



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**Estructura y composición del estrato bajo del sotobosque  
del bosque tropical caducifolio en la región de Nizanda,  
Oaxaca: potencial para la regeneración natural de la  
vegetación**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE :**

**B I Ó L O G O**

**P R E S E N T A :**

**DAVID ALFONSO ORTIZ SALGADO**



**DIRECTOR DE TESIS:  
DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO**

**2013**

## Hoja de datos del jurado

### 1. Datos del alumno

Ortiz  
Salgado  
David Alfonso  
56849228  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Facultad de Ciencias  
Biología  
30165612-8

### 2. Datos del asesor

Dr.  
Jorge Arturo  
Meave  
del Castillo

### 3. Datos del sinodal 1

Dra.  
Silvia  
Castillo  
Argüero

### 4. Datos del sinodal 2

Dra.  
María del Consuelo  
Bonfil  
Sanders

### 5. Datos del sinodal 3

Dra.  
Eliane  
Ceccon

### 6. Datos del sinodal 4

Dr.  
Eduardo Alberto  
Pérez  
García

### 3. Datos de la tesis.

Estructura y composición del estrato bajo del sotobosque del bosque tropical caducifolio en la región de Nizanda, Oaxaca: potencial para la regeneración natural de la vegetación.

59 p.  
2013

Toda la naturaleza no es sino arte desconocido para ti, todo azar tiene un sentido que no puedes ver; toda discordia, armonía incomprensible; todo mal parcial esconde un bien universal; y, a pesar del orgullo, y a pesar de la errada razón, una sola verdad es clara: todo lo que es, está bien.

Alexander Pope.

## **Agradecimientos**

*Agradezco profundamente la Universidad Nacional Autónoma de México que es mi casa de estudios y que ahora represento. Al programa PAPIT de la UNAM (IN-216007-3) por los recursos aportados y la beca otorgada para la realización de esta tesis. Al Dr. Jorge Meave, mi asesor de tesis por darme la oportunidad de trabajar con él y darme cuantiosas asesorías de calidad y mostrarme que la ética en la ciencia es básica y fundamental para el desarrollo de la misma. Al Técnico Marco Antonio Romero Romero por sus valiosas asesorías en el laboratorio. Al Doctor Eduardo Alberto Pérez García por su invaluable ayuda en la identificación de especies. A Daniela González Pizá, Alberto Echeverría Serur, Oscar Juárez Valdéz, por su ayuda y compañía en el trabajo de campo. A Abril Heredia, Gerardo Cervantes y los jóvenes de Nizanda que me ayudaron a el establecimiento de los sitios de muestreo. A Alberto Gallardo Cruz por sus buenos consejos en el trabajo de campo y en el desarrollo de la tesis. A toda la gente de Nizanda en especial a la familia Reyes Manuel por su hospitalidad y por permitirme quedarme en su casa durante el muestreo de campo. A todos los que integraron el grupo de trabajo del laboratorio de Ecología y Diversidad Vegetal que en algún momento me ofrecieron un consejo, crítica o ayuda en la realización de la tesis. A todos los maestros que fueron parte de mi formación profesional. A mis sinodales la Dra. Consuelo Bonfil Sanders, el Dr. Eduardo Pérez García, la Dra. Eliane Ceccon, la Dra. Silvia Castillo Argüero y el Dr. Jorge Meave por sus valiosos comentarios y sugerencias para mejorar mi trabajo. Sin el apoyo de todos los antes mencionados, la conclusión de este proyecto no hubiera sido posible.*

*A mi papá, que me mostró que ninguna adversidad es suficiente para evitar nuestros sueños y metas. Que me enseñó a valorar mis ideales y nunca corromperme. Que me dio las herramientas para estudiar libremente y fue la fuerza que me ayudo a terminar esta investigación y a seguir adelante siempre con una perspectiva positiva.*

*A mi mamá, por darme ese apoyo completo en todo momento que reconforta y da confianza. Por mostrarme que el amor y la tolerancia son clave para el desarrollo humano. Por transmitirme el amor incondicional a la familia y la empatía por los seres vivos que nos rodean. Por enseñarme que la gratitud es la compañera eterna de la felicidad.*

*A Dani, que siempre estuvo conmigo en todo momento. Por ser la mejor amiga, pareja y compañera que uno puede querer a su lado. Que me mostró que hay un mundo mágico y desconocido dentro de nosotros que nos conecta con todo. Eres el mejor viaje en mi vida.*

*A mis hermanitas Gaby y Pau, que representan una gran motivación para mí. Por su cariño y sus buenos consejos. Por ser madres de los seres que más amo en mi vida. Siempre han sido un buen ejemplo a seguir.*

*A toda mi familia, en especial a mis abuelitos por mostrarme que los recursos están en todos lados, y enseñarme que un núcleo familiar sano es fácil de formar con amor y disciplina. Ellos hicieron posible lo imposible.*

*A todos mis maestros que fueron parte integral de mi formación escolar, no agradecerles a ustedes sería traicionar lo que me enseñaron.*

*Por último a todos mis amigos de la carrera que siempre estuvieron en las adversidades y en el revén. A Tania por ser una buena amiga y nunca darme la razón, a Nati y Gerardo por acompañarme en el momento más difícil de mi vida. A Beto, Ania, Oscar, Julian, Humber, Ceci, Max, Ale, Abril, Erica, Ollin, Tavo, Elias, Nacho, Rene y a todos los demás que de una u otra manera estuvieron conmigo y que lamentablemente no fueron mencionados pero fueron parte de este viaje.*

# ÍNDICE

<b>Resumen.....</b>	<b>1</b>
<b>1. Introducción.....</b>	<b>1</b>
1.1 <i>El Bosque tropical estacionalmente seco.....</i>	1
1.2 <i>Regeneración natural de la vegetación.....</i>	1
1.2.1 <i>Regeneración natural por medio de plántulas y árboles juveniles.....</i>	2
1.2.2 <i>Factores que influyen sobre la regeneración natural por medio de vías sexuales.....</i>	3
1.2.3 <i>Estudio de la regeneración natural de la vegetación en los bosques tropicales estacionalmente secos.....</i>	5
1.3 <i>Preguntas y objetivos.....</i>	7
<b>2. Sitio de estudio.....</b>	<b>9</b>
2.1 <i>Localización.....</i>	9
2.2 <i>Geología y edafología.....</i>	9
2.3 <i>Clima y vegetación.....</i>	10
<b>3. Método.....</b>	<b>11</b>
3.1 <i>Trabajo de campo.....</i>	11
3.2 <i>Análisis de datos.....</i>	13
3.2.1 <i>Análisis florístico.....</i>	13
3.2.2 <i>Estructura de la vegetación.....</i>	14
3.2.3 <i>Valor de Importancia Relativa (VIR).....</i>	14
3.2.4 <i>Análisis de diversidad florística.....</i>	15
3.2.5 <i>Análisis de similitud florística.....</i>	16
3.2.6 <i>Comparación de la estructura y diversidad.....</i>	17
<b>4. Resultados.....</b>	<b>18</b>
4.1 <i>Composición florística.....</i>	18
4.1.1 <i>Caliza.....</i>	21

4.1.2 Filita.....	22
4.2 Estructura de la vegetación.....	22
4.2.1 Densidad.....	23
4.2.2 Área basal.....	23
4.2.3 Cobertura.....	23
4.2.4 Altura promedio.....	24
4.3 Valor de importancia relativa.....	24
4.4 Diversidad florística.....	27
4.5 Similitud florística.....	28
<b>5. Discusión y Conclusiones.....</b>	<b>30</b>
5.1 Composición florística.....	30
5.2 Estructura de la vegetación.....	31
5.3 Valor de importancia relativa.....	33
5.4 Diversidad florística.....	35
5.5 Similitud florística.....	36
5.6 Conclusiones.....	37
<b>7. Literatura citada.....</b>	<b>38</b>
<b>8. Anexos.....</b>	<b>49</b>
Anexo 1.....	49
Anexo 2.....	54
Anexo 3.....	55
Anexo 4.....	56

## Resumen

En esta investigación se describe la estructura y la composición de especies del estrato bajo del sotobosque del bosque tropical estacionalmente seco distribuido en dos tipos de sustratos (caliza y filita siliciclástica), ubicado en Nizanda (Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México); también se evalúa el potencial de regeneración natural por medio de plántulas y arboles juveniles. En cada uno de los 14 sitios de BTES primario (siete por sustrato), se ubicaron 10 cuadros de 4 m<sup>2</sup>, que representaron la unidad de muestreo (70 unidades en 280 m<sup>2</sup> por sustrato). Se censaron y midieron todas las plantas leñosas con DAP < 1 cm y con altura > 30 cm. Se registraron 1,351 individuos de 149 especies distribuidas en 39 familias. La riqueza en filita fue de 81 especies y en caliza de 115 especies. Las familias más ricas en especies fueron Mimosaceae (16), Asteraceae (13) y Euphobiaceae (11); las más abundantes en individuos fueron Fabaceae (296) y Acanthaceae (214). Las especies más frecuentes fueron *Coursetia caribaea*, *Justicia candicans*, *Hibiscus kochii* y *Justicia caudata*. La especie más importante en caliza (*J. candicans*) estuvo ausente en la filita, mientras que la especie más importante en filita (*J. caudata*) estuvo pobremente representada en caliza. La riqueza promedio de especies por sitio fue mayor en la caliza (35) que en la filita (23). Los índices de diversidad y equitatividad (Shannon = 3.899; Equitatividad = 0.779;  $\alpha$  de Fisher = 44.55; Simpson = 0.040) indican que este BTES es muy diverso, equitativo y con baja dominancia. En el estrato bajo del sotobosque de este BTES se presentó una densidad promedio de 24,125 ind. ha<sup>-1</sup>, un aérea basal de 1.92 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>, una cobertura de 50.7% y una altura promedio de 79.06 cm. Estas variables con excepción de la altura, fueron significativamente mayores en la caliza que en la filita. Hubo una similitud florística baja entre estratos en este BTES, sin embargo el estrato bajo del sotobosque tiene un alto potencial de regeneración por medio de plántulas. Las diferencias en la topografía y en las características físico-químicas de cada sustrato influyen fuertemente en la estructura y composición de especies en el estrato bajo del sotobosque de este BTES.





## **1. Introducción**

### *1.1 El bosque tropical estacionalmente seco*

Los bosques tropicales estacionalmente secos (BTES), tanto en México como en el mundo, representan la mayor parte de la cobertura vegetal forestal en las regiones tropicales (Murphy y Lugo, 1986; Mooney *et al.*, 1995; Challenger, 1998; Noguera *et al.*, 2002). Sin embargo, y a pesar de estar siendo afectados por las poblaciones humanas, se tiene relativamente poco conocimiento sobre los procesos biológicos que ocurren en ellos (Murphy y Lugo, 1986; Trejo y Dirzo, 2000, 2002; Meli, 2003; Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2005). Tal es el caso de la regeneración natural de la vegetación. Esta falta de conocimiento limita el desarrollo y el uso de modelos que permitan explicar y predecir el funcionamiento y la dinámica de este tipo de vegetación (Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2005).

En las regiones de BTES de México la precipitación media anual oscila entre 600 y 1400 mm (Miranda y Hernández-X., 1963; Rzedowski, 1978; Trejo, 1999). La distribución de la lluvia a lo largo del año permite distinguir dos temporadas, la seca (que dura de cinco a ocho meses) y la de lluvias. La gran variación en la precipitación entre ambos periodos es uno de los factores principales que determinan la fenología foliar de este tipo de vegetación (Murphy y Lugo, 1986; Gerhardt, 1996; Bullock, 2002). La pérdida de follaje durante la temporada seca es una característica sobresaliente de este tipo de vegetación, que además influye en la dinámica temporal de la comunidad (Rzedowski, 1978). Esta dinámica, junto con las características del suelo y los procesos naturales de disturbio, mantienen la diversidad del bosque mediante el reemplazo de los componentes de la vegetación (Asquith, 2002).

### *1.2 Regeneración natural de la vegetación*

Si bien se han propuesto diversas definiciones sobre la regeneración natural de la vegetación, la mayoría están enmarcadas en la sucesión ecológica. En este estudio, la regeneración natural de la

vegetación se define como el proceso ecológico que ocurre naturalmente en la comunidad por el cual la vegetación y sus componentes sustituyen a los elementos vegetales que han muerto o que fueron removidos por un disturbio, y se considera como un proceso continuo por el cual se asegura la permanencia de la vegetación (Martínez-Ramos, 1994; Bueso, 1997). Este proceso se presenta en rodales con distinto estado de conservación y en cualquier momento en el que cambie la estructura de la vegetación (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1985). La regeneración natural puede dividirse en dos tipos principales. Uno es el proceso vegetativo por medio de rebrotes y el otro es el que ocurre por medio de vías sexuales, a través de la germinación de semillas que dan origen a nuevos individuos (Vieira y Scariot, 2006). La regeneración natural por medio de plántulas, junto con los procesos vegetativos de regeneración, son de suma importancia, ya que la permanencia de un bosque en su estado natural depende de su propia capacidad de autoperpetuarse (Mostacedo, 2007).

### *1.2.1 Regeneración natural por medio de plántulas y árboles juveniles*

La regeneración natural es un ciclo que se da con la producción de flores, seguida de su polinización y la producción de semillas. Las semillas se dispersan, germinan en un espacio creado por algún otro componente de la vegetación y posteriormente se establecen las plántulas. El establecimiento y desarrollo de las plántulas permiten la permanencia de la comunidad vegetal, así como de su estructura y un recambio en la composición de especies. De igual forma, dichos procesos representan la fuente de variabilidad genética de las poblaciones. El periodo entre la germinación de la semilla y el establecimiento de las plántulas es una de las etapas más vulnerables del ciclo de vida de las plantas (McLaren y McDonald, 2003a; Fenner y Thompson, 2005). Las plántulas son afectadas diferencialmente por un conjunto de factores bióticos y abióticos que pueden determinar el éxito en su establecimiento y su desarrollo (McLaren y McDonald, 2003b; Dokrak *et al.*, 2004; Grijalva y Blandon, 2005; Ceccon *et al.*, 2006; Vieira y Scariot, 2006).

### *1.2.2 Factores que influyen sobre la regeneración natural por medio de vías sexuales.*

La regeneración natural del BTES es un proceso complejo, afectado por numerosos factores ambientales y de disturbio. Los disturbios naturales como huracanes y tormentas, deslaves o incendios, son fenómenos periódicos y en gran medida determinan la vía de regeneración; sin embargo, también se presentan otros fenómenos que influyen cotidianamente en este proceso (Grijalva y Blandon, 2005). Entre ellos destacan el sustrato geológico, la precipitación, la topografía, las características edáficas y las condiciones de luz y temperatura (Stone, 1975; Ceccon *et al.*, 2003; McLaren y McDonald, 2003b; Ceccon *et al.*, 2004; Dokrak *et al.*, 2004; Escamilla *et al.*, 2005; Grijalva y Blandon, 2005; Ceccon *et al.*, 2006; Vieira y Scariot, 2006). El carácter estacional de los BTES hace que la intensidad y la longitud de onda de la luz, así como la humedad del suelo, varíen a lo largo del año. En el proceso de regeneración natural de la vegetación del BTES intervienen factores ambientales como el agua, la luz y temperatura, y los factores del sustrato, como la disponibilidad de nutrientes y las características edáficas; y los biológicos, como la depredación de semillas y plántulas por herbívoros, el ataque de hongos, la competencia intraespecífica, así como la viabilidad y latencia de las semillas; (Garwood, 1983; Blain y Kellman, 1991; Khurana y Singh, 2001; Ceccon *et al.*, 2003; McLaren y McDonald, 2003b; Ceccon *et al.*, 2004; Dokrak *et al.*, 2004; Ceccon *et al.*, 2006).

Entre los factores ambientales, el agua es el factor limitante más importante en el BTES: la germinación, el establecimiento, el crecimiento y la supervivencia de las plántulas en el trópico estacionalmente seco dependen y están limitados principalmente por la disponibilidad de agua (Lieberman y Lieberman, 1984; Gerhardt y Hytteborn, 1992; Lieberman y Li, 1992; Gerhardt, 1993; Veenendaal *et al.*, 1995; Gerhardt, 1996; Ceccon *et al.*, 2002; McLaren y McDonald, 2003a). Asimismo, durante la estación seca la luz y la temperatura interactúan y juegan el papel más importante en el éxito de la regeneración natural, ya que la variación en su disponibilidad en el sotobosque entre las estaciones determina en gran medida la germinación, el crecimiento y el establecimiento de las plántulas (Garwood, 1983; Gerhardt, 1996; Ceccon *et al.*, 2003; McLaren

y McDonald, 2003b; Ceccon *et al.*, 2004; Dokrak *et al.*, 2004; Fenner y Thompson, 2005; Ceccon *et al.*, 2006). Los niveles altos de luz y las altas temperaturas durante la estación húmeda son favorables para el crecimiento y la supervivencia de las plántulas; sin embargo, esas mismas condiciones en la estación seca tienen un efecto contrario, ya que causan la desecación de las plántulas, la mayoría de las cuales muere en esas condiciones (Garwood, 1983; Augspurger, 1984; Swaine *et al.*, 1990; Ray y Brown, 1995; Gerhardt, 1996; Ceccon *et al.*, 2003; McLaren y McDonald, 2003b; Dokrak *et al.*, 2004; Ceccon *et al.*, 2004; Fenner y Thompson, 2005; Ceccon *et al.*, 2006).

Entre los factores biológicos, la competencia entre especies por los recursos tiene efectos importantes sobre la regeneración natural de la vegetación. La competencia radicular es una de las formas de competencia más agresivas, ya que determina la disponibilidad de agua en la temporada de estiaje para cada planta y por tanto controla el crecimiento de las plántulas (Gerhardt y Hytteborn, 1992; Gerhardt, 1996; Lieberman y Li, 1999; Dokrak *et al.*, 2004). El tamaño de las semillas, la cantidad de reservas que contienen y su latencia determinan el momento de la germinación, así como la competencia que enfrentan las plántulas.

