



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

ECOLOGÍA

**IMPACTO DEL MANEJO DE LA SELVA BAJA CADUCIFOLIA POR LOS ANTIGUOS
POPOLOCAS (150 A.C. – 1500 D.C.) EN EL VALLE DE ZAPOTITLÁN, PUEBLA.**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

LAURA CAMILA SUÁREZ BELLO

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr JOSÉ ALEJANDRO ZAVALA HURTADO

ÁREA DE ECOLOGÍA, DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA, UAM-IZTAPALAPA

COTUTORA DE TESIS: Dra SILVIA CASTILLO ARGÜERO

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR: Dr PEDRO LUIS VALVERDE PADILLA

ÁREA DE ECOLOGÍA, DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA, UAM-IZTAPALAPA

MÉXICO, CD. MX. MARZO, 2019



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

ECOLOGÍA

**IMPACTO DEL MANEJO DE LA SELVA BAJA CADUCIFOLIA POR LOS ANTIGUOS
POPOLOCAS (150 A.C. – 1500 D.C.) EN EL VALLE DE ZAPOTITLÁN, PUEBLA.**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

LAURA CAMILA SUÁREZ BELLO

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr JOSÉ ALEJANDRO ZAVALA HURTADO

ÁREA DE ECOLOGÍA, DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA, UAM-IZTAPALAPA

COTUTORA DE TESIS: Dra SILVIA CASTILLO ARGÜERO

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR: Dr PEDRO LUIS VALVERDE PADILLA

ÁREA DE ECOLOGÍA, DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA, UAM-IZTAPALAPA

MÉXICO, CD. MX. MARZO, 2019

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN ACADÉMICA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

OFICIO FCIE/DAIP/183/2019

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramirez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **28 de enero de 2019** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología** de la alumna **SUÁREZ BELLO LAURA CAMILA** con número de cuenta **517494006** con la tesis titulada **"IMPACTO DEL MANEJO DE LA SELVA BAJA CADUCIFOLIA POR LOS ANTIGUOS POPOLOCAS (150 A.C.-1500 D.C.) EN EL VALLE DE ZAPOTITLÁN, PUEBLA"**, realizada bajo la dirección del **DR. JOSÉ ALEJANDRO ZAVALA HURTADO** y la Codirección de la **DRA. SILVIA CASTILLO ARGÜERO**.

Presidente:	DR. ALEJANDRO CASAS FERNÁNDEZ
Vocal:	DR. CARLOS MARTORELL DELGADO
Secretario:	DR. PEDRO LUIS VALVERDE PADILLA
Suplente:	DR. ZENÓN CANO SANTANA
Suplente:	DR. OSWALDO TELLEZ VALDÉS

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx.; a 19 de febrero de 2019


DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



AGNS/VMVA/ASR/mnm

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES:

Primeramente, al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México.

A continuación, al apoyo recibido por CONACYT, para poder desarrollar mis estudios e investigación.

Finalmente, a mi tutor principal, el Dr José Alejandro Zavala Hurtado, mi cotutora, la Dra Silvia Castillo Argüero, y el Dr Pedro Luis Valverde Padilla, miembro del comité tutor, por su capacidad y preparación.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES:

Quisiera comenzar agradeciendo a los asesores de esta tesis, en especial al Dr José Alejandro Zavala Hurtado, quien confió en mí desde el primer correo y a pesar de mi constante impetuosidad, y a la Dra Silvia Castillo, que me acogió cariñosamente desde mi llegada.

A mis padres, que sufrieron esta distancia como nadie más, y porque a pesar de las lágrimas, nada de esto hubiera sido posible sin su apoyo e incondicionalidad.

A Joe, que vivió este proceso desde el inicio, con sus múltiples obstáculos e incertidumbres, siempre sabiendo calmar mi manojito de nervios.

A mis hermanas, a Kary, que siempre ha sido esa amiga sincera y constante, que me ha enseñado a no rendirme, a seguirlo intentando, y a Dianis, porque, aunque se despidió demasiado pronto, nunca dudó de mí y sé que donde esté, hoy estará orgullosa.

A mi familia por su apoyo y siempre creer en mí, en especial a mi querida Rosy, que desde el día que me crucé con su hijo, me ha ayudado y cuidado como lo hace una madre, en especial durante estos dos años.

A Monse, una persona maravillosa y una amiga entrañable, y a su mamá y su familia, que sin dudarlo ni por un segundo me recibieron en esta tierra extraña, haciéndome sentir como en casa.

A mis amig@s de siempre, especialmente a Olivia y Rosmery, que, pese a la distancia y los cambios de la vida, sé que siempre podré contar con ellas.

Finalmente, quiero agradecer a todas las personas que tuve el placer de conocer hace poco más de dos años y desde ese momento siempre he podido contar con su apoyo y su cariño, en especial a Perita, Claudia y Ximena.

A todos, muchas gracias, de corazón...

**A mi querido papá,
porque merece que este éxito sea suyo,
y como se lo prometí, aquí está.**

ÍNDICE:

Resumen.....	1
Abstract.....	2
1. Introducción.....	3
2. Antecedentes.....	5
2.1. Ensamblaje de comunidades vegetales naturales.....	5
Diversidad funcional de comunidades.....	7
2.2. Megadiversidad florística de México.....	10
Selva baja caducifolia o bosque tropical caducifolio.....	10
2.3. Megadiversidad cultural del valle de Tehuacán-Cuicatlán.....	12
Impacto de las poblaciones precolombinas en el valle de Tehuacán-Cuicatlán.....	14
3. Planteamiento del problema y pregunta de investigación.....	17
4. Hipótesis.....	18
5. Objetivos.....	19
6. Metodología.....	20
6.1. Caracterización de la zona de estudio.....	20
6.2. Selección del sitio y las unidades de muestreo.....	20
6.3. Registro de variables.....	23
6.3.1. Variables de la composición vegetal.....	23
6.3.2. Determinación de los atributos funcionales.....	24
6.3.3. Variables abióticas.....	24
Variables ambientales.....	24
Restos arqueológicos.....	25
6.4. Análisis estadísticos.....	26
6.4.1. Análisis Discriminante Múltiple.....	26
Análisis de varianza.....	27
6.4.2. Análisis de componentes principales.....	27
6.4.3. Estimación de índices de diversidad.....	28
6.4.4. Análisis de la estructura de la comunidad.....	28
Análisis de la presencia/ausencia de las especies.....	28
Análisis de las jerarquías de abundancia de las especies.....	29

Análisis de las abundancias absolutas de las especies.....	29
6.4.5. Determinación de grupos funcionales.....	29
6.4.6. Análisis de correspondencia canónica.....	30
6.4.7. Estimación de la diversidad funcional.....	30
7. Resultados.....	31
7.1. Identificación y caracterización espacial de los restos arqueológicos registrados.....	31
7.2. Composición y estructura de las comunidades vegetales.....	32
7.2.1. Descripción de la composición de las comunidades en las tres zonas.....	32
7.2.2. Análisis Discriminante (AD).....	33
Análisis de varianza.....	35
7.2.3. Análisis de componentes principales (ACP)	37
7.2.4. Índices de diversidad taxonómica.....	38
7.2.5. Estructura de la comunidad.....	40
Presencia/Ausencia de las especies.....	40
Jerarquía de abundancias.....	40
Abundancias absolutas de las especies.....	40
7.2.6. Grupos funcionales definidos.....	41
Relación entre variables ambientales y abundancias de los grupos funcionales.....	44
Características de las muestras de suelo.....	44
Análisis de Correlación Canónica.....	45
7.2.7. Diversidad funcional estimada.....	47
8. Discusión.....	52
8.1. Historia y huella arqueológica de los popolocas en el valle de Zapotitlán.....	52
8.2. Caracterización de las comunidades vegetales definidas en las tres zonas muestreadas de la selva baja caducifolia del cerro Cuthá.....	55
8.2.1. Diversidad taxonómica.....	55
8.2.2. Composición y estructura.....	57
8.2.3. Grupos funcionales.....	62
Relación de las abundancias de los grupos funcionales con el ambiente..	63

8.2.4. Diversidad funcional.....	64
8.3. Consideraciones finales y perspectivas futuras.....	69
9. Conclusiones.....	70
10. Recomendaciones.....	71
11. Literatura citada.....	72
Anexos.....	81

LISTA DE FIGURAS Y CUADROS:

Figura 1. Plano general del área arqueológica central del cerro Cuthá del valle de Zapotitlán, Puebla, tomado de Castellón-Huerta (2006). Se indican algunos de los principales restos de construcciones observados en el sitio.

Figura 2. Disposición de los 12 transectos muestreados en el cerro Cuthá del valle de Zapotitlán, vista superior, tomada de GoogleEarth.

Tabla 1. Datos de ubicación (orientación, altura y pendiente) registrados en los transectos muestreados en el cerro Cuthá, del valle de Zapotitlán.

Figura 3. Ordenación de 60 unidades de muestreo (previamente clasificados en tres grupos de acuerdo al grado de intervención humana) en un espacio discriminante. Se indica la ubicación del centroide de cada grupo. 1: Zona poco perturbada, 2: Zona medianamente perturbada, 3: Zona muy perturbada.

Tabla 2. Auto-valores de las funciones canónicas discriminantes generadas.

Tabla 3. Lambda de Wilks (Λ) correspondiente a las funciones canónicas discriminantes generadas.

Figura 4. Resultados de la prueba Kruskal-Wallis para las abundancias registradas de la especie *Echeveria gigantea* en las tres zonas muestreadas del cerro Cuthá, valle de Zapotitlán.

Figura 5. Resultados de la prueba Kruskal-Wallis para las abundancias registradas de la especie *Mimosa luisana* en las tres zonas muestreadas del cerro Cuthá, valle de Zapotitlán.

Figura 6. Resultados de la prueba Kruskal-Wallis para las abundancias registradas de la especie *Myrtillocactus geometrizans* en las tres zonas muestreadas del cerro Cuthá, valle de Zapotitlán.

Figura 7. Análisis de Componentes Principales para los valores de abundancias de las especies registradas en las 60 unidades muestreadas en el cerro Cuthá, valle Zapotitlán. Eigenvalores de los componentes: CP1 = 953.49, CP2 = 694.05. Los triángulos rojos representan los cuadros de la zona muy perturbada, los cuadros amarillos corresponden a la zona medianamente perturbada, y los puntos verdes a la zona poco perturbada.

Tabla 4. Valores estimados para los índices de diversidad taxonómica para las tres zonas definidas en el cerro Cuthá, valle de Zapotitlán. ZPP: Zona poco perturbada, ZMedP: Zona medianamente perturbada, ZMP: Zona muy perturbada.

Tabla 5. Resultados de la prueba t para los índices de diversidad (Shannon-*H* y Simpson-*D*) en las tres zonas muestreadas del cerro Cuthá, Valle de Zapotitlán. Las diferencias son significativas con una probabilidad $p < 0.05$. ZPP: Zona poco perturbada, ZMedP: Zona medianamente perturbada, ZMP: Zona muy perturbada.

Tabla 6. Valores de coeficientes de correlación de Kendall-Tau para las jerarquías de abundancia de las especies registradas entre las tres zonas muestreadas en el cerro Cuthá, valle de Zapotitlán. Las correlaciones son significativas con una probabilidad $p < 0.05$. ZPP: Zona poco perturbada, ZMedP: Zona medianamente perturbada, ZMP: Zona muy perturbada.

Tabla 7. Resultados obtenidos por el análisis de tabla de contingencia para las abundancias absolutas de las especies registradas en las tres zonas muestreadas del cerro Cuthá, Valle de Zapotitlán. Las diferencias son significativas con una probabilidad $p < 0.05$. ZPP: Zona poco perturbada, ZMedP: Zona medianamente perturbada, ZMP: Zona muy perturbada.

Figura 8. Dendrograma generado para los valores de los atributos funcionales de las especies registradas en los transectos muestreados del cerro Cuthá, valle Zapotitlán. Eigenvalores de los ejes: Eje1 = 0.37 y Eje2 = 0.14. Gf1, amarillo; Gf2, rojo; Gf3, verde; Gf4, azul; Gf5, morado. Los códigos de los nombres de las especies aparecen en el anexo 3.

Figura 9. DCA generado para los valores de los atributos funcionales de las especies registradas en las zonas muestreadas del cerro Cuthá, valle Zapotitlán. Gf1, amarillo; Gf2, rojo; Gf3, verde; Gf4, azul; Gf5, morado.

Tabla 8. Resultados de análisis físico-químicos realizados a las muestras de suelo tomadas del cerro Cuthá, valle de Zapotitlán. ZPP: Zona poco perturbada, ZMedP: Zona medianamente perturbada, ZMP: Zona muy perturbada. La letra T indica cada transecto.

Figura 10. Análisis de Correlación Canónica para los valores de abundancia de los grupos funcionales y variables ambientales medidas en los doce transectos muestreados en el cerro Cuthá, valle Zapotitlán. Gf: grupo funcional, Ori-N: orientación Norte, Ori-S: orientación Sur, Ori-NO: orientación Noroeste, Ori-SE: orientación Sureste, Ori-SO: orientación Suroeste, Conts: restos de construcciones, P.art: pocos restos de artefactos, M.art: muchos restos de artefactos, Pend: pendiente, Alt: altura, HR: humedad relativa del suelo, Nt: contenido de nitrógeno del suelo, P: contenido de fósforo del suelo, K: contenido de potasio del suelo, MO: contenido de materia orgánica del suelo, CE: conductividad eléctrica.

Tabla 9. Riqueza específica y distribución de las abundancias absolutas de las especies presentes en cada una de las zonas definidas y en todo el cerro. ZPP: Zona poco perturbada, ZMedP: Zona medianamente perturbada, ZMP: Zona muy perturbada. Gf1: grupo funcional 1, Gf2: grupo funcional 2, Gf3: grupo funcional 3, Gf4: grupo funcional 4, Gf5: grupos funcional 5.

Figura 11. Análisis de Componentes Principales para los valores de los atributos funcionales de las especies registradas en la zona muy perturbada muestreada en el cerro Cuthá, valle Zapotitlán. Gf1, amarillo; Gf2, rojo; Gf3, verde; Gf4, azul; Gf5, morado. Eigenvalores de los componentes: CP1=1.407 y CP2=0.610.

Figura 12. Análisis de Componentes Principales para los valores de los atributos funcionales de las especies registradas en la zona medianamente perturbada muestreada en el cerro Cuthá, valle Zapotitlán. Gf1, amarillo; Gf2, rojo; Gf3, verde; Gf4, azul; Gf5, morado. Eigenvalores de los componentes: CP1=1.548 y CP2=0.626.

Figura 13. Análisis de Componentes Principales para los valores de los atributos funcionales de las especies registradas en la zona poco perturbada muestreada en el cerro Cuthá, valle Zapotitlán. Gf1, amarillo; Gf2, rojo; Gf3, verde; Gf4, azul; Gf5, morado. Eigenvalores de los componentes: CP1=1.752 y CP2=0.575.

Tabla 10. Índices de diversidad funcional basados en abundancia estimados para los 12 transectos muestreados en el cerro Cuthá, del valle de Zapotitlán. ZMP: Zona poco perturbada, ZMedP: Zona medianamente perturbada, ZPP: Zona muy perturbada.

Tabla 11. Análisis de varianza para los tres índices de diversidad funcional estimados en los transectos muestreados en el cerro Cuthá, del valle de Zapotitlán **A.** Diversidad funcional basada en las abundancias de las especies de una muestra ($wFDp$), **B.** Diversidad funcional basada en las abundancias de todas las especies de la comunidad ($wFDc$), **C.** Entropía cuadrática (Rao).

RESUMEN

En la actualidad, los seres humanos enfrentamos una crisis ecológica de escala planetaria, cuyo componente principal lo constituye la pérdida de la variedad de la vida, como resultado de la transformación de los hábitats y la sobreexplotación de los recursos. A lo largo de la historia de la humanidad, México ha soportado densas poblaciones humanas, cuyas múltiples actividades han modificado el paisaje desde hace milenios. La región Tehuacán-Cuicatlán constituye un escenario muy peculiar donde la estructuración de los paisajes es el resultado de un ambiente físico fuertemente influenciado por el desarrollo cultural de sus poblaciones humanas. Partiendo de la suposición de que la intervención humana habría modificado la estructura de las comunidades vegetales de manera diferencial, al favorecer la presencia de ciertas especies en el vecindario de los asentamientos, se evaluó el impacto de asentamientos prehispánicos popolocas sobre la vegetación de la selva baja caducifolia del cerro Cuthá en el valle de Zapotitlán, Puebla. Se muestrearon 12 transectos correspondientes a tres zonas definidas bajo un gradiente de perturbación, definido por huellas de los asentamientos popolocas, que van desde restos de construcciones en las zonas más perturbadas a de artefactos y herramientas. Se registraron 8716 individuos de plantas, agrupados en 121 especies y 38 familias. La zona medianamente perturbada presentó la mayor riqueza de especies y equitatividad en sus abundancias, por lo cual resultó ser la más diversa desde el punto de vista taxonómico, lo que parece ajustarse a la hipótesis de disturbio intermedio. Se definieron cinco grupos funcionales, que podrían sugerir alta redundancia funcional en la comunidad; no se encontraron diferencias estadísticamente significativas en los índices de diversidad funcional estimados entre las distintas zonas, quizás resultado de que los atributos evaluados no detectan toda la variación posible en la comunidad. Las variables ambientales registradas, de modo general, no determinaron significativamente las distribuciones de los grupos funcionales. Los patrones de diversidad funcional y taxonómica

estimados en el sitio no resultaron coincidentes, lo que ha sido previamente reportado por varios autores tanto en plantas como en animales, y posiblemente resultado de que la variación funcional no siempre refleja la filogenia de las especies.

Palabras claves: ecosistema árido, efecto antrópico, ensamblaje de comunidades vegetales, valle de Tehuacán-Cuicatlán

ABSTRACT

Currently, human beings face a global scale ecological crisis, which principal component is the loss of life variability due to the transformation of habitats and over-exploitation of resources. During the course of human history, Mexico has withstood big human populations, whose many activities have modified the landscape for millennia. Tehuacan-Cuicatlan region is a very peculiar scene where landscape structuring is the result of a physical environment strongly influenced by the cultural development of their human populations. Starting from the assumption that human intervention would have modified the structure of plant communities in a different way, by favoring the presence of certain species in the neighborhood of the settlements, we evaluate the impact of popolocas prehispanic settlements on the vegetation of the low deciduous forest of Cuthá hill in the Zapotitlan valley, Puebla. We sampled twelve transects corresponding to three zones defined under a perturbation gradient, determined by traces of popolocas settlements, ranging from remains of buildings in the most disturbed areas to remains of artifacts and tools. We recorded 8716 individuals of plants, grouped into 121 species and 38 families. The moderately disturbed zone presented the highest species richness and equitability, which made it the most diverse from the taxonomic point of view, what seems to fit the hypothesis of intermediate disturbance. We defined five functional groups, which could suggest high functional redundancy in the community; we did not find statistically significant differences in the

functional diversity indexes estimated between the different zones, perhaps because of the attributes evaluated did not detect all the possible variation in the community. In general, the registered environmental variables did not significantly determine the distributions of the functional groups. The patterns of functional and taxonomic diversity estimated at the site did not coincide, which has been previously reported by several authors in plants as in animals, and the result of functional variation does not always reflect the phylogeny of the species.

Key words: arid ecosystem, anthropic effect, assembling of plants communities, Tehuacan-Cuicatlan Valley

1. INTRODUCCIÓN

Las comunidades naturales son entidades abiertas que cambian tanto en el espacio como en el tiempo. Por tal razón, la estructura (composición, abundancia, diversidad, conectancia, etc.) de las comunidades es dinámica y puede presentar diferentes patrones de cambio en respuesta a procesos determinísticos y/o estocásticos (Lortie et al. 2004, Vandermeer et al. 2004). Esta naturaleza cambiante de las comunidades debe tomarse en cuenta para avanzar en su conocimiento, conservación y manejo.

De entre los factores que pueden considerarse importantes para modular el proceso de ensamble de las comunidades destacan aquéllos relacionados con las modificaciones del entorno natural por actividades humanas. Por ejemplo, la erosión del suelo y las prácticas agrícolas y ganaderas pueden modificar la estructura y composición de los ecosistemas. Este fenómeno no es único de los tiempos modernos. En el caso particular de México, desde tiempos precolombinos, la región ha albergado un amplio espectro de civilizaciones cuyos patrones de desarrollo, entre otros factores, han sido influenciados por el entorno natural del territorio y, recíprocamente, estas actividades han modificado los ecosistemas. Los impactos residuales del uso agrícola del paisaje

por parte de las sociedades precolombinas en México, en amplias escalas en cuanto a la extensión e intensidad, causaron aparentemente considerable erosión y pérdida del suelo y una extensa deforestación (MacAuliffe 2001), que muy posiblemente podría tener alguna expresión en los patrones de composición y abundancia de las comunidades actuales.

El valle de Tehuacán-Cuicatlán, en los estados de Puebla y Oaxaca, representa una muestra excepcional de ecosistema árido, con elevada diversidad biológica (Zavala-Hurtado et al. 1999, 2015) y cultural (Zavala-Hurtado et al. 1999, 2015, MacAuliffe 2001), resultado de procesos ecológicos y evolutivos que se han sucedido en la zona (Zavala-Hurtado et al. 1999, 2015). Esta región es una de las más ricas zonas semiáridas del hemisferio occidental y del mundo (MacAuliffe 2001), y constituye un escenario muy peculiar donde la estructuración de los paisajes es el resultado de un ambiente físico fuertemente influenciado por el desarrollo cultural de sus poblaciones humanas (Zavala-Hurtado et al. 1999).

Entre los estudios paleoecológicos desarrollados en el valle de Tehuacán-Cuicatlán, destacan aquellos que conforman el Proyecto Arqueológico-Botánico (Byers et al. 1967), porque constituyeron una serie de trabajos ininterrumpidos que permitieron establecer una línea temporal de desarrollo sociocultural en el valle, desde la primera ocupación humana hasta la conquista española. Este proyecto representa uno de los trabajos más completos y robustos acerca de las principales y más importantes civilizaciones mesoamericanas y del mundo.

El presente estudio se enfoca en un área que constituyó el centro de desarrollo de una civilización precolombina, un tanto desconocida pero claramente importante en el desarrollo de la agricultura en Mesoamérica. Se registraron las características actuales de la vegetación y las huellas humanas en el sitio estudiado, tratando de representar un ejemplo de cómo las sociedades pasadas afectaron los ambientes que habitaron, y por cuánto tiempo los efectos de cambios provocados pueden perdurar. De modo que, potencialmente, permite avanzar en la comprensión

de las actividades humanas como uno de los moduladores claves de los procesos de estructuración de las comunidades vegetales (MacAuliffe 2001).

2. ANTECEDENTES

2.1. Ensamblaje de comunidades vegetales naturales

En la ecología de comunidades de plantas, el foco común lo constituyen los rasgos funcionales, anatómicos, morfológicos o eco-fisiológicos, que representan indicadores de variación en las estrategias ecológicas del uso de recursos, el crecimiento y la distribución en relación con las condiciones ambientales (Kraft y Ackerly 2014). La estructuración de una comunidad ecológica constituye el conjunto de procesos y fenómenos que conforman la identidad y abundancia de las especies. En el caso de comunidades vegetales, este ensamblaje depende en gran medida del lote (*pool*) regional de especies, los filtros ambientales, la exclusión competitiva, la redundancia funcional (Mayfield et al. 2010), las interacciones positivas de mutualismo o facilitación entre las especies (Kropotkin 2012), los procesos estocásticos relacionados con la dispersión (Gleason 1926, Espinosa-Asuar et al. 2015), los procesos neutrales (Hubbell 2001) y determinados factores antrópicos que implican modificaciones de los paisajes naturales (MacAuliffe 2001).

El término lote de especies se refiere al conjunto de posibles especies colonizadoras de un sitio particular (Kraft y Ackerly 2014). Algunos autores han sugerido que el tamaño del mismo determina positivamente la diversidad específica de la comunidad en cuestión (Mayfield et al. 2010). El conjunto de especies que conforman una comunidad está limitado por la existencia de filtros, representados por barreras bióticas y abióticas que modularían el establecimiento exitoso de una especie en un sitio (Mayfield et al. 2010, Kraft y Ackerly 2014), lo que permite que solo fenotipos particulares se establezcan y persistan (Kraft y Ackerly 2014).

El principio de exclusión competitiva, según el cual competidores completos no pueden coexistir (Mayfield et al. 2010, Kraft y Ackerly 2014), y el de similitud limitada o redundancia funcional, que plantea que existe un límite finito de cuán similares pueden ser dos especies que coexisten (Kraft y Ackerly 2014), modularían la estructuración de algunas comunidades de plantas (Mayfield et al. 2010). Los conceptos de redundancia funcional y exclusión competitiva también pueden entenderse como diferencias en el nicho (diferencias en el uso de los recursos) y diferencias promedio de *fitness* (diferencias en la capacidad competitiva promedio de las especies), respectivamente (Chesson 2000). Entonces, en una comunidad cuyo ensamblaje dependa principalmente de estos principios, se podría suponer que un par de especies es capaz de coexistir cuando entre ellas existen grandes diferencias de nicho y/o mínimas diferencias de *fitness*.

