11	11.58	29.9	10.0
	<i>Quercus sp. 2</i>	4	2.7	135.5	14.6	4	4.211	21.5	7.2
	<i>Roldana oaxacana</i>	14	9.5	2.8	0.3	5	5.263	15.0	5.0
	<i>Quercus sp. 1</i>	2	1.4	62.5	6.7	2	2.105	10.2	3.4
	<i>Ageratina sp. 3</i>	6	4.1	0.8	0.1	5	5.263	9.4	3.1
	<i>Roldana barba-johannis</i>	6	4.1	2.2	0.2	4	4.211	8.5	2.8
	<i>Ageratina sp. 4</i>	5	3.4	3.0	0.3	4	4.211	7.9	2.6
	<i>Cornus disciflora</i>	3	2.0	15.5	1.7	2	2.105	5.8	1.9
	<i>Rhamnus serrata</i>	3	2.0	1.2	0.1	3	3.158	5.3	1.8
	<i>Oreopanax xalapensis</i>	2	1.4	6.4	0.7	2	2.105	4.1	1.4
	<i>Telanthophora uspantanensis</i>	2	1.4	1.1	0.1	2	2.105	3.6	1.2
	<i>Arbutus xalapensis</i>	1	0.7	14.7	1.6	1	1.053	3.3	1.1
<i>Fuchsia microphylla</i>	1	0.7	0.2	0.0	1	1.053	1.7	0.6	
<i>Buddleja sp.</i>	1	0.7	0.1	0.0	1	1.053	1.7	0.6	

Apéndice 4. Continuación...

No. Sitio	Especie	Ab	Ab%	Cob	Cob%	Fre	Fre%	IVI	IVI%
24	<i>Ceanothus coeruleus</i>	1	0.7	0.1	0.0	1	1.053	1.7	0.6
		148	100.0	930.9	100.0	95	100	300.0	100.0
25	<i>Pinus oocarpa</i> var. <i>trifoliata</i>	22	23.4	407.3	34.7	12	19.35	77.5	25.8
	<i>Arbutus xalapensis</i>	18	19.1	382.9	32.6	14	22.58	74.4	24.8
	<i>Quercus crassifolia</i>	14	14.9	146.6	12.5	12	19.35	46.7	15.6
	<i>Pinus oaxacana</i>	18	19.1	64.7	5.5	6	9.677	34.3	11.4
	<i>Quercus</i> sp. 1	9	9.6	56.9	4.9	8	12.9	27.3	9.1
	<i>Quercus rugosa</i>	6	6.4	98.3	8.4	4	6.452	21.2	7.1
	<i>Quercus</i> sp. 2	5	5.3	16.6	1.4	4	6.452	13.2	4.4
	<i>Prunus capuli</i>	2	2.1	0.4	0.0	2	3.226	5.4	1.8
		94	100.0	1173.71	100.0	62	100	300.0	100.0
26	<i>Quercus castanea</i>	15	8.6	697.5	34.4	9	7.563	50.6	16.9
	<i>Quercus rugosa</i>	16	9.2	446.4	22.0	8	6.723	37.9	12.6
	<i>Ageratina</i> sp. 5	22	12.6	154.7	7.6	15	12.61	32.9	11.0
	<i>Myrsine juergensenii</i>	23	13.2	115.9	5.7	12	10.08	29.0	9.7
	<i>Quercus affinis</i>	15	8.6	56.8	2.8	10	8.403	19.8	6.6
	<i>Fuchsia microphylla</i>	15	8.6	13.1	0.6	12	10.08	19.4	6.5