El sustrato geológico modula en gran medida el grado en el actúan muchos de los factores arriba mencionados (Stone, 1975; Escamilla *et al.*, 2005). Sustratos como la roca filita debido a sus características morfológicas (estructura laminar) y su porosidad compacta, tienen una baja permeabilidad, impidiendo una buena filtración del agua y favoreciendo la escorrentía superficial y un desarrollo pobre del suelo (Garzón *et al.*, 2009, 2010). En contraste, otros sustratos como la roca caliza tienden a la formación de grietas y su alta porosidad permite una mejor filtración de agua y una mayor retención de agua en el sitio durante la temporada de lluvias, así como la formación de suelos más desarrollados (Trudgill, 1976; Escamilla *et al.*, 2005). Un suelo con condiciones adecuadas de humedad permite que el periodo de crecimiento vegetal al año sea más largo, ya que la vegetación permanece con hojas y la temperatura del suelo se mantiene más constante durante un tiempo más largo después del final de las lluvias. Asimismo, al conservar

durante más tiempo las hojas, la disponibilidad de luz para las plantas en el estrato bajo del sotobosque podría ser distinta de acuerdo con el sustrato donde se desarrolle la vegetación. Por otro lado, los sustratos con muchas grietas, como la roca caliza, permiten que las raíces de los árboles penetren con mayor facilidad y puedan fijarse mejor y así poder crecer a una altura mayor (Escamilla, 1999; Escamilla *et al.*, 2005).

Las características edáficas y la disponibilidad de nutrientes están determinadas por el sustrato (Escamilla, 1999; Escamilla *et al.*, 2005). La textura del suelo rocoso determina diversas propiedades del mismo, como la permeabilidad, la capacidad de retener el agua, el grado de aireación y la disponibilidad de nutrientes para las plantas (Garwood, 1983; Jha y Singh, 1990). Diversos estudios demuestran que la dinámica del sotobosque está claramente influenciada por la disponibilidad de nutrientes, particularmente por el fósforo (Johnston, 1992; Swaine, 1996; Ceccon *et al.*, 2002, 2004). Los suelos porosos con niveles ligeramente altos de contenido de carbonatos, como la caliza, tienen un pH menos ácido y una alta capacidad de intercambio catiónico, pero una disponibilidad baja de P y N en el suelo (Trudgill, 1976). Por lo tanto, estos suelos favorecen la regeneración del BTES debido a una respuesta positiva de las plantas a las concentraciones bajas (pero no nulas) de P (Johnston, 1992; Swaine, 1996; Ceccon *et al.*, 2003).

Los factores abióticos que influyen en la regeneración natural de la vegetación por sí mismos no determinan su éxito, sino que es el sustrato en conjunto con la cubierta vegetal lo que controla los ciclos naturales como el hidrológico, el del carbono, el del nitrógeno, el del azufre y otros nutrimentos de las plantas (Stone, 1975). La interacción entre todos los factores, junto con la composición de especies en el sitio, determina el éxito de la regeneración natural y sobre todo la forma en la que la comunidad se regenerará (Grijalva y Blandon, 2005).

### *1.2.3 Estudio de la regeneración natural de la vegetación en los BTES.*

En los BTES se presentan procesos y patrones de regeneración distintos de los que ocurren en los bosques tropicales húmedos (González-Rivas, 2005; Ceccon *et al.*, 2006; Vieira y Scariot 2006).

Los disturbios y los cambios más frecuentes en la composición y la estructura de los BTES se presentan de forma estacional; ejemplos de esto son el cambio de disponibilidad de luz en el suelo por la pérdida de hojas en la temporada seca, vientos muy fuertes durante el invierno, así como los huracanes y tormentas tropicales en el verano (Huante y Rincón, 1998; Kennard *et al.*, 2002). Los árboles en los BTES no son tan grandes como en las selvas húmedas y muchas veces mueren en pie (Segura *et al.*, 2003). No obstante, la muerte de los árboles también puede suceder por la caída del individuo completo o por la ruptura de su tronco (Segura *et al.*, 2003). De cualquier forma, el espacio que se libera es relativamente pequeño y el cambio en la disponibilidad de la luz después de su muerte no es tan pronunciado como lo es en los bosques tropicales húmedos, ya que el dosel no es tan denso como en dichos bosques. Cuando un árbol muere en pie en los BTES, la biomasa y el espacio ocupados se liberan lenta y continuamente. Estas características en el recambio de individuos hacen que la regeneración natural del BTES sea más lenta y las especies que se establecen en estos espacios puedan tolerar estas condiciones relacionadas con la velocidad de este proceso (Durán *et al.*, 2002).

Las especies de los BTES tienen diversas características reproductivas que afectan la manera en que se lleva a cabo el proceso de regeneración de la selva. La dispersión de semillas en los árboles del dosel, las lianas y las plantas pioneras se lleva a cabo principalmente en la época seca y sus semillas germinan en los primeros meses de lluvia (Garwood, 1983; Khurana y Singh, 2001; Ceccon *et al.*, 2006). De cualquier forma, la mayoría de las semillas se dispersan y germinan durante un periodo corto en el que las condiciones ambientales de luz, y la disponibilidad de nutrientes y de agua son favorables para el establecimiento de las plántulas (Rico-Gray y García-Franco, 1992; Skoglund, 1992; Ceccon *et al.*, 2006); sin embargo, éste también es el periodo en el que se presenta mayor competencia entre las plántulas (Garwood, 1983). Estas características limitan la regeneración de la vegetación debido a que los momentos en los que se presentan las condiciones óptimas para el desarrollo y establecimiento de plántulas son cortos y espaciados (González-Rivas, 2005).

Pocos estudios en el BTES han examinado las variaciones espaciales en los procesos de regeneración natural que se presentan en este tipo de vegetación. Estos estudios se han enfocado en su mayoría a analizar la sucesión ecológica (Sabogal, 1992; Gerhardt, 1993; Souza y Válio, 2001; Kennard *et al.*, 2002; McLaren y McDonald, 2003a; Ceccon *et al.*, 2004; Powers *et al.*, 2009; Quesada *et al.*, 2009; Lebrija-Trejos *et al.*, 2008, 2010a, b), y la información sobre la regeneración natural de la vegetación primaria en los BTES es muy poca y no profundiza mucho en la complejidad de los procesos que intervienen (Gerhardt, 1992; González-Rivas, 2005; Grijalva y Blandon, 2005; Ceccon *et al.*, 2006; Vieira y Scariot, 2006). Sagar *et al.* (2008) proponen que la diversidad de especies arbóreas en el sotobosque representa el potencial de regeneración de los principales componentes del dosel y en ese sentido la distribución espacial de los componentes de la vegetación, así como la composición de especies en el sotobosque y en el dosel, proporcionan indicios sobre la naturaleza y la duración de los procesos de regeneración. Esta dinámica se puede observar tanto en el reclutamiento de nuevas especies como en la falta de regeneración de otras especies.

### *1.3 Preguntas y objetivos*

En la región de Nizanda, Oaxaca, se presenta un BTES que se encuentra en distintos estados de conservación. En algunos lugares todavía persisten manchones de BTES primario sin disturbio antropogénico. Una característica sobresaliente de este BTES es su distribución en dos tipos de sustrato, caliza y filita. El sustrato en este BTES parece estar asociado a diferencias en la riqueza, la composición de especies, la estructura de la comunidad y en las vías de regeneración internas del bosque (Pérez-García *et al.*, 2001). Recientemente se han iniciado estudios para intentar conocer las diferencias en la composición y la estructura del BTES primario en estos dos sustratos (J.G. Escamilla Zerón, en preparación), y aunque casi no hay información sobre las vías de regeneración natural del bosque maduro, se sabe que los claros del dosel juegan un papel modesto en este proceso (Dechnik-Vázquez, 2011). El estudio sobre la comunidad de plántulas y



el estrato bajo del sotobosque puede arrojar luz sobre las vías de regeneración natural que suceden en este bosque tropical estacionalmente seco.

Por otro lado, en esta región se ha llevado a cabo un estudio enfocado a la sucesión ecológica en el BTES en acahuales de distintas edades de abandono (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008; 2010a, b). En dicho estudio se desarrolló un modelo sucesional que descubre el recambio espacio-temporal de especies durante la sucesión. Sin embargo, todavía es necesario desarrollar un modelo base de regeneración en la selva madura, para evaluar de forma comparativa la acción de estas vías de regeneración en las distintas etapas sucesionales y así obtener un modelo completo del proceso de regeneración del BTES de Nizanda. Para este fin es importante determinar la forma en la que se lleva a cabo la regeneración natural en la selva primaria, para así conocer el grado de desarrollo que tiene el bosque después que lo afectó un disturbio. Estas razones plantean una serie de preguntas sobre el BTES primario y su regeneración natural. ¿Cómo son la composición y la estructura del estrato bajo del sotobosque en este BTES primario? ¿El tipo de sustrato (caliza y esquisto) se asocia con diferencias en la estructura y en la composición de especies del estrato bajo del sotobosque en la selva madura? ¿La composición y la estructura de esta comunidad y su similitud con la del dosel ofrecen indicios de que la regeneración por medio de plántulas es una vía importante de regeneración natural en este BTES? En este estudio se intentó responder estas a preguntas.

En esta investigación se plantearon dos objetivos principales. El primero consistió en caracterizar la estructura y la composición de especies del estrato bajo del sotobosque del BTES primario y evaluar las diferencias de estos atributos entre dos tipos de sustrato. El segundo objetivo fue determinar si las especies presentes en el estrato bajo del sotobosque tienen el potencial de regenerar el conjunto de especies presentes en el dosel, para de esta manera analizar que tan importante es la regeneración natural por medio de plántulas en este BTES primario.

## 2. Sitio de estudio

### 2.1 Localización

La región de Nizanda se encuentra en la vertiente pacífica del suroeste del Istmo de Tehuantepec ( $16^{\circ} 39' N$ ,  $95^{\circ}00' O$ ) y se localiza en partes de dos municipios, Asunción Ixtaltepec y Ciudad Ixtepec, ambos pertenecientes al distrito de Juchitán, Oaxaca, en el sur de México (Fig. 1).

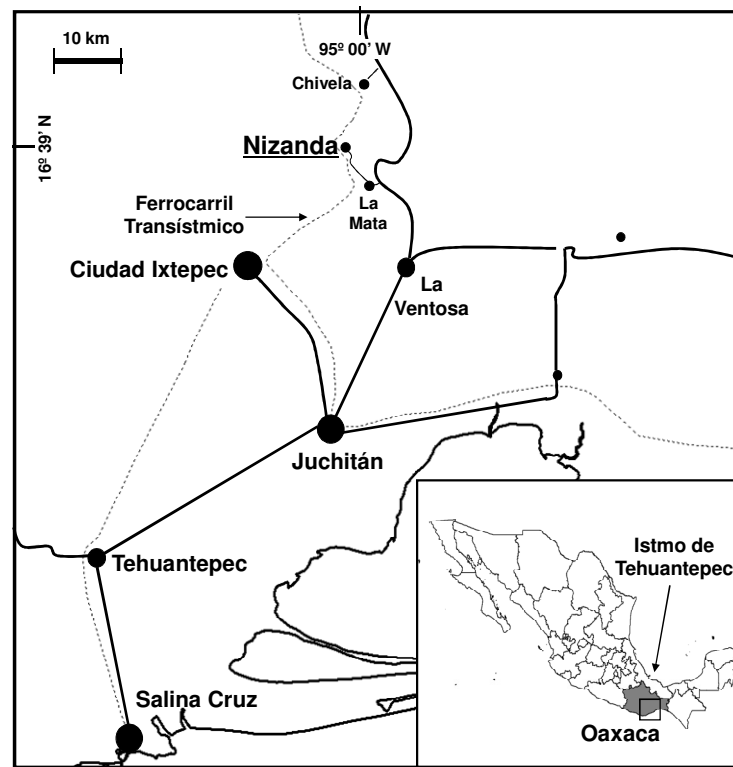


Figura 1. Localización de la región de Nizanda en el estado de Oaxaca, México. Tomado de Pérez-García *et al.* (2010).

### 2.2 Geología y edafología

El relieve dominante en la región son lomeríos de baja altitud (150- 300 m s.n.m.) con un sustrato predominante formado por complejos metamórficos del Mesozoico (filita siliciclástica). Este paisaje está atravesado por una falla en la que aflora roca caliza del Cretácico Inferior (Albiano-Cenomaniano) con elevaciones de hasta 450 m s.n.m. (Pérez-Gutiérrez *et al.*, 2009). Los suelos

en su mayoría son litosoles pero también hay feozems háplicos y regosoles éutricos (Pérez-García *et al.*, 2001). En el piedemonte de los cerros de filita, los suelos están bien desarrollados en sus horizontes. En las laderas de los cerros calizos se presentan desde suelos desarrollados con una profundidad > 50 cm hasta suelos con apenas una pequeña acumulación de materia orgánica en las grietas de las zonas rocosas (Pérez-García y Meave, 2004).

### 2.3 Clima y vegetación

El clima de la región es cálido subhúmedo con lluvias en verano (Aw<sub>0</sub>; Trejo, 2004). La estacionalidad de las lluvias es muy marcada y éstas se presentan entre mayo y octubre (Fig. 1). La precipitación anual es de aproximadamente 900 mm (Pérez-García *et al.*, 2010). Es común en la región la incidencia de corrientes eólicas de gran velocidad producidas por los vientos alisios que convergen en una especie de embudo formado por las serranías alrededor de las partes bajas del Istmo de Tehuantepec.

La variación litológica y el relieve de la región dan como resultado un paisaje complejo con distintos tipos de vegetación. El tipo de vegetación que cubre mayor área es el bosque tropical caducifolio (Gallardo-Cruz *et al.*, 2010; Pérez-García *et al.*, 2010), con diferencias aparentes en la estructura y la composición florística cuando se desarrolla en diferente sustrato. El bosque tropical caducifolio (BTC) forma la matriz de un mosaico de comunidades vegetales donde se presentan como parches los otros tipos de vegetación, como la selva mediana subperennifolia, la selva mediana subcaducifolia, el bosque de galería (Pérez-García *et al.*, 2001, 2005, 2010), la sabana (López-Olmedo *et al.*, 2006, 2007) y el matorral xerófilo (Pérez-García y Meave, 2004; Pérez-García *et al.*, 2001, 2010). El tipo de vegetación que se investigó en este estudio fue el BTC primario distribuido en dos tipos de sustratos (caliza y filita siliciclástica).

### 3. Método

#### 3.1 Trabajo de campo

La selección de los sitios (parcelas) y el establecimiento de los transectos dentro de ellas se llevó a cabo durante la temporada seca y la toma de los datos en la temporada de lluvias, entre el 26 de agosto y el 15 de octubre de 2008. Se escogieron 14 sitios de BTES primario sin disturbio antropogénico evidente. Siete de éstos se localizan sobre sustrato calizo, cinco en la ladera suroeste del cerro Verde y dos sobre la ladera sur del cerro conocido como La Pedrera. Los otros siete sitios están distribuidos alrededor de estos cerros pero sobre los complejos metamórficos (filita siliciclástica), con orientación sur y este (Cuadro 1). Cabe destacar la posibilidad de una sobreestimación de datos dado que ese año fue sumamente lluvioso en la región de Nizanda.

Cuadro 1. Ubicación y tipo de sustrato de las parcelas de estudio. Los datos se muestran en proyección UTM (Datum WGS84, zona 15Q).

Sitio	Sustrato	Coordenadas		Altitud (m s.n.m.)	Orientación
		N	O		
C1	Caliza	286418	1843179	144	Sur
C2	Caliza	286008	1844028	222	Sur
C3	Caliza	287218	1842586	163	Sur
C4	Caliza	287444	1842670	158	Sur
C5	Caliza	287520	1842539	179	Sur
C6	Caliza	284401	1844987	171	Sur
C7	Caliza	284510	1845175	190	Norte
F1	Filita siliciclástica	287413	1842218	151	Este
F2	Filita siliciclástica	285646	1841101	119	Sur
F3	Filita siliciclástica	283201	1843550	173	Este
F4	Filita siliciclástica	283075	1843550	116	Sur
F5	Filita siliciclástica	283581	1843943	133	Sur
F6	Filita siliciclástica	282851	1844262	148	Este
F7	Filita siliciclástica	283338	1844345	135	Este

Las parcelas de estudio seleccionadas se cercaron con alambre de púas para impedir el acceso del ganado y para el posterior seguimiento del presente estudio y de otras investigaciones. El diseño de las parcelas fue similar al utilizado en un estudio previo en esta región sobre sucesión ecológica (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008), pero con cinco transectos en cada sitio (Fig. 2). Cada transecto está subdividido en cuatro cuadros alineados de  $5 \times 5$  m. En cada transecto se delimitaron dos cuadros de 2 m por lado ( $4 \text{ m}^2$ ) que representan la unidad de muestreo para las plantas del sotobosque, por lo que la unidad de muestreo por sitio tuvo un área total de  $40 \text{ m}^2$ . Estos cuadros se ubicaron aleatoriamente en una esquina de los cuadros de  $5 \times 5$  m, de forma que no se situaron muy cerca entre sí. Cada cuadro fue delimitado con estacas y alambre galvanizado. Debido a que en la naturaleza las plantas suelen tener una distribución agregada, se tomaron en cuenta a los cuadros como las unidades de muestreo en lugar de los sitios, con el objetivo de aumentar el número de unidades de muestreo, disminuir la varianza y el error estándar, así como para darle valor a las especies raras (Hurlbert, 1984).

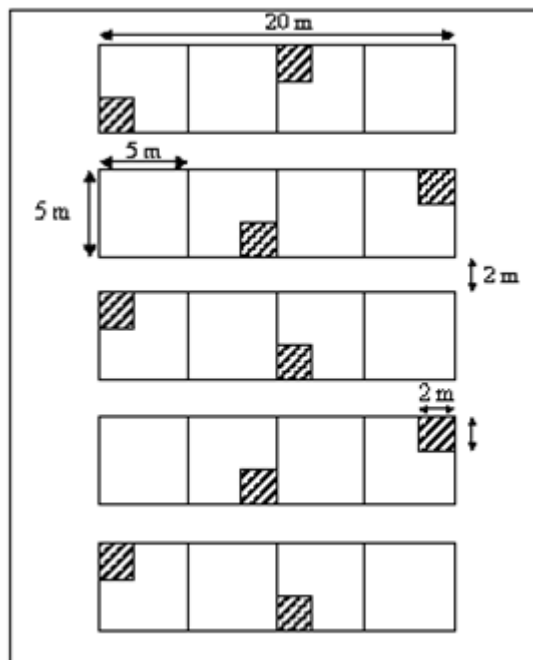


Figura 2. Diseño de una parcela de muestreo. Los cuadros pequeños corresponden a las parcelas de muestreo para las plantas del sotobosque.

En cada sitio se tomaron datos descriptivos como posición geográfica con un receptor GPS, elevación sobre el nivel del mar (m s.n.m.), pendiente (grados), orientación del terreno y pedregosidad (porcentaje). Para hacer comparables los datos con los de otros estudios en la región, en la toma de datos de las plantas se excluyeron las hierbas y se tomaron los siguientes criterios de inclusión: plantas leñosas con DAP < 1 cm (DAP = 1.3 m) pero con altura > 30 cm.