Las relaciones positivas entre las especies constituyen otra de las teorías planteadas para intentar explicar el ensamblaje de las comunidades naturales. Las interacciones de mutualismo pueden ser importantes modificadores del microclima, el suelo y la rizósfera, la polinización, la transferencia de nutrientes, entre otros, que implican una mejora del ambiente físico y biótico para la colonización y establecimiento de nuevas especies (Hunter y Aarssen 1988). Por ejemplo, las interacciones positivas indirectas y los mecanismos de retroalimentación en las cadenas tróficas influyen en los procesos de distribución de las especies (Bertness y Callaway 1994). La facilitación entre dos especies puede ampliar el nicho realizado de una de ellas, y permitir su establecimiento en determinada comunidad; también constituye comúnmente la fuerza directora de los procesos de sucesión secundaria, incluso en comunidades estructuradas fundamentalmente por competencia (Bertness y Callaway 1994). Según Valiente-Banuet y colaboradores (2006b), las interacciones positivas, directas o indirectas, de facilitación o mutualismo han jugado un papel clave en los patrones de composición y diversidad de las

comunidades naturales, lo que mantiene la diversidad biológica a través de todo el tiempo evolutivo. Ante el escenario de cambio climático, resulta evidente que la resistencia de una comunidad no va a depender exclusivamente de la respuesta de una especie, sino de todos los interactuantes. Por tal razón, las interacciones positivas se vuelven fuerzas imprescindibles en la supervivencia de algunas especies, especialmente de aquellas sésiles, como las plantas.

De modo general, las plantas que son capaces de llegar a un nuevo ambiente, se enfrentan a una serie de condiciones ambientales abióticas y bióticas locales (disponibilidad de recursos, facilitación o mutualismo, competencia, polinización, depredación, etc.). Finalmente, el grupo de especies que logra superar todos estos filtros representan a los posibles candidatos en la estructuración de la comunidad vegetal (Zavala-Hurtado et al. 2015).

Diversidad funcional de comunidades

Según los principios básicos de la teoría ecológica, se reconoce que la variación ambiental representa un determinante clave en los procesos de estructuración de las comunidades, en función de las especies que las conforman, sus abundancias y sus atributos biológicos (Zavala-Hurtado et al. 1996). Como efecto de esta variabilidad ambiental, la evolución de la vida en el planeta ha irradiado en una amplia plasticidad, que se traduce en una alta diversidad de las especies. A lo largo de la historia, esta diversidad de especies se ha estudiado desde diversos puntos de vista, por ejemplo, la diversidad taxonómica y la diversidad filogenética. No obstante, desde hace algunas décadas, un polémico punto de vista ha ganado suma importancia dentro de la comunidad científica: la diversidad funcional (Petchey y Gaston 2006).

La diversidad funcional constituye una medida de la variedad de estrategias que presentan las especies que componen una comunidad, lo que les permite enfrentar las presiones ambientales (Petchey y Gaston 2006). Los atributos funcionales son componentes del fenotipo del organismo (Petchey y Gaston 2006), rasgos morfológicos, fisiológicos y/o conductuales que

tienen un impacto sobre el desempeño de los organismos en una comunidad, en cuanto a su crecimiento, reproducción y supervivencia (Casanoves et al. 2011). La medida de la diversidad funcional representa la medida de la diversidad (valor, rango, distribución y abundancia relativa) de las especies y los atributos funcionales que poseen (Petchey y Gaston 2006, Casanoves et al. 2011).

Las funciones realizadas por los organismos que integran una comunidad va a depender principalmente de la diversidad de estados de un determinado rasgo funcional y de la diversidad de especies que lo expresen (Mayfield et al. 2010). De modo que la diversidad funcional permite entender las comunidades actuales en función del desempeño de los organismos que la componen, más que de su identidad, su abundancia o su historia evolutiva (Petchey y Gaston 2006, Mason y Bello 2013). Por ejemplo, esta diversidad funcional permite comprender en cierta medida algunas de las similitudes morfológicas entre las plantas desérticas, independientemente de sus relaciones filogenéticas y su distribución geográfica (Zavala-Hurtado y et al. 1996).

La diversidad funcional puede ser entendida, en cierta forma, como la diversidad con la que las especies responden a gradientes ambientales que afecten directamente su adecuación (Mason y Bello 2013). En relación a esto, Zavala-Hurtado y colaboradores (1996) evaluaron la diversidad de formas de vida de 107 especies en un ecosistema árido del trópico mexicano. En este trabajo, los autores reconocen y distinguen la existencia de distintos tipos de formas de vida, en función de determinadas características morfológicas que permiten, en gran medida, la supervivencia de las especies en este ambiente.

Petchey y Gastón (2006) plantean que una comunidad es más diversa si diferentes valores de rasgos funcionales están siendo representados por similar número de especies e individuos, más que si la mayoría de los individuos exhibe o expresa el mismo valor de rasgo

funcional. En este sentido, pueden hacerse inferencias sobre la vulnerabilidad y resistencia de las comunidades, no solo a cambios ambientales, sino también a la colonización de nuevas especies.

En ambientes áridos, el agua constituye el principal factor que controla la estructuración de las comunidades (Noy-Meir 1973, Zavala-Hurtado et al. 1996). En este sentido, la diversidad funcional se expresa como la diversidad de atributos funcionales o comportamientos que presentan las especies ante estas condiciones de estrés hídrico, o sea, todos los rasgos que son importantes para una función de interés según el ambiente en cuestión (Petchey y Gaston 2006, Mason y Bello 2013).

Se han desarrollado una gran cantidad de índices para cuantificar los diversos componentes de la diversidad funcional, los cuales difieren entre sí en cuanto a la base matemática que los sustentan, los atributos funcionales que toman en cuenta, incluso si usan uno o varios atributos, y si incluyen o no, las abundancias de cada especie que expresa ese rasgo, entre otras características (Casanoves et al. 2011). No obstante, todos y cada uno de ellos requiere de validación estadística (Petchey y Gastón 2006, Mason y Bello 2013), y debe ponderar la información funcional apropiada que garantice la explicación y predicción de la variación en procesos a nivel ecosistémico, como respuesta a cambios del ambiente (Petchey y Gastón 2006).

Por lo anterior, la correcta medida de la diversidad funcional, requiere necesariamente de la correcta selección del índice más apropiado para evaluar determinado componente de la diversidad (Casanoves et al. 2011). Muchos de los estudios sobre diversidad funcional desarrollados hasta el momento se han basado en la variación de rasgos funcionales entre las especies dentro de una comunidad (diversidad alfa). Sin embargo, recientemente han ganado importancia, desde una perspectiva conservacionista, las evaluaciones de la diversidad de rasgos funcionales en diferentes escalas: entre comunidades (diversidad beta), en regiones (diversidad gamma) e incluso globales (Mason y Bello 2013).

2.2. Megadiversidad florística de México

En el territorio mexicano confluyen dos regiones biogeográficas, la Neártica y la Neotropical (Dávila et al. 2002, Challenger y Soberón 2008, Bolaños y González 2015), lo que se expresa en una composición, diversidad y dominancia específicas diferentes entre ellas, independientemente del tipo de vegetación que las caracterice. La región Neártica abarca el centro y norte de México, las zonas templadas y frías de las sierras Madre Occidental y Oriental; mientras que la región Neotropical es característica principalmente de tierras bajas, cálido-húmedas o subhúmedas (Challenger y Soberón 2008). Esta diferenciación regional y la gran variedad de climas, resultado de la posición latitudinal del territorio y la gran cantidad de cadenas montañosas (Arias et al. 2000), se traducen en una alta diversidad β , que hacen de México una región megadiversa (Arias et al. 2000, Dávila et al. 2002, Challenger y Soberón 2008, Miranda y Hernández X. 2014, Bolaños y González 2015).

Aproximadamente el 60 % del territorio mexicano está constituido por zonas áridas y semiáridas (Zavala-Hurtado et al. 1999, 2015). Varios autores han propuesto que las zonas más secas del trópico de México presentan más endemismos que las zonas templadas e incluso, que las tierras bajas húmedas (Dávila et al. 2002). Las selvas bajas caducifolias, uno de los tipos más importantes de vegetación de México (Miranda y Hernández X. 2014, Bolaños y González 2015), constituyen el límite térmico e hídrico de los tipos de vegetación de las zonas cálido-húmedas (Challenger y Soberón 2008).

Selva baja caducifolia o bosque tropical caducifolio

La selva baja caducifolia espinosa o bosque tropical caducifolio (Miranda y Hernández X. 2014) representa un tipo de comunidad vegetal típico de las regiones más secas (áridas y semiáridas) del trópico de México (Meave et al. 2012). Se desarrollan en climas cálidos y sub-cálidos (Miranda y Hernández X. 2014), donde la precipitación presenta una fuerte estacionalidad, ocurriendo

principalmente en verano (Meave et al. 2012 Miranda y Hernández X. 2014). Este tipo de vegetación es característico de las regiones semiáridas de las faldas bajas y los cañones de la vertiente del Pacífico de la Sierra Madre Occidental, en otras zonas bajas e inundables de la Península de Yucatán y en el sur de Veracruz y Tabasco (Challenger y Soberón 2008). Debido a la fuerte limitación hídrica, las selvas bajas caducifolias se caracterizan por un dosel bajo y un comportamiento marcadamente rítmico de producción y pérdida de follaje (Meave et al. 2012).

Las selvas bajas caducifolias pueden alcanzar una riqueza de especies relativamente alta (Challenger y Soberón 2008, Bolaños y González 2015), y un endemismo importante en su flora (Bolaños y González 2015). La estructura vegetal y la composición específica de este tipo de ecosistema varían entre sitios y regiones (Challenger y Soberón 2008, Meave et al. 2012), en función de las variaciones edáficas (Meave et al. 2012). Las grandes variaciones en la composición química y la disponibilidad de agua del suelo, permiten que en un mismo paisaje coexistan diversas formaciones vegetales; por ejemplo, en los piedemontes de los cerros las mismas especies pueden alcanzar tallas mayores e incluso llegar a ser más perennifolias, que en las empinadas laderas y las cimas (Meave et al. 2012). Esta heterogeneidad espacial y específica, tanto local como regional, hace de las selvas bajas caducifolias ecosistemas con una elevada diversidad beta (Challenger y Soberón 2008).

El mantenimiento de la diversidad biológica de los bosques tropicales caducifolios, depende en gran medida de la existencia del bosque original. Los procesos de regeneración natural, luego de disturbios en las selvas bajas caducifolias, se inician con el establecimiento de plántulas de árboles de dosel bajo, fundamentalmente de algunas especies de leguminosas espinosas de los géneros *Mimosa* y *Acacia*, que, aunque no son especies propias de los bosques tropicales caducifolios maduros, si resultan especies muy importantes durante gran parte de los eventos de sucesión (Meave et al. 2012).

2.3. Megadiversidad cultural del valle de Tehuacán-Cuicatlán

La parte central de México ha soportado densas poblaciones humanas desde antes de la colonización europea, desde hace aproximadamente doce mil años (MacAuliffe 2001, Dávila et al. 2002, Valiente-Banuet et al. 2009), y especialmente el valle de Tehuacán-Cuicatlán es considerado una de las áreas principales donde se gestaron las grandes civilizaciones mesoamericanas (Valiente-Banuet et al. 2009). Cada grupo étnico que habitó el territorio mexicano tuvo su propia historia, actividades y requerimientos particulares, en correspondencia con las necesidades y condiciones ambientales bajo las cuales se desarrollaron (Dávila et al. 2002).

Los estudios antropológicos en la región del valle de Tehuacán comenzaron con los trabajos realizados por León (1905) y Betancourt (1919), sobre el grupo étnico y lingüístico popoloca, que unos cuantos años más tarde impulsaron el desarrollo del Proyecto Paleobotánico de Tehuacán. Este proyecto arqueológico, puesto en práctica durante 1960 a 1964, constituye hasta la actualidad el más ambicioso y multidisciplinario estudio realizado en la región, y fue clave para definir una secuencia de desarrollo desde miles de años A.C. hasta los tiempos modernos en toda la región de Tehuacán (Byers et al. 1967). Otro de los estudios etnobotánicos formales en la zona del Valle de Tehuacán fue el de Casas y colaboradores (2001).

Las poblaciones precolombinas del valle de Tehuacán sufrieron una serie de fases de transición desde el 6500 A.C., hasta el 1540 D.C. En sus inicios eran fundamentalmente cazadores y recolectores, y migraban en busca de refugio y recursos para satisfacer sus necesidades (Byers et al. 1967, Téllez et al. 2008, Valiente-Banuet et al. 2009). El inicio de la domesticación de productos (maíz, chile, aguacate y algodón) se sucedió aproximadamente entre los años 6500 a 4900 A.C., donde empiezan a desarrollar la agricultura, y con ello el establecimiento del sedentarismo y una mejoría en las condiciones de vida. En los años siguientes

continuaron perfeccionando la agricultura, hasta el desarrollo de una agricultura de riego, y la cerámica, y finalmente durante los años 700 a 1540 D.C. logran llevar ambas actividades a un nivel comercial (Byers et al. 1967, Téllez et al. 2008).

Los popolocas constituyen uno de los grupos de poblaciones humanas que habitaron el valle de Tehuacán antes de la colonización española, durante los años 150 A.C. a 1500 D.C. En la Conferencia del Museo Nacional, en la Sección Etnología, el 15 de marzo de 1905, el Dr. Nicolás León dijo refiriéndose a los popolocas “Los contados pictógrafos precolombinos que poseemos no mencionan ni aluden a los popolocas; y si, por incidencia, los cronistas e historiadores primitivos alguna vez los nombran, es siempre refiriéndose a su evangelización.”

A pesar de que estudios arqueológicos más recientes desarrollados en la región de Tehuacán durante el siglo pasado evidenciaron el papel de esta civilización en el desarrollo del México, los popolocas han sido tradicionalmente considerados una cultura marginal y en decadencia, con una organización social primitiva, en comparación con otros grupos más notables de la historia prehispánica de México (León 1905, Gámez 2001).

Los popolocas, grupo más antiguo de las lenguas otomangues (familia de lenguas amerindias), ocuparon seguramente el sur y centro de Puebla y el norte de Oaxaca (León 1905, Gámez 2001). Constituían una etnia grande, pero dividido en muchas fracciones en constante pugna, y la región de Tehuacán fue uno de sus principales señoríos (León 1905). En la región habitada por esta civilización pasaba una de las rutas comerciales más importantes de Mesoamérica, “el corredor teotihuacano”, por lo que se caracterizaba por la alta movilidad de los grupos y el tráfico de productos.

Esta civilización constituye uno de los grupos más controvertidos y menos conocidos de entre las civilizaciones mexicanas precolombinas, pero no por ello, menos importantes. Su relevancia para la evolución de Mesoamérica va desde aportes culturales como su lengua, que en

la actualidad constituye la tercera más importante en Puebla, hasta otros como la fabricación de la cerámica, el uso de la sal y la domesticación de maíz, que en gran medida permitió el nacimiento de las grandes culturas mesoamericanas (Gámez 2001). “Poco, por no decir nada, resta hoy día entre ellos de sus costumbres prehispánicas. Perdieron con la conquista (española) el caudal de conocimientos que poseían y no han adquirido el que la nueva civilización les presentara” (León 1905).

Impacto de las poblaciones precolombinas en el valle de Tehuacán-Cuicatlán

La relación entre el hombre y la naturaleza está determinada principalmente por el uso que el hombre ha hecho de los recursos y de su entorno natural a través de la historia. Por tanto, el impacto humano ancestral sobre la vegetación depende en gran medida, del desarrollo y conocimiento de las sociedades humanas en cada sitio que habitaron. Los cambios provocados pueden perdurar por poco o mucho tiempo, en función de su intensidad y de la capacidad de las comunidades vegetales de resistirlos y/o de regresar a su estado inicial no perturbado (resiliencia).

Las sociedades agrícolas precolombinas modificaron el paisaje de muchas formas para proporcionar la producción agrícola requerida y fomentada por su población continuamente creciente (MacAuliffe 2001, Dávila et al. 2002). Sus actividades produjeron alteraciones ambientales muy variadas, incluso en algunos casos influyeron positivamente en el mantenimiento genético de algunos ecosistemas (Dávila et al. 2002). Los pobladores del Valle de Tehuacán comenzaron la domesticación de plantas debido a la disminución de la disponibilidad de especies silvestres para la recolección (Casas et al. 2016). A partir de este momento, las plantas domesticadas, asociadas a procesos de agricultura, comenzaron a jugar un papel clave en la alimentación de las poblaciones humanas (Valiente-Banuet et al. 2006a, Casas et al. 2016). Los procesos de domesticación de las especies marcan los inicios de la agricultura (Téllez et al.

2008), por lo que tuvieron gran relevancia para el desarrollo de las civilizaciones mesoamericanas (Gámez 2001, MacAuliffe 2001, Valiente-Banuet et al. 2006a, Casas et al. 2016).

Los terrenos cubiertos por selva baja caducifolia medianamente profundos fueron usados para los cultivos trashumantes de maíz y ajonjolí de temporal (Miranda y Hernández X. 2014, Bolaños y González 2015). En el valle de Tehuacán se observa un registro completo del proceso de domesticación de recursos tan importantes como el maíz, *Zea mays* (Zavala-Hurtado et al. 1999, MacAuliffe 2001, Téllez et al. 2008), la calabaza, *Cucurbita* sp., el amaranto, *Amaranthus hypocondriacus*, y el aguacate, *Persea americana* (Zavala-Hurtado et al. 1999). En parcelas clareadas para sembrar maíz, frijol, chile y calabaza, se dejaban en pie diversas plantas silvestres útiles como pochote (*Ceiba parvifolia*), guaje (*Acacia* spp.), copal (*Bursera* spp.), nopal (*Opuntia* spp.), garambullo (*Myrtillocactus geometrizans*), chupandía (*Cytrocarpa procera*), pitaya (*Stenocereus pruinosus*) y palo dulce (*Eysenhardtia polystachya*), entre otras (Smith Jr 1967). En la parte central de México se han encontrado los restos más antiguos de plantas cultivadas (Casas et al. 2016).

Los pueblos popolocas del valle de Tehuacán desarrollaron importantes obras hidráulicas para la agricultura de irrigación, para la cual construyeron terrazas, canales y pequeños depósitos (Gámez 2001), aprovecharon las galerías filtrantes y construyeron obras monumentales, como la Presa Purrón (MacNeish et al. 1972, Neely inédito).

Además de los usos agrícolas del paisaje por las sociedades precolombinas, se han documentado estrategias con el objetivo de eliminar de las comunidades vegetales aquellas especies no utilizables o indeseables, y sustituirlas por otras con mejores atributos utilitarios (Valiente-Banuet et al. 2006^a, Casas et al. 2016), entre ellas se destacan quemadas, talas y otras formas de perturbación de la vegetación (Casas et al. 2016), eliminación de los herbívoros y

competidores y selección de plantas (Valiente-Banuet et al. 2006a). Por ejemplo, especies como el pochote (*Ceiba parvifolia*), los copales (*Bursera aptera* y *B. galeottiana*), el cazahuate (*Ipomoea pauciflora*) y el zapotillo (*Bursera arida*), constituyeron recursos útiles para construcciones de cercas y rurales, extracción de resina, fabricación de artesanías, obtención de leña, carbón y otros productos forestales, y algunos usos medicinales (Valiente-Banuet et al. 2006a, Bolaños y González 2015).

Actividades como la extracción de partes de plantas y la cría de ganado, pueden resultar en fuertes disturbios antropogénicos, que tienen consecuencias fuertemente negativas a largo plazo, especialmente sobre la vegetación nativa. Estos disturbios son particularmente importantes en regiones áridas, semiáridas y de baja productividad, que se recuperan lentamente, de modo que los nuevos disturbios impactan cuando aún el sistema no se ha recuperado totalmente de los anteriores. Este retraso en la recuperación se debe a que los disturbios afectan principalmente a especies de cactáceas, cuya capacidad de restauración de sus poblaciones está limitada por su lento crecimiento y bajo reclutamiento. Dadas las razones anteriores, y el hecho de que el valle de Tehuacán ha estado expuesto a disturbio antropogénico crónico desde mucho antes de la colonización española, agudizado desde inicios del siglo XVI por la introducción de cabras y aún más desde el siglo pasado por el crecimiento poblacional, en la región se observan varias evidencias de impacto ambiental (Martorell y Peters 2008, Meave et al. 2012).

Desde inicios de este siglo se reconoce que la mayor parte de los tipos de vegetación en México se encuentran en un estado de deterioro, cuya intensidad oscila entre moderada en el mejor de los casos, a aguda. No cabe duda que los impactos residuales del uso agrícola del paisaje por parte de las sociedades precolombinas en México transformaron de manera directa los patrones de estructuración y ensamblaje de los paisajes y ecosistemas naturales, que implicó la

modificación de toda la vegetación circundante en las regiones habitadas (Valiente-Banuet et al. 2006a).

Entre los ecosistemas más vulnerables y afectados destacan las selvas bajas caducifolias, por el impacto creciente de la población humana desde épocas prehispánicas hasta la actualidad (Meave et al. 2012). En el caso particular de los popolocas, el impacto de los asentamientos posiblemente modificó de forma diferente la estructuración y los patrones de coexistencia en las comunidades vegetales de los sitios que habitaron, y sus efectos sobre la composición, abundancia y diversidad de las comunidades naturales aún podrían persistir. En la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán se encuentra la porción más extensa de selva baja caducifolia protegida, y debido al hecho que el valle representó el centro principal de desarrollo de esta cultura precolombina, resulta un escenario sumamente interesante para estudios detallados que permiten generar información relevante relacionada con la estructuración de las comunidades, el papel de sociedades humanas en la conformación de la estructura de los paisajes y teorías de coexistencia, entre otras.

3. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA Y PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN

En el suroeste del valle de Tehuacán se encuentra la subcuenca o valle de Zapotitlán que se caracteriza por la presencia de grandes bosques de cactáceas columnares, en paisajes constituidos por matorral xerófilo y selva baja caducifolia en las laderas de algunos cerros. Las selvas bajas caducifolias constituyen uno de los tipos más importantes de vegetación de México (Miranda y Hernández X. 2014).

En el centro del valle de Zapotitlán, dentro del área de conservación del jardín botánico “Helia Bravo-Hollis”, existen restos de un importante centro político y urbano prehispánico del grupo de los popolocas, que inició su crecimiento unos 150 años A.C. (Castellón-Huerta 2006).

Este asentamiento se ubica en la cima de un cerro llamado Cuthá o cerro De la Máscara. La vegetación predominante en este sitio es una selva baja caducifolia espinosa (*sensu* Miranda y Hernández X. 2014).

Dentro del mismo cerro Cuthá existen zonas que, aunque no han estado exentas de impactos humanos, no fueron intervenidas con la misma intensidad, lo que sugiere la existencia de un gradiente según diferentes grados de intervención.

Suponiendo que las prácticas de manejo del entorno natural de los popolocas en el cerro Cuthá, hasta hace unos quinientos años, modificaron la estructura de la vegetación de manera diferencial entre zonas con diferentes intensidades de intervención, principalmente por el uso preferencial y fomento de algunos elementos de la flora: ¿quinientos años después se mantienen diferencias en los patrones espaciales de la estructura (composición y abundancia de especies y diversidad taxonómica y funcional) de la selva baja caducifolia del cerro Cuthá, de acuerdo al nivel de intervención ejercido antes de la conquista?

4. HIPÓTESIS

Si el impacto de los asentamientos popolocas sobre la selva baja caducifolia del cerro Cuthá, modificó las trayectorias de estructuración y patrones de coexistencia en comunidades vegetales, y sus efectos aún persisten, entonces esperamos encontrar diferencias en patrones de la composición, abundancia y diversidad (taxonómica y funcional), entre zonas intervenidas con diferente intensidad y establecidas bajo condiciones ambientales similares.

- El fomento de algunas especies manejadas y la eliminación de otras no deseadas habría resultado en diferentes patrones de presencia y abundancia (absoluta y relativa) de estas especies en las zonas más intensamente intervenidas.

- Las especies más abundantes podrían ser especies indicadoras del grado de intervención popoloca, debido a su uso preferencial por las poblaciones precolombinas.
- La diversidad taxonómica y funcional de las zonas más intensamente intervenidas deberían ser menores con respecto a los sitios menos perturbados, porque la manipulación dirigida de la vegetación debe haber favorecido la presencia y abundancia de determinadas especies, disminuyendo la variabilidad natural existente previo a las intervenciones popolocas sobre la vegetación.