	<i>Rumfordia floribunda</i> var. <i>australis</i>	14	8.0	9.2	0.5	10	8.403	16.9	5.6
	<i>Arbutus xalapensis</i>	7	4.0	161.9	8.0	5	4.202	16.2	5.4
	<i>Litsea glauscesens</i>	9	5.2	36.4	1.8	7	5.882	12.9	4.3
	<i>Quercus</i> sp. 1	3	1.7	140.8	6.9	3	2.521	11.2	3.7
	<i>Garrya lauriflora</i>	7	4.0	38.9	1.9	6	5.042	11.0	3.7
	<i>Alloispermum</i> sp.	7	4.0	6.6	0.3	6	5.042	9.4	3.1
	<i>Psychotria</i> sp.	6	3.4	29.4	1.5	5	4.202	9.1	3.0
	<i>Quercus</i> sp. 2	2	1.1	84.1	4.2	1	0.84	6.1	2.0
	<i>Roldana oaxacana</i>	4	2.3	1.5	0.1	3	2.521	4.9	1.6
	<i>Archibaccharis serratifolia</i>	3	1.7	3.5	0.2	2	1.681	3.6	1.2
	<i>Alnus acuminata</i>	2	1.1	12.9	0.6	2	1.681	3.5	1.2
	<i>Cestrum</i> sp. 1	2	1.1	0.9	0.0	1	0.84	2.0	0.7
	<i>Oreopanax xalapensis</i>	1	0.6	8.2	0.4	1	0.84	1.8	0.6
	<i>Pinus oaxacana</i>	1	0.6	7.8	0.4	1	0.84	1.8	0.6
	174	100.0	2026.65	100.0	119	100	300.0	100.0	
27	<i>Quercus magnoliifolia</i>	76	47.5	464.1	62.8	22	27.85	138.2	46.1
	<i>Arctostaphylos pungens</i>	27	16.9	58.1	7.9	18	22.78	47.5	15.8
	<i>Eysenhardtia polystachya</i>	11	6.9	19.9	2.7	10	12.66	22.2	7.4
	<i>Desmodium orbiculare</i>	15	9.4	25.2	3.4	7	8.861	21.7	7.2
	<i>Quercus castanea</i>	6	3.8	36.8	5.0	4	5.063	13.8	4.6
	<i>Opuntia</i> sp. 1	2	1.3	75.3	10.2	1	1.266	12.7	4.2
	<i>Quercus crassifolia</i>	3	1.9	18.4	2.5	2	2.532	6.9	2.3
	<i>Amelanchier denticulata</i>	4	2.5	6.9	0.9	2	2.532	6.0	2.0
	<i>Cercocarpus fothergilloides</i>	1	0.6	21.9	3.0	1	1.266	4.9	1.6
	<i>Acaciella angustissima</i>	2	1.3	2.3	0.3	2	2.532	4.1	1.4
	<i>Dodonaea viscosa</i>	2	1.3	2.2	0.3	2	2.532	4.1	1.4
	<i>Ceanothus coeruleus</i>	2	1.3	0.4	0.1	2	2.532	3.8	1.3
	<i>Agave</i> sp. 1	2	1.3	0.3	0.0	2	2.532	3.8	1.3
	<i>Calliandra grandiflora</i>	3	1.9	2.4	0.3	1	1.266	3.5	1.2
	<i>Ageratina tomentella</i>	2	1.3	1.4	0.2	1	1.266	2.7	0.9
	<i>Perymenium discolor</i>	1	0.6	1.5	0.2	1	1.266	2.1	0.7
	<i>Indigofera densiflora</i>	1	0.6	1.3	0.2	1	1.266	2.1	0.7

Apéndice 4. Continuación...