Se registraron y contaron todos los individuos enraizados dentro de los cuadros y se marcaron con etiquetas de aluminio y rotuladas con cinta Dymo metálica. Las etiquetas se fijaron con alambre galvanizado. A cada planta se le asignó un número de serie. Se tomaron los siguientes datos a todas las plantas: localización (tomando en cuenta como ejes cartesianos los bordes inferior e izquierdo del cuadro en cm); altura total, medida con flexómetro (en cm); diámetro basal (Db), medido a nivel del suelo con un vernier (en mm); cobertura de la copa, midiendo con flexómetro (en metros) dos diámetros perpendiculares de la copa ( $D_1$  y  $D_2$ ); identidad taxonómica, tomando muestras de cada individuo recolectadas de la periferia de los cuadros, ya que las plantas muestreadas fueron en general muy pequeñas. Cuando no se encontró una muestra en la periferia y/o en los casos que no se hubiese puesto en riesgo la integridad de la planta, la muestra se recolectó directamente del individuo. En los casos en los que no se encontraron ejemplares alrededor o la planta era muy pequeña, se tomó una fotografía.

### *3.2 Análisis de datos*

#### *3.2.1 Análisis florístico*

Se realizó una descripción florística de los sitios y de los sustratos y se comparó entre ellos. La determinación taxonómica se realizó con ayuda de los doctores Eduardo Pérez García y Jorge Meave, así como por comparación con ejemplares del microherbario de la región de Nizanda custodiado en el laboratorio de Ecología y Diversidad Vegetal, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. La determinación taxonómica usada en los géneros y especies fue la empleada por Pérez-García *et al.* (2010).

### 3.2.2 Estructura de la vegetación

Para describir la estructura de la comunidad vegetal del estrato bajo del BTES se calcularon las siguientes variables descriptivas:

Área basal. Se calcularon los valores totales por especie y por sitio utilizando el diámetro basal (Db) con la siguiente fórmula:

$$AB = \pi \left(\frac{Db}{2}\right)^2$$

Densidad. Se calcularon los valores totales por especie y por sitio con la fórmula:

$$D = \text{No. de individuos} / \text{área muestreada por sitio (en m}^2\text{)}$$

Cobertura. Se obtuvo el valor de cada individuo en todas las parcelas con la fórmula:

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

Se hizo la suma de la cobertura de todos individuos de cada especie en todos los sitios ( $C_{\text{Tot}}$ ) y se convirtió en porcentaje dividiendo esa suma entre el área muestreada ( $40 \text{ m}^2$ ) y multiplicando por 100:

$$C\% = (C_{\text{Tot}}/40\text{m}^2) \times 100$$

### 3.2.3 Valor de Importancia Relativa (VIR)

Para el cálculo del VIR se utilizaron la densidad, la frecuencia y el área basal de cada especie. Se calcularon en valores relativos y finalmente se combinaron en el valor de importancia relativa con las siguientes fórmulas (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974).

$$\text{VIR (\%)} = AB_r + D_r + F_r$$

AB<sub>r</sub>: el área basal relativa es el área basal de cada especie dividida entre el área basal total muestreada en el sitio, multiplicada por 100.

D<sub>r</sub>: la densidad relativa es el número de individuos por especie dividido entre el número total de individuos presentes en el sitio, multiplicado por 100.

F<sub>r</sub>: la frecuencia relativa está dada por la fórmula:

$Fr = (F \text{ de la especie} / \text{suma de } F \text{ de todas las especies}) \times 100$

$F = (\text{No. de subcuadros donde la especie está presente} / \text{No total de subcuadros})$

### 3.2.4 Análisis de diversidad florística

Se obtuvo la riqueza en cada sitio y sustrato, y para medir la diversidad se utilizó el índice de Shannon-Wiener ( $H'$ ), el cual está dado por la fórmula (Magurran, 2004):

$$H' = - \sum_{i=1}^s p_i \ln p_i$$

Posteriormente, junto con el índice de Shannon se analizó qué tan equitativa es la comunidad con el índice ( $J$ ) (Moreno, 2001):

$$J = H' / H'_{\text{máx}}, \quad H'_{\text{máx}} = \ln S$$

Por último, se calculó el índice de Simpson ( $D$ ) para determinar el grado de la dominancia en la comunidad. Este índice cuantifica la probabilidad de que dos individuos extraídos al azar de una muestra pertenezcan a la misma especie (Magurran, 2004), y está definido por la siguiente fórmula:

$$D = \sum_{i=1}^s \frac{n_i(n_i - 1)}{N_i(N_i - 1)}$$

Se determinó el índice de diversidad  $\alpha$  de Fisher (Hayek y Buzas, 1997) para poder comparar el nivel de diversidad de especies entre los sustratos que, dada una misma área, varían en términos de abundancia. Con este índice la diversidad no depende del número de individuos muestreados; así mismo, se controla y elimina el efecto positivo que tiene la abundancia sobre la diversidad, dándole valor a ciertas especies que están representadas por un solo individuo (Hayek y Buzas, 1997; Berry, 2002). El índice se define de la siguiente manera:

$$S = \alpha \ln(1 + N + \alpha)$$

Donde,  $S$  es el número de especies,  $N$  el número de individuos y  $\alpha$  es el coeficiente de diversidad  $\alpha$  de Fisher y representa el número de especies representadas por un individuo. El



coeficiente  $\alpha$  se estima a través de iteración de aproximaciones sucesivas. En este caso se obtuvo con una tabla que proporciona el coeficiente  $\alpha$  determinado para distintas combinaciones de número de especies y número de individuos (Hayek y Buzas, 1997).

También se utilizó el estimador de diversidad no paramétrico Chao 1, que es un estimador de riqueza simple que nos proporciona el valor absoluto de las especies presentes en la comunidad estudiada basándose en el número de especies representadas por uno y dos individuos (Magurran, 2004).

$$S_{\text{Chao 1}} = S_{\text{obs}} + \frac{F_1^2}{2 F_2}$$

Donde  $S_{\text{obs}}$  es el número de especies observadas;  $F_1$  es el número de especies representadas por un solo individuo y  $F_2$  es el número de especies representadas por dos individuos.

### 3.2.5 *Análisis de similitud florística*

Se analizó la similitud en la composición florística entre sustratos para poner a prueba la hipótesis sobre las diferencias en la composición de especies en los sustratos. Se utilizó un análisis de similitud florística basado en datos binarios (presencia–ausencia) de las especies a través del cálculo del índice de similitud de Sørensen ( $S_s$ ), para determinar qué tan similares son en su composición florística las comunidades establecidas sobre la filita y la caliza, respectivamente. Para tomar en cuenta también su similitud en términos de la abundancia de individuos por especie se calculó el índice de Morisita-Horn, que está fuertemente influenciado por la riqueza de especies y el tamaño de las muestras, siendo por lo tanto por la abundancia de la especie más frecuente (Moreno, 2001; Magurran, 2004).

Por otro lado, para determinar si la comunidad del BTES se está regenerando por medio de plántulas se hizo un análisis de similitud entre las especies presentes en el estrato bajo del sotobosque y las especies presentes en el dosel. Para esto se utilizó una lista de composición de

especies en el dosel en cada sitio elaborada por Juan Guillermo Escamilla Zerón. También se analizó la proporción relativa de las especies presentes en el estrato bajo del sotobosque que potencialmente pueden alcanzar el dosel del BTES primario y consecuentemente regenerar la vegetación de este estrato. Esta última determinación se hizo de acuerdo con la forma de vida definida para las especies de este BTES en otros estudios (Rzedowski, 1978; Lorence y García-Mendoza, 1989; Gentry, 1995; Pérez-García *et al.* 2001; Durán *et al.* 2002; Gallardo-Cruz *et al.* 2005; Pennington y Sarukhán, 2005; Pérez-García *et al.*, 2010, 2012).

El coeficiente de similitud de Sørensen está dado por la siguiente fórmula:

$$S_s = 2a/(2a + b + c)$$

Donde  $b$  y  $c$  son la riqueza de especies en cada uno de los estratos comparados, y  $a$  es el número de especies que comparten el sotobosque y el dosel.

El índice de Morisita-Horn se calcula de la siguiente manera (Moreno, 2001):

$$MH = \frac{2 \sum (a_{ni} \times b_{ni})}{(d_a + d_b)(a_N \times b_N)}$$

Donde  $a_{ni}$  es el número de individuos de la especie  $i$  en el sitio  $a$ ;  $b_{ni}$  es el número de individuos de la especie  $i$  en el sitio  $b$ ;  $a_N$  y  $b_N$  son los números totales de individuos en los sitios  $a$  y  $b$ , respectivamente;  $d_a$  y  $d_b$  son las sumas de cuadrados del número de individuos de la especie  $i$  en los sitios  $a$  y  $b$ , divididas entre el cuadrado del número total de individuos en los sitios  $a$  y  $b$ .

### 3.2.6 Comparación de la estructura y diversidad

Para poner a prueba la hipótesis que plantea que el sustrato determina diferencias en la estructura y la composición de las especies en el BTES, se hicieron pruebas de  $t$  para comparar cada atributo estructural (área basal, densidad, cobertura, altura promedio), así como la riqueza y los índices de diversidad en cada sustrato (factor).

## 4. Resultados

### 4.1 Composición florística

En los 14 sitios de BTES primario, en el estrato bajo del sotobosque se censaron y midieron 1,351 individuos. Se identificaron 149 morfoespecies (referidas a partir de este punto como especies) pertenecientes a 39 familias de la clase Magnoliopsida. De éstas, 110 especies (73.8%) se identificaron hasta el nivel de especie, siete (4.7%) sólo hasta género y 20 (13.4%) sólo hasta familia. Las 12 especies restantes (8.1%) permanecieron como desconocidas. Hubo una diferencia notable en la riqueza de especies entre los dos sustratos. En caliza se registraron 115 especies de 34 familias, mientras que en la filita se encontraron 81 especies distribuidas en 30 familias. En el sustrato de caliza se presentaron de forma exclusiva 71 especies y nueve familias, mientras que en la filita sólo fueron exclusivas 36 especies y cinco familias (Cuadro 2).

Cuadro 2. Número de especies y familias en los sitios muestreados en el sotobosque del BTES y por sustrato. Se muestran el número de especies y familias exclusivas en cada sustrato.

Sustrato	Riqueza	Especies exclusivas	No. de familias	Familias exclusivas
Caliza	115	71	34	9
Filita	81	36	30	5
<i>Total</i>	<i>149</i>	<i>107</i>	<i>39</i>	<i>14</i>

La riqueza promedio en los sitios de caliza fue de 35.4 especies por sitio, con un coeficiente de variación de 7.3% y un intervalo de 32 a 38 especies por sitio. La filita presentó una riqueza promedio de 23.3 especies por sitio con un C.V. más alto (24.9%). El intervalo de riqueza para este sustrato fue desde 14 hasta 30 especies por sitio.

En conjunto, la distribución de las especies por familias fue heterogénea (Fig. 3). Las nueve familias (23.1%) más ricas, con cinco especies o más, incluyeron a 80 especies (53.7%) del total. Por otro lado, 16 familias (41.0%) con más de una especie y menos de cinco, incluyeron 41 especies (27.5%). Catorce familias (35.9%) tuvieron sólo una especie y representaron 9.4% de la riqueza total. La familia con más riqueza específica fue Mimosaceae, con 16 especies (Cuadro 3).

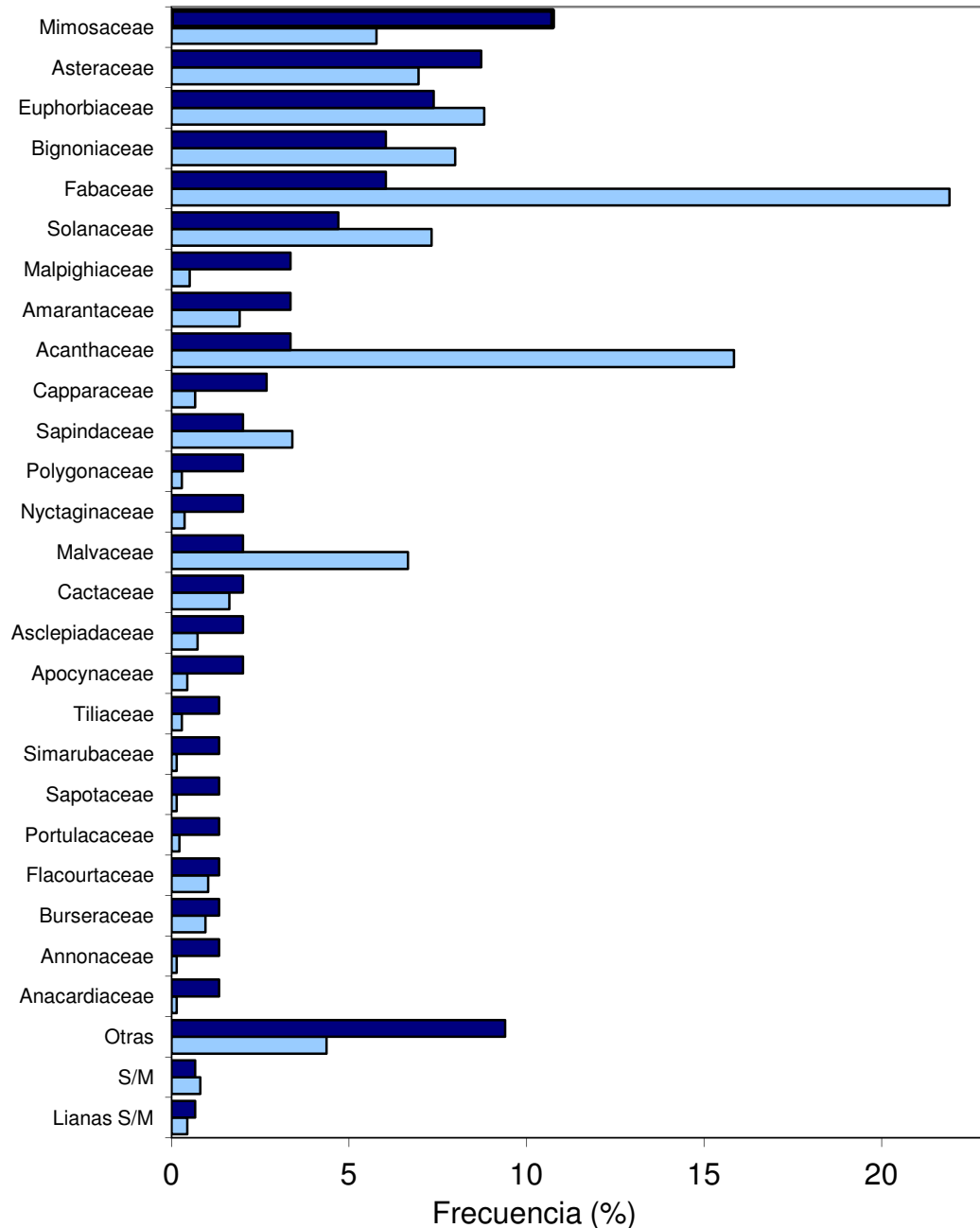


Figura 3. Distribución de frecuencias relativas de especies e individuos entre las familias más diversas y abundantes registradas en los 140 cuadros de muestreo del sotobosque (0.056 ha) en el BTES de la región de Nizanda, Oaxaca. La barra oscura representa la riqueza y la barra clara representa la abundancia. S/M y Lianas S/M representan a las plantas y lianas sin muestra a las que no se pudo hacer una asignación taxonómica.

Las siguientes familias con mayor riqueza específica fueron Asteraceae (13 especies), Euphorbiaceae (11), Bignoniaceae (9), Fabaceae (9), Solanaceae y Acanthaceae (6), Amaranthaceae y Malpighiaceae (5 cada una).

Cuadro 3. Familias con mayor riqueza en los sitios muestreados en el sotobosque del BTES y por sustrato. Se muestra la riqueza específica de las familias en cada sustrato y entre paréntesis se muestra el porcentaje de la riqueza total.

Familia	S (%)		
	BTC	Caliza	Filita
Mimosaceae	16 (10.73)	14 (12.17)	7 (8.64)
Asteraceae	13 (8.72)	9 (7.82)	8 (9.87)
Euphorbiaceae	11 (7.38)	10 (8.69)	7 (8.64)
Fabaceae	9 (6.04)	8 (6.95)	7 (8.64)
Bignoniaceae	9 (6.04)	4 (3.47)	7 (8.64)
Solanaceae	6 (4.02)	5 (4.34)	5 (6.17)
Acanthaceae	6 (4.02)	6 (5.21)	4 (4.93)
Amarantaceae	5 (3.35)	4 (3.47)	2 (2.46)

Las cuatro familias más abundantes representan 55.4% del total de individuos: Fabaceae (296 individuos), Acanthaceae (214), Euphorbiaceae (119) y Bignoniaceae (108). Otras cinco familias importantes incluyeron 30.6% más del total de individuos: Solanaceae (99 individuos); Asteraceae (94), Malvaceae (90), Mimosaceae (78) y Sapindaceae (46) (Cuadro 4). Las otras 29 familias representaron 14.3% del total de los individuos con menos de 27 individuos cada una.

Cuadro 4. Familias con mayor abundancia de individuos en el sotobosque del BTES muestreado y por sustrato. Se muestra el número total de individuos presentes y entre paréntesis se muestra el porcentaje del total de individuos.

Familia	Individuos (%)		
	BTES	Caliza	Filita
Fabaceae	296 (21.91)	213 (23.23)	85 (19.58)
Acanthaceae	214 (15.84)	158 (17.23)	56 (12.90)
Euphorbiaceae	119 (8.81)	81 (8.83)	38 (8.76)
Bignoniaceae	108 (7.99)	69 (7.52)	39 (9.99)
Solanaceae	99 (7.33)	66 (7.20)	33 (7.60)
Asteraceae	94 (7.96)	71 (7.74)	23 (5.30)
Malvaceae	90 (6.66)	43 (4.69)	47 (10.83)
Mimosaceae	78 (5.77)	58 (6.32)	19 (4.38)

Ninguna especie se presentó en todos los sitios y cuadros. Las especies más frecuentes en los cuadros de muestreo fueron *Coursetia caribaea* (39% de los cuadros), *Hibiscus kochii* (29%),

*Justicia candicans* y *Capsicum annum* (24%), *Apoplanesia paniculata* (22%), *Thouinia villosa* (21%), *Arrabidaea floribunda* y *Euphorbia segoviensis* (19% cada una). Casi todas las especies (94.2%) se registraron en menos de 17% de los cuadros de muestreo, de ellas poco menos de dos tercios (63.9%) se registraron en menos de 1% de los cuadros (dos cuadros o menos).