5. OBJETIVOS

El objetivo de este trabajo es describir la estructura (composición, abundancia y diversidad taxonómica y funcional) de la comunidad vegetal de selva baja caducifolia del cerro Cuthá del valle semiárido de Zapotitlán, Puebla, a partir del análisis del posible impacto de asentamientos humanos ancestrales sobre los patrones de coexistencia y estructuración de estas comunidades vegetales. Los objetivos particulares derivados del anterior, son:

- i. Caracterizar la distribución espacial de los restos arqueológicos (construcciones y artefactos) en las zonas muestreadas del cerro Cuthá.
- ii. Evaluar el posible efecto del manejo ancestral de la vegetación en el cerro Cuthá en los parámetros comunitarios analizados (riqueza, abundancia y atributos funcionales de las especies presentes).
- iii. Determinar atributos funcionales de las especies presentes, para generar grupos funcionales y estimar la diversidad funcional y su variación en el cerro.
- iv. Relacionar los grupos funcionales con variables ambientales registradas en el cerro.

6. METODOLOGÍA

6.1. Caracterización de la zona de estudio

En el límite suroeste del Valle de Tehuacán, en la zona semiárida de Puebla, se ubica el área del valle de Zapotitlán. Tiene una superficie aproximada de 413.89 km² y un rango altitudinal que va de los 1280 a los 2720 m s.n.m. (Vite et al. 1992, Zavala-Hurtado et al. 1996).

El clima es cálido y semiárido, con lluvias en verano, una precipitación promedio anual de 380-400 mm y una temperatura media anual de 18-22°C (Zavala-Hurtado et al. 1996).

Presenta una gran diversidad de afloramientos geológicos y tipos de suelo (Zavala-Hurtado 1982, Zavala-Hurtado 1982, Osorio-Beristáin et al. 1996, Camargo-Ricalde et al. 2002, Dávila et al. 2002).

La región de Zapotitlán se caracteriza por una importante variedad de estrategias ecológicas de plantas, que se traduce en una alta diversidad de especies (Valiente-Banuet et al. 2006a). La vegetación corresponde al matorral xerófilo, selva baja espinosa perennifolia y selva baja caducifolia (Zavala-Hurtado 1982, Villaseñor et al. 1990, Osorio-Beristáin et al. 1996). En el valle se registra además un alto número de endemismos en varias categorías taxonómicas, que es resultado de la compleja red fisiográfica, la diversidad de rangos altitudinales, y las diferencias en la naturaleza del sustrato geológico y tipos de suelos (Dávila et al. 2002).

6.2. Selección del sitio y las unidades de muestreo

Inicialmente, en el cerro Cuthá se establecieron *a priori* tres zonas: muy perturbada (ZMP), medianamente perturbada (ZMedP) y poco perturbada (ZPP). Esta definición arbitraria se hizo en función de un gradiente visual de perturbación, definido en cuanto a la cercanía del centro ceremonial y de lo que se supone fueron las zonas principales de desarrollo de los popolocas en la cima del cerro, según estudios arqueológicos previos (Castellón-Huerta 2006), los restos de construcciones encontrados y el grado de cobertura vegetal del sitio.

La ZMP se estableció en el centro de desarrollo urbano en la cima del cerro, donde los restos de construcciones prehispánicas son muy notables; los tres primeros transectos quedaron ubicados en los alrededores de una tumba que se haya en la cima del cerro y representa la principal construcción que queda de los popolocas en el sitio. La ZMedP quedó establecida donde los restos de construcciones remanentes son muros de contención, fuera de lo que constituyó la parte ceremonial y socio-económica principal. La ZPP se marcó lejos de cualquier resto de construcción, de modo que no forman parte ni del centro ceremonial, ni del mercado o plaza principal ni de sus alrededores inmediatos (fig. 1).

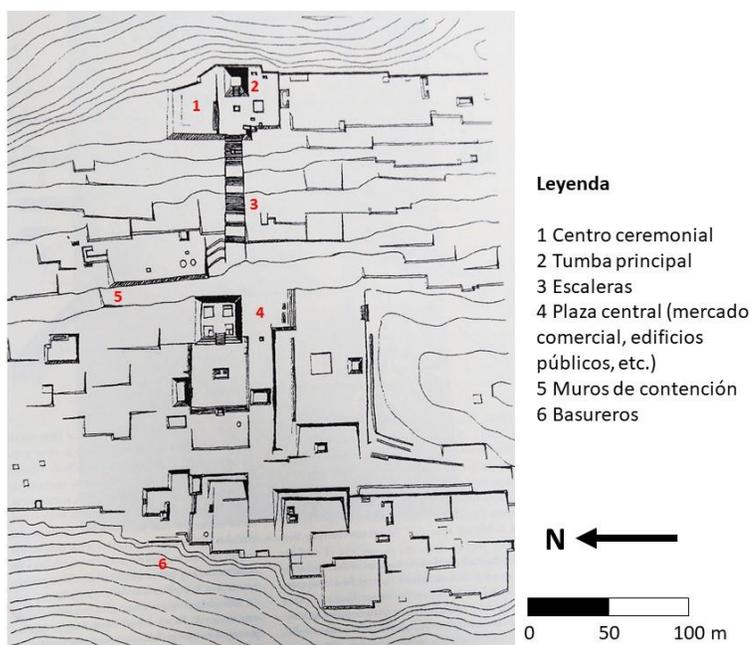


Figura 1. Plano general del área arqueológica central del cerro Cuthá del valle de Zapotitlán, Puebla, tomado de Castellón-Huerta (2006). Se indican algunos de los principales restos de construcciones observados en el sitio.

Se marcaron 12 transectos de 5×50 m, subdivididos en 5 cuadros de 50 m^2 cada uno, que quedaron distribuidos en las zonas de la siguiente forma: zona muy perturbada (transectos 1, 2, 3 y 4), zona medianamente perturbada (transectos 5, 6, 10 y 11) y zona poco perturbada (transecto 7, 8, 9 y 12). El transecto 1 en dirección sur-norte por el frente de la tumba, el transecto

2 orientado hacia el lado sur, a unos 200 metros de la tumba en cuestión, el transecto 4 orientado hacia el lado norte, en diagonal, pasando por detrás de la tumba, y el transecto 3 sobre los restos de una escalera que va desde el centro ceremonial (que es la cima del cerro donde se haya la tumba antes mencionada) hasta lo que se supone fue una plaza comercial o mercado principal. Los transectos 5 y 10 tuvieron orientación suroeste, mientras que los transectos 6 y 11 se orientaron hacia el sur. Finalmente, los transectos 7 y 8 se ubicaron en superficies planas, mientras que los transectos 9 y 12 se ubicaron en laderas (fig. 2).

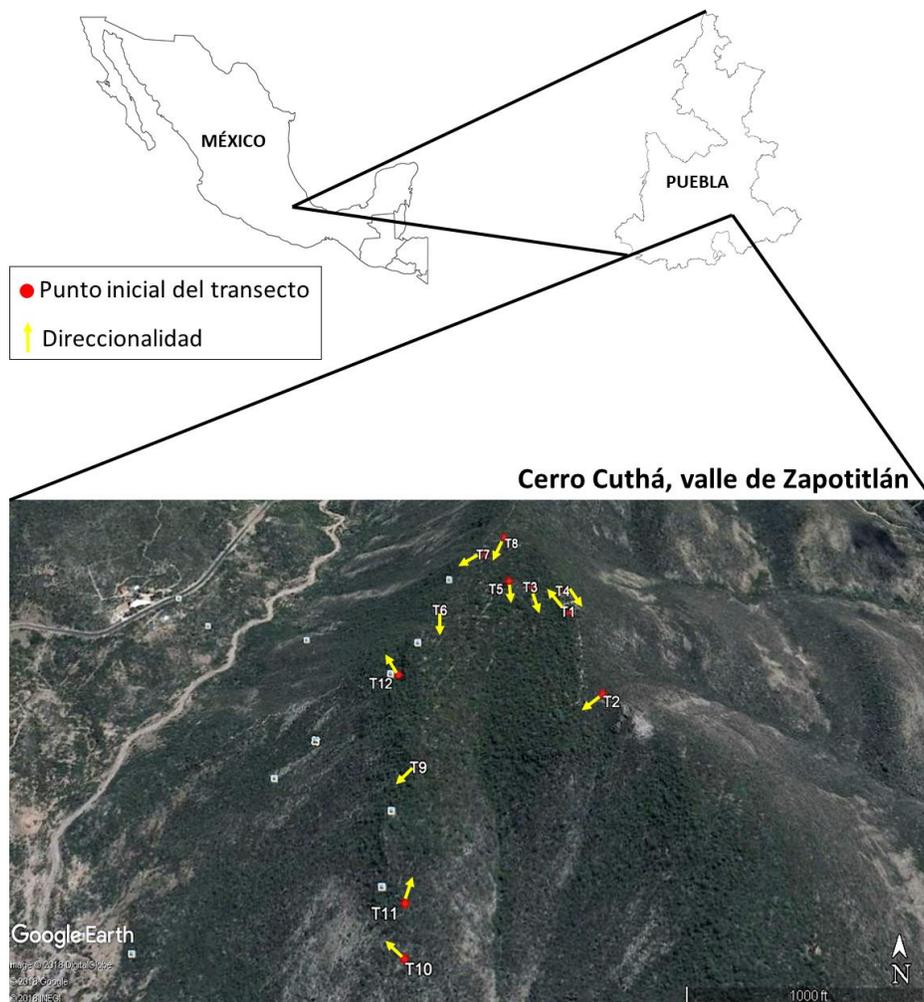


Figura 2. Disposición de los 12 transectos muestreados en el cerro Cuthá del valle de Zapotitlán, vista superior, tomada de GoogleEarth.

De modo general, la mayoría de los transectos se marcaron en la cima del cerro (del transecto 1 al 8), por lo cual presentan las mayores alturas, que oscilan entre los 1700 y los 1750 metros sobre el nivel del mar, y menores pendientes ($< 15^{\circ}$). Por su parte, solo 4 transectos se marcaron en las laderas del cerro (del transecto 9 al 12), y muestran las menores alturas, con una altura promedio de aproximadamente 1630 m s.n.m., y las mayores pendientes ($\geq 25^{\circ}$) (tabla 1).

Tabla 1. Datos de ubicación (orientación, altura y pendiente) registrados en los transectos muestreados en el cerro Cuthá, del valle de Zapotitlán.

Zona	Transectos	Orientación (grados)	Orientación (cardinal)	Altura (msnm)	Pendiente (grados)
Zona Muy Perturbada	T1	345	Norte	1743	5
	T2	176	Sur	1728	5
	T3	168	Sur	1716	12
	T4	316	Noroeste	1748	10
Zona Medianamente Perturbada	T5	211	Suroeste	1717	4
	T6	173	Sur	1713	1
	T10	210	Suroeste	1573	25
	T11	170	Sur	1607	10
Zona Poco Perturbada	T7	270	Oeste	1710	4
	T8	352	Norte	1707	0
	T9	153	Sureste	1673	30
	T12	273	Oeste	1673	37

6.3. Registro de variables

6.3.1. Variables de la composición vegetal

En cada unidad de muestreo (cada cuadro dentro del transecto) se registraron todos los individuos vegetales presentes para obtener la abundancia de cada especie dentro del cuadro, por transecto y por zona. De cada individuo vegetal se anotó su identidad taxonómica cuando fue posible o colectando especímenes botánicos para su posterior identificación. La identificación de los especímenes llevados al laboratorio se realizó según las fotografías facilitadas y las características de identificación propuestas en las guías de Weller (2010). Con estos datos se

construyó una matriz de especies-muestras, sobre la cual se realizaron varios análisis comunitarios posteriores.

6.3.2. *Determinación de los atributos funcionales*

Se definieron 11 rasgos funcionales (Anexo 1), a partir de los cuales se caracterizó cada especie registrada. Algunos de estos rasgos representan estrategias claves que maximizan la captación y almacenamiento, y minimizan la pérdida de agua (ejemplo: tipo de metabolismo fotosintético, forma de vida o crecimiento, características de las hojas y los tallos), mientras otros resultan indicadores de estrategias que facilitan la reproducción y mantenimiento de la especie (ejemplo: características de las flores, tipo de reproducción y síndrome de dispersión). De forma general, todos los atributos funcionales seleccionados constituyen características que garantizan la supervivencia, crecimiento y desarrollo de las plantas en este tipo de ambiente, donde la limitante principal es el agua. La información para la caracterización funcional se obtuvo de las guías de Weller (2010), fascículos de la Flora de Tehuacán, fichas informativas de CONABIO, disponibles *on-line* para algunas de las especies registradas, trabajos publicados de Zavala-Hurtado et al. (1996), Reyes et al. (2011) y Zumaya et al. (2013). La caracterización funcional de las especies se desarrolló cualitativamente, es decir, teniendo en cuenta la presencia/ausencia (1/0) de los atributos o rasgos funcionales seleccionados. Con estos datos se construyó una matriz de especies-rasgos funcionales.

6.3.3. *Variables abióticas*

Con la información obtenida al respecto se construyó la matriz Ambiente-muestras, que registra la información ambiental y sobre los restos arqueológicos encontrados.

Variables ambientales

Se registraron algunas variables ambientales (altitud, orientación de la ladera, pendiente). Se tomaron muestras de suelo de los transectos usando bolsas de nylon, pala y tamiz. Las muestras

fueron de unos 500 g de suelo aproximadamente, y compuestas por suelo de los primeros dos cuadrados, o sea, los primeros 100 m de cada transecto, para analizar la humedad, pH, conductividad eléctrica y la composición química-biológica del suelo. Para la determinación de la humedad del suelo, se tomaron muestras de 20 g aproximadamente y se pesaron en una balanza analítica Sartorius (error de ± 0.01 g), para marcar el peso exacto de cada muestra.

Posteriormente las muestras se pusieron a secar durante siete días, dentro de bolsas de papel metálico en una estufa a una temperatura aproximada de 60 °C. Finalmente, se pesaron las muestras secas, y la diferencia entre peso húmedo y peso seco equivale al peso de la humedad del suelo. Luego, se determinó qué porcentaje representaba este peso con respecto al peso total (peso húmedo) de las muestras. Posteriormente, las muestras de suelo fueron enviadas al Laboratorio de Fertilidad de Suelos y Química Ambiental del Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, para el análisis de las características químico-físicas y biológicas del suelo.

Restos arqueológicos

Se registró la presencia de restos de construcciones y artefactos prehispánicos (herramientas de ónix, obsidiana, prendas, cerámicas, etc.). En el caso particular de los restos de artefactos encontrados, fueron fotografiados y registrada su ubicación, pero no extraídos de la zona. Se hizo una caracterización de la extensión territorial de todos los restos registrados en las zonas muestreadas y se asignó un indicador de la intensidad del impacto potencial de las actividades humanas, con base en una revisión bibliográfica de estudios realizados en la zona y mediante prospecciones de campo.

De forma complementaria y como un indicador de la variación de la intensidad de la perturbación dentro de cada zona, se estableció una escala que tomó en cuenta la presencia y abundancia de restos de construcciones y/o de artefactos en los transectos. No obstante, esta clasificación complementaria no se tomó en cuenta en los análisis estadísticos realizados. La

presencia de construcciones le otorga un mayor peso a este indicador de disturbio, pues los restos de artefactos y herramientas encontrados pueden haber llegado al sitio en cuestión, por ejemplo, por deslaves de tierras resultado de lluvias; en el caso de los transectos que se encuentran en las zonas de mayor pendiente, también pueden haber formado parte de los que se consideraron como espacios de basurero, donde se colocaban los desechos de la población (Castellón-Huerta 2006). La escala se definió del 0 al 4, donde el 0 representa la ausencia total de restos, tanto construcciones como artefactos o herramientas, 1 corresponde con un transecto sin restos de construcciones y con pocos restos de artefactos y herramientas, 2 con un transecto sin restos de construcciones y con abundantes restos de artefactos y herramientas, 3 con un transecto con restos de construcciones y pocos restos de artefactos y herramientas, y 4 se corresponde con un transecto con restos de construcciones y abundantes restos de artefactos y herramientas.

6.4. Análisis estadísticos

Todos los análisis estadísticos se hicieron sobre la base de la comparación entre las tres zonas establecidas según la intensidad de la perturbación (ZMP, ZMedP y ZPP). Se realizaron las pruebas de Kolmogorov-Smirnov y Levene, para determinar si los datos cumplían con la distribución normal y homogeneidad de varianzas (homocedasticidad), respectivamente, a través del software STATISTICA v8.0 (Statsoft, Inc. 2007). Todo el procesamiento y análisis posterior de los datos se realizó con las pruebas estadísticas requeridas en cada caso.

6.4.1. Análisis Discriminante Múltiple

Se realizó un Análisis Discriminante Múltiple para evaluar la previa clasificación de los 12 transectos muestreados dentro de las zonas definidas como muy, medianamente y poco perturbada, e identificar las especies que más aportan a la diferenciación entre estos tres grupos (zonas). Este análisis se desarrolló en el software IBM SPSS v19.0 (SPSS, Inc. 2010), a partir de

las abundancias de las especies en cada cuadro dentro de cada transecto, y tomando en cuenta el grupo (zona) al cual pertenecía cada transecto.

Este análisis hace una evaluación de cuán correcta es la clasificación de los casos dentro de cada grupo, y genera un número de funciones discriminantes (número de grupos - 1), que maximizan las diferencias entre los grupos, y revelan las variables que más aportan a esta discriminación.

Cada unidad de muestreo se corresponde con un caso diferente dentro del análisis, los grupos previamente creados representan las zonas con distinta intensidad de perturbación, y las variables independientes sobre las que trabaja el programa, representan las abundancias de las 121 especies registradas en todo el cerro.

Análisis de varianza

A partir de los resultados obtenidos por el Análisis de Clasificación Discriminante Múltiple, se extrajo la lista de las especies más discriminantes, y se desarrollaron análisis de varianza, paramétricos o no, en el software STATISTICA v8.0 (Statsoft, Inc. 2007), según el cumplimiento de las premisas de normalidad y homocedasticidad, para comprobar la existencia o no de diferencias entre las tres zonas definidas, en cuanto a las abundancias de estas especies.

6.4.2. Análisis de componentes principales

Con el programa MVSP v3.21 (Kovach Computing Services 2012) se realizó un análisis de ordenación múltiple de Componentes Principales, teniendo en cuenta tanto la presencia/ausencia de las especies como sus respectivas abundancias. Este análisis permite evaluar el comportamiento general y los patrones de distribución y dispersión espacial de las abundancias de las especies en todos los cuadros muestreados, y determinar relaciones de semejanza entre los cuadros de cada zona, en función de la presencia/ausencia y la abundancia de las especies presentes.

6.4.3. Estimación de índices de diversidad

En el software PAST v3.2 (Hammer et al, 2018) se estimaron índices de diversidad taxonómica, tanto de dominancia como de equitatividad, para las tres zonas definidas de acuerdo con la intensidad de la perturbación. En el caso de los índices de diversidad de Shannon (H') y de dominancia de Simpson (D) se desarrolló la corrección de la prueba t de Hutcheson (Hutcheson 1970), para evaluar si eran significativamente diferentes entre las tres zonas definidas. Este análisis se desarrolló para las tres combinaciones posibles entre las zonas muestreadas (ZMP-ZMedP, ZMedP-ZPP y ZPP-ZMP), en el mismo software PAST v3.2 (Hammer et al. 2018).

6.4.4. Análisis de la estructura de la comunidad

Se evaluaron los cambios en la estructura de la selva baja caducifolia, teniendo en cuenta la composición de las 121 especies registradas en las tres zonas definidas según la intensidad del disturbio. Este análisis se desarrolló según las tres escalas propuestas por Rahel (1990) para evaluar la estructura y estabilidad de una comunidad (*Presencia/Ausencia de las especies*, *Jerarquías de abundancias de las especies* y *Abundancias absolutas de las especies*), pero considerando una escala espacial y no temporal.

Análisis de la presencia/ausencia de las especies

La similitud en la composición específica entre las tres zonas se evaluó mediante la estimación del coeficiente de similitud de Sørensen. Con este análisis probamos si la composición de la comunidad de las tres zonas coincide en cuanto a las especies presentes. Este índice oscila entre 0 (si las muestras comparadas no comparten ninguna especie) y 1 (si las muestras comparadas comparten las mismas especies) (Rahel 1990, Krebs 1999).

El coeficiente de similitud de Sørensen (S_s) se calcula según la fórmula (Krebs 1999)

$$S_s = \frac{2a}{2a + b + c}$$

donde a es el número de especies compartidas por ambas muestras, b y c , representan los números de especies no compartidas presentes en cada muestra.

Análisis de las jerarquías de abundancia de las especies

La similitud en la jerarquización de las abundancias de las especies entre las tres zonas, se evaluó mediante el coeficiente no paramétrico de correlación de Kendall-Tau. Esta prueba evalúa la hipótesis nula de que las jerarquías de abundancias son similares entre las distintas zonas de muestreo, y fue desarrollada en el software STATISTICA v8.0 (Statsoft, Inc. 2007). Este estadístico toma valores de 0 (indicando no concordancia entre las jerarquías de abundancia entre muestras) y 1 (indicando completa concordancia entre las jerarquías de abundancia) (Rahel 1990, Sokal y Rohlf 2001).

Análisis de las abundancias absolutas de las especies

Una estimación aproximada de la constancia en la abundancia de las especies en las zonas muestreadas, se puede evaluar mediante el análisis de tabla de contingencia $r \times c$ del software PAST v3.2 (Hammer et al, 2018), donde r representa el número de muestras a comparar (en este caso tres zonas), y c el número de especies (en este caso 121). El estimado χ^2 permite probar la hipótesis nula que plantea que las abundancias de las especies son independientes de la zona de muestreo, y tiene $(r-1)(c-1)$ grados de libertad (Rahel 1990, Sokal y Rohlf 2001). Esta prueba se desarrolló para las tres combinaciones posibles entre las tres zonas definidas ZMP-ZMedP, ZMP-ZPP y ZMedP-ZPP.

6.4.5. Determinación de grupos funcionales

Se realizó un análisis jerárquico divisivo de conglomerados de dos vías. Este análisis agrupa simultáneamente a las especies y a los rasgos funcionales formando grupos de datos, y resume la variación de los valores de los atributos que expresan las especies, lo que genera un diagrama (dendrograma) de clasificación. También se realizó un DCA (análisis de correspondencia sin

tendencia), que ordena simultáneamente a las especies y a los atributos, y genera un diagrama de dos ejes. Con la información de ambos análisis se hizo una sobreposición y la determinación de los respectivos grupos funcionales. Estos análisis se llevaron a cabo en el programa P-ORD v5.0. (McCune y Mefford 2006).

6.4.6. Análisis de correspondencia canónica

Se desarrolló un análisis multivariado de correspondencia canónico, con el objetivo de identificar posibles relaciones lineales entre dos grupos de variables, que toma en cuenta los valores de las abundancias de los grupos funcionales que agrupan a las especies registradas, así como de las variables ambientales medidas (altura, pendiente, orientación, presencia de restos de construcciones y artefactos, características físico-químicas del suelo) en cada uno de los 12 transectos muestreados. Este análisis se desarrolló en el programa PC-ORD v5.0 (McCune y Mefford 2006), y permite además evaluar la robustez de las relaciones encontradas.

6.4.7. Estimación de la diversidad funcional

En el software MVSP v3.21 (Kovach Computing Services 2012) se realizaron análisis de componentes principales con los datos registrados para los atributos y el grupo funcional correspondientes a las especies. En este caso, el análisis se realizó independiente para cada zona definida según la intensidad de la intervención humana, porque permite evaluar la dispersión de los valores de los rasgos en el espacio funcional que agrupa a las especies registradas en cada zona.

En el software STATISTICA v8.0 (Statsoft, Inc. 2007) se realizaron análisis de varianza para determinar si la distribución de las abundancias de los grupos funcionales era diferente entre las tres zonas definidas.

En el software FDiversity (Casanoves et al 2011) y con la instalación del paquete estadístico FD en el lenguaje de programación R v3.4 (The R Core Team 2017), se determinaron

varios índices de diversidad funcional unidimensionales, que toman en cuenta las abundancias de las especies y trabajan con todos los rasgos funcionales al mismo tiempo.

7. RESULTADOS

7.1. Identificación y caracterización espacial de los restos arqueológicos registrados

Zona muy perturbada: En los cuatro transectos se registró la presencia de construcciones (tumba principal, escaleras, restos de columnas y muros de contención) y restos de herramientas y artefactos prehispánicos. De modo que, a los transectos 1, 3 y 4 se les asignó como indicador complementario de perturbación **4**, y al transecto 2 le correspondió un índice **3**, debido a que se registraron pocos restos de artefactos.

Zona medianamente perturbada: Los restos más comúnmente registrados representan herramientas y artefactos precolombinos, y a excepción del transecto 6, los restantes también se caracterizaron por la presencia marcada de restos de muros de contención. En este caso, resultó todo el gradiente de perturbación, del **1** al **4**, empezando por el transecto 10 y terminando con el transecto 5.

Zona poco perturbada: Solo se registraron restos de herramientas y artefactos, resultado de lo cual los indicadores asignados fueron **1** para los transectos 9 y 12, y **2** para los transectos 7 y 8.