No. Sitio	Especie	Ab	Ab%	Cob	Cob%	Fre	Fre%	IVI	IVI%
27		160	100.0	738.4	100.0	79	100	300.0	100.0
28									
	<i>Quercus crassifolia</i>	50	61.7	452.3	41.3	20	43.48	146.5	48.8
	<i>Pinus lawsoni</i>	7	8.6	247.3	22.6	7	15.22	46.4	15.5
	<i>Quercus castanea</i>	9	11.1	186.2	17.0	6	13.04	41.2	13.7
	<i>Arbutus xalapensis</i>	4	4.9	152.1	13.9	4	8.696	27.5	9.2
	<i>Quercus magnoliifolia</i>	5	6.2	29.6	2.7	4	8.696	17.6	5.9
	<i>Desmodium conzattii</i>	2	2.5	1.9	0.2	2	4.348	7.0	2.3
	<i>Comarostaphylos polifolia</i>	1	1.2	21.2	1.9	1	2.174	5.3	1.8
	<i>Arctostaphylos pungens</i>	2	2.5	3.9	0.4	1	2.174	5.0	1.7
	<i>Eysenhardtia polystachya</i>	1	1.2	0.7	0.1	1	2.174	3.5	1.2
		81	100.0	1095.21	100.0	46	100	300.0	100.0
29									
	<i>Quercus magnoliifolia</i>	61	46.6	348.0	54.0	15	23.44	124.0	41.3
	<i>Acaciella angustissima</i>	21	16.0	76.4	11.9	11	17.19	45.1	15.0
	<i>Eysenhardtia polystachya</i>	11	8.4	24.9	3.9	9	14.06	26.3	8.8
	<i>Quercus crassifolia</i>	5	3.8	88.7	13.8	3	4.688	22.3	7.4
	<i>Leucaena diversifolia</i>	5	3.8	26.4	4.1	3	4.688	12.6	4.2
	<i>Acacia pennatula</i>	5	3.8	12.4	1.9	4	6.25	12.0	4.0
	<i>Dodonaea viscosa</i>	4	3.1	14.5	2.3	4	6.25	11.6	3.9
	<i>Desmodium orbiculare</i>	5	3.8	6.1	0.9	3	4.688	9.4	3.1
	<i>Calliandra grandiflora</i>	3	2.3	1.3	0.2	3	4.688	7.2	2.4
	<i>Quercus castanea</i>	2	1.5	11.2	1.7	2	3.125	6.4	2.1
	<i>Pinus lawsoni</i>	1	0.8	23.4	3.6	1	1.563	6.0	2.0
	<i>Perymenium discolor</i>	2	1.5	1.2	0.2	2	3.125	4.8	1.6
	<i>Ageratina tomentella</i>	2	1.5	0.7	0.1	1	1.563	3.2	1.1
	<i>Arctostaphylos pungens</i>	1	0.8	4.4	0.7	1	1.563	3.0	1.0
	<i>Buddleja parviflora</i>	1	0.8	4.3	0.7	1	1.563	3.0	1.0
	<i>Agave sp. 1</i>	1	0.8	0.9	0.1	1	1.563	2.5	0.8
	<i>Opuntia sp.1</i>	1	0.8	0.1	0.0	1	1.563	2.3	0.8
		131	100.0	644.8	100.0	64	100	300.0	100.0
30									
	<i>Quercus magnoliifolia</i>	164	72.2	382.1	71.4	24	36.92	180.5	60.2
	<i>Quercus crassifolia</i>	26	11.5	75.8	14.1	10	15.38	41.0	13.7
	<i>Cercocarpus fothersgilloides</i>	8	3.5	35.4	6.6	6	9.231	19.4	6.5
	<i>Eysenhardtia polystachya</i>	11	4.8	15.8	2.9	7	10.77	18.6	6.2
	<i>Agave sp. 1</i>	8	3.5	2.9	0.5	8	12.31	16.4	5.5
	<i>Ceanothus coeruleus</i>	3	1.3	0.9	0.2	3	4.615	6.1	2.0
	<i>Leucaena diversifolia</i>	2	0.9	8.2	1.5	2	3.077	5.5	1.8
	<i>Acaciella angustissima</i>	2	0.9	3.4	0.6	2	3.077	4.6	1.5
	<i>Arbutus xalapensis</i>	1	0.4	9.8	1.8	1	1.538	3.8	1.3
	<i>Arctostaphylos pungens</i>	1	0.4	1.2	0.2	1	1.538	2.2	0.7
	<i>Calliandra grandiflora</i>	1	0.4	0.1	0.0	1	1.538	2.0	0.7
		227	100.0	535.5	100.0	65	100	300.0	100.0

Apéndice 5. Estimación de la riqueza real de especies y diversidad de especies (H') considerando 50 en cada una de las 30 localidades estudiadas en la cuenca del Río Veinte, Valles Centrales, Oaxaca. La estimación se llevó a cabo utilizando rutinas del programa EstimateS (ver texto para más detalles). Las claves de las asociaciones vegetales corresponden a aquellas descritas en la Tabla 3.