#### 4.1.1 Caliza

En los siete sitios de caliza se censaron y midieron 917 individuos. Se identificaron 115 especies incluidas en 34 familias. Siete familias (20.6%) con cinco o más especies incluyeron a 57 especies (49.6%). De las 27 familias restantes (79.4%) con menos de cinco especies, 13 (38.2%) tuvieron una sola especie y representaron 11.3% de la riqueza en estos sitios. La familia más rica fue Mimosaceae con 14 especies, seguida de Euphorbiaceae (10 especies), Asteraceae (9), Fabaceae (8), Acanthaceae (6), Solanaceae (5) y Bignoniaceae (4) (Cuadro 3). Las cinco familias más abundantes incluyeron 65.3% de los individuos: Fabaceae (213 individuos), Acanthaceae (158), Euphorbiaceae (81), Asteraceae (71) y Bignoniaceae (69). Las familias Solanaceae, Mimosaceae y Malvaceae incluyeron 18.4% más de los individuos con 66, 58 y 43 individuos, respectivamente (Cuadro 4). Las otras 26 familias incluyeron 16.3% de los individuos, con menos de 25 cada una. Las familias Anacardiaceae, Caricaceae, Convolvulaceae, Flacourtiaceae, Plumbaginaceae, Simaroubaceae, Sterculiaceae y Zigophyllaceae se distribuyeron exclusivamente en este sustrato y representan 24% del total de familias presentes. Las especies que tuvieron mayor frecuencia en los cuadros de muestreo fueron *Coursetia caribaea* (50% de los cuadros de muestreo), *Justicia candicans* (47%), *Hibiscus kochii* (34%), *Capsicum annum* y *Apoplanesia paniculata* (29% cada una), *Arrabidaea floribunda* (26%), *Aeschynomene compacta*, *Thouinia villosa* y *Wedelia acapulcensis* (20% cada una), *Euphorbia segoviensis* y *Euphorbia schlehtendalii* (17% cada una). Más de 94.8% de las especies se registraron en menos de 17% de los cuadros muestreados; 48.7% se presentó en sólo un cuadro muestreado y cerca de dos tercios de las especies registradas (61.7%), se encontraron exclusivamente en este sustrato.

#### 4.1.2 Filita

En los siete sitios sobre filita se censaron y midieron 434 individuos, casi la mitad que los registrados en caliza. Se identificaron 81 especies que representaron 30 familias de la clase Magnoliopsida. La distribución de las especies por familia también fue desigual en este sustrato. Seis familias (20%) con cinco o más especies abarcaron a la mitad de las especies (41 especies). La mitad de las familias presentes estuvieron representadas por una sola especie y en conjunto correspondieron a menos de una quinta parte de la riqueza total (18.5%). La familia más rica fue Asteraceae, con ocho especies (Cuadro 3), y le siguen Mimosaceae, Bignoniaceae y Euphorbiaceae y Fabaceae (7 especies cada una), y Solanaceae (5). Las seis familias más abundantes representaron 68.7% de los individuos. La familia más abundante nuevamente fue Fabaceae con 85 individuos (Cuadro 4). Le siguieron Acanthaceae (56), Malvaceae (47), Bignoniaceae (39), Euphorbiaceae (38) y Solanaceae (33). Otras familias abundantes fueron Asteraceae (23), Sapindaceae (22) y Mimosaceae (19). En conjunto, estas tres familias representaron 14.8% de los individuos. Las 21 familias restantes incluyeron 15.2% de los individuos y un tercio de las familias estuvieron representadas por un solo individuo. Las familias Polygonaceae, Rhamnaceae, Rutaceae, Theophrastaceae y Vitaceae se distribuyeron exclusivamente en este sustrato y representan 16% de las familias presentes. Las especies más frecuentes fueron *Coursetia caribaea* (Fr = 0.27), *Justicia caudata* (0.26), *Hibiscus kochii* (0.24), *Thouinia villosa* (0.21), *Euphorbia segoviensis* (0.2), *Pithecoctenium crucigerum* (0.19), *Capsicum annum* (0.17), *Apoplanesia paniculata* (0.16) y *Lonchocarpus lanceolatus* (0.14). El 89.0% de las especies apareció en menos de 11.5% de los cuadros muestreados y 50% de las especies fueron registradas sólo en un cuadro de muestreo. De las 81 especies encontradas en filita, 36 (44.4%) se registraron exclusivamente en este sustrato.

#### 4.2 Estructura de la vegetación

La densidad promedio en los 14 sitios del sotobosque de este BTES fue de 24,125 ind.ha<sup>-1</sup>. El

área basal en los cuadros muestreados fue de 1076.7 cm<sup>2</sup>, equivalente a 1.92 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>. La cobertura total fue de 283.9 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>, correspondiente al 50.7% del área muestreada. La altura promedio de las plantas fue de 79.06 cm (Cuadro 5). De acuerdo con los objetivos de esta investigación, las variables estructurales serán tratadas, explicadas y analizadas por separado en cada tipo de sustrato y sus valores en los 14 sitios se muestran en el Cuadro 6.

Cuadro 5. Variables estructurales del sotobosque en los dos tipos de sustratos del BTES de Nizanda, Oaxaca., D = densidad, AB = área basal, C = cobertura promedio, Alt. Prom. = altura promedio.

Sustrato	No. de individuos	D (ind/m <sup>2</sup> )	AB (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	C %	Alt. Prom. (cm)
Caliza	917	3.27	2.37	64.28	74.33
Filita	434	1.55	1.47	37.09	84.19
<i>Total</i>	<i>1351</i>	<i>2.41</i>	<i>1.92</i>	<i>50.69</i>	<i>79.26</i>

#### 4.2.1 Densidad

La densidad promedio por sitio en caliza fue de 3.27 ind. m<sup>-2</sup>, equivalentes a 32,750 ind. ha<sup>-1</sup> (C.V. = 31.0%; intervalo: 19,250 – 48,750 ind. ha<sup>-1</sup>); por su parte, en la filita fue de 1.55 ind. m<sup>-2</sup>, equivalentes a 15,500 ind. ha<sup>-1</sup> (C.V. = 30.9%; intervalo: 8,500–21,500 ind. ha<sup>-1</sup>), cifra que resultó ser significativamente menor que en la caliza ( $t = 4.07$ ,  $gl = 12$ ,  $P < 0.0017$ ).

#### 4.2.2 Área basal

El área basal en los siete sitios de caliza fue muy variable y tuvo un promedio de 2.37 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> (C.V. = 33.26%; intervalo de 1.42 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> a 3.44 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>). Por su lado, en la filita se registró un área basal promedio de 1.47 m<sup>2</sup> por sitio (C.V. = 45.7%; intervalo: 0.78–2.57 m<sup>2</sup> por sitio), significativamente menor al de la caliza ( $t = 2.28$ ,  $gl = 12$ ,  $P < 0.041$ ).

#### 4.2.3 Cobertura

En promedio cada sitio de 40 m<sup>2</sup> tuvo 64.28% de cobertura por sitio (C.V.= 34.69%; intervalo 36.8% – 104.1%). La cobertura total en caliza fue de 64.28%, mayor que en la filita ( $t = 3.18$ ,  $gl$



= 12,  $p < 0.0079$ ) y fue heterogénea entre los sitios. La filita tuvo una cobertura promedio por sitio de 37.09% (C.V.= 20.27%; intervalo: 24.1% – 45.6%).

Cuadro 6. Variables estructurales en los 14 sitios de estudio en el sotobosque de BTES de Nizanda, Oaxaca. Se muestran los promedios con su desviación estándar para cada sustrato.

Parcela	Densidad (ind.m <sup>2</sup> )	Área basal (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	Cobertura (%)	Altura promedio (cm)
C1	3.20	1.42	36.80	62.74
C2	4.88	3.44	104.07	67.02
C3	2.10	1.73	56.31	78.30
C4	3.80	3.34	72.50	75.72
C5	1.93	1.82	44.47	81.06
C6	3.18	2.28	69.67	77.32
C7	4.08	2.56	73.27	80.18
<i>Caliza</i>	<i>3.27 ± 1.01</i>	<i>2.37 ± 0.79</i>	<i>64.28 ± 22.30</i>	<i>74.33 ± 7.38</i>
F1	2.15	2.29	45.55	79.04
F2	1.20	1.08	32.76	83.85
F3	1.45	1.22	44.36	76.29
F4	1.65	1.20	38.25	80.25
F5	1.40	1.19	33.72	90.78
F6	2.15	2.57	40.85	70.10
F7	0.85	0.78	24.10	109.00
<i>Filita</i>	<i>1.55 ± 0.48</i>	<i>1.47 ± 0.67</i>	<i>37.09 ± 7.52</i>	<i>84.19 ± 12.66</i>

#### 4.2.4 Altura promedio

La altura promedio no presentó diferencias significativas entre sustratos ( $t = -1.77$ ,  $gl = 12$ ,  $P < 0.10$ ). Las plantas del sustrato calizo tuvieron una altura media de 74.33 cm (C.V. = 9.9%) y la altura media de las plantas distribuidas en filita fue de 84.19 cm (C.V. = 15.0%).

#### 4.3 Valor de importancia relativa (VIR)

Los VIR de las especies más importantes por sustrato se muestran en el Cuadro 7 y el VIR de cada especie del sotobosque de este BTES se muestra en el Anexo 4. La especie más importante en el sotobosque fue *Coursetia caribaea* (VIR = 24.9); le siguieron *Justicia candicans* e *Hibiscus*

*kochii* con VIRs de 23.3 y 15.8, respectivamente. Estas tres especies son arbustos pequeños, sin embargo, otras especies que también fueron importantes son árboles o lianas. Los árboles más importantes en el sotobosque fueron *Thouinia villosa*, *Apoplanesia paniculata*, *Lonchocarpus lanceolatus*, *Lonchocarpus torresiorum* y *Euphorbia schlechtendalii*, con valores de VIR entre 10.87 y 4.92. Por su parte, las lianas más importantes fueron *Arrabidaea floribunda*, *Pithecoctenium crucigerum*, *Serjania triquetra*, *Solanum wendlandii* y *Marsdenia coulteri*, con VIR entre 11.86 y 1.57. Las plantas con crecimiento arbustivo más importantes en el sotobosque fueron *Coursetia caribaea*, *Justicia candicans*, *Hibiscus kochii* y *Capsicum annuum* con VIR entre 24.85 y 12.50.

En la caliza, la especie con VIR más alto fue *Justicia candicans* con un VIR de 35.30. En la filita la especie más importante fue *Justicia caudata* con un VIR de 26.47. Cabe notar que *Justicia candicans*, la especie más importante en la caliza, estuvo ausente en la filita y *Justicia caudata* estuvo pobremente representada en la caliza. Por su parte, *Coursetia caribaea* e *Hibiscus kochii* ocuparon el segundo y el tercer lugar en importancia en los dos sustratos con VIRs de 26.90 y 13.38 en caliza y en filita de 21.07 y 20.70, respectivamente.

El árbol con mayor importancia relativa en la caliza fue *Apoplanesia paniculata* (VIR = 9.87), seguido por *Thouinia villosa* con VIR de 7.14. En la filita los papeles de estas dos especies se invierten, con VIRs de 10.84 y 17.95, respectivamente. Otras especies de árboles importantes en la caliza fueron *Euphorbia schlechtendalii*, *Casearia tremula* y *Bursera ovalifolia*, mientras que en la filita destacaron *Bursera simaruba*, *Bucida macrostachya* y *Randia obcordata*.

La liana más importante en la caliza fue *Arrabidaea floribunda* (VIR = 12.84) y le siguió *Pithecoctenium crucigerum* (VIR = 5.58). En la filita estas mismas especies fueron las más importantes pero se invierte su importancia relativa; la liana más importante fue *Pithecoctenium crucigerum* (VIR = 10.39) y le siguió *Arrabidaea floribunda* (VIR = 9.55). *Solanum wendlandii*, *Serjania triquetra* y *Marsdenia coulteri* fueron especies importantes en los dos sustratos.

Cuadro 7. Atributos estructurales de la vegetación en los dos tipos de sustrato estudiados. Se muestran las especies con los VIR más alto de los árboles, lianas y arbustos. La columna P indica la posición estructural que ocupa en cada sustrato de acuerdo con su VIR. Se muestran los valores absolutos de Densidad (D), Área Basal (AB) y Frecuencia (F) en unidades muestreadas seguidos de sus respectivos valores relativos (porcentajes).

Especies	Caliza								Filita							
	D	%	AB (cm)	%	F	%	VIR	P	D	%	AB (cm)	%	F	%	VIR	P
<i>Árboles</i>																
<i>Apoplanesia paniculata</i>	25	2.76	17.03	3.04	20	4.07	9.87	1	16	3.76	10.20	3.18	11	3.90	10.84	3
<i>Thouinia villosa</i>	19	2.09	12.26	2.19	14	2.85	7.14	2	20	4.71	25.46	7.93	15	5.32	17.95	1
<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	19	2.09	14.24	2.54	12	2.44	7.08	3	1	0.24	1.22	0.38	1	0.35	0.97	19
<i>Lonchocarpus torresiorum</i>	15	1.65	11.05	1.97	8	1.63	5.26	4	8	1.88	15.38	4.79	6	2.13	8.80	4
<i>Casearia tremula</i>	13	1.43	6.98	1.25	11	2.24	4.92	5	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lonchocarpus lanceolatus</i>	14	1.54	6.32	1.13	10	2.04	4.71	6	11	2.59	13.95	4.34	10	3.55	10.48	3
<i>Pachycereus pecten-aboriginum</i>	2	0.22	21.01	3.75	2	0.41	4.38	7	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bursera ovalifolia</i>	5	0.55	14.17	2.53	5	1.02	4.10	8	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Erythroxylon havanense</i>	8	0.88	7.96	1.42	7	1.43	3.73	9	5	1.18	8.68	2.70	4	1.42	5.30	7
<i>Bursera simaruba</i>	3	0.33	4.56	0.81	3	0.61	1.76	21	5	1.18	8.82	2.75	5	1.77	5.70	5
<i>Bucida macrostachya</i>	4	0.44	4.58	0.82	4	0.81	2.07	17	6	1.41	6.70	2.09	5	1.77	5.27	6
<i>Randia obcordata</i>	5	0.55	3.15	0.56	5	1.02	2.13	16	6	1.41	3.22	1.00	5	1.77	4.19	8
<i>Capparis incana</i>	1	0.11	1.62	0.29	1	0.20	0.60	35	3	0.71	2.81	0.88	3	1.06	2.64	9
<i>Lianas</i>																
<i>Arrabidaea floribunda</i>	44	4.85	21.89	3.91	20	4.07	12.84	1	16	3.76	9.47	2.95	8	2.84	9.55	2
<i>Pithecoctenium crucigerum</i>	18	1.98	7.60	1.36	11	2.24	5.58	2	14	3.29	7.99	2.49	13	4.61	10.39	1
<i>Solanum wendlandii</i>	6	0.66	1.75	0.31	5	1.02	1.99	3	2	0.47	0.42	0.13	2	0.71	1.31	7
<i>Serjania triqueta</i>	4	0.44	2.80	0.50	3	0.61	1.55	4	4	0.94	2.52	0.78	4	1.42	3.14	3
<i>Marsdenia coulteri</i>	4	0.44	2.36	0.42	3	0.61	1.47	5	2	0.47	1.87	0.58	2	0.71	1.76	6
<i>Adenocalymma inundatum</i>	6	0.66	1.78	0.32	2	0.41	1.39	6	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Solanum glaucenscens</i>	3	0.33	0.71	0.13	2	0.41	0.86	8	4	0.94	3.89	1.21	3	1.06	3.22	4
<i>Marsdenia zimapanica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	3	0.71	2	0.62	3	1.06	2.39	5
<i>Arbustos</i>																
<i>Justicia candicans</i>	114	12.57	89.62	16.01	33	6.72	35.30	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Coursetia caribaea</i>	126	13.89	32.89	5.88	35	7.13	26.90	2	45	10.59	12.02	3.74	19	6.74	21.07	2
<i>Hibiscus kochii</i>	39	4.30	23.47	4.19	24	4.89	13.38	3	36	8.47	19.92	6.20	17	6.03	20.70	3
<i>Capsicum annuum</i>	40	4.41	26.02	4.65	20	4.07	13.13	4	13	3.06	11.28	3.51	12	4.26	10.83	5
<i>Wedelia aff. acapulcensis</i>	33	3.64	31.29	5.59	14	2.85	12.08	5	5	1.18	1.18	0.37	5	1.77	3.32	12
<i>Euphorbia segoviensis</i>	33	3.64	4.91	0.88	12	2.44	6.96	6	26	6.12	5.96	1.86	14	4.96	12.94	4
<i>Justicia caudata</i>	11	1.21	3.95	0.71	6	1.22	3.14	12	33	7.76	39.58	12.33	18	6.38	26.47	1
<i>Aphelandra scabra</i>	4	0.44	2.24	0.40	3	0.61	1.45	16	12	2.82	15.42	4.80	6	2.13	9.75	6
<b>Total</b>	<b>907</b>		<b>559.69</b>						<b>425</b>		<b>321.09</b>					

En general, los arbustos fueron las especies más importantes en el sotobosque de este BTES. Destaca que las especies más importantes en cada sustrato (*Justicia candidans* y *Justicia caudata*) estuvieron pobremente representadas o ausentes en el otro sustrato. *Coursetia caribaea*, *Hibiscus kochii* y *Capsicum annuum* fueron muy importantes en los dos sustratos.

#### 4.4 Diversidad florística

El sotobosque de este BTES en los dos sustratos es muy diverso (Cuadro 8). Los sustratos son significativamente distintos sólo en la riqueza específica ( $t = 5.06$ ,  $gl = 12$ ,  $P < 0.0011$ ). La riqueza promedio por sitio fue de 29.4 especies (intervalo: 14 a 38 especies); sin embargo, la estimación de la riqueza con el índice Chao 1 señala que podría haber hasta 247 especies en este sotobosque. El valor del índice de Simpson ( $D = 0.040$ ) indica que hay una dominancia baja en la comunidad. El valor del coeficiente  $\alpha$  fue de 44.55, lo cual indica una alta incidencia de especies representadas por un solo individuo. El valor promedio del índice de Shannon fue de 3.899 con una equitatividad relativamente alta ( $J = 0.779$ ).

Cuadro 8. Valores de los índices de diversidad y dominancia en los dos tipos de sustrato en el sotobosque del BTES de Nizanda, Oaxaca.  $S$  = Riqueza,  $S_{\text{Chao1}}$  = Estimador de riqueza Chao1,  $H'$  = Índice de Shannon,  $H'_{\text{máx}}$  = Máxima diversidad esperada con el índice de Shannon,  $J$  = Equitatividad,  $\alpha$  = Coeficiente  $\alpha$  de Fisher,  $D$  = Índice de Simpson.