Todo lo anteriormente explicado, se explica detalladamente en el Anexo 2. También en la sección de anexos se muestran algunas de las fotografías tomadas de los principales restos de artefactos y herramientas prehispánicos registrados en las zonas muestreadas del cerro Cuthá (Anexo 3).

7.2. Composición y estructura de las comunidades vegetales

Se registró un total de 8716 individuos, agrupados en 121 especies entre todos los transectos en las tres zonas definidas. Estas especies registradas quedan agrupadas dentro de 38 familias, de las cuales las mejor representadas fueron Cactaceae (19 especies), Asteraceae (16 especies) y Fabaceae (15 especies); las restantes presentaron siete o menos especies, nueve familias presentaron dos especies, y 20 estuvieron representadas por una sola especie (Anexo 4). Las especies más abundantes en las tres zonas fueron *Mammillaria carnea* y *Echeveria gigantea*, con 1841 y 882 individuos, respectivamente. Las abundancias absolutas de cada especie se enlistan en el Anexo 5.

7.2.1. Descripción de la composición de las comunidades en las tres zonas

Zona muy perturbada (ZMP): Se registraron 3816 individuos, lo que se corresponde con el mayor número registrado en el cerro. Las 79 especies encontradas se agrupan en 30 familias, de las cuales la más abundante es Asteraceae, con 14 especies, seguida de Cactaceae y Fabaceae, con 13 y 10 especies, respectivamente. De las familias representadas en la zona, 18 presentaron solo una especie, y las restantes nueve familias presentaron de dos a cuatro especies. En esta zona las especies más abundantes fueron *M. carnea* y *E. gigantea*, con 724 y 607 individuos respectivamente.

Zona medianamente perturbada (ZMedP): Presentó el mayor número de especies y familias registradas en el cerro, 82 y 33, respectivamente. Se contó un total de 2515 individuos, siendo *M. carnea* (405 individuos) y *M. haageana* (375 individuos) las especies más abundantes. Las familias más abundantes son las mismas que en la ZMP, pero su jerarquía de abundancias es diferente, Cactaceae, con 16 especies, y Asteraceae y Fabaceae, con 10 especies cada una. De las familias representadas en la zona, 23 presentaron solo una especie, y siete presentaron de dos a siete especies.

Zona poco perturbada (ZPP): Presenta igual número de especies registradas que la ZMP, y el menor número de familias, 27. Las familias más abundantes continúan siendo Cactaceae, Fabaceae y Asteraceae, pero en este caso están representadas por 18, 10 y nueve especies, respectivamente. El número total de individuos registrados en la zona (2385) también resultó ser el menor de las tres zonas muestreadas. Las especies más abundantes fueron *M. carnea* (712 individuos) y *E. gigantea* (172 individuos). De las familias representadas en la zona, 15 presentaron solo una especie, y nueve presentaron entre dos y cinco especies.

7.2.2. Análisis Discriminante (AD)

Según los resultados obtenidos por el análisis, de los 60 casos analizados (20 casos por grupo), el 100 % de los casos fueron clasificados correctamente dentro de los grupos establecidos originalmente. Estos resultados son mejor ilustrados en la gráfica de la ubicación de los valores de los centroides de los tres grupos en las funciones generadas (fig.3).

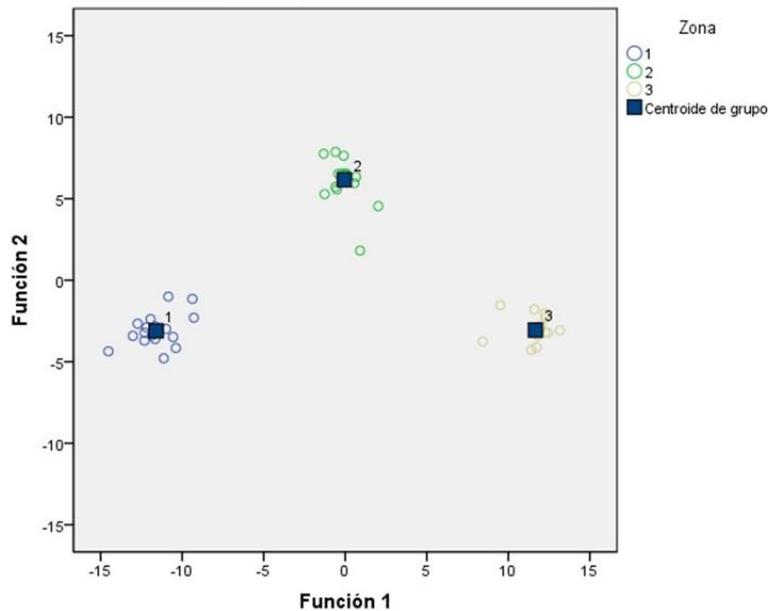


Figura 3. Ordenación de 60 unidades de muestreo (previamente clasificados en tres grupos de acuerdo al grado de intervención humana) en un espacio discriminante. Se indica la ubicación del

centroide de cada grupo. 1: Zona poco perturbada, 2: Zona medianamente perturbada, 3: Zona muy perturbada

Debido a que se definieron tres grupos, el análisis generó dos funciones canónicas discriminantes robustas para explicar la diferenciación entre grupos, y solamente la función 1 explica el 82.6 % de la varianza total, con un índice de correlación canónica superior a 0.97 en ambos casos (tabla 2). El análisis discriminante también indicó que, de las 121 especies evaluadas, solo 26 de ellas resultaron ser las variables más discriminantes para las dos funciones generadas.

Tabla 2. Auto-valores de las funciones canónicas discriminantes generadas.

Función	Autovalor	% de varianza	% acumulado	Correlación canónica
1	94.901	82.6	82.6	0.995
2	19.976	17.4	100.0	0.976

La lambda de Wilks (Λ) permite medir el poder discriminante de un conjunto de variables, de modo que evalúa la robustez de las funciones discriminantes generadas por el análisis. Este estadístico puede tomar valor entre 0 y 1, cuanto más cerca de 0 mayor es el poder discriminante de las variables consideradas, y cuanto más cerca de 1 menor es el poder discriminante. Según los resultados arrojados por el análisis, las funciones son robustas y las variables evaluadas tienen un alto poder discriminante (tabla 3).

Tabla 3. Lambda de Wilks (Λ) correspondiente a las funciones canónicas discriminantes generadas.

Contraste de las funciones	Lambda de Wilks	Chi-cuadrado	Grados de libertad	Significancia (p)
1 a la 2	0.000	232.004	108.000	0.000
2	0.048	92.823	53.000	0.001

Análisis de varianza

Se analizaron las 26 especies que resultaron las que mejor discriminan entre sí las tres zonas definidas, según el Análisis Discriminante (*Echeveria gigantea*, *Gochnatia hypoleuca*, *Ipomea arborenses*, *Iresine valdesi*, *Isocoma veneta*, *Lemaireocereus hollianus*, *Mammillaria carnea*, *Manihot esculenta*, *Mentzelia hispida*, *Mimosa lascerata*, *M. luisana*, *Myrtillocactus geometrizans*, *Parkinsonia praecox*, *Parthenium tomentosum*, *Pittocaulom praecox*, *Plumeria rubra*, *Portulaca oleracea*, *Prosopis laevigata*, *Pseudosmodingium multifolium*, *Ptelea trifoliata*, *Sanvitalia fruticosa*, *Stenocereus pruinosus*, *Stenocereus stellatus*, *Solanum tridynamum*, *Verbesina neotenoriensis*, *Ziziphus amole*). De las especies evaluadas, solo *Mammillaria carnea* fue analizada con la prueba paramétrica Tukey HSD, por cumplir con las premisas de homocedasticidad y normalidad en la distribución de sus valores de abundancia. Las restantes 25 especies se analizaron con la prueba no paramétrica de múltiples comparaciones Kruskal-Wallis, por no cumplir con ambas premisas. Los resultados indicaron la existencia de diferencias significativas entre las tres zonas definidas solo en la distribución de las abundancias de las especies *Echeveria gigantea* entre la ZMP con las otras dos zonas (fig. 4), *Mimosa luisana* (fig. 5), entre la ZMedP con respecto a las restantes, y *Myrtillocactus geometrizans* entre la ZMedP y la ZMP (fig. 6). Las abundancias del resto de las especies más discriminantes no presentaron diferencias significativas entre zonas.

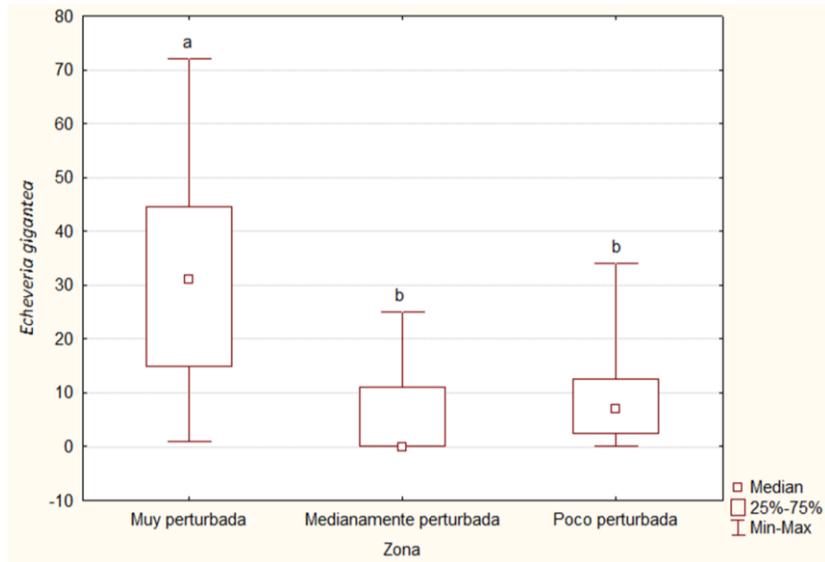


Figura 4. Resultados de la prueba Kruskal-Wallis para las abundancias registradas de la especie *Echeveria gigantea* en las tres zonas muestreadas del cerro Cuthá, valle de Zapotitlán.

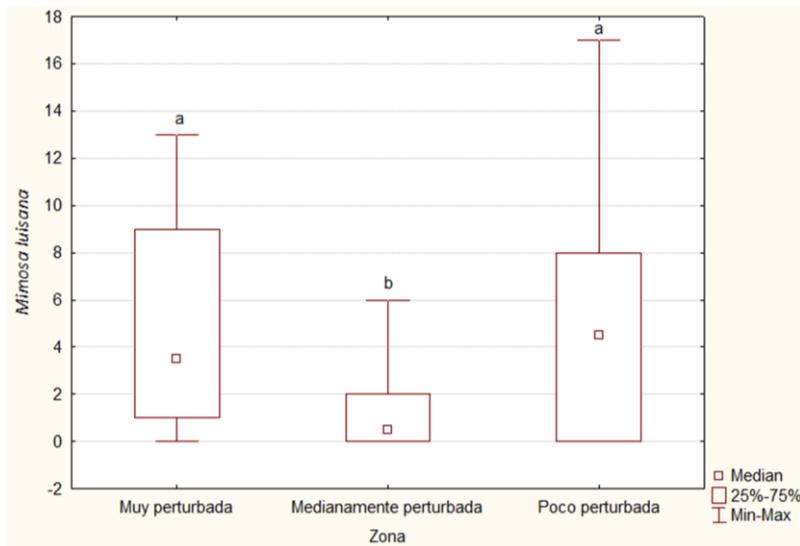


Figura 5. Resultados de la prueba Kruskal-Wallis para las abundancias registradas de la especie *Mimosa luisana* en las tres zonas muestreadas del cerro Cuthá, valle de Zapotitlán.

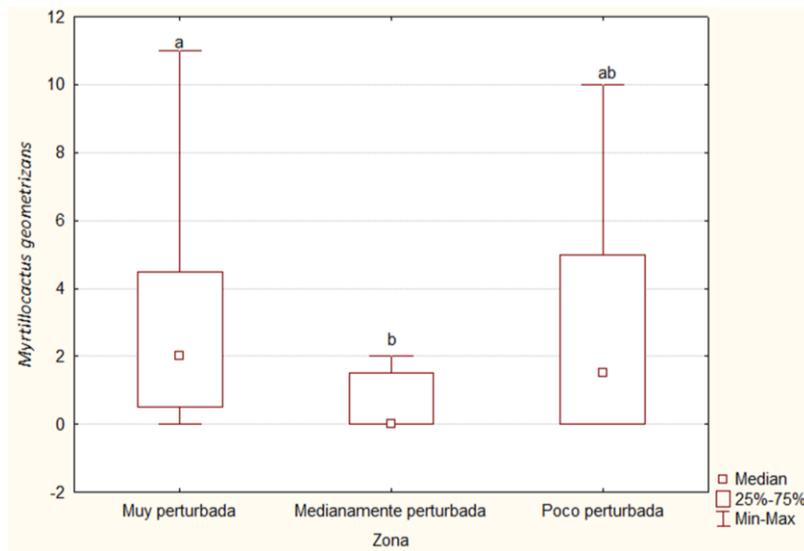


Figura 6. Resultados de la prueba Kruskal-Wallis para las abundancias registradas de la especie *Myrtillocactus geometrizans* en las tres zonas muestreadas del cerro Cuthá, valle de Zapotitlán.

7.2.3. Análisis de componentes principales (ACP)

Solo se presentan los resultados del ACP que considera los valores de abundancias de las especies en cada unidad de muestreo del cerro (fig. 7), porque son los que expresan la mayor varianza registrada. De modo general, según los patrones de variación obtenidos por el análisis, se detecta la cercanía de determinados cuadros muestreados, independientemente de la zona en la que fueron establecidos. Esto sugiere una mayor similitud entre los mismos, en cuanto a las especies presentes y la distribución de sus abundancias.

Los dos primeros componentes explican el 31.3 y 22.8 % de la varianza total, respectivamente, lo que representa un poco más del 50 % de la varianza total. Aparentemente los cuadrantes de la ZMP parecen presentar una mayor dispersión, con respecto a los cuadros de la ZPP y la ZMedP. De modo general, la distribución de los cuadros no se corresponde con una clara distinción entre zonas con diferente intensidad de perturbación, dado el marcado solapamiento que muestran. Sin embargo, se puede observar que la mayoría de los cuadros de la ZMedP están más relacionados entre sí. En el caso de los cuadros de la ZMP, algunos se solapan

con cuadros de las otras dos zonas. La distribución de las abundancias de las especies de los cuadros de la ZPP aparentemente está más relacionada con la de los cuadros de la ZMedP. Finalmente, se observa un patrón disperso en los cuadros que corresponden a la ZMP, seguido por una franja más estrecha que sugiere menor dispersión y ubicada hacia el centro de ambos que contiene los cuadros de la ZMedP, y más hacia debajo quedan ubicados los cuadros de la ZPP, mostrando poca dispersión también.

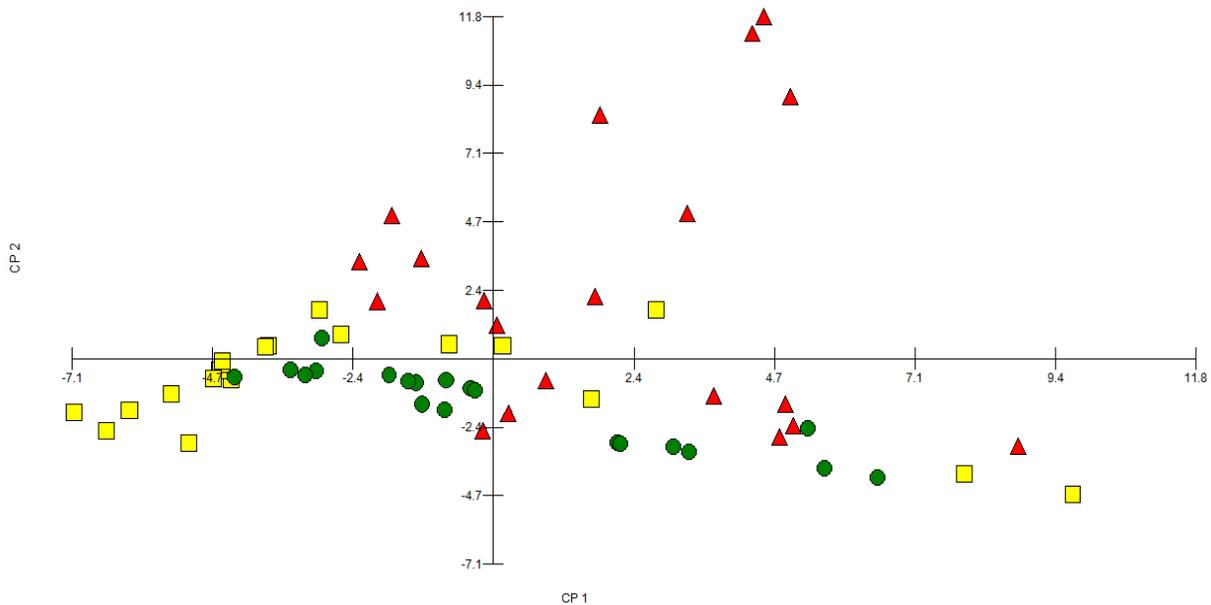


Figura 7. Análisis de Componentes Principales para los valores de abundancias de las especies registradas en las 60 unidades muestreadas en el cerro Cuthá, valle Zapotitlán. Eigenvalores de los componentes: CP1 = 953.49, CP2 = 694.05. Triángulos rojos: cuadros de la zona muy perturbada; cuadrados amarillos: cuadros de la zona medianamente perturbada; puntos verdes: cuadros de la zona poco perturbada.

7.2.4. Índices de diversidad taxonómica

El análisis de la diversidad taxonómica (tabla 4) mostró que las zonas menos diversas, según los índices de diversidad, de Simpson ($1-D$) y Shannon (H), fueron las zonas poco y muy

perturbadas, que a su vez tuvieron igual riqueza de especies (79 especies). La zona medianamente perturbada, con 82 especies, resultó ser la zona con mayor diversidad y equitatividad.

Tabla 4. Valores estimados para los índices de diversidad taxonómica para las tres zonas definidas en el cerro Cuthá, valle de Zapotitlán. ZPP: Zona poco perturbada, ZMedP: Zona medianamente perturbada, ZMP: Zona muy perturbada.

	ZPP	ZMedP	ZMP
Dominancia D	0.1105	0.0704	0.094
Simpson 1-D	0.8895	0.9296	0.906
Shannon H	3.091	3.261	2.97
Equitatividad J	0.7075	0.7399	0.68

La corrección prueba *t* de Hutcheson (Hutcheson 1970) para los índices de diversidad mostró probabilidades $p < 0.05$ para ambos índices evaluados en las tres comparaciones realizadas (tabla 5). Esto sugiere que existen diferencias estadísticamente significativas entre las tres zonas de muestreo, en cuanto a los índices de diversidad de Shannon y Simpson.

Tabla 5. Resultados de la prueba *t* para los índices de diversidad (Shannon-H y Simpson-D) en las tres zonas muestreadas del cerro Cuthá, Valle de Zapotitlán. Las diferencias son significativas con una probabilidad $p < 0.05$. ZPP: Zona poco perturbada, ZMedP: Zona medianamente perturbada, ZMP: Zona muy perturbada.

Relación	Índice	valor <i>t</i>	probabilidad <i>p</i>
ZMedP-ZMP	Dominancia D	6.9699	$p < 0.05$
	Shannon H	-8.2938	$p < 0.05$
ZMedP-ZPP	Dominancia D	-7.1403	$p < 0.05$
	Shannon H	4.116	$p < 0.05$
ZMP-ZPP	Dominancia D	-3.0336	$p < 0.05$
	Shannon H	-31396	$p < 0.05$

7.2.5. Estructura de la comunidad

Presencia/Ausencia de las especies

Según los resultados obtenidos para la estimación del coeficiente de similitud de Sørensen con respecto a la presencia/ausencia de las especies en las distintas zonas muestreadas, los mayores valores de similitud se reportan entre la ZMP y la ZMedP, con un valor de $S_s = 0.73$, compartiendo 59 especies, y entre la ZMedP y la ZPP, que comparten 57 especies ($S_s = 0.71$). Por su parte, la menor similitud, aunque no baja, se reportó entre la ZMP y la ZPP, que solo comparte 49 especies, y su valor de coeficiente de Sørensen fue de 0.62.

Jerarquía de abundancias

Los índices de correlación de Kendall-Tau estimados para el análisis a nivel de las jerarquías de abundancia (tabla 6) indican que la mayor concordancia se encontró entre la ZMP y la ZPP, con un valor casi unitario de 0.82. Mientras que la relación entre la ZMP y la ZMedP muestran el caso extremo, cuyas jerarquías de abundancia son totalmente diferentes entre ambas, con valor 0. Tabla 6. Valores de coeficientes de correlación de Kendall-Tau para las jerarquías de abundancia de las especies registradas entre las tres zonas muestreadas en el cerro Cuthá, valle de Zapotitlán. Las correlaciones son significativas con una probabilidad $p < 0.05$. ZPP: Zona poco perturbada, ZMedP: Zona medianamente perturbada, ZMP: Zona muy perturbada.

	ZMP	ZMedP	ZPP
ZMP	1	0	0.82
ZMedP	0	1	0.5
ZPP	0.82	0.5	1

Abundancias absolutas de las especies

El análisis a nivel de las abundancias absolutas de las especies entre las tres zonas muestreadas, arrojó que las abundancias de las especies dependen de la zona de muestreo (Ji-cuadrado = 4526.1, $P = 0.0001$). Se desarrolló este mismo análisis de contingencia para los pares de

relaciones entre las zonas y resultó que las tres combinaciones que se pueden establecer tienen $P < 0.05$ (tabla 7), por lo cual son diferentes. Estos resultados sugieren que no existe una constancia en las abundancias absolutas de las especies entre las tres zonas definidas.

Tabla 7. Resultados obtenidos por el análisis de tabla de contingencia para las abundancias absolutas de las especies registradas en las tres zonas muestreadas del cerro Cuthá, Valle de Zapotitlán. Las diferencias son significativas con una probabilidad $p < 0.05$. ZPP: Zona poco perturbada, ZMedP: Zona medianamente perturbada, ZMP: Zona muy perturbada.

Relación	Ji-cuadrado	p asociada
3 zonas	4526.1	<0.001
ZMP-ZPP	1886.8	<0.05
ZPP-ZMedP	2008.6	<0.001
ZMedP-ZMP	1646.5	<0.05

7.2.6. Grupos funcionales definidos

El análisis de la diversidad funcional generó cinco grupos funcionales, tanto usando los valores de abundancias, como los valores de los rasgos funcionales registrados para las especies. El límite mínimo de corte considerado arbitrariamente para delimitar los grupos a partir de cortes en el dendrograma fue 50 %.

El grupo funcional 1 (Gf1) agrupó principalmente árboles y arbustos con metabolismo C3, varios de corteza exfoliante, y mayormente inflorescencias con flores medianas. El grupo funcional 2 (Gf2), por su parte, agrupó plantas con metabolismo C3, arbustos y bejucos, algunos leñosos, que en su mayoría presentan inflorescencias con flores chicas, cuyos frutos pueden ser dispersados por los animales de forma externa o dispersarse por sí solos. En el grupo funcional 3 (Gf3) se agruparon hierbas con metabolismo C4, cuyas inflorescencias presentan flores medianas principalmente, y sus frutos pueden dispersarse por sí solos. En tanto, el grupo funcional 4 (Gf4) se conformó por especies principalmente con metabolismo CAM, con tipo de crecimiento

arrosetado, con hojas suculentas, e inflorescencias. Finalmente, el grupo funcional 5 (Gf5) se formó por especies en su gran mayoría con metabolismo CAM, tallos fotosintéticos y suculentos, flores grandes y solitarias, y cuyos frutos son fundamentalmente dispersados por animales.

El dendrograma (fig. 8) y el análisis de agrupación de dos vías DCA (fig. 9), generados ilustran lo anteriormente explicado.