Asociación vegetal	Sitio	Sp±D.S.	ACE±D.S.	ICE±D.S.	Bootstrap±D.S.	Shannon±D.S.
BAN	24	12	21.12±7.09	23.12±8.08	14.82±2.4	1.84±0.19
BAS	4	11	19.36±9.02	21.58±9.02	13.15±1.89	1.5±0.19
BPQS	25	10	13.51±3.2	13.27±2.6	11.41±1.36	1.94±0.1
BPQN	18	14	19.55±4.76	19.46±4.3	16.29±2.03	2.32±0.12
BQcasS	26	16	22.7±4.74	24.41±6.14	19.11±2.48	2.52±0.13
BQcraN	5	5	6.73±2.25	6.95±2.71	5.8±1.15	1.13±0.12
BQglaS	15	17	28.85±8.21	29.34±8.24	20.6±2.58	2.49±0.14
BQlieN	12	6	11.15±5.72	15±8.83	7.41±1.85	0.72±0.18
BQmagBN	3	12	27.66±5.7	26.6±5.55	14.45±1.18	1.79±0.06
BQmagBS	6	12	14.46±1.58	14.59±1.59	13.87±0.9	2.22±0.06
BQmagBN	7	11	18.73±7.26	19.18±5.95	12.85±1.68	1.7±0.13
BQmagEN	17	7	9.01±2.89	9.31±2.85	7.72±1.41	1.44±0.11
BQmagBS	20	9	13.74±4.58	14.44±4.3	10.47±1.55	1.4±0.13
BQmagEN	21	8	8.12±0.73	8.1±0.69	8.16±0.59	1.86±0.06
BQmagEN	22	10	13.67±4.13	13.94±3.96	11.41±1.61	1.91±0.09
BQmagES	27	8	14.69±6.96	14.77±6.01	9.71±2.17	1.16±0.14
BQmagES	29	14	20.24±5	21.5±5.38	15.93±2.48	2.12±0.14
BQmagEN	30	7	9.02±1.84	8.79±1.7	7.75±0.98	1.44±0.1
BQPBS	9	7	10.52±6.59	10.64±5.27	7.56±1.72	0.98±0.15
BQPBS	13	12	17.7±4.98	17.57±4.15	14.29±1.82	2.12±0.12
BQPES	28	8	8.62±1.56	10.73±3.01	8.72±1.29	1.3±0.13
BQPN	10	12	14.62±2.25	14.74±2.24	13.55±1.32	2.23±0.06
BQPES	23	11	13.92±2.83	14.62±2.92	12.89±1.58	1.97±0.15
BQPBS	8	3	3.64±0.77	3.69±0.83	3.56±0.64	0.63±0.09
BtcBN	14	12	18.74±6.1	20.41±6.26	14.15±2.57	1.72±0.18
BtcEN	16	20±2.04	31.92±7.96	34.27±9.68	24.14±2.76	2.66±0.12
BtcBN	2	20±3.18	36.89±10.87	40.25±11.75	24.6±4.01	2.59±0.18
BtcEN	11	17±1.98	24.94±5.87	25.27±5.52	19.48±1.84	2.48±0.1
MaS	1	16±0.94	19.21±2.89	19.37±2.93	17.96±1.69	2.53±0.08
MaN	19	9±1.24	15.32±6.89	15.44±5.21	10.39±1.89	1.49±0.15