Sustrato	$S$	$S_{\text{Chao1}}$	$H'$	$H'_{\text{máx}}$	$J$	$\alpha$	$D$
Caliza	115	191	3.738	4.745	0.788	37.19	0.048
Filita	81	125	3.672	4.394	0.836	30.05	0.039
Total BTC	149	247	3.899	5.004	0.779	44.55	0.040

En el sustrato calizo la riqueza específica promedio por sitio fue de 35.43 especies por sitio (intervalo: 32–38 especies). El índice de Shannon presentó un valor de 3.738 con una equitatividad de 0.788 (Cuadro 8). El coeficiente  $\alpha$  de Fisher fue de 37.19, que indica que una alta proporción del total de especies en caliza estuvieron representadas por un solo individuo (Cuadro 9). Por otro lado, el sustrato calizo presenta un bajo nivel de dominancia ya que su índice de Simpson fue de 0.048.

Por su parte, en la filita la riqueza específica promedio por sitio fue de 23.3 especies por sitio (intervalo: 14–30 especies). El valor del índice de Shannon fue de 3.672 con una equitatividad alta (0.836). La diversidad  $\alpha$  de Fisher fue alta (30.05). El sustrato de filita también presentó un bajo nivel de dominancia, ya que el valor del índice de Simpson fue bajo ( $D = 0.039$ ).

Cuadro 9. Valores de los índices de diversidad y dominancia de los 14 sitios en el sotobosque del BTES de Nizanda, Oaxaca. Se muestran los valores promedio por sustrato.  $S$  = Riqueza específica,  $H'$  = Índice de Shannon,  $J$  = Equitatividad,  $\alpha$  = Alfa de Fisher,  $D$  = Índice de Simpson.

Sitio	$S$	$H'$	$J$	$\alpha$	$D$
<i>Caliza</i>					
C1	38	2.99	0.82	18.26	0.08
C2	34	2.53	0.72	11.93	0.14
C3	33	3.20	0.92	20.03	0.05
C4	38	3.11	0.85	16.40	0.06
C5	32	3.20	0.92	20.82	0.04
C6	35	2.99	0.84	15.96	0.08
C7	38	3.18	0.87	15.75	0.06
<i>Filita</i>					
F1	30	2.96	0.87	16.36	0.06
F2	30	3.21	0.94	34.23	0.03
F3	14	2.12	0.80	5.86	0.15
F4	26	2.88	0.88	15.82	0.06
F5	21	2.52	0.83	12.20	0.10
F6	22	2.42	0.78	9.55	0.13
F7	20	2.91	0.97	20.37	0.04

#### 4.5 Similitud florística

El índice de Sørensen indicó que las comunidades sobre los dos sustratos (caliza y filita) presentan una similitud baja en su composición florística ( $S_s = 0.308$ ), es decir, 30.8% de sus especies se comparten entre ambas. Por el contrario, el índice de Morisita-Horn, que toma en cuenta la abundancia de las especies, mostró una similitud considerablemente mayor ( $MH = 0.666$ , ó 66.6%). Esto significa que si no se toma en cuenta a la abundancia, se puede interpretar que los dos sustratos (caliza y filita) tienen una similitud baja en su composición florística; sin

embargo, si se en la comparación se considera la abundancia de individuos por especie, su similitud es considerablemente mayor.

En el análisis de la similitud de especies entre la comunidad del estrato bajo del sotobosque con la del dosel, se encontró que ésta fue baja. En el sustrato calizo se presentó una similitud de 28.3% ( $S_s=0.283$ ) entre ambos estratos y en el sustrato de filita esta fue de 29.7% ( $S_s=0.297$ ). Sin embargo, al tomar solamente en cuenta las especies presentes que potencialmente pueden llegar al dosel se encontró que en el sustrato calizo 69.2% de las especies presentes pueden ocupar un lugar en el dosel, mientras que en el sustrato de filita la proporción fue mucho mayor, ya que el potencial de crecimiento de cerca de cuatro quintas partes (78.1%) de las especies hace factible que puedan llegar hasta el dosel.

## 5. Discusión y conclusiones

### 5.1 Composición florística

El sotobosque del BTES de Nizanda mostró una gran heterogeneidad entre los sitios y a pesar de haber intentado tomar muestras representativas de los sitios de muestreo, fue evidente a simple vista que varios microhábitats no lograron ser muestreados. Sin embargo, es probable que muchas de las especies del dosel que no fueron registradas en los cuadros de muestreo sí formen parte del sotobosque, e incluso fueron vistas afuera pero cerca de dichos cuadros de muestreo. Los análisis que se realizaron en este estudio se enfocaron en las diferencias en la estructura y en la composición florística del estrato bajo del sotobosque cuando éste se distribuye en dos sustratos (caliza y filita siliciclástica).

La composición florística del estrato bajo del sotobosque de este BTES es similar a la reportada en otros estudios sobre los BTES de la región del Istmo de Tehuantepec y en México (Lorence y García-Mendoza, 1989; Pérez-García *et al.* 2001; Durán *et al.* 2002; Gallardo-Cruz *et al.* 2005; Pennington y Sarukhán, 2005; Pérez-García *et al.*, 2010). Las familias y los géneros mejor representados en abundancia y riqueza en este BTES también lo son en otras regiones del trópico mexicano (Lott, 1985; Wendt, 1998; Castillo-Campos *et al.*, 2007). Como en otras selvas estacionalmente secas de México, no se encontró una correspondencia entre la riqueza de familias y la abundancia de individuos (Trejo, 1998; Durán *et al.* 2002; Gallardo-Cruz *et al.* 2005; Pineda-García *et al.*, 2007). Sólo dos familias, Bignoniaceae y Euphorbiaceae, estuvieron tanto entre las más ricas como entre las más abundantes, ocupando el tercer y cuarto puesto, respectivamente. Sin embargo, la posición de las familias con mayor riqueza (Mimosaceae, Asteraceae) no corresponde en la abundancia de individuos, mientras que las familias Fabaceae y Acanthaceae son las más abundantes pero no son tan diversas.

Los datos obtenidos en esta investigación sugieren que se presenta una cierta dependencia entre la composición de especies y los sustratos geológicos: los sitios sobre filita albergan sólo

dos terceras partes de las especies que se encontraron en caliza, aunque a nivel de familia, la abundancia y la riqueza representadas en los dos sustratos son muy similares. Las diferencias florísticas entre sustratos se pueden relacionar con las características físico-químicas de cada sustrato. La presencia de carbonatos en la caliza parece fomentar la formación de una estructura de suelo adecuada para el crecimiento de más especies que se favorecen con una mayor fertilidad, capacidad de intercambio catiónico y la abundancia de sales ionizadas que se presentan en este sustrato (Trudgill, 1976; Escamilla, 1999; McLaren y McDonald, 2003a; Escamilla *et al.*, 2005). Además, cuando el sustrato calizo está cubierto de vegetación, los carbonatos reaccionan con los ácidos presentes en el suelo y, gracias a su capacidad amortiguadora de la acidez, mantienen el pH alcalino adecuado para la actividad microbiana, la cual es favorable para el establecimiento de las plantas (Trudgill, 1976; Johnston, 1992; Jordán López, 2006). Por su parte, la cantidad de arcilla, la mayor escorrentía y la consecuente formación de suelo poco desarrollado a partir del sustrato de filita, así como la topografía, pueden determinar que ciertas especies sean más frecuentes y/o abundantes en un sustrato que en el otro (Stone, 1975; Johnston, 1992; Jordán López, 2006; Garzón *et al.*, 2009, 2010).

Las especies más frecuentes en los dos sustratos fueron en general las mismas. No obstante, hay una mayor proporción de especies y familias exclusivas en la caliza que en la filita. La incidencia de especies raras fue frecuente en los dos sustratos y esto puede deberse al reclutamiento limitado de las especies dominantes, lo que permite el establecimiento de las especies menos competitivas (Hurt y Pacala, 1995). Esta abundancia de especies raras también se puede interpretar como resultado de una alta productividad del sistema, ya que si el medio puede albergar a muchos individuos, entonces más especies tienen la posibilidad de estar representadas por el mínimo de individuos para evitar su desaparición (Gurevitch *et al.*, 2006).

## 5.2 Estructura de la vegetación

En general, los valores promedio de las variables estructurales de este BTES varían de acuerdo



con el sustrato. La densidad fue la variable estructural que difirió más fuertemente entre los sustratos, ya que la registrada en la caliza fue de poco más del doble de la que se observó en la filita. Esto indica que el BTES establecido sobre caliza tiene una mayor productividad y esa energía producida se refleja, entre otras formas, en un mayor número de individuos por sitio (Gurevitch *et al.*, 2006). Pocos estudios han usado los mismos criterios de inclusión que éste; sin embargo, se pueden tomar como referencia algunas investigaciones en México para inferir que el sotobosque de este BTES es sumamente denso, ya que sus criterios fueron similares. En ese sentido, la densidad registrada en este estudio supera los valores reportados en otros estudios con este tipo de vegetación. Por ejemplo, Gallardo-Cruz *et al.* (2005), en su estudio del BTES sobre caliza en el Cerro Verde de Nizanda, reportaron 19,016 ind.ha<sup>-1</sup>; no obstante, la densidad reportado por dichos autores fue 42% inferior a la registrada en este BTES sobre caliza y 22% superior a la registrada en filita. Por otro lado, el sotobosque del BTES de Nizanda presenta una densidad promedio diez veces mayor a la reportada en la selva de Los Tuxtlas, que fue de 3,344 ind. ha<sup>-1</sup> (Bongers *et al.*, 1988).

El área basal en la caliza también fue mayor que en la filita; sin embargo, los valores promedio en la filita fueron más homogéneos. Al comparar estos datos con la densidad y el área basal registrada en otros estudios se puede considerar que el sotobosque de este BTES, a pesar de ser muy denso, tiene un área basal muy baja (Gentry *et al.*, 1995; Durán *et al.*, 2002; Gallardo-Cruz *et al.*, 2005). Los valores altos de densidad y bajos de área basal pueden indicar que la competencia en esta comunidad puede ser relativamente intensa, debido a que la productividad del bosque se distribuye en muchos individuos y no en mucha biomasa por individuo, ya que cuando las plantas crecen con muchos vecinos alrededor suelen ser pequeñas (Gurevitch *et al.*, 2006).

La cobertura también presentó una amplia variación entre sustratos, y de nuevo fue más homogénea en la filita. Los valores de cobertura en la filita fueron significativamente más bajos que los valores registrados en la caliza y en ningún sitio sobre filita se llegó a registrar más del

50% de cobertura; aun así, los valores de cobertura del sotobosque distribuido en caliza también son menores a los de otro estudio de la región, pero con menor variación entre los sitios (Gallardo-Cruz *et al.*, 2005). Esta característica de un sotobosque despejado y sin tanta densidad de árboles pequeños es un indicio de que la competencia por la luz no es determinante para el éxito de las plantas en este bosque (Schwinning y Fox, 1995). El hecho de que el sustrato calizo tenga una mayor variación en la cobertura se puede deber a la heterogeneidad de su topografía; esta característica también podría explicar una parte de la variación en la riqueza, la diversidad y las variables estructurales entre los dos sustratos.

La altura promedio es la única variable estructural que no presentó grandes diferencias entre sitios y entre sustratos. Cabe destacar que, en este caso, en la filita se registraron los valores más altos y de hecho hubo un sitio que presentó la altura promedio mayor pero tuvo la menor densidad, la menor cobertura, así como el valor más bajo de área basal. Es probable que este sitio constituya una referencia adecuada del sotobosque de una selva madura, ya que una comunidad con una productividad alta en la que se presentan individuos altos y espaciados puede dar lugar a árboles en lugar de arbustos o arbustos en lugar de hierbas (Gurevitch *et al.*, 2006). La presencia de plantas altas con una densidad más baja puede indicar una regeneración natural más exitosa.

### 5.3 Valor de importancia relativa (VIR)

Las especies con mayor importancia en la estructura del sotobosque de este BTES son plantas con crecimiento arbustivo. Si se toma en cuenta al BTES en conjunto, la especie con mayor VIR fue *Coursetia caribaea* (Fabaceae); sin embargo, en ninguno de los dos sustratos ocupó el primer lugar sino el segundo. Esta situación merece mención especial por el hecho de que en el sustrato de caliza la especie más importante fue *Justicia candicans* y en el de filita fue *Justicia caudata*, ambas Acanthaceae. Lo particular de este hallazgo es que *Justicia candicans*, la especie más importante en caliza, está ausente en la filita, mientras que *Justicia caudata*, la especie más importante en filita, apenas está representada por unos cuantos individuos en la caliza. Esta

peculiaridad puede ser un tema de estudio interesante que muy probablemente se explica por las diferencias entre sustratos. La presencia de carbonatos y sales ionizadas, o incluso la disponibilidad de agua en cada sustrato, pueden determinar la presencia o ausencia de las distintas especies (Escamilla *et al.*, 2005). Estas dos especies de la misma familia son similares en su forma de vida, tamaño y ramificación, y probablemente algunos aspectos de su crecimiento, establecimiento y reproducción estén determinados por las características del sustrato.

Independientemente de esta situación, la especie más importante estructuralmente en el sotobosque de este BTES (*Coursetia caribaea*), al tener simbiontes radiculares que fijan el nitrógeno en el suelo en forma de nitratos, tiene una mayor probabilidad de éxito y de asociación con otras plantas en los dos sustratos; por esta razón, incluso se ha usado para la restauración de BTES que crecen en roca caliza en zonas perturbadas de Puerto Rico (Dubey *et al.*, 1972).

En general, las especies de árboles de dosel ocuparon una mejor posición estructural en la filita que en la caliza. Los árboles más importantes en el sotobosque de este BTES fueron *Apoplanesia paniculata* (en caliza) y *Thouinia villosa* (en filita), y su VIR presentó un comportamiento similar en ambos sustratos. Lo mismo sucedió en menor medida con las lianas, ya que las más importantes en caliza (*Arrabidaea floribunda*) y en filita (*Pithecoctenium crucigerum*) ocuparon diferencialmente lugares importantes en cada sustrato (Cuadro 7). Aunque pocas lianas son importantes estructuralmente, el hecho de que estas dos especies de liana hayan ocupado posiciones estructurales altas indica que el estrato bajo del sotobosque de este BTES tiene una biomasa considerable representada por lianas, las cuales sirven como elemento diagnóstico para diferenciar comunidades forestales, en lo que a madurez o estado de regeneración vegetal se refiere (Dewalt *et al.*, 2000; Phillips *et al.*, 2005). La presencia de lianas es benéfica para la comunidad del bosque y su regeneración, dado que representan importantes recursos alimenticios para los animales y contribuyen substancialmente con el funcionamiento de los ciclos biogeoquímicos; sin embargo, en exceso pueden ser una preocupación (Putz, 2004).

Esta relación entre las especies con VIR más grandes y el sustrato apoya la hipótesis de

que el sustrato define indirectamente la composición y la estructura del BTES. Dada las condiciones microclimáticas impuestas por el sustrato y los arbustos más importantes que crecen en él, el sustrato podría determinar el éxito en la germinación, el establecimiento y el desarrollo de las plántulas de las lianas y los árboles de dosel en este BTES (Trudgill, 1976; Escamilla, 1999; Escamilla *et al.*, 2005).

#### *5.4 Diversidad florística*

En general, este sotobosque estudiado es muy diverso en su composición florística. Si bien hubo diferencias en los valores de riqueza específica entre los sustratos, al tomar en cuenta tanto el número de especies presentes como su abundancia en cada sustrato ya no fue posible detectar diferencias significativas en los índices de diversidad. Adicionalmente, el estimador de riqueza Chao 1 indica que hay que considerar que la riqueza del sotobosque puede ser mucho más alta, y se hubiera requerido un esfuerzo de muestreo mayor en el sustrato de caliza que en de la filita para lograr registrar toda la diversidad.

Los valores de los índices de Shannon y de equitatividad muestran que ambas comunidades son muy diversas y equitativas. En pocos casos se presentan, como en esta investigación, correlaciones positivas entre el índice de Shannon y el de equitatividad de Simpson, ya que a pesar de haber una mayor diversidad en la caliza, en este sustrato se tuvo una dominancia ligeramente mayor que en la filita. Esta situación puede deberse a que las tres especies con mayor frecuencia y abundancia de individuos en la caliza ejercen una dominancia considerablemente mayor a la que ejercen las especies más dominantes en la filita.

El valor del coeficiente de diversidad  $\alpha$  de Fisher en ambos sustratos muestra que hay una incidencia alta de especies raras; es probable que ambos sustratos tengan una alta productividad que permita el establecimiento de especies poco competitivas (Wright, 1993; Gurevitch *et al.*, 2006). Considerando la equitatividad y los índices de diversidad cuantificados en este estudio (Shannon,  $\alpha$  de Fisher y Simpson) con los de otras regiones, se puede considerar que el

sotobosque de este BTES es muy diverso en su composición florística, equitativo y con baja dominancia por parte de algunas especies (Díaz-Gallegos *et al.*, 2002; Gallardo-Cruz *et al.*, 2005; Sánchez-Mejía *et al.*, 2007; Alanís-Rodríguez *et al.*, 2010).

### *5.5 Similitud florística*

Los resultados mostraron que los dos sustratos presentan una similitud florística baja. Las diferencias en las características físico-químicas entre los sustratos probablemente tienen mucho peso en su diferenciación florística, por lo que las especies capaces de crecer en cada sustrato serán las mejor adaptadas a las condiciones particulares del mismo. El sustrato de filita, al tener baja permeabilidad y por ende menor filtración de agua al subsuelo, tiene una menor disponibilidad de agua a lo largo del año, sobre todo en la temporada de estiaje (Garzón *et al.*, 2009, 2010). Por su parte, en la caliza hay una mayor disponibilidad de agua después de la temporada de lluvias que en la filita, ya que en la caliza el agua se filtra más fácilmente dada su porosidad y la abundancia de grietas en la roca (Trudgill, 1976; Escamilla *et al.*, 2005). Además, en la caliza se presentan suelos bien desarrollados con más frecuencia que en la filita y los nutrientes presentes en el suelo están disueltos y disponibles durante más tiempo debido a la mayor permanencia de humedad en el suelo (Trudgill, 1976; Escamilla *et al.*, 2005; Garzón *et al.*, 2010). Por otro lado, la fertilidad en ambos sustratos podría ser muy diferente, ya que la caliza tiene mayor capacidad de intercambio catiónico, que se refleja en una disponibilidad moderada de micronutrientes, adecuada para el crecimiento y establecimiento de las plántulas (Trudgill, 1976; Johnston, 1992; Swaine, 1996; Ceccon *et al.*, 2003). Diversos autores sostienen que la diversidad de un ecosistema no suele tener sus picos en los suelos más fértiles, sino en los que se presenta una fertilidad moderada y una disponibilidad de nutrientes y agua más constante (Tilman, 1987; Montagnini y Jordan, 2005). Por lo tanto, las diferencias en la composición florística se deben, en parte, a las diferencias en estas características.