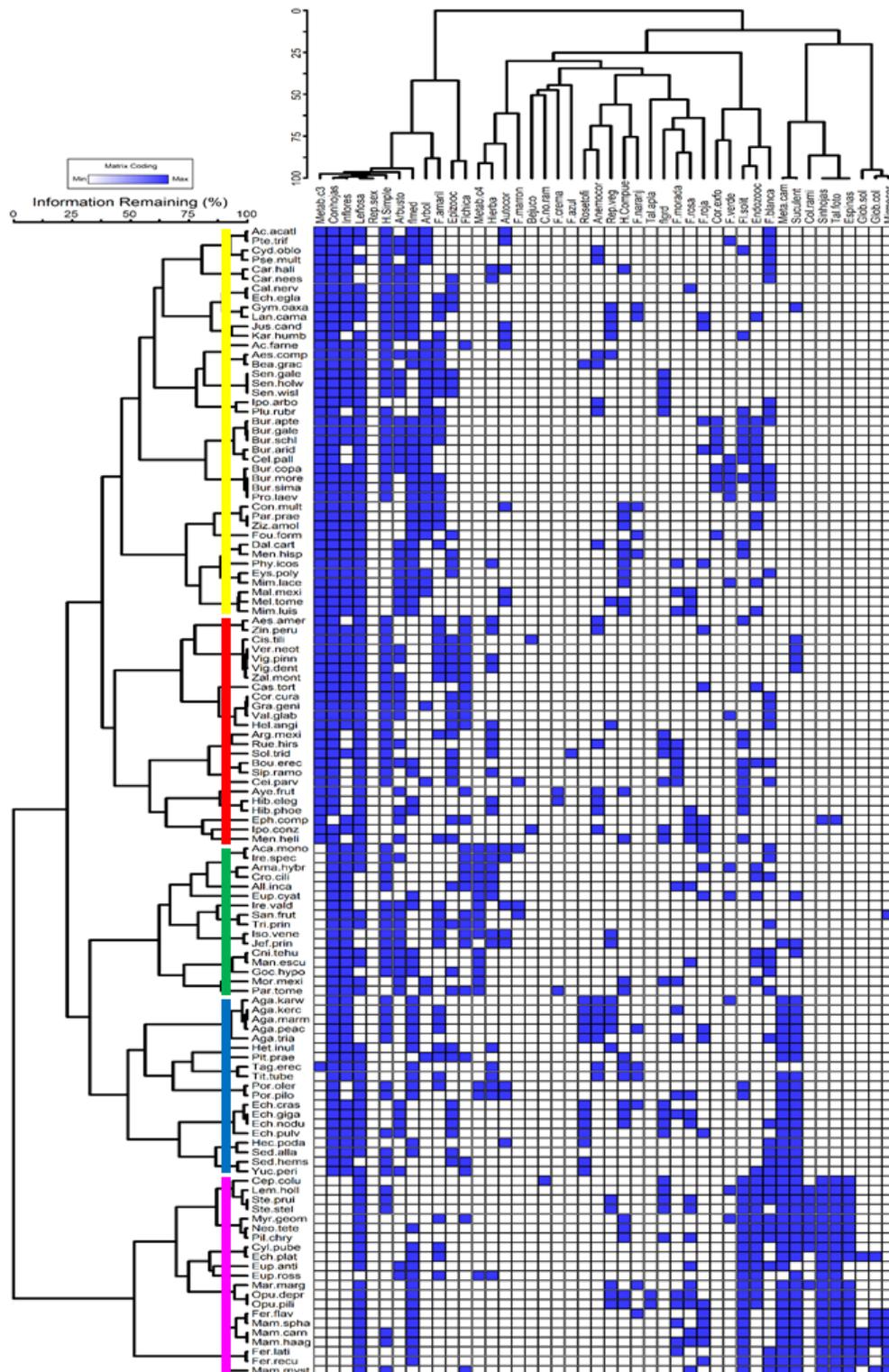


Figura 8. Dendrograma generado para los valores de los atributos funcionales de las especies registradas en los transectos muestreados del cerro Cuthá, valle Zapotitlán. Eigenvalores de los

ejes: Eje1 = 0.37 y Eje2 = 0.14. Gf1, amarillo; Gf2, rojo; Gf3, verde; Gf4, azul; Gf5, morado. Los códigos de los nombres de las especies aparecen en el Anexo 5.

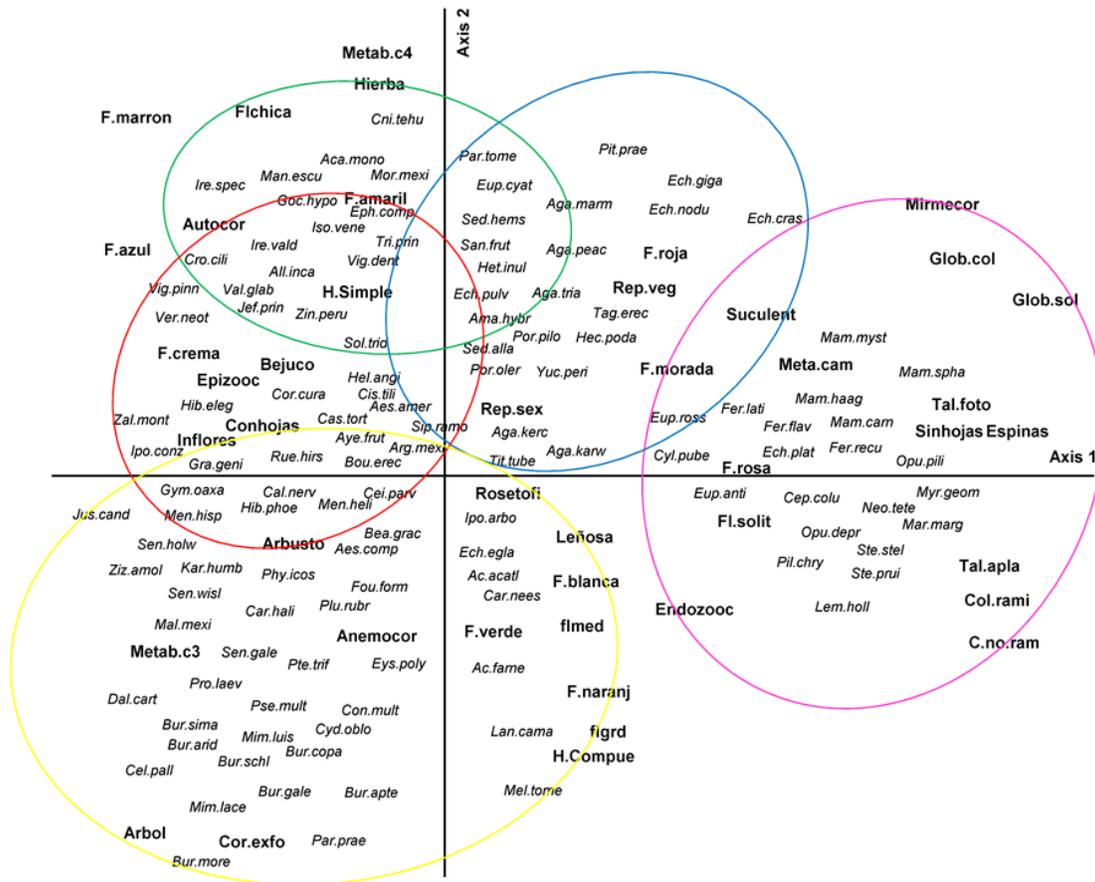


Figura 9. DCA generado para los valores de los atributos funcionales de las especies registradas en las zonas muestreadas del cerro Cuthá, valle Zapotitlán. Gf1, amarillo; Gf2, rojo; Gf3, verde; Gf4, azul; Gf5, morado.

Relación entre variables ambientales y abundancias de los grupos funcionales

Características de las muestras de suelo

La determinación de la humedad arrojó que los suelos con mayor humedad corresponden a los transectos 1 y 2 de la ZMP, 5 y 6 de la ZMedP, y los cuatro transectos correspondientes a la ZPP, 7, 8, 9 y 10. Según los restantes análisis físico-químicos, todas las muestras de suelo analizadas presentan un pH básico, cuyos valores no varían sustancialmente, al igual que lo registrado para

la conductividad eléctrica. Los cambios más notables se registraron en el contenido de materia orgánica y de fósforo. De modo general son suelos con bajo contenido de materia orgánica y de nutrientes (nitrógeno, fósforo y potasio); los mayores y menores valores obtenidos por ambos análisis fueron registrados en el transecto 3 de la ZMP y 10 de la ZMedP, respectivamente. Todos los resultados de los análisis de las muestras de suelo se reportan a continuación, en la tabla 8.

Tabla 8. Resultados de análisis físico-químicos realizados a las muestras de suelo tomadas del cerro Cuthá, valle de Zapotitlán. ZPP: Zona poco perturbada, ZMedP: Zona medianamente perturbada, ZMP: Zona muy perturbada. La letra T indica cada transecto.

Zona	Transecto	HR	pH	CE	MO	Nt	P	K
ZMP	T1	5.06	7.6	0.2	7.2	0.33	32	0.8
ZMP	T2	5.57	7.7	0.3	9.9	0.32	50	0.9
ZMP	T3	2.66	7.9	0.3	11.6	0.52	104	1.5
ZMP	T4	2.27	8.1	0.3	6.0	0.26	39	0.9
ZMedP	T5	5.94	7.8	0.3	7.9	0.37	77	1.1
ZMedP	T6	6.1	7.9	0.4	6.0	0.27	59	1.2
ZPP	T7	5.14	7.9	0.3	8.0	0.40	56	1.5
ZPP	T8	6.37	7.9	0.3	9.4	0.44	40	1.4
ZPP	T9	5.73	7.8	0.3	6.5	0.32	25	0.6
ZMedP	T10	0.98	8.3	0.2	5.1	0.19	10	0.4
ZMedP	T11	1.71	7.7	0.3	6.8	0.32	8	0.7
ZPP	T12	6.04	7.8	0.3	8.5	0.44	81	1.0

HR: humedad relativa, en %; CE: conductividad eléctrica, en mmhos/cm dS m⁻¹; MO: contenido de materia orgánica, en %; Nt: contenido de nitrógeno, en %; P: contenido de fósforo, en ppm; K: contenido de potasio, en meq/100g (cmoles+Kg⁻¹)

Análisis de Correlación Canónica

Los resultados obtenidos por el análisis multivariado de correspondencia canónica (fig. 10), sugieren que las variables ambientales evaluadas y los restos de construcciones y artefactos prehispánicos encontrados no determinan patrones robustos claros en cuanto a las abundancias de los grupos funcionales en los diferentes transectos muestreados. Los eigenvalores obtenidos para ejes representados en el gráfico fueron 0.154 para el eje 1, y 0.043 para el eje 2. Tanto para los eigenvalores como para la correlación entre las abundancias de los grupos funcionales con las

variables ambientales, las probabilidades asociadas fueron no significativas, con valores 0.4474 y 0.5255, respectivamente.

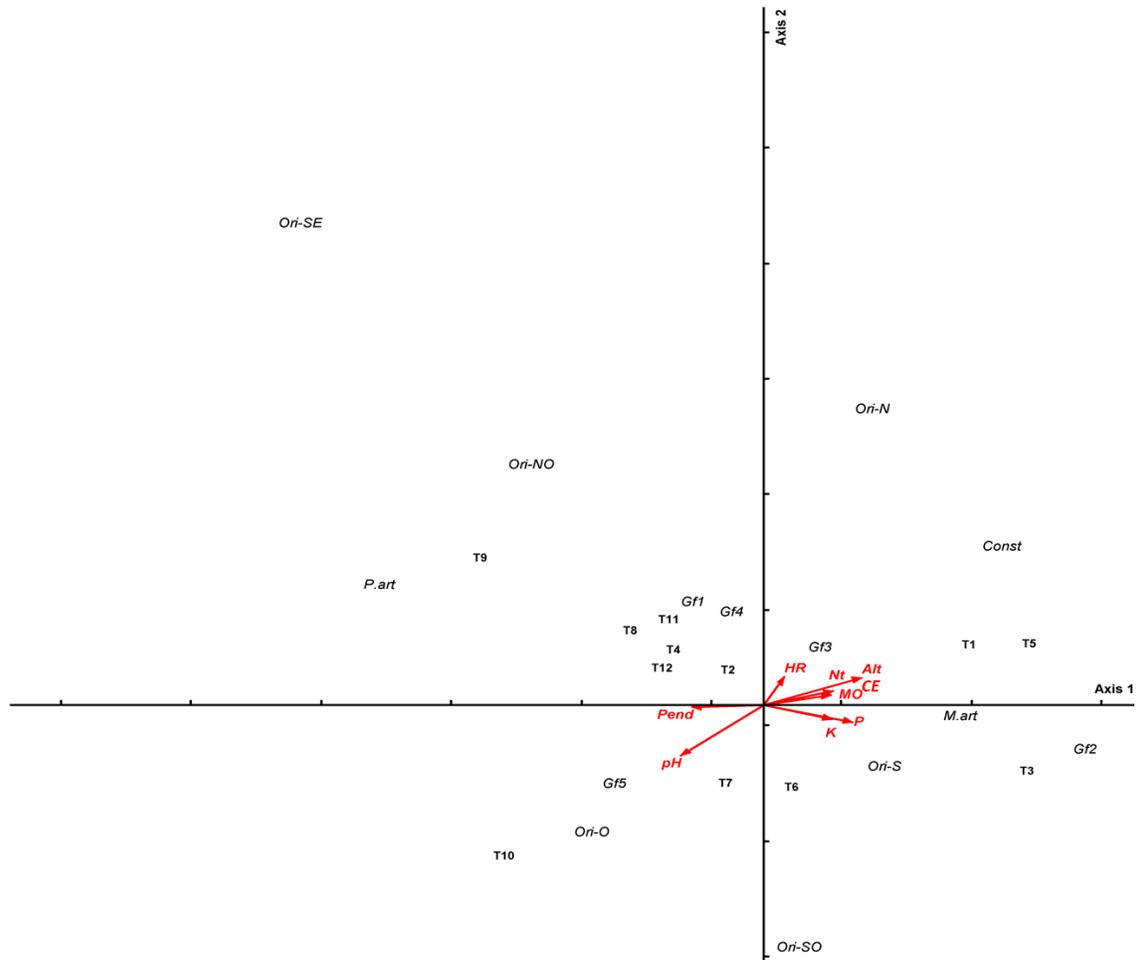


Figura 10. Análisis de Correlación Canónica para los valores de abundancia de los grupos funcionales y variables ambientales medidas en los doce transectos muestreados en el cerro Cuthá, valle Zapotitlán. Gf: grupo funcional, Ori-N: orientación Norte, Ori-S: orientación Sur, Ori-NO: orientación Noroeste, Ori-SE: orientación Sureste, Ori-SO: orientación Suroeste, Conts: restos de construcciones, P.art: pocos restos de artefactos, M.art: muchos restos de artefactos, Pend: pendiente, Alt: altura, HR: humedad relativa del suelo, Nt: contenido de nitrógeno del suelo, P: contenido de fósforo del suelo, K: contenido de potasio del suelo, MO: contenido de materia orgánica del suelo, CE: conductividad eléctrica.

7.2.7. *Diversidad funcional estimada*

Los Análisis de Componentes Principales desarrollados para los valores de los rasgos funcionales de las especies registradas en las tres zonas definidas mostraron resultados muy similares (fig. 11, 12 y 13). Los dos primeros componentes explican un poco más del 30 % en los gráficos generados para cada zona (ZMP: 33.27 %, ZMedP: 35.57 % y ZPP: 36.97 %).

Los tres gráficos generados ilustran un espacio funcional muy similar, que abarca aproximadamente desde -0.30 a 0.24 en ambos componentes. La distribución de los puntos en el espacio indica que la diversidad de atributos funcionales en las tres zonas es muy similar, y los cinco grupos funcionales definidos están presentes, aunque existan ciertas diferencias en su representación y algunos grupos están mejor representados en unas zonas que en otras.

Todos los grupos funcionales estuvieron representados en las zonas definidas (tabla 9), siendo el grupo funcional 1 el de mayor riqueza de especies en los tres casos. Los grupos funcionales 2 y 4 están representados por una mayor cantidad de especies en la ZMP. Las zonas muy y medianamente perturbadas presentaron igual número de especies dentro del grupo funcional 3 y mayor con respecto a la ZPP; este grupo se compuso por el menor número de especies diferentes y presenta además la menor abundancia en el cerro. Mientras que la zona con la menor perturbación presentó el mayor número de especies en el grupo funcional 5, con respecto a las zonas con perturbación media y alta.

Tabla 9. Riqueza específica y distribución de las abundancias absolutas de las especies presentes en cada una de las zonas definidas y en todo el cerro. ZPP: Zona poco perturbada, ZMedP: Zona medianamente perturbada, ZMP: Zona muy perturbada. Gf1: grupo funcional 1, Gf2: grupo funcional 2, Gf3: grupo funcional 3, Gf4: grupo funcional 4, Gf5: grupos funcional 5.

	Gf1		Gf2		Gf3		Gf4		Gf5	
	Especies	Individuos								
ZMP	26	486	16	963	11	327	13	1067	13	973
ZMedP	30	295	15	372	11	314	9	472	17	1070
ZPP	25	354	12	101	10	315	12	627	20	988
Total	42	1135	24	1436	16	956	19	2166	21	3031

Los análisis de varianza realizados mostraron que la distribución de las abundancias para cada uno de los cinco grupos funcionales no es significativamente diferente entre las zonas tres zonas definidas.

En la ZMP (fig. 11), a pesar del solapamiento general, se distinguen mejor espacialmente los límites entre las especies de los grupos funcionales del 1 al 4, lo que podría sugerir que los valores de sus atributos funcionales son menos variables entre las especies que componen cada grupo. Esto se observa mejor en el caso del Gf1 (amarillo), el Gf4 (azul) y el Gf5 (morado). Sin embargo, el Gf4 muestra este comportamiento más claramente en la ZPP (fig. 13); por su parte el Gf5 muestra una distribución de los valores de los rasgos funcionales similar en las tres zonas, marcadamente diferente de la distribución que presentan los otros 4 grupos funcionales; no obstante, la dispersión de los valores de los atributos de sus especies es menor en la ZMP. En las tres zonas, las especies de los grupos funcionales 2 y 3, a pesar de que presentan metabolismo C3 y C4, respectivamente, aparentemente tienen una mayor similitud en los valores de los restantes atributos funcionales. Al parecer, la ZMedP (fig. 12) muestra la mayor dispersión y solapamiento en los valores de los atributos funcionales.

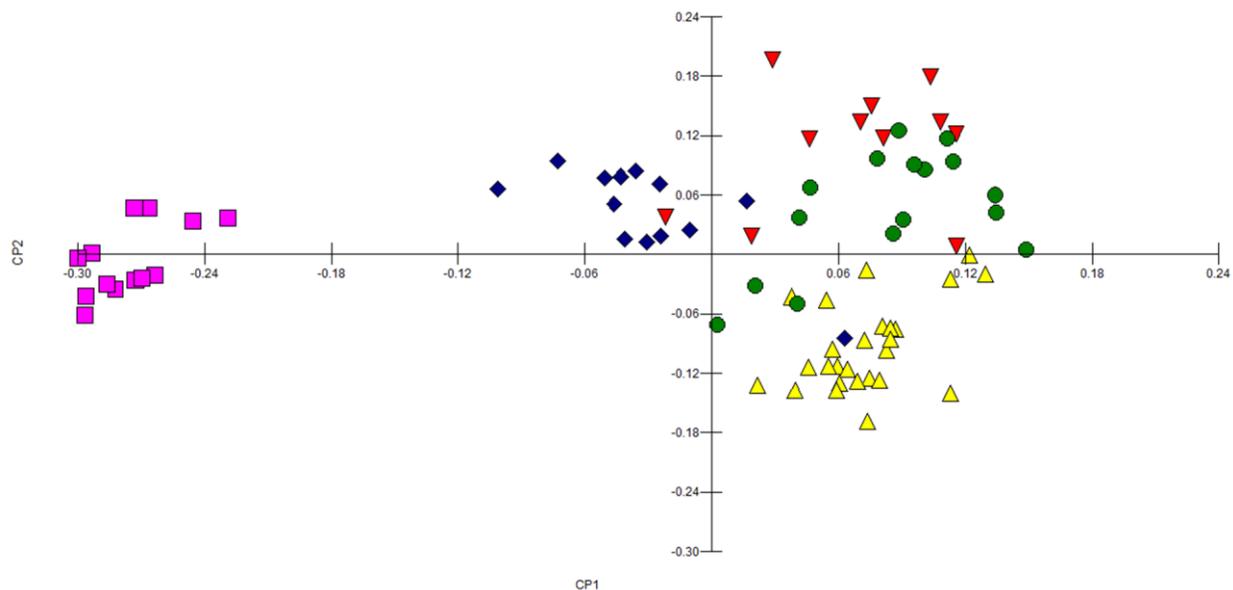


Figura 11. Análisis de Componentes Principales para los valores de los atributos funcionales de las especies registradas en la zona muy perturbada muestreada en el cerro Cuthá, valle Zapotitlán. Gf1, amarillo; Gf2, rojo; Gf3, verde; Gf4, azul; Gf5, morado. Eigenvalores de los componentes: CP1=1.407 y CP2=0.610.

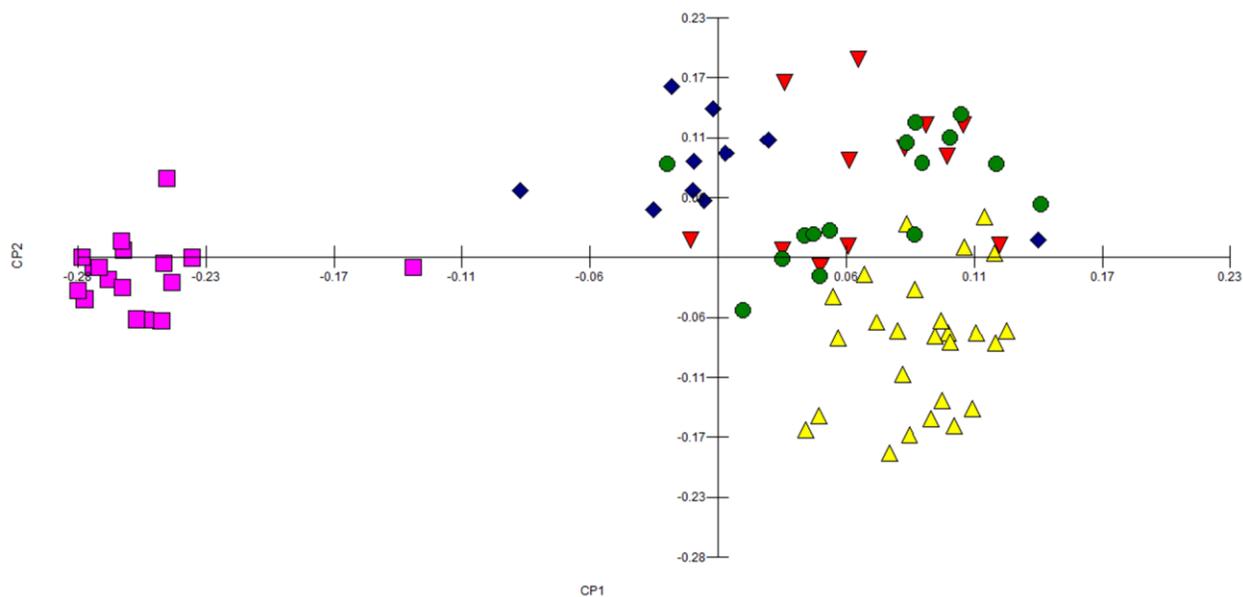


Figura 12. Análisis de Componentes Principales para los valores de los atributos funcionales de las especies registradas en la zona medianamente perturbada muestreada en el cerro Cuthá, valle

Zapotitlán. Gf1, amarillo; Gf2, rojo; Gf3, verde; Gf4, azul; Gf5, morado. Eigenvalores de los componentes: CP1=1.548 y CP2=0.626.

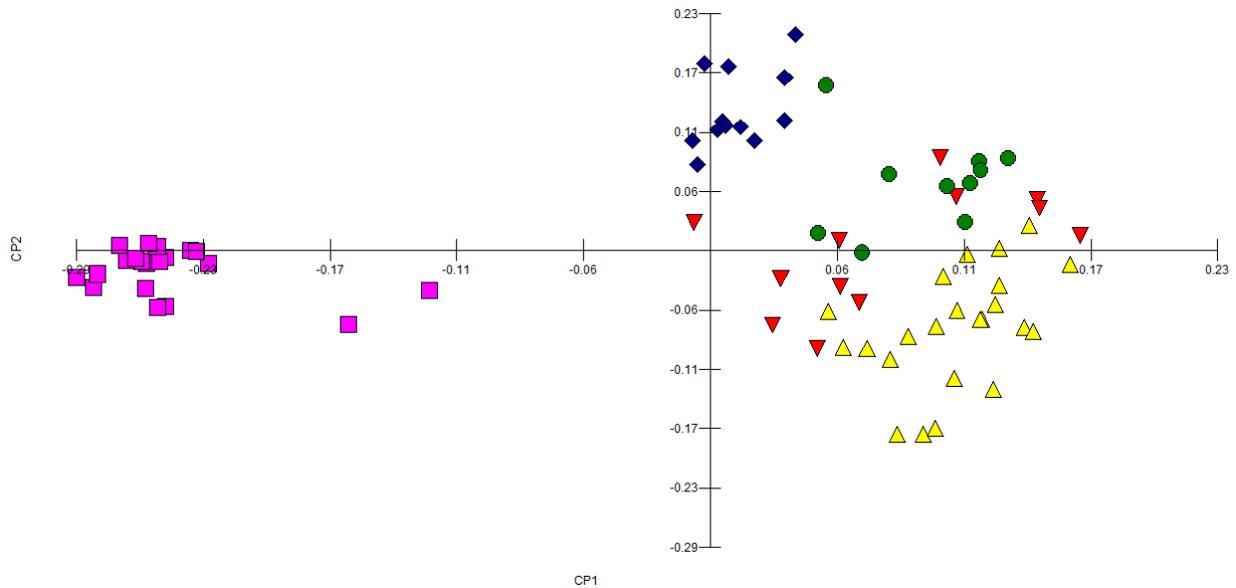


Figura 13. Análisis de Componentes Principales para los valores de los atributos funcionales de las especies registradas en la zona poco perturbada muestreada en el cerro Cuthá, valle Zapotitlán. Gf1, amarillo; Gf2, rojo; Gf3, verde; Gf4, azul; Gf5, morado. Eigenvalores de los componentes: CP1=1.752 y CP2=0.575.

Se estimaron tres índices de diversidad funcional multirrasgos y que toman en cuenta la abundancia de las especies (tabla 10): la entropía cuadrática *Rao*, y la diversidad funcional basada en dendrogramas de abundancia, evaluando a todas las especies de la comunidad *wFDc* o solo las especies de cada muestra *wFDp*. El índice *Rao* se deriva de la teoría de la entropía y determina la distancia promedio entre pares de especies, ponderada por alguna medida de abundancia. Los mayores estimados de este índice se reportaron para las zonas *ZMedP* y *ZPP*, aunque el transecto 2 de la *ZMP* tuvo un estimado similar. Por otra parte, los índices *wFDc* y *wFDp* se basan en una matriz de distancias calculadas con un valor para cada atributo funcional y especie, considerando las abundancias relativas. En este caso, los mayores valores se reportaron en la *ZMP* y la *ZPP*,

siendo siempre mayor el estimado del índice que considera todas las especies de la comunidad en cada uno de los transectos.

Tabla 10. Índices de diversidad funcional basados en abundancia estimados para los 12 transectos muestreados en el cerro Cuthá, del valle de Zapotitlán. ZMP: Zona poco perturbada, ZMedP:

Zona medianamente perturbada, ZPP: Zona muy perturbada.

Zona	Transecto	wFDp	wFDc	Rao
ZMP	1	16.35	16.36	0.39
ZMP	2	19.14	19.17	0.4
ZMP	3	13.74	13.77	0.39
ZMP	4	10.68	10.7	0.35
ZMedP	10	12.57	12.6	0.32
ZMedP	11	16.28	16.31	0.42
ZMedP	5	13.33	13.35	0.4
ZMedP	6	16.48	16.52	0.39
ZPP	12	16.67	16.69	0.41
ZPP	7	9.62	9.65	0.34
ZPP	8	17.79	17.82	0.39
ZPP	9	17	17.03	0.41

El análisis de estimación de la diversidad funcional evalúa también los índices estimados con pruebas de varianza ANOVA para comprobar si son estadísticamente diferentes entre los transectos de las distintas zonas. Esta prueba resultó no significativa para el caso de los tres índices (tabla 11), lo que indica que no existen diferencias estadísticamente significativas.

Tabla 11. Análisis de varianza para los tres índices de diversidad funcional estimados en los transectos muestreados en el cerro Cuthá, del valle de Zapotitlán **A.** Diversidad funcional basada en las abundancias de las especies de una muestra (*wFDp*), **B.** Diversidad funcional basada en las abundancias de todas las especies de la comunidad (*wFDc*), **C.** Entropía cuadrática (*Rao*).

A					
	Grados de libertad	Sumatoria de cuadrados	Media de cuadrados	valor F	Pr(>F)
Zona	2	0.74	0.37	0.04	0.9655
Residuales	9	94.44	10.49		
B					
	Grados de libertad	Sumatoria de cuadrados	Media de cuadrados	valor F	Pr(>F)
Zona	2	0.73	0.36	0.03	0.9661
Residuales	9	94.49	10.5		
C					
	Grados de libertad	Sumatoria de cuadrados	Media de cuadrados	valor F	Pr(>F)
Zona	2	1.20E-04	6.00E-05	0.05	0.9495
Residuales	9	0.01	1.20E-03		

8. DISCUSIÓN

8.1. Historia y huella arqueológica de los popolocas en el valle de Zapotitlán

Los popolocas fueron un grupo estrechamente relacionado, cultural e históricamente, con otros como los mixtecos y los chochos, por lo cual comúnmente han sido confundidos e indistintamente llamados mixteco-popolocas o chocho-popolocas (León 1905, Gámez 2001). No obstante, en la actualidad constituyen grupos étnicos diferentes; en el caso de la cultura popoloca, desde sus inicios prehispánicos, se localizó hacia el sureste de Puebla, específicamente en la subcuenca o valle de Zapotitlán (Gámez 2001). Por tal razón, según documentos etnohistóricos y datos lingüísticos, la región del valle es designada como región popoloca (Castellón-Huerta 2006).

El valle de Zapotitlán se ubica cultural y geográficamente donde converge la región cultural de Tehuacán con la Mixteca Alta y Baja hacia el sur. Su principal corriente es el río Zapotitlán o río Salado, de ahí que la principal actividad productiva de la región en la época prehispánica, fuese la obtención de sal (Castellón-Huerta 2006). Por tal razón, uno de los principales aportes de los popolocas a la evolución precolombina de Mesoamérica, es el uso de la sal, además de la domesticación de plantas como el maíz, y la fabricación de cerámicas (León 1905, Gámez 2001).

Un rasgo cultural importante de estas culturas prehispánicas fue la construcción de edificaciones religiosas asociadas a los asentamientos humanos, con tumbas para rendir culto a personas que fueron importantes en el momento de su muerte (Zizumbo y García 2008). En el caso particular de la región del valle de Tehuacán, incluyendo Zapotitlán, el patrón arquitectónico prehispánico es similar al de la Mixteca Alta y Baja. Consiste de pequeñas aldeas agrícolas cercanas a las principales fuentes de agua, con construcciones monumentales en las elevaciones naturales, construidas con bloques regulares de piedra caliza, como edificios públicos, construcciones funerarias y amplios sistemas de terrazas, que en gran medida facilitaron el desarrollo de la agricultura (Castellón-Huerta 2006).

En el área que corresponde a Zapotitlán, el crecimiento más importante de un centro rector regional lo constituye el cerro Cuthá, un sitio muy reconocido por su papel político y económico y su posición estratégica en la región (Castellón-Huerta 2006). En nuestro trabajo, registramos la presencia de restos de escaleras, muros y especialmente, la tumba prácticamente intacta que se encuentra en la cima del cerro. Esta tumba se encuentra en el interior de una edificación piramidal y tiene forma de cruz, lo que ha sido previamente descrito por Castellón-Huerta (2006) como características comunes de este tipo de construcciones en la época. La

presencia de estos restos sugiere que posiblemente esta zona del cerro constituyó el área principal para las obras de culto y religiosas.

Entre los rasgos culturales principales que identifican a los popolocas en la región de Zapotitlán destacan la elaboración de artesanías y trabajos de ónix (Gámez 2001), y la alfarería asociada al desarrollo de la agricultura en Mesoamérica (MacAuliffe 2001, Zizumbo y García 2008). La elaboración de una alta variedad de artefactos y utensilios posiblemente permitió la cosecha, transformación, almacenamiento y transporte de alimentos (Zizumbo y García 2008). Los objetos de cerámica registrados para la zona consisten principalmente de ollas y cuencos de base plana de color blanco, café y gris, y en algunos casos con decoraciones (Castellón-Huerta 2006). Por lo mismo, en toda la región del valle de Tehuacán resulta muy común encontrar grandes cantidades de fragmentos de vasijas, ollas, tazones, implementos de piedra y objetos de jade. En los sitios religiosos también se ofrecían cerámicas, tanto utilitarias como suntuarias, lo que puede sugerir una marcada estratificación social en la cultura popoloca (Zizumbo y García 2008).

En los 12 transectos muestreados en el cerro registramos la presencia de restos de artefactos y herramientas del tipo y con las características descritas para la zona de Tehuacán; mientras que los restos de construcciones fueron encontrados fundamentalmente en las zonas con mayores intensidades de perturbación. Dada estas características asignamos una escala de perturbación del 0 al 4 a cada transecto. Esta asignación pretendió representar en cierta medida, la distribución espacial de los restos de construcciones y artefactos en la zona muestreada del cerro. Según la misma, la zona medianamente perturbada presentó todas las posibilidades de la escala del 1 (transecto 10) al 4 (transecto 5). Esto podría justificarse por el hecho de que el transecto 5 se ubicó más cerca de los transectos marcados en la zona más perturbada, a diferencia del transecto 10.

8.2. Caracterización de las comunidades vegetales definidas en las tres zonas muestreadas de la selva baja caducifolia del cerro Cuthá

8.2.1. Diversidad taxonómica

De modo general, el área muestreada del cerro se caracterizó por una alta diversidad taxonómica, representada por un número elevado de especies e individuos. Los bosques tropicales secos están considerados entre las comunidades vegetales estructuralmente más complejas con una alta diversidad global de especies (Vázquez y Givnish, 1998, Sagar et al. 2003, Bongers et al. 2009). Según nuestros resultados, las familias mejor representadas fueron Cactaceae, Fabaceae y Asteraceae, que destacan entre las más diversas y abundantes en muchas selvas bajas caducifolias del trópico mexicano (Camargo-Ricalde et al. 2002, Gallardo et al. 2005, Castillo et al. 2007), y en particular, las dos últimas en ambientes antropizados (Castillo et al. 2007). La existencia de estas familias con alto número de especies y de individuos puede deberse a que se ha sugerido que su área de origen es América del Sur, hace varios millones de años, lo que implicaría suficiente tiempo para una amplia diversificación (Herendeen et al. 1992, Wallace 1995, Bremer y Gustafsson 1997, Vázquez y Givnish 1998, Wallace y Gibson 2002). En toda la región de Tehuacán previamente se han hallado registros fósiles de aproximadamente 60 millones de años, especialmente de cactáceas, asteráceas y fabáceas (A. Zavala-Hurtado *conversación personal*).

La familia Fabaceae también ha sido reportada como muy diversa en las selvas bajas caducifolias del centro de Veracruz, donde juega un papel clave en la diversidad de la flora leñosa, junto con otras familias, como Bombacaceae, Boraginaceae, Euphorbiaceae y Rubiaceae (Castillo et al. 2007), también registradas en nuestro trabajo. En el caso de Asteraceae, algunos autores la han reportado como muy abundante en la SBC del cerro Verde en Oaxaca, aunque haciendo la anotación de que al parecer esto era una particularidad de esa selva, pues en estudios previos y en otras selvas bajas caducifolias no había resultado un taxón tan abundante (Gallardo

et al. 2005). Además, la gran representatividad de estas familias también podría deberse al hecho de que muchos de sus miembros han desarrollado una serie de adaptaciones importantes para sobrevivir ante las condiciones de ambientes áridos y semiáridos (Vázquez y Givnish 1998).

El género *Mammillaria* resultó ser el más abundante de los registrados en el cerro, especialmente la especie *M. carnea*. Las especies de *Mammillaria* a menudo son endémicas de zonas pequeñas y con disturbio, donde sus dinámicas poblacionales responden de formas complejas a la intensidad del disturbio (Martorell y Peters 2008). Se han descrito como especies ruderales, que pueden desarrollarse más abundantemente en zonas con un nivel de disturbio de intermedio a alto (Martorell y Peters 2008).

Los resultados de este trabajo muestran que la vegetación de tipo arbustiva y arbórea predominó sobre la vegetación herbácea. Esto puede deberse a que los muestreos se hicieron en época seca principalmente, y en el valle de Zapotitlán la vegetación herbácea se manifiesta mejor durante las lluvias (A. Zavala-Hurtado, *conversación personal*). Durante la estación lluviosa, las hierbas representan la forma de vida predominante en los bosques tropicales (Vázquez y Givnish 1998).

Según nuestros resultados, las abundancias de las especies *Mimosa luisana* (cumito) y *Myrtillocactus geometrizans* (garambullo) resultaron diferentes entre las distintas zonas; en ambos casos siendo menos abundantes en la zona medianamente perturbada. Algunas especies se reconocen como útiles para las poblaciones humanas desde tiempos precolombinos (Zizumbo y García 2008); tal es el caso del cumito para la obtención de combustibles y leña, y el garambullo como planta alimenticia, y también en la obtención de leña y combustibles (Smith Jr 1967, Dávila y Lira-Saade 2002, Valiente-Banuet et al. 2006a, Bolaños y González 2015). Según Camargo-Ricalde et al. (2002), en condiciones de no perturbación, aparentemente, los elementos espinosos no resultan importantes dentro de la comunidad. No obstante, ambas especies también

resultaron muy abundantes en la zona poco perturbada, lo que podría deberse a que son especies comunes de las selvas bajas caducifolias en este tipo de ambientes.

En el caso de la especie *Echeveria gigantea* podría considerarse una especie generalista, por su alta abundancia en el cerro y especialmente en la zona muy perturbada. Las especies generalistas comúnmente se benefician de la heterogeneidad que pueden generar los disturbios antrópicos sobre el ambiente (Devictor et al. 2008). Otras especies, como *Dalea carthagenensis*, *Isocoma veneta*, *Siphonoglossa ramosa* y *Viguiera dentata*, también mostraron mayores abundancias hacia las zonas con mayores intensidades de la perturbación, por lo cual sugerimos que igualmente puedan considerarse como especies generalistas. Por su parte, *Hibiscus phoeniceus*, *Iresine valdesi*, *Opuntia depressa*, *Parthenium tomentosum*, *Sedum alantoides* y *S. hemsleyanum* mostraron mayores abundancias en la zona poco perturbada, con respecto a las otras dos zonas. Esto podría sugerir que son especies especialistas, que requieren de ambientes más homogéneos, y por tanto serían negativamente afectadas por la degradación y modificación del hábitat (Devictor et al. 2008).

8.2.2. Composición y estructura

La composición de especies y estructuración de una comunidad vegetal está en constante cambio (Lortie et al. 2004), por lo cual rara vez alcanza un estado de equilibrio, y solo así se mantienen los altos valores de diversidad (Connell 1978). Para comprender la dinámica de la estructura de la vegetación en un ambiente dado, resulta imprescindible identificar claramente la interacción entre las fuerzas de cambio externo, como por ejemplo impacto humano, y las fuerzas internas de los ecosistemas que contribuyen a mantener la estabilidad y/o resiliencia de las comunidades (Reynolds et al. 1999).

Los disturbios resultados de las actividades humanas, dependiendo en parte de sus escalas espaciales y temporales, son considerados factores claves en la estructuración de las

comunidades (Sagar et al. 2003). En la ecología, resulta sumamente necesario lograr medir y predecir cómo estas actividades pueden modificar la diversidad y resiliencia de las comunidades, de modo que se puedan detectar las primeras señales de cambio ecológico antes que ocurran cambios abruptos e irreversibles (Laliberté et al. 2010).

Nuestros resultados indican que existen diferencias desde el punto de vista taxonómico entre las tres zonas definidas en el cerro, en cuanto a las especies presentes y cómo se distribuyen sus abundancias. Dada la similitud en las condiciones ambientales en el cerro, este patrón podría sugerir que quizás aún se observan huellas del impacto humano prehispánico sobre las comunidades vegetales. No obstante, la distribución de las especies de plantas y de las construcciones precolombinas pudiesen también no ser azarosas, sino que responden a las condiciones ambientales comunes que prevalecen en todo el cerro; de modo que la correlación aparente que observamos entre la vegetación y el disturbio pudiese deberse a la propia homogeneidad ambiental en el cerro (C. Martorell, *comunicación personal*). Un caso similar es la correlación tan discutida entre la distribución del ramón (*Brosimum alicastrum*) y los asentamientos mayas prehispánicos. Varios ecólogos han desafiado este modelo, demostrando que las distribuciones modernas son más probablemente una consecuencia de factores ecológicos alrededor de las ruinas, que puede proporcionar condiciones óptimas de crecimiento para ciertas especies (C. Martorell *comunicación personal*). También reconocemos que el patrón observado puede resultar de los disturbios y las modificaciones del ambiente que han ocurrido en los aproximadamente 500 años después que los popolocas prehispánicos habitaron la zona en cuestión. Sin embargo, en este sentido, dado que el sitio pertenece a una Reserva de la Biosfera, los disturbios antrópicos posteriores no han sido tan intensos, y la cima del cerro tampoco constituye una de las zonas más afectadas por animales de ganado como las cabras. Por tal razón, consideramos que los resultados generados podrían reflejar en buena medida el impacto humano

prehispánico. Además, resulta muy interesante encontrar y dilucidar huellas de cómo las sociedades pasadas modificaron los paisajes naturales, y resulta casi imposible hallar un sistema totalmente aislado de cualquier perturbación actual. Por lo cual, consideramos que lo más cercano a un escenario así sería un sitio natural conservado, que nos permitiría comprender cómo las comunidades naturales han evolucionado a perturbaciones humanas ancestrales.

Según los índices taxonómicos estimados, la zona establecida bajo los niveles medios de perturbación resultó ser la más diversa y con una mayor riqueza de especies. Este patrón podría tener diversas posibles explicaciones, suponiendo diferentes escenarios y condiciones.

Por una parte, el patrón observado parecería ajustarse al patrón descrito por la hipótesis de disturbio intermedio, propuesta inicialmente por Connell (1978). La reorganización de la composición y estructura de las especies en las comunidades evoluciona por una serie de etapas, reconocidas como sucesión (Connell 1978, Sheil y Burslem 2003). En ambientes impactados, la perturbación causa una reversión a estados sucesionales tempranos, donde especies previamente excluidas por competencia pueden establecerse y crecer (Townsend et al. 1997, Sheil y Burslem 2003). Características como la frecuencia e intensidad de las perturbaciones influyen directamente sobre los procesos de recolonización de los ambientes, beneficiando a unas especies y a otras no (Connell 1978). En este sentido, la hipótesis considera la perturbación como un mecanismo que elimina la exclusión competitiva en algún punto e intenta explicar la coexistencia entre las especies (Roxburgh et al. 2004, Bongers et al. 2009). Según esta teoría, el disturbio medio podría crear oportunidades intermitentes que permiten el reclutamiento de diferentes especies, de modo que, en la zona establecida bajo niveles intermedios de perturbación, la diversidad taxonómica de especies podría ser mayor (Townsend et al. 1997, Molino y Sabatier 2001, Sagar et al. 2003, Sheil y Burslem 2003, Roxburgh et al. 2004, Bongers et al. 2009).

No obstante, la mayoría de los estudios que evalúan esta hipótesis se basan en unas pocas especies, y tomando en cuenta solamente un rango limitado de perturbaciones y un área geográfica pequeña (Bongers et al. 2009). Por tales razones, la validación de la misma depende, en gran medida, de la escala de observación del estudio, la historia del sitio, el tipo de disturbio y método para determinarlo (Sheil y Burslem 2003). En el caso de nuestro trabajo, nuestros resultados y condiciones no representan razones suficientes para asegurar que el patrón observado se corresponde con una secuencia sucesional, donde las zonas muy y poco perturbadas serían el inicio y fin de la sucesión en la selva baja caducifolia de la cima del cerro. Para ello, necesitaríamos, por ejemplo, ampliar la escala temporal del estudio, de modo que permita un seguimiento de la dinámica de las comunidades vegetales en cada una de las zonas y su evolución en respuesta al disturbio descrito.

Por otra parte, los cambios en la estructura espacial de la diversidad permiten comprender cómo las variaciones ambientales pueden modificar los patrones de diversidad de las comunidades naturales, y más aún, en organismos sésiles como las plantas (Chalmandrier et al. 2015). De modo general, según los resultados encontrados, la estructura de las comunidades (la composición, abundancias absolutas y jerarquización de las abundancias de las especies presentes) depende de la zona definida y, por consiguiente, sugerimos que, de la intensidad de la perturbación, dado que fue la característica según la cual establecimos la definición. Por tanto, podrían sugerir un fuerte efecto de procesos ecológicos que fomentan la presencia local de las mismas especies y la diferenciación en la composición de las comunidades entre las tres zonas (Chalmandrier et al. 2015).

Con relación a la composición específica, la menor similitud fue encontrada entre las zonas poco y muy perturbadas, que muestran el mayor recambio de especies entre ellas. Sagar y sus colaboradores (2003), al evaluar variaciones en la composición y diversidad de especies a lo

largo de un gradiente de disturbio en un bosque tropical seco de la India, también reportaron que la menor similitud en la composición específica fue entre los sitios más y menos perturbados. Nosotros registramos 79 especies en cada uno de estas dos zonas; no obstante, ensamblajes de especies con igual riqueza, pueden presentar composiciones considerablemente diferentes (Devictor et al. 2008). Este recambio de especies podría reflejar los cambios históricos ecológico-evolutivos que se han sucedido en el valle, resultado de la modificación del ambiente producto de las actividades humanas prehispánicas. La zona medianamente perturbada podría considerarse una zona de transición, y la comunidad definida aquí estaría conformada por un mayor número de especies que se comparten con especies presentes en las otras dos comunidades definidas en las zonas muy y poco perturbada.

A pesar de estas similitudes en cuanto a la composición de especies entre la zona medianamente perturbada con las otras dos, los patrones de jerarquización de las abundancias-dominancia de las especies presentes, mostraron la mayor concordancia entre las zonas con las intensidades extremas de perturbación (ZMP/ZPP). La zona medianamente perturbada no muestra alta concordancia en esta escala, pues cambian las relaciones de dominancia de las especies presentes y compartidas. En esta zona se encuentra la menor concentración de la dominancia y, por tanto, una mayor equitatividad en la distribución de sus abundancias, lo que, aunado a la mayor riqueza de especies, se traduce en una mayor diversidad taxonómica en esta zona (A. Zavala-Hurtado, *comunicación personal*).

La distribución de las abundancias absolutas de las especies también es diferente en cada una de las zonas definidas con respecto a las otras dos. Según los índices estimados, los mayores valores de dominancia de las especies se registraron en las zonas muy y poco perturbada. Esto podría implicar una disminución en la disponibilidad de los recursos, pues las especies dominantes podrían ocuparlos limitando el aprovechamiento por otras, lo que podría

resultar en una posible exclusión y una disminución del número de especies y sus respectivas abundancias (Sagar et al. 2003).

Varios ecólogos han sugerido que, en los bosques secos, la estabilidad incrementa con la diversidad, y niveles de disturbio muy altos pueden potencialmente disminuir esta estabilidad (MacArthur 1955, Fonseca y Ganade 2001, Sagar et al. 2003), aunque puede resultar una suposición muy especulativa y poco sustentada (C. Martorell *comunicación personal*, A. Zavala-Hurtado, *comunicación personal*). Sin embargo, a partir de estas asunciones podríamos sugerir que la zona con perturbación media podría ser la más estable, debido a un mayor número de especies, mayor equitatividad en sus abundancias y posiblemente más complejas relaciones inter-específicas que estructuran la comunidad vegetal en este caso (Leigh 1965, Fonseca y Ganade 2001).

8.2.3. *Grupos funcionales*

En nuestro trabajo determinamos 5 grupos funcionales que agrupan a las 121 especies registradas en todos los transectos muestreados en el cerro Cuthá. La determinación y clasificación de las especies dentro de grupos funcionales es un proceso arbitrario que depende de los rasgos seleccionados, que determinan la posición de cada especie dentro de un grupo funcional u otro, lo que puede resultar en diferentes interpretaciones y repercusiones (Villéger et al. 2008, Flynn et al. 2009, Laliberté et al. 2010, Córdova-Tapia y Zambrano 2015). Además, cada especie es evolutiva y ecológicamente única, por tanto, su clasificación dentro de grupos funcionales con otras especies diferentes, inevitablemente puede significar la pérdida de valiosa información biológica (Fonseca y Ganade 2001).

No obstante, además de facilitar y agilizar el trabajo, la clasificación en grupos funcionales permite predecir cambios en las distribuciones espaciales de las especies en respuesta a cambios ambientales (Fonseca y Ganade 2001). La clasificación de las especies registradas en

los 5 grupos permite sugerir determinadas similitudes ecológicas entre estas especies, puesto que los atributos funcionales seleccionados tienen un efecto directo sobre la aptitud (*fitness*) de los organismos, específicamente sobre su supervivencia, crecimiento y reproducción (Villéger et al. 2010, Chalmandrier et al. 2015). Cada grupo funcional puede considerarse como un conjunto de especies diferentes, que presentan maneras similares de enfrentar las condiciones del ambiente, y esto se refleja en rasgos funcionales similares (Fonseca y Ganade 2001, Flynn et al. 2009, Laliberté et al. 2010, Pakeman 2011, Chalmandrier et al. 2015).