Otro de los objetivos de este estudio fue determinar el potencial regenerativo que tiene el

estrato bajo del sotobosque. En este sentido, el índice de Sørensen sugiere que el estrato bajo del sotobosque y el dosel son similares florísticamente sólo en una cuarta parte de sus especies. No obstante, hay que tomar en cuenta que la similitud no puede ser tan grande debido a que una parte de las especies presentes en el estrato bajo del sotobosque nunca llegarán al dosel. Por ello, a pesar de que los dos estratos no comparten la gran mayoría de especies, se puede decir que el potencial de regeneración por medio de plántulas y árboles juveniles es alto, ya que cerca de tres cuartas partes de las especies presentes el estrato bajo del sotobosque pueden llegar potencialmente al dosel.

### *5.6. Conclusiones*

Al analizar y comparar los resultados de la estructura de la vegetación y su composición florística en estos dos sustratos, y tomando en cuenta las hipótesis y los objetivos iniciales de la presente investigación, se pueden extraer las siguientes conclusiones.

El tipo de sustrato sí determina la existencia de diferencias en la estructura de la vegetación en términos de densidad, área basal y cobertura, pero no en la altura de las plantas. Esto se debe muy probablemente a las diferencias en la humedad del suelo, en el desarrollo del mismo y en la topografía que se presentan en cada sustrato. De igual forma, las diferencias en la fertilidad del suelo y la productividad del BTES que se pueden presentar entre los sustratos se pueden traducir en diferencias en la composición de especies en el sotobosque. Por otro lado, a pesar de que en el sustrato de caliza se registró una mayor riqueza específica que en la filita, esto no se refleja en diferencias significativas en los índices de diversidad entre los sustratos.

Por último, pese a que la similitud florística entre el estrato bajo del sotobosque y el dosel fue relativamente baja, este BTES tiene un buen potencial de regeneración por medio de plántulas y árboles juveniles, ya que hay una alta proporción de especies presentes en el estrato bajo del sotobosque que puede regenerar el dosel, lo que sugiere que el BTES se está regenerando en gran parte por medio del establecimiento y desarrollo de las plántulas.

## 7. Literatura citada

- Alanís-Rodríguez E., Aranda-Ramos R., Mata-Balderas J., Canizalez-Velázquez P., Jiménez-Pérez J., Uvalle-Sauceda J., Valdecantos-Dema A. y Ruiz-Bautista M. 2010. Riqueza y diversidad de especies leñosas del bosque tropical caducifolio en San Luis Potosí, México. *Ciencia UANL* **8**:287-293.
- Asquith N. 2002. La dinámica del bosque y la diversidad arbórea. En: Guariguata M. y Kattan G. Eds. *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. pp. 377-406, Libro Universitario Regional. Cartago, Costa Rica.
- Augspurger C. 1984. Light requirements of neotropical tree seedlings: a comparative study of growth and survival. *Journal of Ecology* **72**:777-795.
- Berry, P. 2002. Diversidad y endemismo en los bosques neotropicales de bajura. En: Guariguata, M. y Kattan, G. Eds. *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. pp. 83-96, Libro Universitario Regional. Cartago, Costa Rica.
- Blain D. y Kellman M. 1991. The effect of water supply on tree seed germination and seedling survival in a tropical seasonal forest in Veracruz, México. *Journal of Tropical Ecology* **7**:69-83.
- Bongers F., Pompa J., Meave del Castillo J. y Carabias J. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* **74**:55-80.
- Bueso R. 1997. *Establecimiento y Manejo de la Regeneración Natural*. EMAPIF. Yaranalguila, La Esperanza, Honduras.
- Bullock S. 2002. Fenología de plantas en Chamela. En: Noguera F., Vega-Rivera J., García-Aldrete A. y Quesada M. Eds. *Historia Natural de Chamela*. pp. 443-472, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., México.
- Castillo-Campos G., Dávila-Aranda P. y Zavala-Hurtado J. 2007. La selva baja caducifolia en una corriente de lava volcánica en el centro de Veracruz: lista florística de la flora

- vascular. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **80**:77-104.
- Ceccon E., Huante P. y Campo-Alves J. 2003. Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on the survival and recruitment of seedlings of dominant tree species in two abandoned tropical dry forest in Yucatán, México. *Forest Ecology and Management* **182**:387-402.
- Ceccon E., Huante P. y Rincón E. 2006. Abiotic factors influencing tropical dry forest regeneration. *Brazilian Archives of Biology and Technology* **49**:305-312.
- Ceccon E., Olmsted I., Vázquez-Yanes C. y Campo-Alves J. 2002. Vegetación y propiedades del suelo en dos bosques tropicales secos de diferente estado regeneracional en Yucatán. *Agrociencia* **36**:621-631.
- Ceccon E., Sánchez S. y Campo-Alves, J. 2004. Tree seedling dynamics in two abandoned tropical dry forests of differing successional status in Yucatán, Mexico: a field experiment with N and P fertilization. *Plant Ecology* **170**:277-285.
- 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 México y Agrupación Sierra Madre, S.C., México, D.F., México.
- Dechnik Vázquez Y. 2011. Efecto de la apertura de claros del dosel sobre la regeneración de la vegetación en un bosque tropical caducifolio. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México, 72 pp.
- Dewalt S., Schnitzer S. y Denslow J. 2000. Density and diversity of lianas along a chronosequence in a central Panamanian lowland forest. *Journal of Tropical Ecology* **16**:1-19.
- Díaz-Gallegos J., Castillo-Acosta O. y García-Gil G. 2002. Distribución espacial y estructura arbórea de la selva baja subcaducifolia en un ejido de la Reserva de la Biosfera Calakmul, Campeche, México. *Universidad y Ciencia* **18**:11-28.
- Dokrak M., Kutintara U., Hiroshi T. y Tohru N. 2004. Effects of drought and fire on seedling



- survival and growth under contrasting light conditions in a seasonal tropical forest. *Journal of Vegetation Science* **15**:691-700.
- Dubey H., Woodbury R. y Rodríguez R. 1972. New records of tropical legume nodulation. *Botany Gazette* **133**:35-38.
- Durán E., Balvanera P., Lott E., Segura G., Pérez-Jiménez L., Islas A., y Franco M. 2002. Estructura, composición y dinámica de la vegetación. En: Noguera F., Vega-Rivera J., García-Aldrete A. y Quesada M. Eds. *Historia Natural de Chamela*. pp. 443-472, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., México.
- Escamilla J. A. 1999. Estudio de suelos y de ecosistemas naturales. En: Orellana R., Escamilla J. A. y Larqué-Saavedra A. Eds. *Ecofisiología Vegetal y Conservación de Recursos Genéticos*. pp. 119-125, Centro de Investigación Científica de Yucatán A.C., Mérida, México.
- Escamilla J. A., Quintal F., Medina F., Guzmán A., Pérez E. y Calvo L. 2005. Relaciones suelo-planta en ecosistemas naturales de la península de Yucatán: comunidades dominadas por palmas. En: Bautista F. y Palacio G. Eds. *Caracterización y Manejo de los Suelos en la Península de Yucatán: Implicaciones Agropecuarias, Forestales y Ambientales*. pp. 159-172, Universidad Autónoma de Campeche y Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida, Yucatán, México.
- Fenner M. y Thompson K. 2005. *The Ecology of Seeds*. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.
- Gallardo-Cruz J. A., Meave J. A. y Pérez-García E. A. 2005. Estructura, composición y diversidad de la selva baja caducifolia del cerro Verde, Nizanda (Oaxaca), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **76**:19-35.
- Gallardo-Cruz J. A., Meave J. A., Pérez-García E. A. y Hernández-Stefanoni J. L. 2010. Spatial structure of plant communities in a complex tropical landscape: implications for  $\beta$ -diversity. *Community Ecology* **11**:202-210.

- Garwood N. 1983. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. *Ecological Monographs* **53**:159-181.
- Garzón, E., García-Rodríguez I., Ruiz-Conde A. y Sánchez-Soto P. 2009. Phyllites used as waterproofing layer materials for greenhouses crops in Spain: multivariate statistical analysis applied to their classification based on X-ray fluorescence analysis. *X-Ray Spectrometry* **38**:429-438.
- Garzón, E., Sánchez-Soto P. y Romero E. 2010. Physical and geotechnical properties of clay phyllites. *Applied Clay Science* **48**:307-318.
- Gentry A. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forest. En: Bullock S. H., Mooney H. A. y Medina E. Eds. *Seasonally Dry Tropical Forests*, pp. 146-194, Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Gerhardt K. 1993. Tree seedling development in tropical dry pasture and secondary forest in Costa Rica. *Journal of Vegetation Science* **4**:95-102.
- Gerhardt K. 1996. Effects of root competition and canopy openness on survival and growth of tree seedlings in a tropical seasonal dry forest. *Forest Ecology and Management* **82**:33-48.
- Gerhardt K. y Hytteborn H. 1992. Natural dynamics and regeneration methods in tropical dry forest. An introduction. *Journal of Vegetation Science* **3**:361-364.
- Gómez-Pompa A. y Vázquez-Yanes C. 1985. Estudios sobre la regeneración de selvas en regiones cálido-húmedas de México. En: Gómez-Pompa A. y Del Amo S. Eds. *Investigaciones Sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México*. pp. 1-26, Alhambra. México, D.F., México.
- González-Rivas B. 2005. Tree species diversity and regeneration of tropical dry forests in Nicaragua. *Acta Universitatis Agriculturae Sueciae* **58**:1-30.
- Grijalva-Pérez M. y Blandon-Jarquín M. 2005. Estado actual de la regeneración del bosque seco en el refugio de vida silvestre Chacocente, Carazo. Trabajo de Diploma. Universidad Nacional Agraria. Managua, Nicaragua, 42 pp.

- Gurevitch J., Scheiner S. y Fox G. 2006. *The Ecology of Plants*. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts, E.U.A.
- Hayek L. y Buzas M. 1997. *Surveying Natural Populations*. Columbia University Press., Nueva York, N.Y., E.U.A.
- Huante P. y Rincón E. 1998. Responses to light changes in tropical deciduous woody seedlings with contrasting growth rates. *Oecologia* **113**:53-66.
- Hurlbert S. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs* **54**:187-211.
- Hurt G. y Pacala S. 1995. The consequences of recruitment limitation: reconciling chance, history and competitive differences between plants. *Journal of Theoretical Biology* **176**:1-12.
- Jha C. y Singh J. 1990. Composition and dynamics of dry tropical forest in relation to soil texture. *Journal of Vegetation Science* **1**:609-614.
- Johnston M. 1992. Soil-vegetation relationship in Tabonuco forest community in the Luquillo Mountains of Puerto Rico. *Journal of Tropical Ecology* **8**:253-263.
- Jordán López A. 2006. *Manual de Edafología*. Universidad de Sevilla. Sevilla, España.
- Kennard D., Gould K., Putz F., Fredericksen T. y Morales F. 2002. Effect of disturbance intensity on regeneration mechanisms in a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* **162**:197-208.
- Khurana E. y Singh J. 2001. Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review. *Conservation Biology* **28**:39-52.
- Lebrija-Trejos E., Bongers F., Pérez-García E. A. y Meave J. A. 2008. Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agriculture. *Biotropica* **40**:422-431.
- Lebrija-Trejos E., Pérez-García E. A., Meave J. A., Bongers F. y Poorter L. 2010a. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical

- system. *Ecology* **91**:386-398.
- Lebrija-Trejos E., Meave J. A., Poorter L., Pérez-García E. A. y Bongers F. 2010b. Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **12**:267-275.
- Lieberman D. y Li M. 1992. Seedling recruitment patterns in a tropical dry forest in Ghana. *Journal of Vegetation Science* **3**:375-382.
- Lieberman D. y Lieberman M. 1984. The causes and consequences of synchronous flushing in a dry tropical forest. *Biotropica* **16**:193-201.
- López-Olmedo L., Pérez-García E. A. y Meave J. A. 2006. Estructura y composición florística de las sabanas de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec (Oaxaca), México. *Acta Botanica Mexicana*. **77**:41-67.
- López-Olmedo L. I., Meave J. A. y Pérez-García E. A. 2007. Floristic and structural contrasts between natural savannas and anthropogenic pastures in a tropical dry landscape. *The Rangeland Journal*. **29**:181-190.
- Lorence D. y García-Mendoza A. 1989. Oaxaca, Mexico. En: Campbell D y Hammond H. Eds. *Floristic Inventory of Tropical Countries*. pp. 254-268, The New York Botanical Garden, Nueva York, N.Y., E.U.A.
- Lott, E. J. 1985. *Listados Florísticos de México III. La Estación de Biología de Chamela, Jalisco*. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México.
- Magurran A. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing. Oxford, Reino Unido.
- Martínez-Ramos M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **54**:179-224.
- McLaren K. y McDonald M. 2003a. Seedlings dynamics after different intensities of human disturbance in a tropical dry limestone forest in Jamaica. *Journal of Tropical Ecology* **19**:567-578.
- McLaren K. y McDonald M. 2003b. The effects of moisture and shade on seed germination and

- survival in a tropical dry forest in Jamaica. *Forest Ecology and Management* **183**:61-75.
- Meli P. 2003. Restauración ecológica en bosques tropicales. Veinte años de investigación académica. *Interciencia* **28**:581-589.
- Miranda F. y Hernández-X. E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **23**:29-47.
- Montagnini F. y Jordan C. 2005. *Tropical Forest Ecology*. Springer. Heidelberg, Alemania.
- Mooney H., Bullock S. y Medina E. 1995. Introduction. En: Bullock S., Mooney H. y Medina E. Eds. *Seasonally Dry Tropical Forests*. pp. 1-8, Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.
- Moreno C. 2001. *Métodos para Medir la Biodiversidad*. UNESCO y Sociedad Entomológica Aragonesa. Zaragoza, España.
- Mostacedo B. 2007. Natural regeneration of canopy trees in a tropical dry forest in Bolivia. Tesis Doctoral. University of Florida, Gainesville, Florida, E.U.A., 117 pp.
- Mueller-Dombois D. y Ellenberg H. 1974. *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. Wiley. Nueva York, N.Y., E.U.A.
- Murphy P. y Lugo A. 1986. The ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* **17**:67-88.
- Noguera F., Vega Rivera J. y García Aldrete A. 2002. Introducción. En: Noguera F., Vega-Rivera J., García-Aldrete A. y Quesada M. Eds. *Historia Natural de Chamela*. pp. 443-472, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., México.
- Pennington T. y Sarukhán J. 2005. *Árboles Tropicales de México. Manual para la identificación de las Principales Especies*. Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo de Cultura Económica. México, D.F., México.
- Pérez-García E. A. y Meave J. A. 2004. Heterogeneity of xerophytic vegetation of limestone outcrops in a tropical deciduous forest region. *Plant Ecology* **175**:147-163.
- Pérez-García E. A., Meave J. A. y Cevallos-Ferriz S. R. S. 2012. Flora and vegetation of the

- seasonally dry tropics in Mexico: origin and biogeographical implications. *Acta Botanica Mexicana* **100**:149-193.
- Pérez-García E. A., Meave J. y Gallardo C. 2001. Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca. *Acta Botanica Mexicana*. **56**:19-88
- Pérez-García E. A., Meave J. A. y Gallardo-Cruz, J. A. 2005. Diversidad  $\beta$  y diferenciación florística en un paisaje complejo del trópico estacionalmente seco del sur de México. En: Halffter G., Koleff P., Melic A. y Soberón J. Eds. *Sobre Diversidad Biológica: El Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma*. pp. 123–142, Sociedad Entomológica Aragonesa. Zaragoza, España.
- Pérez-García E. A., Meave J. A., Villaseñor J. L., Gallardo-Cruz J. A. y Lebrija-Trejos E. 2010. Vegetation heterogeneity and life-strategy diversity in the flora of the heterogeneous landscape of Nizanda, Oaxaca, México. *Folia Geobotanica*. **45**:143-161.
- Pérez-Gutiérrez R., Solari L., Gómez-Tuena A. y Valencia V. 2009. El terreno Cuicateco: ¿cuenca oceánica con influencia de subducción del Cretácico Superior en el sur de México? Nuevos datos estructurales, geoquímicos y geocronológicos. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* **26**: 222-242.
- Phillips O., Vázquez-Martínez R., Monteagudo-Mendoza A., Baker T. y Núñez-Vargas P. 2005. Large lianas as hyperdynamic elements of the tropical forest canopy. *Ecology* **86**:1250-1258.
- Pineda-García F., Arredondo-Amezcu L. e Ibarra-Manríquez G. 2007. Riqueza y diversidad de especies leñosas del bosque tropical caducifolio en El Tarimo, Cuenca del Balsas, Guerrero. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **78**:129-139.
- Powers J., Becknell J., Irving J. y Pérez-Avilés D. 2009. Diversity and structure of regenerating tropical dry forests in Costa Rica: geographic patterns and environmental drivers. *Forest Ecology and Management* **258**:959-970.
- Putz F. 2004. *Ecología de las trepadoras*. ECOLOGIA.INFO # 23.

<[www.ecologia.info/trepadoras.htm](http://www.ecologia.info/trepadoras.htm)>

- Quesada M., Sanchez-Azofeifa A., Alvarez-Añorve M., Stoner K., Avila-Cabadilla L., Calvo-Alvarado J., Castillo A., Espírito-Santo M., Fagundes M., Fernandes G., Gamon J., Lopezaraiza-Mikel M., Lawrence D., Cerdeira Morellato L., Powers J., Neves F., Rosas-Guerrero V., Sayago R. y Sánchez-Montoya G. 2009. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: review and new perspectives. *Forest Ecology and Management* **258**:1014-1024.
- Ray G. y Brown B. 1995. Restoring Caribbean dry forests: evaluation of tree propagation techniques. *Restoration Ecology* **3**:86-94.
- Rico-Gray, V. y García-Franco, J. 1992. Vegetation and soil seed bank on successional stages in tropical lowland deciduous forest. *Journal of Vegetation Science* **3**:617-624.
- Rzedowski, J. 1978. *La Vegetación de México*. Limusa, México, D.F., México.
- Sabogal C. 1992. Regeneration of tropical dry forests in Central America, with examples from Nicaragua. *Journal of Vegetation Science* **3**:407-416.
- Sagar R., Raghubanshi J. y Singh J. 2008. Comparison of community composition and species diversity of understorey and overstorey tree species in a dry tropical forest of northern India. *Journal of Environmental Management* **88**:1037-1046.
- Sánchez-Azofeifa A., Quesada M., Rodríguez J., Nassar J., Stoner K., Castillo A., Garvin T., Zent E., Calvo-Alvarado J., Kalacska M., Fajardo L., Gamon J. y Cuevas-Reyes P. 2005. Research priorities for Neotropical dry forests. *Biotropica* **37**:477-485.
- Sánchez-Mejía Z., Serrano-Grijalva L., Pañuelas-Rubio O., Pérez-Ruiz. E., Sequeiros-Ruvalcaba E. y García-Calleja M. 2007. Composición florística y estructura de la comunidad vegetal del límite del desierto de Sonora y la selva baja caducifolia (noroeste de México). *Revista Latinoamericana de Recursos Naturales* **3**:74-83.
- Schwinning S. y Fox G. 1995. Population dynamic consequences of competitive symmetry in annual plants. *Oikos* **72**: 422-432.