Relación de las abundancias de los grupos funcionales con el ambiente

Las condiciones del hábitat representan otro de los factores claves en la composición y distribución de las abundancias de las especies en las comunidades en bosques tropicales secos (Sagar et al. 2003). Las plantas tienen similares requerimientos en cuanto a los nutrientes y otros recursos que aprovechan del ambiente. El grado de diferenciación o especialización en la comunidad va a estar determinado, entre otros muchos factores, por el grado de tolerancia a las variaciones en la distribución cuantitativa de estos recursos (Connell 1978, Vazquez y Givnish 1998). Las especies de las comunidades vegetales de hábitats áridos y semiáridos han desarrollado una serie de adaptaciones para lograr sobrevivir a estas condiciones (Arias et al. 2000, Bolaños y González 2015). Por ejemplo, muchas especies de plantas son deciduas o caducifolias, es decir, pierden todo o parte de su follaje durante la estación seca (Arias et al. 2000, Camargo-Ricalde et al. 2002, Bolaños y González 2015). Según nuestros resultados, la presencia de especies de árboles caducifolios superó con creces las especies perennifolias, aproximadamente con 23 a 6 especies, respectivamente; de igual modo las abundancias totales de los individuos también resultaron muy superiores.

Los resultados además indican que, en las zonas poco perturbada y muy perturbada, se registraron las mayores abundancias de especies arbóreas caducifolias, 308 y 250 individuos,

respectivamente, mientras que en la zona medianamente perturbada se registraron 194 individuos. Estas abundancias podrían sugerir los mayores valores del contenido de materia orgánica del suelo registrados en las distintas zonas (contenido de materia orgánica promedio fue de 8.66 en la zona muy perturbada, 8.11 en la zona poco perturbada y 6.45 en la zona medianamente perturbada). El contenido de materia orgánica y de nitrógeno del suelo resultan factores limitantes en los ecosistemas terrestres, especialmente bajo condiciones de sequía y aridez (Sagar et al. 2003). En este sentido, las especies arbóreas caducifolias resultan elementos claves en este tipo de ambientes, porque representan potenciales creadores de islas de recursos, generando una heterogeneidad ambiental espacial (Camargo-Ricalde et al. 2002), debido a que, bajo la cobertura de los árboles deciduos, las características físico-químicas del suelo son diferentes, pues la caída de sus hojas implica un aumento del contenido de materia orgánica en el suelo bajo su cobertura. Este incremento del contenido de nutrientes podría guiar a una mejoría en las condiciones del suelo en las zonas con cobertura arbórea (Reynolds et al. 1999, Camargo-Ricalde et al. 2002).

En zonas áridas y semiáridas, el reclutamiento de muchas especies, como los cactus, ocurre bajo plantas nodrizas (Valiente-Banuet et al. 1991 y Valiente-Banuet y Ezcurra 1991). Los autores en cuestión han propuesto que, en el valle de Zapotitlán, el reclutamiento de *Neobuxbaumia tetetzo* está fuertemente limitado a áreas bajo la cobertura de *Mimosa luisana*. No obstante, nuestros resultados no evidenciaron claramente esta asociación, pues las mayores abundancias registradas para el cactus no se correspondieron con las mayores abundancias registradas para la leguminosa. Sin embargo, vale aclarar que el método no fue desarrollado para evaluar tal propósito.

8.2.4. *Diversidad funcional*

Según los resultados de los análisis de componentes principales realizados para los valores de los atributos funcionales de las especies registradas en el cerro, el espacio funcional es similar en las

tres zonas. El análisis de componentes principales para la zona medianamente perturbada mostró la mayor dispersión de las especies. Esta zona presenta la mayor cantidad de especies diferentes distribuidas entre todos los grupos funcionales, y el mayor número de especies compartidas tanto con la zona muy perturbada como con la poco perturbada. Esto podría implicar, por tanto, una mayor variabilidad en los valores de los atributos funcionales de las especies presentes.

Todos los grupos funcionales se encontraron en las tres comunidades; no obstante, la distribución de las abundancias de las especies que lo componen es diferente, y en algunos casos puede indicar determinados patrones. El grupo funcional 3, con fotosíntesis de tipo C4, mostró la menor riqueza de especies y la menor abundancia de individuos en el cerro, menor incluso que los grupos funcionales 1 y 2, que presentan metabolismo C3. Esto resulta contradictorio por el hecho de que, en ambientes áridos, las especies comúnmente se caracterizan por realizar la fotosíntesis C4 o CAM (Raven y Edwards 2001).

Los grupos funcionales 4 y 5 están representados principalmente por los agaves y los cactus, respectivamente. Ambos grupos, de especies con metabolismo CAM, resultaron las más abundantes en el cerro y en cada una de las zonas. Además del metabolismo, otro rasgo que relaciona a estos grupos es la presencia de hojas o tallos suculentos, respectivamente. Castillo y sus colaboradores (2007) han descrito la presencia marcada de flora suculenta como uno de los rasgos claves de las selvas bajas caducifolias. Los autores plantean que, en el caso de las plantas de ambientes áridos y semiáridos, la presencia de estructuras suculentas representa una de las estrategias más importantes para la supervivencia y crecimiento de las especies en un ambiente fuertemente limitado por el agua.

Los resultados de los análisis de varianza indicaron que la distribución de las abundancias de los grupos funcionales no es significativamente diferente entre los transectos que componen cada zona. No obstante, el grupo funcional 5 muestra relativamente mayores

abundancias hacia las zonas medianamente y poco perturbada. Este grupo concentra todas las especies de cactus registradas en los transectos muestreados en el cerro. Podríamos sugerir que las actividades humanas en ambiente áridos afectan principalmente a varias especies de cactáceas, debido a que la capacidad de recuperación de sus poblaciones está limitada por el lento crecimiento y bajo reclutamiento de estas especies (Martorell y Peters 2008). No obstante, dado que se ha sugerido que, por ejemplo, algunas especies del género *Mammillaria* aumentan sus densidades en áreas bajo impacto antropogénico crónico, la generalización acerca de cómo responden las especies a las perturbaciones humanas y su manejo solo resulta aparentemente confiable dentro de los géneros, no así dentro de órdenes o familias (Martínez-Blancas et al. 2018).

Nuestros resultados podrían sugerir que las comunidades vegetales que describimos podrían estar estructuradas por especies funcionalmente redundantes, según la clasificación y caracterización funcional de las comunidades naturales sobre la base de la riqueza de especies y la equitatividad funcional, sugerida por Fonseca y Ganade (2001). La propuesta en cuestión plantea que comunidades ricas en especies y con una distribución relativamente equitativa del número de especies por grupo funcional, tienden a tener una mayor redundancia funcional (Fonseca y Ganade 2001, Pakeman 2011). Además, se podría sugerir que esta redundancia funcional podría ser más marcada en la comunidad descrita en la zona muy perturbada, dado el menor éxito de especies posiblemente especialistas. Esta homegenización funcional ha sido sugerida como el proceso que ocurre cuando especies que comparten un determinado rasgo reemplazan a otras con rasgos diferentes (Devictor et al. 2008) y responden de forma similar a los cambios ambientales (Fonseca y Ganade 2001, Flynn et al. 2009, Laliberté et al. 2010). No obstante, para asegurar esta sugerencia, en nuestro caso son necesarios análisis más robustos que

permitan describir con detalle la heterogeneidad funcional dentro de cada grupo funcional definido.

El análisis de la diversidad funcional mediante la estimación de índices de diversidad, ya sean que analicen uno o varios rasgos al mismo tiempo, tiene la capacidad de examinar más detalladamente la relación entre las distintas especies presentes en la comunidad, en especial si se evalúan índices que tomen en cuenta las abundancias respectivas de las especies (Flynn et al. 2009).

Los índices de diversidad funcional estimados indican que no existen diferencias estadísticamente significativas entre los transectos que conforman las tres zonas definidas, en cuanto a la diversidad de valores de los rasgos funcionales de las especies presentes en cada zona. Esto podría deberse a la distribución relativamente equitativa de la abundancia de las especies entre los grupos funcionales y la variación en los valores de los atributos en un espacio funcional similar en las tres comunidades. También podría resultar de los rasgos seleccionados por nosotros y de los índices estimados; quizás índices de diversidad funcional multidimensionales que tomen en cuenta rasgos de variación cuantitativa pudiesen evidenciar mejor una diferenciación significativa entre las zonas.

Sin embargo, estos resultados no coinciden totalmente con los correspondientes a la diversidad taxonómica. Según los índices de diversidad taxonómica estimados, la estructura de las comunidades es significativamente diferente entre zonas, siendo la zona medianamente perturbada la de mayor diversidad. Varios autores han reportado resultados similares, tanto en plantas como animales (Fonseca y Ganade 2001, Bellwood et al. 2002 y 2006, Flynn et al. 2009, Villéger et al. 2010, Pakeman 2011), y es que no necesariamente existe una relación directa entre la diversidad funcional y taxonómica, pues todos los atributos funcionales no siempre dependen de la filogenia (Villéger et al. 2010).

Por el contrario, otros autores sí han reportado diferencias significativas, tanto en la diversidad de especies como en la diversidad funcional, entre diferentes tratamientos de disturbio (Biswas y Mallik 2010); e incluso, algunos consideran que la diversidad funcional y la especialización en los rasgos son más sensibles a la degradación y la modificación del hábitat que la propia diversidad taxonómica (Villéger et al. 2010). Por tal razón, cada vez las causas de la pérdida global de la biodiversidad se circunscriben más a la pérdida de grupos funcionales que de especies por sí solas (Bellwood et al. 2002 y 2006). En este sentido, varios trabajos han reportado que la intensificación en el uso del suelo generalmente provoca la disminución de la diversidad y la redundancia funcional (Flynn et al. 2009, Laliberté et al. 2010), lo que podría incrementar la vulnerabilidad de la comunidad de plantas y reducir su resiliencia ante futuras perturbaciones (Laliberté et al. 2010). No obstante, algunos trabajos han registrado picos en los valores de los índices de diversidad funcional bajo niveles intermedios de disturbios (Biswas y Mallik 2010, Pakeman 2011), tal como lo encontrado por nosotros según los análisis de diversidad taxonómica.

Sin embargo, las diferentes interpretaciones a partir de los enfoques funcional y taxonómico resultan particularmente importantes desde el punto de vista conservacionista, pues los impactos humanos pueden tener diferentes consecuencias a distintos niveles (Córdova-Tapia y Zambrano 2015). Por ejemplo, una pérdida a nivel taxonómico no implica necesariamente una pérdida a nivel funcional, pues en las comunidades algunas especies juegan roles equivalentes, son funcionalmente redundantes (Fonseca y Ganade 2001, Laliberté et al. 2010, Villéger et al. 2010). Sin embargo, todas las especies no son igualmente vulnerables a un disturbio y, por tanto, podría sugerirse que la respuesta de una comunidad de plantas puede variar en función de la composición específica, de qué tan fuertes sean las interacciones entre sus especies y de si está

compartimentada o no en grupos funcionales (Bisws y Mallik 2010, A. Zavala-Hurtada *conversación personal*).

No obstante, los resultados encontrados en el análisis de diversidad funcional son el reflejo de los rasgos seleccionados; además, la información compilada sobre los mismos es exclusiva de la literatura, por lo cual no muestra todo el espectro de variación posible dentro de las comunidades biológicas descritas. El análisis funcional realizado además estima solamente la variación funcional interespecífica de las comunidades definidas dentro de las tres zonas; no considera la influencia de la variación intraespecífica sobre la diversidad funcional total de las comunidades.

8.3. Consideraciones finales y perspectivas futuras

De modo general, nuestros resultados indican la existencia de diferencias en los patrones espaciales de la estructura de las comunidades de selva baja caducifolia correspondientes a cada una de las tres zonas muestreadas en el cerro Cuthá del valle de Zapotitlán, Puebla. Dado que las zonas definidas en el cerro se establecieron bajo condiciones ambientales similares y representan un gradiente de perturbación, además de otras razones antes discutidas, sugerimos que este patrón diferencial, observado entre zonas con diferente intensidad de intervención, es resultado de la modificación de las trayectorias de estructuración de las comunidades en respuesta al impacto humano prehispánico.

No obstante, estos cambios fueron estimados para el caso de la presencia y abundancia de las especies registradas en cada zona, y en la diversidad taxonómica. Con respecto a esto, la zona establecida bajo un nivel intermedio de perturbación se correspondió con la zona más diversa y con un mayor número de especies diferentes, algunas de las cuales compartidas con las otras dos zonas. En este respecto, la presencia y abundancia diferencial de algunas especies en

determinada zona, podría sugerir un manejo dirigido de la vegetación y/o una vulnerabilidad diferente de cada especie al impacto humano.

Por su parte, en el caso de la estimación de la diversidad funcional no se detectó este patrón diferencial, que sugiera que la manipulación de la vegetación realmente modificó la variabilidad funcional interespecífica natural previa a las intervenciones popolocas, o que la huella de la misma aún persista. Sin embargo, las reglas de ensamblaje de las comunidades basadas en las aptitudes funcionales de las especies que la componen, en muchos casos está mayormente determinada por la variabilidad intraespecífica (Bellwood et al. 2002). Por lo cual, una variación fenotípica sustancial podría detectarse mejor entre individuos de una misma especie que entre especies diferentes (Hausch et al. 2018). Además, los resultados obtenidos no permiten reconocer qué tanto de la diversidad funcional detectada realmente responde a las modificaciones del ambiente producto de la intervención humana, o podría explicarse por las relaciones filogenéticas entre las especies que componen cada comunidad (Flynn et al. 2011). Por tales razones, sugerimos una extensión del presente trabajo que incluya análisis que evalúen la diversidad funcional a nivel intraespecífico, la diversidad filogenética, y la variación en los patrones de distribución de determinadas especies, en función del gradiente de intensidad de la intervención humana prehispánica.

9. CONCLUSIONES

La diversidad taxonómica resultó significativamente diferente entre las distintas zonas, siendo la comunidad de la zona medianamente perturbada la más diversa y con un mayor número de especies registradas, lo que, debido a la homogeneidad ambiental detectada, podría sugerir una posible huella del impacto potencial de las poblaciones ancestrales sobre la vegetación de la selva baja caducifolia.

De modo general, en toda el área muestreada en el cerro se observa aún la evidencia de los asentamientos humanos prehispánicos dada por la presencia de restos de construcciones, circunscritas a las zonas con mayores intensidades de perturbación, y restos de artefactos y herramientas, distribuidos por todos los transectos de las tres zonas muestreadas.

Las comunidades definidas en la selva baja caducifolia del cerro Cuthá mostraron una alta redundancia funcional, compuestas por cinco grupos funcionales. Las variaciones en los índices de diversidad funcional estimados según la intensidad de la perturbación, no resultaron significativamente diferentes entre los transectos muestreados.

Aunque no significativas, las variables ambientales registradas sugieren algunas relaciones entre las distribuciones de las abundancias de los grupos funcionales en las distintas zonas, en unos casos más claramente que en otros.

10. RECOMENDACIONES

Se recomienda evaluar el impacto de los asentamientos humanos prehispánicos en el valle a niveles más robustos, que permitan también dilucidar si el manejo de la vegetación pueda haber inducido cambios intrapoblacionales, que puedan indicar diferencias menos perceptibles entre las mismas especies en sitios bajo distintas intensidades de perturbación. Para ello, recomendamos trabajar en las zonas definidas y nuevos sitios fuera del cerro, y seleccionar especies particularmente importantes para los popolocas en su época de apogeo, de modo que se logre:

- a. La caracterización funcional de las especies según atributos que permitan detectar si existen diferencias no solo entre especies, sino entre individuos de la misma especie.
- b. La evaluación de la diversidad filogenética para detectar variaciones a niveles inter e intraespecíficos, y de ser posibles detectar patrones coincidentes o no, con la diversidad funcional.

- c. La descripción de patrones de distribución y su variación entre las distintas zonas que se muestreen.

11. LITERATURA CITADA:

1. Arias, A.A., M.T. Valverde y J. Reyes (2000) *Las plantas de la región de Zapotitlán Salinas, Puebla*. Instituto Nacional de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 80 pp.
2. Bellwood, D.R., P.C. Wainwright, C.J. Fulton y A.S. Hoey (2002) Assembly rules and functional groups at global biogeographical scales. *Functional Ecology*. 16: 557-562.
3. Bellwood, D.R., P.C. Wainwright, C.J. Fulton y A.S. Hoey (2006) Functional versatility supports coral reef biodiversity. *Proc.R.Soc.* 273: 101-107.
4. Bertness, M.D. y R. Callaway (1994) Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution*. 9 (5): 191-193.
5. Betancourt, C.I. (1919) *Informe rendido sobre la excursión etnográfica entre popolocas de Los Reyes Metzontla del distrito de Tehuacán, estado de Puebla, por el ayudante técnico de la Dirección de Antropología*. Secretaría de Agricultura y Fomento. México.
6. Biswas, S.P. y A.U. Mallik (2010) Disturbance effects on species diversity and functional diversity in riparian and upland plant communities. *Ecology*. 91 (1): 28-35.
7. Bolaños, E.B. y J.A. González (2015) *Flora de Tehuacán: Especies y modos de convivencia. Una mirada a la investigación del CRECTEALC-México*. Xalapa, Veracruz, México. 403 pp.
8. Bongers, F., L. Poorter, W.D. Hawthorne y D. Sheil (2009) The intermediate disturbance hypothesis applies to tropical forests, but disturbance contributes little to tree diversity. *Ecology Letters*. 12: 798-805.
9. Bremer, K. y M.H.G. Gustafsson (1997) East Gondwana ancestry of the sunflower alliance of families. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 94: 9188-9190.
10. Camargo-Ricalde, S.L., S.S. Dhillion y R. Grether (2002) Community structure of endemic *Mimosa* species and environmental heterogeneity in a semiarid Mexican valley. *Journal of Vegetation Science*. 13 (5): 697-704.
11. Casanoves, F., L. Pla, J.A.D. Rienzo y S. Díaz (2011) FDiversity: a software package for the integrated analysis of functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution*. 2: 233-237.

12. Casas, A., A. Valiente-Banuet, J.L Viveros, J. Caballero, L. Cortés, P. Dávila, R. Lira-Saade y I. Rodríguez (2001) Plant resource of the Tehuacan Valley, México. *Economic Botany*. 55: 129-166.
13. Casas, A., F. Parra, J. Blancas, S. Rangel-Landa, M. Vallejo, C.J. Figueredo y A.I. Moreno-Calles (2016) Origen de la domesticación y la agricultura: cómo y por qué. En Casas, A., J.T Guevara y F. Parra (Eds.) *Domesticación en el continente americano. Manejo de la biodiversidad y evolución dirigida por las culturas del Nuevo Mundo Vol 1*. (pp. 190-223) Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.
14. Castellón Huerta, B.R. (2006) *Cuthá: El cerro de la máscara: arqueología y etnicidad en el sur de Puebla*. Instituto Nacional de Antropología e Historia. México. 329 pp.
15. Castellón, B. (Inédito) Tendencias históricas y recientes en los estudios arqueológicos y antropológicos en el área de la Reserva. La región de Tehuacán y áreas vecinas. En Castellón, B. (Ed.) *Estudios arqueológicos y antropológicos en la región de Tehuacán-Cuicatlán*. (pp. 1-30). Inédito, en preparación.
16. Castillo, G.C., P.A. Dávila y J.A. Zavala-Hurtado (2007) La selva baja caducifolia en una corriente de lava volcánica en el centro de Veracruz: lista florística de la flora vascular. *Bol.Soc.Bot.Mex.* 80: 77-104.
17. Challenger, A. y J. Soberón (2008) Los ecosistemas terrestres. *Capital natural de México*. 1: 87-108.
18. Chalmandrier, L., T. Münkemüller, S. Lavergne y W. Thuiller (2015) Effects of species similarity and dominance of the functional and phylogenetic structure of a plant meta-community. *Ecology*. 96 (1): 143-153.
19. Chesson, P. (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Review of Ecology and Systematics*. 31 (1): 343-366.
20. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO): <https://www.gob.mx/conabio>. Fecha de última consulta: 23 de noviembre de 2018.
21. Connell, J.H. (1978) Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. *Science. New Series*. 199: (4335): 1302-1310.
22. Córdova-Tapia, F. y L. Zambrano (2015) La diversidad funcional en la ecología de comunidades. *Ecosistemas*. 24 (3): 78-87.
23. Dávila, P. y R. Lira-Saade (2002) *La flora útil de dos comunidades indígenas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán: Coxcatlán y Zapotitlán de las Salinas, Puebla*. Universidad

- Nacional Autónoma de México. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. T015. Ciudad de México.
24. Dávila, P., M.C. Arizmendi, A. Valiente-Banuet, J.L. Villaseñor, A. Casas y R. Lira (2002) Biological diversity in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Biodiversity and Conservation*. 11: 421-442.
 25. Devictor, V., R. Julliard y F. Jiguet (2008) Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos*. 117 (4): 507-514.
 26. Espinosa-Asuar, L., A.E. Escalante, J. Gasca-Pineda, J. Blaz, L. Peña, L.E. Eguiarte y V. Souza (2015) Aquatic bacterial assemblage structure in Pozas Azules, Cuatro Ciénegas Basin, Mexico: Deterministic vs. stochastic processes. *International Microbiology*. 18(2): 105-115.
 27. Flynn, D.F.B., M. Gogol-Prokurat, T. Nogeire, N. Molinari, B.T. Richers, B.B. Lin, N. Simpson, M.M. Mayfield y F. DeClerck (2009) Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters*. 12: 22–33.
 28. Fonseca, C.R. y G. Ganade (2001) Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *Journal of Ecology*. 89: 118-125.
 29. Gallardo, J.A.C., J.A. Meave y E.A.P. García (2005) Estructura, composición y diversidad de la selva baja caducifolia del Cerro Verde, Mizanda (Oaxaca), México. *Bol.Soc.Bot.Mex.* 76: 19-35.
 30. Gámez, A.E. (2001) *Popolocas. Pueblos indígenas del México contemporáneo*. Comisión Nacional para el desarrollo de los pueblos indígenas. 62pp.
 31. Gleason, H.A. (1926) The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 7-26.
 32. Herendeen, P.S., W.L. Crepet, y D.L. Dilcher (1992) The fossil history of the Leguminosae: phylogenetic and biogeographic implications. En Herendeen, P.S. y Dilcher, D.L. (Eds.) *Advances in Legume Systematics, part 4, the fossil record* (pp 303-316). Royal Botanic Gardens, Kew, UK
 33. Hubbell, S.P. (2001) The unified neutral theory of species abundance and diversity. *Princeton University Press, Princeton, NJ*. Hubbell, SP (2004) *Quarterly Review of Biology*. 79: 96-97.
 34. Hunter, A.F. y L.W. Aarssen (1988) Plants helping plants. *Bioscience*, 38 (1), 34-40.

35. Hutcheson, K. (1970) A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *Journal of Theoretical Biology*. 29: 151-154.
36. Kovach Computing Services (2012) Multi-Variate Statistical Package. ver. 3.21
37. Kraft, N.J. y D.D. Ackerly (2014) Assembly of Plant Communities. *Ecology and the Environment. The Plant Sciences*. 8: 67-88.
38. Krebs, C. J. (1999) *Ecological Methodology* (Benjamin Cummings/Addison-Wesley Educational Publishers Inc.: Menlo Park, CA.). 294-297.
39. Krebs, C.J. (1999) *Ecological Methodology*. Benjamin Cummings/Addison-Wesley Educational Publishers Inc.: Menlo Park, CA. 2nd ed: 294-297.
40. Kropotkin, P. (2012) Mutual aid: A factor of evolution. Courier Corporation. 151 pp.
41. Laliberté, E., J.A. Wells, F. DeClerck, D.J. Metcalfe, C.P. Catterall, C. Queiroz y colaboradores (2010) Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. *Ecology Letters*. 13: 76–86.
42. Leigh, E. (1965) On a relation between the productivity biomass, stability and diversity of a community. *Proc.Natl.Acad.Sci. USA*. 53: 777–783.
43. León, N. (1905) Los popolocas. *Conferencia del Museo Nacional. Sección de Etnobiología. No. 1*. Imprenta del Museo Nacional. México. 28 pp.
44. Lortie, C. J., R.W. Brooker, P. Choler, Z. Kikvidze, R. Michalet, F.I. Pugnaire y R.M. Callaway (2004) Rethinking plant community theory. *Oikos*. 107 (2): 433-438.
45. MacArthur, R.H. (1955) Fluctuations of animal populations, and a measure of community stability. *Ecology*. 36: 533–536.
46. MacAuliffe, J.R. (2001) Pre-columbian soil erosion, persistent ecological changes, and a collapse of a subsistence agricultural economy in semi-arid Tehuacán Valley, Mexico's "Cradle of Maize". *Journal of Arid Environments*. 47: 47-75.
47. MacNeish, R.S., D.S. Byers y colaboradores (1967) *The prehistory of the Tehuacan Valley Vol. I Environment and Subsistence*. Published for the Robert S. Peabody Foundation, Phillips Academy, Andover. University of Texas Press. 331 pp.
48. MacNeish, R.S., F. Johnson, K.A. Wittfogel, R.B. Woodbury, J.A. Neely, G.G. Huerta y E. Hunt (1972) *The prehistory of the Tehuacan Valley. Vol. IV Chronology and Irrigation*. Published for the Robert S. Peabody Foundation, Phillips Academy, Andover. University of Texas Press. 290pp.