- Segura G., Balvanera P., Durán E. y Pérez A. 2003. Tree community structure and stem mortality along a water availability gradient in a Mexican tropical dry forest. *Plant Ecology* **169**:259-271.
- Skoglund, J. 1992. The role of seed banks in vegetation dynamics and restoration of dry tropical systems. *Journal of Vegetation Science* **3**:357-360.
- Souza R. y Válio I. 2001 Seed size, seed germination, and seedling survival of Brazilian tropical tree species differing in successional status. *Biotropica* **33**:447-457.
- Stone E. 1975. Effects of species on nutrient cycles and soil change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B.* **271**:149-162.
- Swaine M. 1996. Rainfall and soil fertility as factors limiting forest species distributions in Ghana. *Journal of Ecology* **84**:419-428.
- Swaine M., Lieberman D. y Hall, J. 1990. Structure and dynamics of a tropical dry forest in Ghana. *Plant Ecology* **88**:31-51.
- Tilman D. 1987. Secondary succession and the pattern of plant dominance along experimental nitrogen gradients. *Ecological Monographs* **57**:189-214.
- Trejo I. 2004. Clima. En: García-Mendoza A., Ordóñez M. y Briones-Salas M. (Eds.). *Biodiversidad de Oaxaca*. pp. 67-85. Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza y WWF, México, D.F., México.
- Trejo I. 1998. Distribución y diversidad de selvas bajas de México: relaciones con el clima y el suelo. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., México, 210 pp.
- Trejo I. 1999. El clima de la selva baja caducifolia en México. *Investigaciones Geográficas* **39**:40-52.
- Trejo I. y Dirzo R. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation* **94**:133-142.
- Trejo I. y Dirzo R. 2002. Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests.



*Biodiversity and Conservation* **11**:2063-2048.

- Trudgill S. 1976. The erosion of limestones under soil and the long term stability of soil vegetation systems on limestone. *Earth Surface Processes* **1**:31-41.
- Veenendaal E., Swaine M., Agyeman K., Blay D., Abebrese I. y Mullins C. 1995. Differences in plant and soil water relations in and around a forest gap in West Africa during the dry season may influence seedling establishment and survival. *Journal of Ecology* **83**:83-90.
- Vieira D. y Scariot A. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forest for restoration. *Restoration Ecology*. **14**:11-20.
- Wendt T. 1998. Composición, afinidades florísticas y orígenes de la flora arbórea del dosel de los bosques tropicales húmedos de la vertiente mexicana del Atlántico. En: Ramamoorthy T., Bye R., Lot A. y Fa J. Eds. *Diversidad Biológica de México. Orígenes y Distribución*. pp. 581-664, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México.
- Wright D., Currie D. y Maurer B. 1993. Energy supply and patterns of species richness on local and regional scales. En: Ricklefs R. y Schluter D. Eds. *Species Diversity in Ecological Communities*. pp. 66-74, University of Chicago Press, Chicago, Illinois, E.U.A.

## 7. Anexos.

**Anexo 1. Listado de especies de los 14 sitios muestreados del sotobosque del BTES de la región de Nizanda, Oaxaca; F.V. = Formas de vida asignadas, Td = Árbol de dosel; Sd = Arbusto de dosel; L = Liana; Ts = Árbol de sotobosque; Ss = Arbusto de sotobosque; \* = Sin asignar.**

<b>Familia</b>	<b>Especie</b>	<b>F.V</b>
ACANTHACEAE	<i>Aphelandra scabra</i> (Vahl) Sm.	Sd
	<i>Holographis leticiana</i> T.F.Daniel.	Ss
	<i>Jacobinia mollis</i> Greenm.	Ss
	<i>Justicia candicans</i> (Nees) L.D.Benson	Ss
	<i>Justicia caudata</i> A.Gray.	Ss
	<i>Odontonema aff. auriculatum</i> (Rose) T.F.Daniel.	Ss
AMARANTACEAE	<i>Amaranthaceae</i> non det.	*
	<i>Chamissoa acuminata</i> Mart. var. <i>swansonii</i> Sohmer	Ss
	<i>Iresine aff. diffusa</i> Humb. et Bonpl. ex Willd.	Sd
	<i>Iresine</i> sp.	Sd
	<i>Lagrezia monosperma</i> (Rose) Standl.	Sd
ANACARDIACEAE	<i>Comocladia engleriana</i> Loes.	Td
	<i>Spondias radlkoferi</i> Donn.Sm.	Td
ANNONACEAE	<i>Annona squamosa</i> L.	Td
	<i>Malmea depressa</i> Baill.	Td
APOCYNACEAE	<i>Cascabela ovata</i> (Cav.) Lippold	Td
	<i>Haplophyton cimidum</i> A.DC.	Sd
	<i>Stemmadenia obovata</i> (Hook. et Arn.) K.Schum.	Td
ASCLEPIADACEAE	<i>Asclepiadaceae</i> sp. 06	L
	<i>Marsdenia coulteri</i> Hemsl.	L
	<i>Marsdenia zimapanica</i> Hemsl.	L
ASTERACEAE	<i>Asteraceae</i> sp. 06	*
	<i>Asteraceae</i> sp. 07	*
	<i>Asteraceae</i> sp. 13	*
	<i>Asteraceae</i> sp. 24	*
	<i>Asteraceae</i> non det.	Sd

	<i>Brickellia diffusa</i> (Vahl) A.Gray.	Ss
	<i>Lasianthaea fruticosa</i> (L.) K.M.Becker var. <i>fruticosa</i>	Ss
	<i>Montanoa tomentosa</i> Cerv. subsp. <i>microcephala</i> (Sch.Bip.) V.A.Funk	Sd
	<i>Perymenium grande</i> Hemsl. var. <i>nelsonii</i> (B.L.Rob. et Greenm.) J.J.Fay	L
	<i>Porophyllum punctatum</i> (Mill.) S.F.Blake	Ss
	<i>Roldana eriophylla</i> (Greenm.) H.Rob. et Brettell	Ss
	<i>Verbesina crocata</i> (Cav.) Less.	L
	<i>Wedelia acapulcensis</i> Kunth var. <i>tehuantepecana</i> (B.L.Turner) Strother	Ss
BIGNONIACEAE	<i>Adenocalymma inundatum</i> C.Mart. ex DC.	L
	<i>Arrabidaea floribunda</i> (Kunth) Loes.	L
	<i>Arrabidaea patellifera</i> (Schltdl.) Sandw.	L
	Bignoniaceae sp. 09	L
	Bignoniaceae sp. 12	L
	Bignoniaceae sp. 13	L
	Bignoniaceae non det. 3	L
	<i>Pithecoctenium crucigerum</i> (L.) A.H.Gentry	L
	<i>Tabebuia impetiginosa</i> (Mart. ex DC.) Standl.	Td
BURSERACEAE	<i>Bursera ovalifolia</i> (Schltdl.) Engl.	Td
	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	Td
CACTACEAE	<i>Acanthocereus tetragonus</i> (L.) Hummelinck	Sd
	<i>Pachycereus pecten-aboriginum</i> (A.Berger) Britton et Rose	Td
	<i>Pilosocereus collinsii</i> (Britton et Rose) Byles et G.D.Rowley	Td
CAESALPINIACEAE	<i>Poeppigia procera</i> C.Presl	*
CAPPARACEAE	<i>Capparis incana</i> Kunth	Td
	<i>Capparis indica</i> (L.) Druce	Td
	<i>Capparis verrucosa</i> Jacq.	Td
	<i>Forchhammeria pallida</i> Liebm.	Td
CARICACEAE	<i>Jacaratia mexicana</i> A.DC.	Td
COMBRETACEAE	<i>Bucida macrostachya</i> Standl.	Td
CONVOLVULACEAE	<i>Turbina corymbosa</i> (L.) Raf.	L
ERYTHROXYLACEAE	<i>Erythroxylum havanense</i> Jacq.	Td
EUPHORBIACEAE	<i>Acalypha</i> aff. <i>diversifolia</i> Jacq.	Td

	<i>Acalypha</i> sp. 01	*
	<i>Acalypha</i> sp. 08	Td
	<i>Bernardia</i> <b>Sp. Nov. Ined.</b>	Td
	<i>Cnidoscolus megacanthus</i> <b>Breckon</b>	Td
	<i>Croton niveus</i> <b>Jacq.</b>	Sd
	<i>Euphorbia graminea</i> <b>Jacq.</b>	*
	<i>Euphorbia schlechtendalii</i> <b>Boiss.</b>	Sd
	<i>Euphorbia segoviensis</i> ( <b>Klotzsch et Garcke</b> ) <b>Boiss.</b>	Td
	<i>Jatropha alamanii</i> <b>Müll.Arg.</b>	Td
	<i>Manihot oaxacana</i> <b>D.J. Rogers et Appan</b>	Td
FABACEAE	<i>Aeschynomene compacta</i> <b>Rose</b>	Sd
	<i>Aeschynomene purpusii</i> <b>Brandegee</b>	Sd
	<i>Apoplanesia paniculata</i> <b>C.Presl</b>	Td
	<i>Coursetia caribaea</i> ( <b>Jacq.</b> ) <b>Lavin</b>	Ts
	<i>Desmodium glabrum</i> ( <b>Mill</b> ) <b>DC.</b>	L
	<i>Lonchocarpus lanceolatus</i> <b>Benth.</b>	Td
	<i>Lonchocarpus lineatus</i> <b>Pittier</b>	Td
	<i>Lonchocarpus torresorum</i> <b>M.Sousa</b> (sp. nov. ined.)	Td
	<i>Prosopis laevigata</i> ( <b>Humb. et Bonpl. ex Willd.</b> ) <b>M.C.Johnst.</b>	Td
FLACOURTACEAE	<i>Casearia</i> sp.	Td
	<i>Casearia tremula</i> ( <b>Griseb.</b> ) <b>Griseb. ex C.Wright</b>	Td
HERNANDIACEAE	<i>Gyrocarpus mocinnoi</i> <b>Espejo</b>	Td
MALPIGHIACEAE	<i>Bunchosia strigosa</i> <b>Schlttdl.</b>	Td
	<i>Heteropterys cotinifolia</i> <b>A.Juss.</b>	L
	<i>Malpighia emarginata</i> <b>Sessé et Moc.</b>	Sd
	<i>Malpighia glabra</i> <b>L.</b>	Sd
	<i>Malpighia mexicana</i> <b>A.Juss.</b>	Td
MALVACEAE	<i>Bakeridesia integerrima</i> ( <b>Hook.f.</b> ) <b>D.M.Bates</b>	Td
	<i>Hibiscus kochii</i> <b>Fryxell</b>	Sd
	<i>Pavonia macdougallii</i> <b>Fryxell</b>	Sd
MIMOSACEAE	<i>Acacia picachensis</i> <b>Brandegee</b>	Td
	<i>Chloroleucon mangense</i> ( <b>Jacq.</b> ) <b>Britton et Rose</b>	Td

	<i>Havardia campylacantha</i> (L.Rico et M.Sousa) Barneby et J.W.Grimes	Td
	<i>Lysiloma acapulcense</i> (Kunth)	Td
	<i>Lysiloma divaricatum</i> (Jacq.) J.F.Macbr.	Td
	<i>Lysiloma microphyllum</i> Benth.	Td
	<i>Mimosa lactiflua</i> Delile ex Benth.	Sd
	<i>Mimosa mellii</i> Britton et Rose	Td
	<i>Mimosa tenuiflora</i> (Willd.) Poir.	Td
	Mimosaceae sp. 1	Td
	Mimosaceae sp. 5	Td
	Mimosaceae sp. 6	*
	Mimosaceae sp. 7	*
	Mimosaceae sp. 8	*
	<i>Zapoteca formosa</i> (Kunth) H.M.Hern. subsp. <i>rosei</i> (Wiggins) H.M.Hern.	Sd
	<i>Zapoteca tehuana</i> H.M. Hern.	Sd
NYCTAGINACEAE	Nyctaginaceae non det. JM1806	*
	Nyctaginaceae sp. 07	*
	<i>Pisonia aculeata</i> L.	L
PLUMBAGINACEAE	<i>Plumbago</i> sp.	*
POLYGONACEAE	<i>Coccoloba barbadensis</i> Jacq.	Td
	<i>Coccoloba liebmannii</i> Lindau	Td
	Polygonaceae sp. 1	*
PORTULACACEAE	<i>Talinum paniculatum</i> (Jacq.) Gaertn.	*
	<i>Talinum triangulare</i> (Jacq.) Willd.	*
RHAMNACEAE	<i>Krugiodendron ferreum</i> (Vahl) Urb.	Td
RUBIACEAE	<i>Randia obcordata</i> S.Watson	Td
RUTACEAE	<i>Zanthoxylum arborescens</i> Rose	Td
SAPINDACEAE	<i>Serjania triquetra</i> Radlk.	L
	<i>Thouinia acuminata</i> S.Watson	Td
	<i>Thouinia villosa</i> DC.	Td
SAPOTACEAE	<i>Sideroxylon capiri</i> (A.DC.) Pittier	Td
	<i>Sideroxylon celastrinum</i> (Kunth) T.D. Penn.	Td
	<i>Sideroxylon</i> sp. 01	Td

SIMARUBACEAE	<i>Recchia connaroides</i> (Loes. et Soler) Standl.	Td
SOLANACEAE	<i>Capsicum annuum</i> L. var. <i>glabriusculum</i> (Dunal) Heiser et Pickersgill	Ts
	<i>Physalis arborescens</i> L.	Sd
	<i>Physalis</i> sp. 1	Sd
	<i>Solanum americanum</i> Mill.	Sd
	<i>Solanum glaucescens</i> Zucc.	L
	<i>Solanum wendlandii</i> Hook.f.	L
STERCULIACEAE	<i>Ayenia glabra</i> S.Watson	Td
THEOPHRASTACEAE	<i>Jacquinia macrocarpa</i> Cav.	Td
TILIACEAE	<i>Heliocarpus pallidus</i> Rose	Td
	<i>Luehea candida</i> (Moc. et Sessé ex DC.) Mart.	Td
VITACEAE	Vitaceae sp. 05	L
ZYGOPHYLLACEAE	<i>Guaiacum coulteri</i> A.Gray	Td

---

**Anexo 2. Datos relativos de las familias más ricas y abundantes en los 14 sitios muestreados en el sotobosque del BTES de la región de Nizanda, Oaxaca. Se muestran también los valores relativos por sustrato. Ind. = Individuos.**

<b>Familias</b>	<b>Especies (%)</b>	<b>Ind. (%) BTES</b>	<b>Especies (%) Caliza</b>	<b>Ind. (%) Caliza</b>	<b>Especies (%) Filita</b>	<b>Ind. (%) Filita</b>
Mimosaceae	10.74	5.77	12.17	6.32	8.64	4.38
Asteraceae	8.72	6.96	7.83	7.74	9.88	5.30
Euphorbiaceae	7.38	8.81	8.70	8.83	8.64	8.76
Bignoniaceae	6.04	7.99	3.48	7.52	8.64	8.99
Fabaceae	6.04	21.91	6.96	23.23	8.64	19.59
Acanthaceae	4.03	15.84	5.22	17.23	4.94	12.90
Solanaceae	4.03	7.33	4.35	7.20	6.17	7.60
Amarantaceae	3.36	1.92	3.48	2.51	2.47	0.46
Malpighiaceae	3.36	0.52	1.74	0.22	3.70	1.15
Capparaceae	2.68	0.67	3.48	0.65	2.47	0.92
Apocynaceae	2.01	6.66	1.74	0.44	2.47	0.46
Asclepiadaceae	2.01	3.40	1.74	0.55	2.47	1.15
Cactaceae	2.01	1.63	2.61	1.42	1.23	2.07
Malvaceae	2.01	0.74	1.74	4.69	3.70	10.83
Nyctaginaceae	2.01	0.44	1.74	0.33	1.23	0.46
Polygonaceae	2.01	0.37	-	-	3.70	0.92
Sapindaceae	2.01	0.30	2.61	2.62	2.47	5.07
Anacardiaceae	1.34	1.04	1.74	0.22	-	-
Annonaceae	1.34	0.96	0.87	0.11	1.23	0.23
Burseraceae	1.34	0.30	1.74	0.87	1.23	1.15
Flacourtaceae	1.34	0.22	1.74	1.53	-	-
Portulacaceae	1.34	0.15	1.74	0.22	1.23	0.23
Sapotaceae	1.34	0.15	0.87	0.11	1.23	0.23
Simarubaceae	1.34	0.15	1.74	0.22	-	-
Tiliaceae	1.34	0.15	0.87	0.33	1.23	0.23
Caesalpinjiaceae	0.67	0.96	0.87	0.11	-	-
Caricaceae	0.67	0.81	0.87	0.22	-	-
Combretaceae	0.67	0.74	0.87	0.44	1.23	1.38
Convolvulaceae	0.67	0.44	0.87	0.11	-	-
Erythroxylaceae	0.67	0.37	0.87	0.87	1.23	1.15
Hernandiaceae	0.67	0.22	0.87	0.11	1.23	0.46
Plumbaginaceae	0.67	0.15	0.87	0.22	-	-
Rhamnaceae	0.67	0.15	-	-	1.23	0.23
Rubiaceae	0.67	0.15	0.87	0.55	1.23	1.38
Rutaceae	0.67	0.07	-	-	1.23	0.23
Sterculiaceae	0.67	0.07	0.87	0.55	-	-
Theophrastaceae	0.67	0.07	-	-	1.23	0.46
Vitaceae	0.67	0.07	-	-	1.23	0.23
Zygophyllaceae	0.67	0.07	0.87	0.65	-	-

**Anexo 3. Datos estructurales de todos los sitios del BTES de Nizanda, Oaxaca. S = Riqueza, AB = área basal, D = densidad, C = cobertura, Alt. Prom. = altura promedio.**

Sustrato	Sitio	S	Individuos	AB (cm <sup>2</sup> )	D (ind./m <sup>2</sup> )	C (m <sup>2</sup> )	Alt. Prom. (cm)
Caliza	C1	36	128	56.95	3.20	14.72	62.74
	C2	33	195	137.45	4.87	41.63	67.02
	C3	33	84	69.26	2.10	22.52	78.30
	C4	38	152	133.66	3.80	29.00	75.72
	C5	32	77	72.76	1.92	17.79	81.06
	C6	35	127	91.30	3.17	27.87	77.32
	C7	38	163	102.29	4.07	29.31	80.18
Filita	F1	30	86	91.78	2.15	18.22	79.04
	F2	30	48	43.03	1.68	13.11	83.85
	F3	14	58	48.75	1.45	17.75	76.29
	F4	26	66	47.92	1.65	15.30	80.25
	F5	21	56	47.6	1.40	13.49	90.78
	F6	22	86	102.7	2.15	16.34	70.10
	F7	20	34	31.21	0.85	9.64	109.00



**Anexo 4. Valores importancia relativa (VIR) de las especies con los valores absolutos y relativos de las variables estructurales en el BTES de la región de Nizanda, Oaxaca. Se muestran también los VIR de las especies en cada sustrato (caliza y filita). El asterisco (\*) representa la falta de ejemplares en ese sustrato. D = individuos registrados, Dr = densidad relativa, AB = área basal (cm<sup>2</sup>), ABr = área basal relativa, F = frecuencia en los cuadros de muestreo, Fr = frecuencia relativa, VIR BTES = VIR Bosque Tropical Estacionalmente Seco.**

<b>Especies BTES</b>	<b>D</b>	<b>Dr</b>	<b>AB</b>	<b>ABr</b>	<b>F</b>	<b>Fr</b>	<b>VIR BTES</b>	<b>VIR Caliza</b>	<b>VIR Filita</b>
<i>Coursetia caribaea</i>	171	12.84	44.91	5.04	54	6.98	24.85	26.90	21.07
<i>Justicia candidans</i>	114	8.56	93.62	10.50	33	4.26	23.32	35.30	*
<i>Hibiscus kochii</i>	75	5.63	43.39	4.87	41	5.30	15.79	13.38	20.70
<i>Capsicum annuum</i>	54	4.05	37.30	4.18	33	4.26	12.50	13.13	10.83
<i>Arrabidaea floribunda</i>	60	4.50	33.36	3.74	28	3.62	11.86	12.84	9.55
<i>Justicia caudata</i>	44	3.30	43.54	4.88	24	3.10	11.29	3.14	26.47
<i>Thouinia villosa</i>	37	2.78	38.72	4.34	29	3.75	10.87	7.14	17.95
<i>Apoplanecia paniculata</i>	41	3.08	29.22	3.28	31	4.01	10.36	9.87	10.84
<i>Wedelia acapulcensis</i> var. <i>tehuantepecana</i>	39	2.93	32.47	3.64	19	2.45	9.02	12.08	3.32
<i>Euphorbia segoviensis</i>	59	4.43	10.87	1.22	26	3.36	9.01	6.96	12.94
<i>Pithecoctenium crucigerum</i>	32	2.40	16.59	1.86	24	3.10	7.36	5.58	10.39
<i>Lonchocarpus lanceolatus</i>	25	1.88	21.27	2.39	20	2.58	6.85	4.71	10.48
<i>Lonchocarpus torresorum</i>	23	1.73	26.43	2.96	14	1.81	6.50	5.26	8.80
<i>Holographis leticiana</i>	33	2.48	16.03	1.80	8	1.03	5.31	6.48	3.27
<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	20	1.50	15.47	1.73	13	1.68	4.92	7.08	0.97
<i>Aeschynomene compacta</i>	22	1.65	10.43	1.17	16	2.07	4.89	6.17	2.49
<i>Physalis arborescens</i>	22	1.65	10.63	1.19	15	1.94	4.78	3.23	7.74
<i>Montonoa tomentosa</i>	17	1.28	13.46	1.51	13	1.68	4.47	6.05	1.62
<i>Aphelandra scabra</i>	16	1.20	17.66	1.98	9	1.16	4.34	1.45	9.75
<i>Zapoteca formosa</i>	21	1.58	7.38	0.83	15	1.94	4.34	*	5.68
<i>Erythroxylum havanense</i>	13	0.98	16.64	1.87	11	1.42	4.26	3.73	5.30
Asteraceae non det.	17	1.28	12.31	1.38	11	1.42	4.08	5.84	0.86
<i>Casearia tremula</i>	13	0.98	6.98	0.78	11	1.42	3.18	4.92	*
<i>Bucida macrostachya</i>	10	0.75	11.28	1.26	9	1.16	3.18	2.07	5.27
<i>Bursera simaruba</i>	8	0.60	13.38	1.50	8	1.03	3.13	1.76	5.70
<i>Croton niveus</i>	8	0.60	13.23	1.48	7	0.90	2.99	3.20	2.65
<i>Randia obcordata</i>	11	0.83	6.37	0.71	10	1.29	2.83	2.13	4.19
<i>Pachycereus pecten-aboriginum</i>	2	0.15	21.01	2.36	2	0.26	2.76	4.38	
<i>Bakeridesia integerrima</i>	14	1.05	6.54	0.73	7	0.90	2.69	1.35	5.29
<i>Bursera ovalifolia</i>	5	0.38	14.17	1.59	5	0.65	2.61	4.10	*
S/M - S/H	6	0.45	11.23	1.26	6	0.78	2.48	1.75	3.87
<i>Acacia picachensis</i>	9	0.68	4.73	0.53	9	1.16	2.37	2.29	2.54
<i>Iresine</i> aff. <i>diffusa</i>	17	1.28	5.66	0.63	2	0.26	2.17	3.29	*

<b>Especies BTES</b>	<b>D</b>	<b>Dr</b>	<b>AB</b>	<b>ABr</b>	<b>F</b>	<b>Fr</b>	<b>VIR BTES</b>	<b>VIR Caliza</b>	<b>VIR Filita</b>
<i>Serjania triquetra</i>	8	0.60	5.32	0.60	7	0.90	2.10	1.55	3.14
<i>Aeschynomene purpusii</i>	9	0.68	5.47	0.61	5	0.65	1.94	2.14	1.61
<i>Cnidocolus megacanthus</i>	4	0.30	9.30	1.04	4	0.52	1.86	2.29	1.14
<i>Brickellia diffusa</i>	11	0.83	5.58	0.63	3	0.39	1.84	*	5.39
<i>Acalypha</i> sp. 08	6	0.45	4.70	0.53	6	0.78	1.75	0.35	4.35
<i>Solanum wendlandii</i>	8	0.60	2.17	0.24	7	0.90	1.75	1.99	1.31
<i>Solanum glaucencens</i>	7	0.53	4.60	0.52	5	0.65	1.69	0.86	3.22
<i>Ayenia glabra</i>	5	0.38	6.93	0.78	4	0.52	1.67	2.60	*
<i>Bernardia</i> sp.	10	0.75	3.24	0.36	4	0.52	1.63	2.50	*
<i>Marsdenia coulteri</i>	6	0.45	4.23	0.47	5	0.65	1.57	1.47	1.76
<i>Havardia campylacantha</i>	6	0.45	6.32	0.71	3	0.39	1.55	2.07	0.62
<i>Mimosa lactiflua</i>	6	0.45	4.00	0.45	5	0.65	1.54	2.39	*
Mimosaceae sp. 1	6	0.45	3.79	0.42	5	0.65	1.52	1.96	0.73
<i>Acalypha</i> aff. <i>diversifolia</i>	7	0.53	4.74	0.53	3	0.39	1.44	1.69	1.02
<i>Cascabela ovobata</i>	4	0.30	6.00	0.67	3	0.39	1.36	1.64	0.89
<i>Capparis incana</i>	4	0.30	4.43	0.50	4	0.52	1.31	0.60	2.64
<i>Guaiaacum coulteri</i>	6	0.45	1.56	0.17	5	0.65	1.27	1.96	*
<i>Gyrocarpus mocinnoi</i>	3	0.23	6.21	0.70	2	0.26	1.18	0.85	1.83
<i>Lagrezia monosperma</i>	6	0.45	2.31	0.26	3	0.39	1.10	1.17	0.95
Bignoniaceae sp. 12	5	0.38	3.98	0.45	2	0.26	1.08	*	3.13
<i>Jacaratia mexicana</i>	2	0.15	5.92	0.66	2	0.26	1.07	1.69	*
<i>Odontonema</i> aff. <i>auriculatum</i>	4	0.30	1.66	0.19	4	0.52	1.00	0.70	1.58
Mimosaceae sp. 6	4	0.30	1.54	0.17	4	0.52	0.99	1.53	*
<i>Adenocalymma inundatum</i>	6	0.45	1.78	0.20	2	0.26	0.91	1.39	*
<i>Lysiloma divaricatum</i>	6	0.45	1.75	0.20	2	0.26	0.91	1.38	*
<i>Forchhammeria pallida</i>	3	0.23	2.25	0.25	3	0.39	0.87	0.84	0.91
<i>Marsdenia zimapanica</i>	3	0.23	2.00	0.22	3	0.39	0.84	*	2.39
<i>Solanum americanum</i>	6	0.45	2.19	0.25	1	0.13	0.83	1.26	
Mimosaceae sp. 8	4	0.30	2.13	0.24	2	0.26	0.80	1.23	*
<i>Heliocarpus pallidus</i>	3	0.23	1.49	0.17	3	0.39	0.78	1.21	*
<i>Mimosa tenuiflora</i>	3	0.23	1.40	0.16	3	0.39	0.77	1.19	*
S/M	3	0.23	1.33	0.15	3	0.39	0.76	1.18	*
<i>Malpighia glabra</i>	3	0.23	2.30	0.26	2	0.26	0.74	*	2.13
LIANA S/M	3	0.23	0.96	0.11	3	0.39	0.72	1.11	*
<i>Lonchocarpus lineatus</i>	3	0.23	1.84	0.21	2	0.26	0.69	1.07	*
<i>Coccoloba liebmanni</i>	1	0.08	3.67	0.41	1	0.13	0.62	*	1.73
<i>Sideroxylon capiri</i>	1	0.08	3.46	0.39	1	0.13	0.59	0.93	*
<i>Chloroleucon manguense</i>	2	0.15	1.51	0.17	2	0.26	0.58	0.53	0.68
<i>Acanthocereus tetragonus</i>	1	0.08	2.99	0.34	1	0.13	0.54	0.85	*

Especies BTC	D	Dr	AB	ABr	F	Fr	VIR BTES	VIR Caliza	VIR Filita
<i>Malmea depressa</i>	1	0.08	2.83	0.32	1	0.13	0.52	*	1.47
<i>Coccoloba barbadensis</i>	2	0.15	1.00	0.11	2	0.26	0.52	*	1.49
<i>Verbesina croacata</i>	2	0.15	0.94	0.11	2	0.26	0.51	0.45	0.64
<i>Plumbago</i> sp.	2	0.15	0.83	0.09	2	0.26	0.50	0.78	*
Nyctaginaceae JM1806	2	0.15	0.78	0.09	2	0.26	0.50	0.77	*
<i>Talinum triangulare</i>	2	0.15	0.78	0.09	2	0.26	0.50	0.40	0.68
Asteraceae sp. 07	1	0.08	2.54	0.28	1	0.13	0.49	*	1.38
<i>Jacquinia macrocarpa</i>	2	0.15	0.61	0.07	2	0.26	0.48	*	1.37
<i>Jacobinia mollis</i>	2	0.15	0.39	0.04	2	0.26	0.45	0.70	*
Mimosaceae sp. 5	2	0.15	0.39	0.04	2	0.26	0.45	0.70	*
<i>Euphorbia graminea</i>	2	0.15	0.35	0.04	2	0.26	0.45	0.69	*
<i>Iresine</i> sp.	1	0.08	2.03	0.23	1	0.13	0.43	0.68	*
<i>Sideroxylon</i> sp. 01	1	0.08	2.01	0.23	1	0.13	0.43	0.67	*
<i>Tabebuia impetiginosa</i>	1	0.08	2.01	0.23	1	0.13	0.43	*	1.22
<i>Capparis verrucosa</i>	1	0.08	1.81	0.20	1	0.13	0.41	0.64	*
<i>Recchia connaroides</i>	1	0.08	1.76	0.20	1	0.13	0.40	0.63	*
<i>Krugiodendron ferreum</i>	1	0.08	1.65	0.19	1	0.13	0.39	*	1.10
<i>Capparis indica</i>	1	0.08	1.41	0.16	1	0.13	0.36	0.57	*
<i>Lysiloma mycrophyllum</i>	2	0.15	0.73	0.08	1	0.13	0.36	0.55	*
<i>Casearia</i> sp.	1	0.08	1.33	0.15	1	0.13	0.35	0.55	*
<i>Pisonia acuelata</i>	2	0.15	0.66	0.07	1	0.13	0.35	*	1.03
<i>Bunchosia strigosa</i>	1	0.08	1.23	0.14	1	0.13	0.34	0.53	*
<i>Physalis</i> sp. 1	2	0.15	0.52	0.06	1	0.13	0.34	*	0.99
<i>Chamissoa acuminata</i> var. <i>swansonii</i>	1	0.08	1.14	0.13	1	0.13	0.33	*	0.94
<i>Pavonia macdougallii</i>	1	0.08	1.13	0.13	1	0.13	0.33	*	0.94
<i>Prosopis laevigata</i>	2	0.15	0.43	0.05	1	0.13	0.33	*	0.96
<i>Luehea candida</i>	1	0.08	0.95	0.11	1	0.13	0.31	*	0.89
<i>Annona squamosa</i>	1	0.08	0.78	0.09	1	0.13	0.29	0.45	*
<i>Roldana eriophylla</i>	1	0.08	0.71	0.08	1	0.13	0.28	0.44	*
Bignoniaceae sp. 3	1	0.08	0.64	0.07	1	0.13	0.28	*	0.79
<i>Perymenium grande</i> var. <i>nelsonii</i>	1	0.08	0.64	0.07	1	0.13	0.28	0.43	*
Polygonaceae sp. 1	1	0.08	0.64	0.07	1	0.13	0.28	*	0.79
Mimosaceae sp. 7	1	0.08	0.63	0.07	1	0.13	0.27	0.43	*
<i>Thouinia acuminata</i>	1	0.08	0.63	0.07	1	0.13	0.27	0.43	*
Amaranthaceae sp. 1	1	0.08	0.60	0.07	1	0.13	0.27	0.42	*
Nyctaginaceae sp. 07	1	0.08	0.56	0.06	1	0.13	0.27	0.41	*
<i>Zapoteca tehuana</i>	1	0.08	0.54	0.06	1	0.13	0.26	3.65	0.76
<i>Acalypha</i> sp. 01	1	0.08	0.50	0.06	1	0.13	0.26	0.40	*
Asteraceae sp. 24	1	0.08	0.50	0.06	1	0.13	0.26	0.40	*

<b>Especies BTC</b>	<b>D</b>	<b>Dr</b>	<b>AB</b>	<b>ABr</b>	<b>F</b>	<b>Fr</b>	<b>VIR BTES</b>	<b>VIR Caliza</b>	<b>VIR Filita</b>
<i>Jatropha alamanii</i>	1	0.08	0.50	0.06	1	0.13	0.26	*	0.75
<i>Manihot oaxacana</i>	1	0.08	0.50	0.06	1	0.13	0.26	0.40	*
<i>Mimosa melli</i>	1	0.08	0.50	0.06	1	0.13	0.26	*	0.75
<i>Zanthoxylum arborescens</i>	1	0.08	0.50	0.06	1	0.13	0.26	*	0.75
Asteraceae sp. 13	1	0.08	0.44	0.05	1	0.13	0.25	0.39	*
<i>Malpighia emarginata</i>	1	0.08	0.44	0.05	1	0.13	0.25	*	0.73
<i>Porophyllum punctatum</i>	1	0.08	0.44	0.05	1	0.13	0.25	*	0.73
Liana palma de rana S/M	1	0.08	0.33	0.04	1	0.13	0.24	0.37	*
<i>Talinum paniculatum</i>	1	0.08	0.33	0.04	1	0.13	0.24	0.37	*
F-4642	1	0.08	0.28	0.03	1	0.13	0.24	0.36	*
F-4644	1	0.08	0.28	0.03	1	0.13	0.24	0.36	*
<i>Haplophyton cimidium</i>	1	0.08	0.28	0.03	1	0.13	0.24	*	0.68
<i>Sideroxylon celastrinum</i>	1	0.08	0.28	0.03	1	0.13	0.24	*	0.68
<i>Spondias radlkoferi</i>	1	0.08	0.28	0.03	1	0.13	0.24	0.36	*
Asteraceae sp. 06	1	0.08	0.24	0.03	1	0.13	0.23	0.36	*
Bignoniaceae sp. 09	1	0.08	0.24	0.03	1	0.13	0.23	0.36	*
<i>Comocladia engleriana</i>	1	0.08	0.24	0.03	1	0.13	0.23	0.36	*
<i>Stemmadenia obovata</i>	1	0.08	0.24	0.03	1	0.13	0.23	0.36	*
Asclepiadaceae sp. 06	1	0.08	0.20	0.02	1	0.13	0.23	0.35	*
<i>Dioscorea carpomaculata</i>	1	0.08	0.20	0.02	1	0.13	0.23	0.35	*
<i>Lasianthaea fruticosa</i> var. <i>fruticosa</i>	1	0.08	0.20	0.02	1	0.13	0.23	*	0.65
Liana spike s/m	1	0.08	0.20	0.02	1	0.13	0.23	*	0.65
<i>Lysiloma acapulcense</i>	1	0.08	0.20	0.02	1	0.13	0.23	0.35	*
<i>Malpighia mexicana</i>	1	0.08	0.19	0.02	1	0.13	0.23	0.35	*
<i>Turbina corymbosa</i>	1	0.08	0.19	0.02	1	0.13	0.23	0.35	*
<i>Arrabidaea patellifera</i>	1	0.08	0.16	0.02	1	0.13	0.22	*	0.64
Bignoniaceae sp. 13	1	0.08	0.16	0.02	1	0.13	0.22	*	0.64
<i>Poepigia procera</i>	1	0.08	0.16	0.02	1	0.13	0.22	0.34	*
Vitaceae sp. 05	1	0.08	0.16	0.02	1	0.13	0.22	*	0.64
<i>Heteropterys cotinifolia</i>	1	0.08	0.12	0.01	1	0.13	0.22	*	0.63
M37 S/M	1	0.08	0.12	0.01	1	0.13	0.22	0.34	*
S/M foto	1	0.08	0.12	0.01	1	0.13	0.22	0.34	*
<i>Desmodium glabrum</i>	1	0.08	0.07	0.01	1	0.13	0.21	0.33	*
LIANA 197	1	0.08	0.07	0.01	1	0.13	0.21	0.33	*