49. Martínez-Blancas, A., H. Paz, G.A. Salazar, y C. Martorell (2018) Related plant species respond similarly to chronic anthropogenic disturbance: Implications for conservation decision-making. *Journal of applied ecology*. 55 (4): 1860-1870.
50. Martorell, C. y E.M. Peters (2008) Disturbance-Response Analysis: a method for rapid assessment of the threat to species in disturbed areas. *Conservation Biology*. 23 (2): 377-387.
51. Mason, N.W.H. y F. de Bello (2013) Functional diversity: a tool for answering challenging ecological questions. *Journal of Vegetation Science*. 24: 777-780.
52. Mayfield, M.M., S.P. Bonser, J.W. Morgan, I. Aubin, S. McNamara y P.A. Vesk (2010) What does species richness tell us about functional trait diversity? Predictions and evidence for responses of species and functional trait diversity to land-use change. *Global Ecol. Biogeog.* 19: 423-431.
53. McCune, B., y M.J. Mefford (2006) PC-ORD 5.0. Multivariate analysis of ecological data. Gleneden Beach, Oregon, USA.
54. Meave, J.A., M.A. Romero-Romero, S.H. Salas-Morales, E.A. Pérez-García y J.A. Gallardo-Cruz (2012) Diversidad, amenazas y oportunidades para la conservación del bosque tropical caducifolio en el estado de Oaxaca, México. *Ecosistemas*. 21 (1-2): 85-100.
55. Miranda, F. y E. Hernández X (2014) *Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Edición conmemorativa 1963-2013*. Sociedad Botánica de México-CONABIO- Fondo de Cultura Económica. México. 220 pp.
56. Molino, J.F. y D. Sabatier (2001) Tree diversity in tropical rain forests: a validation of the intermediate disturbance hypothesis. *Science*. 294: 1702-1704.
57. Neely, J. (Inédito) Una Visión General del Manejo de Aguas en la Prehistoria del Valle de Tehuacán, Puebla, México. En Castellón, B. (Ed.) *Estudios arqueológicos y antropológicos en la región de Tehuacán-Cuicatlán*. (pp. 1-30). Inédito, en preparación.
58. Noy-Meir, I. (1973) Desert ecosystems: environment and producers. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4: 25-51.
59. Osorio-Beristáin, O., A. Valiente-Banuet, P. Dávila y R. Medina (1996) Types of vegetation and β diversity at the Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla, Mexico. *Botanical Sciences*. 59: 35-58.

60. Øyvind Hammer, D.A.T.H. y P.D. Ryan (2018) PAST-PALaeontological Statistics. ver. 3.2. <http://folk.uio.no/ohammer/past>.
61. Pakeman, R.J. (2011) Functional diversity indices reveal the impacts of land use intensification on plant community assembly. *Journal of Ecology*. 99: 1143-1151.
62. Petchey, O.L. y K.J. Gaston (2006) Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*. 9: 741-758.
63. Pla, L. (2006) Biodiversidad: Inferencia basada en el índice de Shannon y la riqueza. *Interciencia*. 31 (8): 583-590.
64. Rahel, F.J. (1990) The hierarchical nature of community persistence: a problem of scale. *American Naturalist*. 136 (3): 328-344.
65. Raven, J. A. y D. Edwards (2001) Roots: evolutionary origins and biogeochemical significance. *Journal of Experimental Botany*. 52 (90001): 381-401.
66. Reyes, P.J.S., M.A.L. Islas, O.Z. González, P.R. Carrillo, F.R.S. Vergara y C.P.I. Brachet (2011) *Echeveria: Manual de perfil diagnóstico del género Echeveria en México*. Universidad Autónoma de Chapingo. México. 143 pp.
67. Reynolds, J.F., R.A. Virginia, P.R. Kemp, A.G. de Soyza y D.C. Tremmel (1999) Impact of drought on desert shrubs: effects of seasonality and degree of resource island development. *Ecological Monographs*. 69 (1): 69-106.
68. Roxburgh, S.H., K. Shea y B. Wilson (2004) The Intermediate Disturbance Hypothesis: patch dynamics and mechanisms of species coexistence. *Ecology*. 85 (2): 395-371.
69. Sagar, R., A.S. Raghubanshi y J.S. Singh (2003) Tree species composition, dispersion and diversity along a disturbance gradient in a dry tropical forest region of India. *Forest Ecology and Management*. 186: 61-71.
70. Sheil, D. y D.F.R.P. Burslem (2003) Disturbing hypotheses in tropical forests. *Trends in Ecology and Evolution*. 18 (1): 18-26.
71. Smith Jr., C.E. (1967) Plant remains. En Byers, D.S. (Ed.) *The prehistory of the Tehuacan Valley. Volume one. Environment and subsistence*. (pp. 220-225). University of Texas Press. Austin, TX.
72. Sokal, R.R. y F.J. Rohlf (2001) *Biometry*. W.H. Freeman. New York. 3rd edition. 859 pp.
73. SPSS Inc. (2010) GPL Reference Guide for IBM SPSS Statistics. Estados Unidos. ver. 19
74. StatSoft, Inc. (2007) STATISTICA (data analysis software system) ver. 8.0
www.statsoft.com

75. Téllez, O., M. Reyes, P. Dávila, K. Gutiérrez, O. Téllez, R. Álvarez, A. González, I. Rosas, M. Ayala, M. Hernández, M. Murquía y U. Guzmán (2008) *Guía ecoturística. Las plantas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. Millennium Seed Bank Project Kew. 54 pp.
76. The R Core Team (2017) R: a language and environment for statistical computing. ver. 3.4
77. Townsend, C.R., M.R. Scarsbrook y S. Dolédec (1997) The intermediate disturbance hypothesis, refugia and biodiversity in streams. *Limnol. Oceanogr.* 42 (5): 938-949.
78. Valiente-Banuet, A. y E. Ezcurra (1991) Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Ecology.* 79: 961-971.
79. Valiente-Banuet, A., A.V. Rumebe, M. Verdú y R.M. Callaway (2006)b Modern Quaternary plant lineages promote diversity through facilitation of ancient Tertiary lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences.* 103 (45): 16812-16817.
80. Valiente-Banuet, A., F. Vite y J.A. Zavala-Hurtado (1991) Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana*. *Journal of Vegetation Science.* 2 (1): 11-14.
81. Valiente-Banuet, A., L. Solís, P. Dávila, M.A. del Coro, C.P. Silva, J. Ortega-Ramírez, J.C. Treviño, S. Rangel-Landa y A. Casas (2009) *Guía de la vegetación del valle de Tehuacán-Cuicatlán*. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto Nacional de Antropología e Historia. México. 211 pp.
82. Valiente-Banuet, A., P. Dávila, A. Casas, M.C. Arizmendi y J. Ortega-Ramírez (2006)a Diversidad biológica y desarrollo sustentable en la Reserva de la Biosfera Teguacán-Cuicatlán. En Oyama, K. y Castillo, A. (Eds.) *Manejo, conservación y restauración de recursos naturales en México. Perspectivas desde la investigación científica.* (pp. 248-277). Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.
83. Vandermeer, J., I. Granzow de la Cerda, I. Perfecto, D. Boucher, J. Ruiz y A. Kaufmann (2004) Multiple basins of attraction in a tropical forest: evidence for nonequilibrium community structure. *Ecology.* 85: 575-579.
84. Vazquez, J.A. y T.H. Givnish (1998) Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlán. *Journal of Ecology.* 86: 999-1020.
85. Villaseñor, J.L., P. Dávila y F. Chiang (1990) Fitogeografía del valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México.* 50: 135-149.

86. Villéger, S., J.R. Miranda, D.F. Hernández y D. Mouillot (2010) Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications*. 20 (6): 1512-1522.
87. Villéger, S., N.W.H. Mason y D. Mouillot (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in Functional Ecology. *Ecology*. 89 (8): 2290-2301.
88. Vite, F., J.A. Zavala-Hurtado, M.A. Armella y M.D. García (1992) Regionalización y caracterización macroclimática del matorral xerófilo. Superficies de respuesta a variables climáticas de once géneros de plantas característicos de este tipo de vegetación. *Carta escala*. 1 (8): 000.
89. Wallace, R. S. (1995) Molecular systematic study of the Cactaceae: Using chloroplast DNA variation to elucidate cactus phylogeny. *Bradleya*. 13: 1-12.
90. Wallace, R. S. y A. C. Gibson (2002) Evolution and systematics. En Nobel, P.S (Ed.) *Cacti: Biology and Uses*. (pp 1-21). Berkeley.
91. Weller, S.A. (2010) *Plantas de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Vol.I Especies de Puebla*. Unites States Agency International Development, Peace Corps México. 373 pp.
92. Weller, SA. (2010) *Plantas de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.Vol. II Oaxaca y otras especies de Puebla*. Unites States Agency International Development, Peace Corps México. 263 pp.
93. Zavala, J.A., M.C. Herrera y G. Hernández (2015) *Proyecto Dinámica de comunidades naturales en un ecosistema semiárido del trópico mexicano. Un enfoque metacomunitario y de ecología de las invasiones. Documento interno*. Departamento de Biología, DCBS. UAM, México. 31 pp.
94. Zavala-Hurtado, J.A. (1982) Estudios ecológicos en el valle semiárido de Zapotitlán, Puebla. I. Clasificación numérica de la vegetación basada en atributos binarios de presencia o ausencia de las especies. *Biotica*. 7: 99-120.
95. Zavala-Hurtado, J.A., G.H. Ortega, M.A. Pérez, V. Guerra, M.E. Hernández, L. Macías, F. Catalán, J.M. García, E. González, B. Miranda y M. Barrios (1999) *Estudio de caracterización y diagnóstico del área propuesta como Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán*. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa y Dirección de Áreas Naturales Protegidas del Instituto Nacional de Ecología, SEMARNAP. 132 pp.

96. Zavala-Hurtado, J.A., P.L. Valverde, F. Díaz-Solís, F. Vite y E. Portilla (1996) Vegetation-environment relationships based on a life-forms classification in a semiarid region of Tropical Mexico. *Rev.Biol.Trop.* 44 (2): 581-590.
97. Zizumbo, D.V. y P.C. García (2008) El origen de la agricultura, la domesticación de plantas y el establecimiento de corredores biológico-culturales en Mesoamérica. *Revista de Geografía Agrícola.* 41: 85-113.
98. Zumaya, S., H. Flores-Olvera y T. Borsch (2013) Two New Mexican Endemic Species of *Iresine* (Amaranthaceae). *Systematic Botany.* 38 (2): 434-443.

ANEXOS

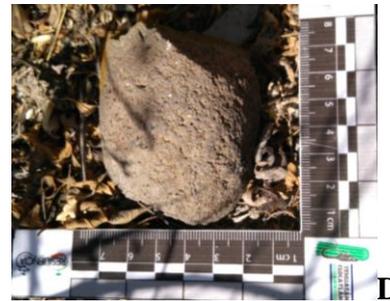
Anexo 1. Tabla. Atributos funcionales evaluados en las especies registradas en el cerro Cuthá, valle de Zapotitlán.

Atributos funcionales		Código
Tipo de metabolismo fotosintético	Metab.c3	Metab.c3
	Metab.c4	Metab.c4
	Meta.cam	Meta.cam
Forma de vida	Arbol	Arbol
	Arbusto	Arbusto
	Hierba	Hierba
	Bejuco	Bejuco
	Rosetof	Rosetófila
	Cactácea columnar ramificada	Col.rami
	Cactácea columnar no ramificada	C.no.rami
	Cactácea globosa solitaria	Glob.sol
Presencia de hojas	Con hojas	Conhojas
	Sin hojas	Sinhojas
Tipo de hojas	Hojas como espinas	Espinas
	Hojas simples	H.Simple
	Hojas compuestas	H.Compue
Presencia de succulencia y/o leña	Suculencia	Suculent
	Leñosa	Leñosa
Presentación de las flores	Flor solitaria	Fl.solit
	Inflorescencia	Inflores
Tipo de reproducción	Reproducción sexual (dispersión por semillas)	Rep.sex
	Reproducción vegetativa (dispersión por fragmentos)	Rep.veg
Color de la flor	Flor blanca	F.blanca
	Flor crema	F.crema
	Flor morada	F.morada
	Flor azul	F.azul
	Flor verde	F.verde
	Flor amarilla	F.amaril
	Flor naranja	F.naranj
	Flor rosa	F.rosa
	Flor roja	F.roja
Flor marrón	F.marron	
Tamaño de la flor	Flor chica	Flchica
	Flor mediana	Flmed
	Flor grande	Flgrd
Síndrome de dispersión	Autocoría	Autocor
	Anemocoría	Anemocor
	Epizoocoría	Epizooc
	Endozoocoría	Endozooc
	Mirmecoría	Mirmecor
Características del tallo y la corteza	Tallo aplanado	Tal.apla
	Tallo fotosintético	Tal.foto
	Corteza exfoliante	Cor.exfo

Anexo 2. Tabla. Restos de construcciones, artefactos, herramientas y prendas registrados en los transectos muestreados en el cerro Cuthá, del valle de Zapotitlán, con sus respectivos índices de perturbación.

Zona	Transectos	Restos de artefactos, herramientas y prendas	Restos de construcciones	Índice de perturbación
Zona Muy Perturada	T1	Ónix, vasija lisa sin grabado y pedernal	Parte del centro ceremonial, frontal a la tumba	4
	T2	Vasija lisa sin grabado	Lado sur de la tumba a 200 m	3
	T3	Vasija lisa con y sin grabado, ónix	Atravesando una escalera, fragmentos de columnas	4
	T4	Ónix, pedernal, vasija lisa y grabada	Parte del centro ceremonial, lado noroeste de la tumba principal	4
Zona Medianamente Perturbada	T5	Vasija lisa con y sin grabado, ónix (abundantes), obsidiana a 20 metros del transecto, cuenta de jade	Muros de contención, a 20 metros de la plaza central	4
	T6	Obsidiana, vasija lisa con grabado, soporte de vasija, pedernal	No hay restos de construcciones	2
	T10	Vasija lisa sin grabado	No hay restos de construcciones	1
	T11	Vasija lisa sin grabado	Muros de contención	3
Zona Poco Perturbada	T7	Ónix, obsidiana, vasija lisa con y sin grabado, pedernal	No hay restos de construcciones	2
	T8	Metlapil o mano de metate, ónix, pedernal, vasija lisa sin grabado y obsidiana	No hay restos de construcciones	2
	T9	Vasija lisa sin grabado	No hay restos de construcciones	1
	T12	Vasija lisa sin grabado	No hay restos de construcciones	1

Anexo 3. Figura. Principales restos de artefactos y herramientas prehispánicos registrados en el cerro Cuthá, valle de Zapotitán. Cuenta de jade (A): probablemente formaba parte de un collar o algún adorno similar usado por los popolocas. Fragmentos de vasija lisa sin grabado (B) y con grabado (C), y metlapil (D). El metlapil constituye un rodillo de piedra usado para moler manualmente sobre el metate (piedra basal), el maíz y otros granos. Fragmentos de pedernal (E), ónix (F) y obsidiana (G). El pedernal constituye una variedad del cuarzo compuesta por sílice, fundamentalmente, que por su dureza era usada en la elaboración de herramientas de cuarzo. El ónix y la obsidiana son materiales que, por su dureza, características cortantes y la posibilidad de modificar su forma golpeándolos con otras piedras duras, fueron comúnmente usados en la creación de puntas de flechas y lanzas.



Anexo 4. Tabla. Lista de familias y sus abundancias, que agrupan a las 121 especies registradas en el cerro Cuthá, valle de Zapotitlán.

Familia	Total de especies
Acanthaceae	4
Agavaceae	6
Amaranthaceae	3
Anacardiaceae	1
Apocynaceae	2
Asteraceae	16
Bombacaceae	1
Boraginaceae	2
Bromeliaceae	1
Burseraceae	7
Cactaceae	19
Convolvulaceae	2
Crassulaceae	6
Ephedraceae	1
Euphorbiaceae	7
Fabaceae	15
Fouquieriaceae	1
Loasaceae	1
Malpighiaceae	2
Malvaceae	2
Nolinaceae	1
Nyctaginaceae	1
Oleaceae	1
Papaveraceae	1
Phytolaccaceae	1
Portulacaceae	2
Rhamnaceae	2
Rosaceae	1
Rubiaceae	1
Rutaceae	1
Sapindaceae	1
Simaroubaceae	1
Solanaceae	2
Sterculiaceae	2
Ulmaceae	1
Verbenaceae	1
Vitaceae	1
Zygophyllaceae	1

Anexo 5. Tabla. Códigos de identificación y abundancias absolutas de las especies registradas en todos los transectos muestreados del cerro Cuthá, valle de Zapotitlán.

Especies	Código	Muestras presentes	Total de individuos	Especies	Código	Muestras presentes	Total de individuos
<i>Acacia acatensis</i>	Ac.acatl	12	27	<i>Ipomoea arborenses</i>	Ipo.arbo	21	41
<i>Acacia farnesiana</i>	Ac.farne	1	2	<i>Ipomoea conzattii</i>	Ipo.conz	4	4
<i>Acalypha monostachya</i>	Aca.mono	1	1	<i>Iresine sp.</i>	Ire.spec	35	374
<i>Aeschynomene americana</i>	Aes.amer	7	80	<i>Iresine valdesii</i>	Ire.vald	4	21
<i>Aeschynomene compacta</i>	Aes.comp	7	46	<i>Isocoma veneta</i>	Iso.vene	4	16
<i>Agave karwinskii</i>	Aga.karw	1	8	<i>Jefea pringlei</i>	Jef.prin	36	193
<i>Agave kerchovi</i>	Aga.kerc	21	142	<i>Justicia candicans</i>	Jus.cand	2	7
<i>Agave marmorata</i>	Aga.marm	46	221	<i>Karwinskia humboldtiana</i>	Kar.humb	1	1
<i>Agave peacockii</i>	Aga.peac	2	4	<i>Lantana camara</i>	Lan.cama	21	86
<i>Agave triangularis</i>	Aga.tria	1	16	<i>Lemaireocereus hollianus</i>	Lem.holl	6	37
<i>Allionia incarnata</i>	All.inca	1	1	<i>Malpighia mexicana</i>	Mal.mexi	1	3
<i>Amaranthus hybridus</i>	Ama.hybr	2	8	<i>Mammillaria carnea</i>	Mam.carn	55	1841
<i>Argemone mexicana</i>	Arg.mexi	2	3	<i>Mammillaria haageana</i>	Mam.haag	12	382
<i>Ayenia fruticosa</i>	Aye.frut	1	2	<i>Mammillaria mystax</i>	Mam.myst	2	2
<i>Beaucarnea gracilis</i>	Bea.grac	4	4	<i>Mammillaria sphaelata</i>	Mam.spha	8	27
<i>Bouvardia erecta</i>	Bou.erec	1	1	<i>Manihot esculenta</i>	Man.escu	1	1
<i>Bursera aptera</i>	Bur.apte	19	48	<i>Marginatocereus marginatus</i>	Mar.marg	4	17
<i>Bursera arida</i>	Bur.arid	1	1	<i>Melochia tomentosa</i>	Mel.tome	1	1
<i>Bursera copalifera</i>	Bur.copa	7	13	<i>Menodora helianthemoides</i>	Men.heli	1	1
<i>Bursera galeottiana</i>	Bur.gale	12	19	<i>Mentzelia hispida</i>	Men.hisp	3	4
<i>Bursera morelensis</i>	Bur.more	11	13	<i>Mimosa lacerata</i>	Mim.lace	3	3
<i>Bursera schlechtendalii</i>	Bur.schl	5	8	<i>Mimosa luisana</i>	Mim.luis	40	227
<i>Bursera simaruba</i>	Bur.sima	1	1	<i>Morkillia mexicana</i>	Mor.mexi	3	6
<i>Calliandropsis nervosus</i>	Cal.nerv	3	4	<i>Myrtillocactus geometrizans</i>	Myr.geom	36	128
<i>Cardiospermum halicacabum</i>	Car.hali	14	51	<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>	Neo.tete	7	17
<i>Carlowrightia neesiana</i>	Car.nees	4	15	<i>Opuntia depressa</i>	Opu.depr	2	20
<i>Castela tortuosa</i>	Cas.tort	3	3	<i>Opuntia pilifera</i>	Opu.pili	38	151
<i>Ceiba parviflora</i>	Cei.parv	11	20	<i>Parkinsonia praecox (Cercidium praecox)</i>	Par.prae	7	9
<i>Celtis pallida</i>	Cel.pall	5	6	<i>Parthenium tomentosum</i>	Par.tome	7	25
<i>Cephalocereus columna-trajani</i>	Cep.colu	7	22	<i>Phytolacca icosandra</i>	Phy.icos	1	2
<i>Cissus tiliacea (Cissus tubulosa)</i>	Cis.tili	7	8	<i>Pilosocereus chrysacanthus</i>	Pil.chry	2	2
<i>Cnidioscolus tehuacanensis</i>	Cni.tehu	16	38	<i>Pittocaulon praecox (Senecio praecox)</i>	Pit.prae	25	52
<i>Conzattia multiflora</i>	Con.mult	5	6	<i>Plumeria rubra</i>	Plu.rubr	20	58
<i>Cordia curassavica</i>	Cor.cura	6	9	<i>Portulaca oleracea</i>	Por.oler	3	3
<i>Croton ciliatoglandulifer</i>	Cro.cili	11	27	<i>Portulaca pilosa</i>	Por.pilo	12	118
<i>Cydonia oblonga</i>	Cyd.oblo	1	1	<i>Prosopis laevigata (Mezquite prosopis)</i>	Pro.laev	17	36
<i>Cylindropuntia pubescens</i>	Cyl.pube	15	45	<i>Pseudosmodium multifolium</i>	Pse.mult	14	24
<i>Dalea carthagenensis</i>	Dal.cart	11	153	<i>Ptelea trifoliata</i>	Pte.trif	9	31
<i>Echeveria crassicaulis</i>	Ech.cras	2	8	<i>Ruellia hirsutoglandulosa</i>	Rue.hirs	1	1
<i>Echeveria gigantea</i>	Ech.giga	44	882	<i>Sanvitalia fruticosa</i>	San.frut	18	166
<i>Echeveria nodulosa</i>	Ech.nodu	4	9	<i>Sedum allantoides</i>	Sed.alla	2	123
<i>Echeveria pulvinata</i>	Ech.pulv	1	4	<i>Sedum hemsleyanum</i>	Sed.hems	3	20
<i>Echinocactus platyacanthus</i>	Ech.plat	12	26	<i>Senna galeottiana</i>	Sen.gale	10	22
<i>Echinopterys eglandulosa</i>	Ech.egla	3	4	<i>Senna holwayana</i>	Sen.holw	3	5
<i>Ephedra compacta</i>	Eph.comp	3	8	<i>Senna wislizeni</i>	Sen.wisl	1	1
<i>Euphorbia antisyphilitica</i>	Eup.anti	1	1	<i>Siphonoglossa ramosa</i>	Sip.ramo	20	534
<i>Euphorbia cyathophora</i>	Eup.cyat	2	3	<i>Solanum tridynamum</i>	Sol.trid	14	24
<i>Euphorbia rossiana</i>	Eup.ross	16	157	<i>Stenocereus pruinosus</i>	Ste.pru	14	78
<i>Eysenhardtia polystachya</i>	Eys.poly	8	23	<i>Stenocereus stellatus</i>	Ste.stel	3	5
<i>Ferocactus flavovirens</i>	Fer.flav	17	49	<i>Tagetes erecta</i>	Tag.erec	1	1
<i>Ferocactus latispinus</i>	Fer.lati	3	5	<i>Tithonia tubiformis</i>	Tit.tube	2	6
<i>Ferocactus recurvus</i>	Fer.recu	9	19	<i>Trixis pringlei</i>	Tri.prin	25	75
<i>Fouquieria formosa</i>	Fou.form	38	123	<i>Vallesia glabra</i>	Val.glab	1	2
<i>Gochnatia hypoleuca</i>	Goc.hypo	1	1	<i>Verbesina neotenoriensis</i>	Ver.neot	6	23
<i>Grabowskia geniculata</i>	Gra.geni	14	22	<i>Viguiera dentata</i>	Vig.dent	36	555
<i>Gymnolaena oaxacana</i>	Gym.oaxa	2	5	<i>Viguiera pinnatilobata</i>	Vig.pinn	12	106
<i>Hechtia podantha</i>	Hec.poda	28	307	<i>Yucca periculosa</i>	Yuc.peri	1	6
<i>Heliotropium angiospermum</i>	Hel.angi	1	1	<i>Zaluzania montagniiifolia</i>	Zal.mont	3	4
<i>Heterotheca inuloides</i>	Het.inul	29	236	<i>Zinnia peruviana</i>	Zin.peru	1	2
<i>Hibiscus elegans</i>	Hib.eleg	4	6	<i>Ziziphus amole</i>	Ziz.amol	1	1
<i>Hibiscus phoeniceus</i>	Hib.phoe	3	17				